



**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN**

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS**

**Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas área Botánica**

**MECANISMO DE LOCALIZACIÓN DEL ÁRBOL HOSPEDERO E INFLUENCIA  
SOBRE LA PRODUCCIÓN DE HOJARASCA: CAUSA Y CONSECUENCIA DE LA  
PRESENCIA DE LA TREPADORA DOMINANTE *Hydrangea serratifolia* (Hook. & Arn.)**

**F. Phil. EN UNRODAL MADURO DEL BOSQUE TEMPLADO LLUVIOSO.**

TESIS PRESENTADA A LA FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y  
OCEANOGRÁFICAS DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN PARA OPTAR AL GRADO  
DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, ÁREA  
BOTÁNICA

POR: WILLIAM DAVID RODRÍGUEZ-QUINTERO

PROFESOR GUÍA: DR. ALFREDO SALDAÑA MENDOZA

Diciembre 2023  
Concepción, Chile

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.

Esta tesis fue desarrollada en el Laboratorio de Ecología Funcional (Eco-Funcional), Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción

Dr. Alfredo Saldaña M.  
Profesor guía  
Departamento de Botánica  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Universidad de Concepción

---

Dr. Lohengrin A. Cavieres  
Grupo de Investigación en Ecología, Biogeografía y Sistemática  
Departamento de Botánica  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Universidad de Concepción

---

Dr. Enrique Ostria  
Departamento de Botánica  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Universidad de Concepción

---

Dr. Sergio Rodrigo Ríos Aramayo  
Departamento de Biología  
Facultad de Ciencias  
Universidad de La Serena

---

Dr. Pablo Guerrero M.  
Director Programa Doctorado en Cs. Biológicas, Área Botánica  
Departamento de Botánica  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Universidad de Concepción

---

Dr. Bernardo Riffo Ocares  
Director Dirección de Postgrado  
Universidad de Concepción

---

## **Dedicatoria**

*Esto es por y para ti mamá. Gracias por creer en mí.  
Libertad, equidad y solidaridad bajo tu mirada fija son tu legado y recuerdo plasmado en mi ser.*

*Porque en la oscuridad y con muchos giros, sin olvidar el objetivo, se puede encontrar como  
ascender a la luz.*

## AGRADECIMIENTOS

*A la primera persona que le agradezco por estar siempre a mi lado es a mi madre, Marleny Quintero, confiaste en mí y tuve que partir para cumplir con este sueño cuando estabas en el peor momento de tu salud, perdón mamá. Hasta el sol de hoy tu mirada es mi guía y cada día sueño con tu rostro, conversaciones, discusiones literarias y los tangos que escuchábamos. Te amo.*

*Le agradezco a la familia Rodríguez-Quintero por su compañía y comprensión; en especial a mi padre William Rodríguez, “On William”, por ser tal cual como es. Lo amo viejo. Gracias a mis abuelos, tíos y primos Rodríguez por su apoyo incondicional y reconocimiento de mi labor. Recuerdo a mi amado primo Héctor Fabio Quintero Yara, el hermano que no tuve, su ausencia es un vacío que no puedo llenar, este logro es también por usted.*

*Un aparte especial es para Barbara, un día a la vez ha sido mi compañera de vida, apoyándome por años y eso es maravilloso, mi venia y gratitud va a por ti; hemos caminado por tantos lados que aún nos faltan más caminos que recorrer. Tu apoyo, carácter y efusividad son energía. Espero ser lo mismo para ti y estar a la altura, ahora tenemos a Bullockia. Gracias Familia Toledo Espinoza, Don José, tía Isabel y Emilio por todo.*

*Gracias a mis amigos Víctor, Feña, Mary, Manu, Wladi, Eric, Valeria, Jaime y Cristian por las experiencias vividas, las risas y situaciones complejas que hemos pasado a través de los años. Con cada uno de ustedes tengo una relación especial que siempre guardo en mi corazón. Agradezco al laboratorio de Ecología Funcional de la Universidad de Concepción por haberme albergado y apoyado en los momentos más oscuros. Gracias, Alfredo por el soporte, calidad humana que tienes y largas conversaciones de ciencia y la vida, me enseñaste de forma silenciosa que soy el dueño y diseñador de mi destino, gracias también a Bartolo, Nataly y Leti.*

*Finalmente, agradezco a la sobriedad física y emocional, llevada un día a la vez, que me ha permitido conocerme paso a paso y que sin ella nada habría sido posible.*

## TABLA DE CONTENIDO

<b>COMISIÓN EVALUADORA.....</b>	<b>2</b>
<b>DEDICATORIA.....</b>	<b>4</b>
<b>AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>5</b>
<b>ÍNDICE DE TABLAS.....</b>	<b>7</b>
<b>ÍNDICE DE ILUSTRACIONES.....</b>	<b>8</b>
<b>RESUMEN GENERAL.....</b>	<b>9</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>11</b>
<b>CAPÍTULO I: From dark to darkness, negative phototropism influences the support-tree location of the massive woody climber <i>Hydrangea serratifolia</i> (Hydrangeaceae) in a Chilean temperate rainforest.....</b>	<b>20</b>
<b>CAPÍTULO II: Contribution to leaf litter production of the massive liana (woody climber) <i>Hydrangea serratifolia</i> (H. et A.) F. Phil. in a Chilean temperate rainforest.....</b>	<b>44</b>
<b>DISCUSIÓN GENERAL.....</b>	<b>54</b>
<b>CONCLUSIONES GENERALES.....</b>	<b>60</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA GENERAL.....</b>	<b>62</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

**Tabla 1.1.** Rasgos del tallo y reproductivos de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) sustentan que ascender un soporte, en condiciones del alta o baja disponibilidad lumínica, confiere mayor biomasa y número de flores (Tomado de Gianoli 2002).

**Table 2.1.** Circular summary statistics for *H. serratifolia's* juvenile searcher (SS) and ascending shoots (AS).

**Table 3.1.** Annual amount and mean contribution of leaf litter produced by *H. serratifolia*, canopy and sub-canopy tree species. Different letters denote statistically significant differences between means ( $p < 0.05$ ) / Cantidad total y contribucion media producida por *H. serratifolia* y las especies arbóreas del dosel y sotobosque. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre medias ( $p < 0.05$ ).

**Table 3.2.** ANOVA with repeated measures and Bonferroni Post-hoc test to assess the leaf litter produced by *H. serratifolia*, canopy and sub-canopy tree species. ANDEVA y post-hoc test de Bonferroni para evaluar la productividad de hojarasca de *H. serratifolia* y las especies leñosas dominantes del dosel y sotobosque.

## ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

**Figura 1.1.** Mecanismos de trepado en los que se agrupan las diversas especies de trepadoras. (Azul = activos (4), verde = pasivos (2). Modificado de Carter & Teramura 1988 e Isnard & Silk 2009).

**Figura 1.2.** Los individuos que trepan un soporte tienen menor herbivoría y mayor abundancia, junto con rendimiento reproductivo (Figuras tomadas de Gianoli & Molina-Montenegro 2005, González-Teuber & Gianoli 2008).

**Figura 1.3.** Independiente de su diámetro los individuos seleccionan al hospedero más cercano (tomado de Roeder et al. 2015).

**Figura 1.4.** Teniendo la misma área basal, las trepadoras (círculos), en comparación con los árboles (triángulos), presentan mayor masa foliar (Tomado de Putz 1983).

**Figure 2.1.** Rose diagrams, density lines and circular boxplots of *H. serratifolia* juvenile searcher (1A–1B) and ascending (1C–1D) shoots. Black arrows represent  $\rho$  (pointing to the mean direction) and blue line the circular median value. Light gray petal represents the frequency, in sunset degrees, along the sampling days. Dark gray petals represent the frequency distribution of



SS, 1A, and AS, 1C, respectively. Black dots represent each individual orientation measurement for SS and AS over the circle (1A-1C).

**Figure 2.2.** Frequency histograms and density lines of diffuse light incidence (ISF %) registered inside the plots, forest light environment (dark grey bars), and above each SS measured individual (light gray bars).

**Figure 3.1.** Seasonal patterns of leaf litterfall (mean month productivity) of *H. serratifolia* (blue), Canopy (red), sub-canopy (green) tree species and species together (asterisk) from April 2011 – March 2013.

.

## RESUMEN GENERAL

La abundancia y biomasa de trepadoras está aumentando en bosques templados y tropicales. Sin embargo, a pesar de que las causas y consecuencias del aumento en la abundancia de trepadoras son un área activa de estudio; en cuanto a los patrones específicos de abundancia, de infestación de hospederos e importancia de las trepadoras en la estructura comunitaria del bosque, los mecanismos causales de dicha abundancia y sus consecuencias ecosistémicas aún presentan evidencias incipientes. La ecología de trepadoras se ha basado mayoritariamente en estudios de bosques tropicales, pero la menor cantidad de trabajos en bosques templados de los hemisferios norte y sur han ampliado el conocimiento sobre patrones y procesos en este grupo de plantas, en ocasiones con resultados contrastantes a los estudios de zonas tropicales. En ese contexto, en esta tesis se estudió la especie *Hydrangea serratifolia* (Hydrangeaceae), una de las plantas leñosas de mayor dominancia en los bosques templados lluviosos del sur de Sudamérica, y la especie para la cual se ha registrado la mayor densidad poblacional de cualquier trepadora encontrada, considerando tanto bosques tropicales como templados. A partir del patrón de abundancia reportado para esta especie, en esta tesis se abordaron las siguientes preguntas: i) a nivel de individuo, ¿Qué mecanismo subyace al éxito de esta especie en su búsqueda de árbol hospedero?, como uno de los aspectos clave detrás de su gran abundancia en el bosque templado lluvioso y ii) a nivel ecosistémico, ¿Cuál es la consecuencia de esta gran abundancia en la productividad primaria de un rodal de este tipo de bosque?

En cuanto a los mecanismos, los tropismos contribuyen en las plantas a orientarlas hacia ambientes más adecuados y permiten obtener recursos que están en bajas cantidades. El primer capítulo evaluó si el fototropismo negativo es el mecanismo causal por el cual *H. serratifolia* localiza los árboles hospederos, aspecto crítico en el éxito ecológico de una trepadora en un rodal donde la baja disponibilidad de luz es predominante. La hipótesis fue “Si la baja disponibilidad de luz representa una señal direccional asociada con el patrón de localización del árbol hospedero, entonces la luz percibida por el grupo de brotes reptantes de *H. serratifolia*, que se dirigen a un potencial hospedero, será similar a aquella que perciben los brotes que se encuentran ascendiendo a los árboles, exhibiendo fototropismo negativo”. Se encontró la misma orientación direccional alineada con la atenuación de luz, en los individuos que buscan o ascienden a los

soportes, influidos por el fototropismo negativo, confirmando la hipótesis. En el claroscuro del piso del bosque la baja disponibilidad de luz puede representar información específica-anticipatoria de un hospedero potencial. El fototropismo negativo permite codificar espacial y temporalmente esa información, guiando el ápice de los individuos de *H. serratifolia* hacia la parte más oscura de la base del árbol hospedero, por donde iniciarán su ascenso al dosel, contribuyendo a la obtención de un recurso limitado (soporte).

En relación con las consecuencias en el funcionamiento ecosistémico del bosque de la dominancia de *H. serratifolia*, en el segundo capítulo se estimó la cantidad y aporte estacional de biomasa de hojarasca de *H. serratifolia* al interior del bosque, comparándolo con la productividad de las especies leñosas dominantes del dosel y sotobosque. La hipótesis fue "*Hydrangea serratifolia*, debido a su dominancia y forma de crecimiento, la cual le provee de una alta relación dosel:tallo y por lo tanto una mayor asignación de biomasa a copa que los árboles del dosel, muestra una contribución similar y sincronizada, en términos de producción de hojarasca, a la que presentan las especies leñosas dominantes del dosel y del sotobosque". El patrón de productividad en *H. serratifolia* se caracteriza por ser unimodal, con un marcado aumento en la estación de crecimiento alcanzando el máximo en el periodo de noviembre-diciembre, y presentar un desfase temporal en comparación con los máximos de productividad alcanzados por las especies leñosas dominantes del dosel (marzo-abril) y sotobosque (enero). El aporte estacional (mensual) de *H. serratifolia* no difiere del registrado por las especies leñosas dominantes del dosel a lo largo del tiempo, pero sí difiere del aporte observado en las especies leñosas dominantes del sotobosque. Una consecuencia del aporte significativo en hojarasca de *H. serratifolia*, desfasado espacio temporalmente al aporte estacional de las especies leñosas dominantes es aumentar la heterogeneidad de materia orgánica en áreas del bosque donde esté presente. Lo cual destaca la importancia de esta especie trepadora masiva en la productividad primaria de un bosque maduro, y dada la calidad nutricional y tasa de descomposición de esta hojarasca de esta especie (mayor que las especies dominantes del dosel, Saldaña et al., datos no publicados), su potencial importancia en el ciclaje de nutrientes en el bosque.

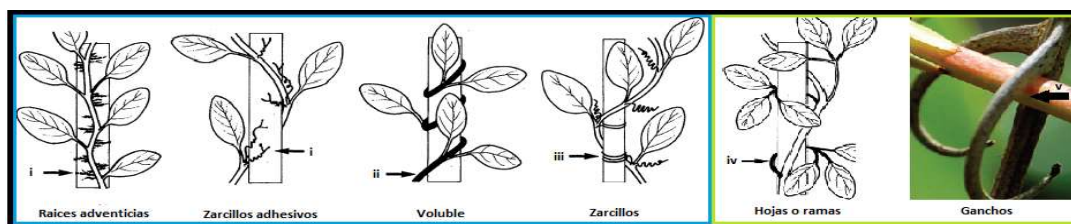
El éxito ecológico de una especie en un determinado ecosistema puede verse reflejado por la abundancia y dominancia que presenta. El vínculo intrínseco de los dos capítulos de esta tesis

se basa en el patrón de abundancia de *H. serratifolia* y su historia natural en el bosque templado lluvioso. Esto, porque dicha abundancia depende de la localización del hospedero para poder acceder al recurso limitante que es la luz, etapa crítica en el desempeño de los individuos de esta especie, y además esta abundancia determina su influencia relativa sobre la productividad primaria del bosque. Lo novedoso de este estudio fue evaluar una de las potenciales causas mecanicistas de que esta especie dominante del bosque templado lluvioso -cuyo hábito de crecimiento, tipo trepador, no es el que predomina en un bosque- pueda localizar y por ende infestar tantos árboles hospederos. Además, que como consecuencia de esto último *H. serratifolia* tenga una influencia significativa sobre el funcionamiento ecosistémico, evidenciado que su productividad de hojarasca, similar a la producida por las especies leñosas dominantes del dosel. La abundancia y dominancia de *H. serratifolia* en el bosque templado lluvioso, podría estar basada en el efecto sinérgico que tienen las características encontradas en este estudio en cuanto al fototropismo negativo y productividad de hojarasca, junto con las características funcionales reportadas en estudios previos, tales como su mecanismo de trepado, alta relación dosel:tallo, la tasa de infestación y no discriminación de ningún tipo de árbol para ello, alto grado de sombra-tolerancia y la intercepción eficiente de luz por la reducción de la tasa de intercambio de gases para poder lidiar con la baja disponibilidad de luz que domina el sotobosque.

**Palabras clave:** Trepadoras, abundancia, fototropismo negativo, productividad de hojarasca, bosque templado lluvioso, Parque Nacional Puyehue.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las trepadoras son plantas enraizadas en el suelo que dependen de soportes externos para crecer hacia y a través del dosel para obtener luz; la estrategia de vida para superar la limitación inherente de su forma de crecimiento es usar mecanismos de trepado activos -que implican tropismo-, o pasivos que aprovechan el contacto con el soporte físico y así alcanzar mejores condiciones lumínicas (Darwin 1875, 1880, Isnard & Silk 2009, Schnitzer & Bongers 2002, Wyka et al. 2013, Parthasarathy & Vivek 2015, Sperotto et al. 2020, Figura 1). Algunos mecanismos están con mayor frecuencia que otros en las distintas etapas de sucesión del bosque; las trepadoras con raíces adventicias se asocian de forma positiva con la precipitación y negativa con la estacionalidad, están en el sotobosque del bosque maduro, se unen fuertemente a la superficie del hospedero y colonizan soportes independientes de su diámetro o tipo de corteza (Putz & Chai 1987, Putz & Hoolbrok 1991, Putz & Mooney 1991, Hegarty 1991, Talley et al. 1996, Llorens & Leishman 2008, Carrasco-Urra & Gianoli 2009, Melzer et al. 2010, 2012, Durigon et al. 2013, Rowe & Speck 2015).



**Figura 1.1.** Mecanismos de trepado en los que se agrupan las diversas especies de trepadoras. (Azul = activos (4), verde = pasivos (2). Modificado de Carter & Teramura 1988 e Isnard & Silk 2009).

La abundancia y biomasa de trepadoras está aumentando en bosques templados y tropicales (Phillips et al. 2002, Wright et al. 2004, Schnitzer et al. 2011, Allen 2015). Los mecanismos causales propuestos para este patrón son el aumento en demanda evapotranspirativa,  $\text{CO}_2$  atmosférico, tasa de perturbaciones naturales y cambio en el uso del suelo (Schnitzer & Bongers 2011). Una consecuencia es menor captura de carbono en bosques con alta densidad de trepadoras (Phillips et al. 2002, Durán & Gianoli 2013, van der Heijden et al. 2013, 2015, Moorthy et al. 2022). Sin embargo, a pesar de que las causas y consecuencias de la abundancia de trepadoras son un área activa de estudio los mecanismos causales aún presentan evidencias contrastantes (Schnitzer 2005, van der Heijden & Phillips 2008, Carrasco-Urra & Gianoli 2009,

Schnitzer et al. 2011, Allen 2015, Schnitzer et al. 2015; de Campos Franci 2016). En el trópico los claros de bosque muestran mayor diversidad y abundancia de trepadoras que lugares con menor disponibilidad lumínica (Schnitzer & Carson 2001, Schnitzer & Bongers 2002); mientras que en zonas templadas no hay diferencias en abundancia y diversidad a lo largo del gradiente lumínico (Baars et al. 1998, Gianoli et al. 2010, Valladares et al. 2011). La ecología de trepadoras se ha basado mayoritariamente en estudios tropicales, pero trabajos en bosques templados de los hemisferios norte y sur han ampliado el conocimiento sobre este grupo de plantas, en ocasiones con resultados contrastantes frente a los tropicales (Carrasco-Urra & Gianoli 2009, Jiménez-Castillo & Lusk 2009, 2013, Ladwig & Meiners 2009, 2010, Gianoli et al. 2010, 2012, Pavlovic & Leitch-Young 2011, Pincheira-Ulbrich 2011, Valladares et al. 2011, Ladwig et al. 2012, Castagneri et al. 2013, Durigon et al. 2014, Lobos-Catalán & Jiménez-Castillo 2014).

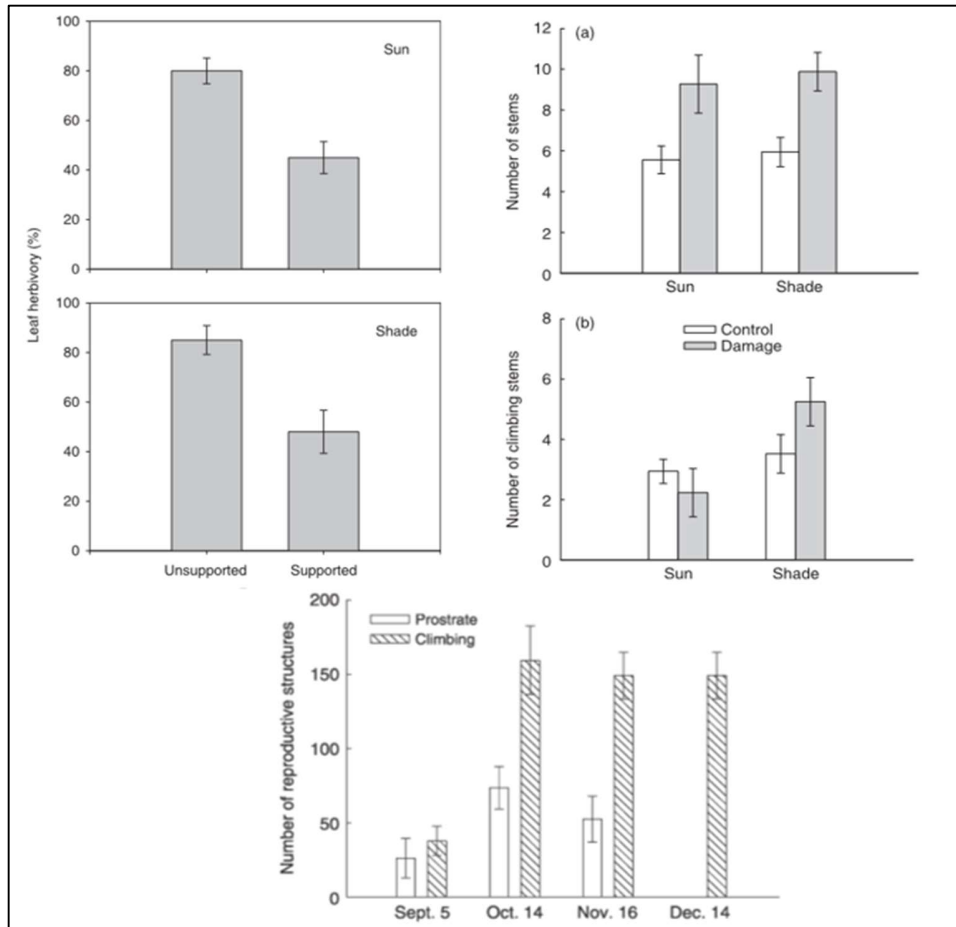
En algunos de los bosques templados chilenos se ha llegado a encontrar una densidad promedio de 30 trepadoras por 0.1 ha (Gentry 1991), lo cual es 6 o 7 veces mayor densidad en este grupo de plantas que sus equivalentes del hemisferio norte. Por ejemplo, en el bosque maduro del Parque Nacional Puyehue (PNP) localizado en la Región de Los Lagos, se han registrado 66 individuos por 0.1 ha, valor mucho más alto que el encontrado en muchos bosques tropicales y gran parte -65 de ellos- corresponden a *Hydrangea serratifolia* (Hook. & Arn.) F. Phil. (Gentry 1991). Este valor de densidad poblacional es el mayor de cualquier trepadora encontrada en un total de 97 bosques maduros tropicales y templados evaluados bajo una misma metodología (Gentry 1991). Esta trepadora leñosa (liana) -perteneciente a la familia Hydrangeaceae- es una especie nativa de amplia distribución y abundancia presente en los bosques templados lluviosos de Chile entre la Región de Valparaíso y la Región de Aysén (Marticorena et al. 2010), encontrándose además en bosques de la Patagonia Argentina, principalmente en las provincias de Chubut y Río Negro (Anton & Zuloaga, 2023). *H. serratifolia* es la mayor de las trepadoras leñosas de Chile, en términos de envergadura y dominancia, la cual a través de sus raíces adventicias trepa por sobre la corteza de los árboles superiores del bosque hasta el dosel, logrando en algunas ocasiones cubrir incluso gran parte del a copa de éstos y así alcanzar mayor luz solar (Marticorena et al. 2010). En algunos bosques antiguos, esta espléndida trepadora forma un verdadero tronco de gran desarrollo.

*H. serratifolia*, en los bosques templados lluviosos puede tener hasta 30 m de largo, es la única especie que alcanza el dosel y su patrón de infestación indica que coloniza el 54% de los árboles independiente del tipo de corteza, requerimiento de luz o diámetro de los hospederos; siendo los árboles sombra-tolerantes infestados a menor diámetro que aquellos demandantes de luz, sin que esto signifique que sean de infestación más rápida o temprana (Carrasco-Urra & Gianoli 2009, Jiménez-Castillo & Lusk 2009). Particularmente, *H. serratifolia* en el Parque Nacional Puyehue (PNP) es la trepadora más dominante en el bosque maduro, ocupando el segundo y tercer lugar de dominancia en bosques secundarios y claros respectivamente, patrón que no presentan todas las especies con raíces adventicias presentes en este bosque (Gianoli et al. 2010). El patrón de abundancia y distribución de trepadoras en el PNP se asocia con la variación en rasgos relacionados con el intercambio de gases (Gianoli et al. 2010, 2012, Valladares et al. 2011) y la abundancia relativa de trepadoras adhesivas (raíces y zarcillos) aumenta con el diámetro del hospedero (Carrasco-Urra & Gianoli 2009). Las trepadoras dominantes aumentan la explotación del recurso lumínico (tasa máxima fotosintética,  $A_{max}$ ) y reducen el costo metabólico (tasa de respiración en fase oscura,  $R_d$ ), a medida que aparecen desde el bosque maduro hacia los claros (Gianoli et al. 2012). *H. serratifolia* tiene una estrategia ecofisiológica -dado que es sombra tolerante- basada en valores intermedios en la capacidad fotosintética a partir del área foliar ( $A_{max}$ ) y tasa respiración oscura ( $R_d$ ), con lo cual intercepta de forma eficiente la luz y reduce la tasa de intercambio de gases para poder lidiar con la baja disponibilidad de luz que domina el sotobosque (Gianoli et al. 2012).

Investigar aspectos relacionados con la ecología de especies exclusivas del bosque templado lluvioso del cono sur permite aportar y ampliar su conocimiento, dada su alta importancia en biodiversidad por los altos niveles de endemismo, géneros monotípicos y alto grado de amenaza por las actividades antrópicas (Armesto et al. 1998, Myers 2000). A pesar de que *H. serratifolia* presenta una amplia distribución en bosques templados lluviosos del cono sur, junto con una abundancia y dominancia excepcional, el estudio de su historia natural no se ha abordado formalmente. ¿Por qué *H. serratifolia* es tan abundante y dominante en rodales maduros de bosque templado lluvioso? Se precisa investigar potenciales causas que expliquen la mayor abundancia y dominancia de esta trepadora y las consecuencias que ejerce sobre el bosque donde refleja tal patrón.

Las trepadoras tienen brotes reptantes y otros que trepan, los primeros expanden el área ocupada por la planta en el piso del bosque, localizan un hospedero y se encargan de la reproducción vegetativa; mientras que los segundos forman la estructura vertical de la planta, ascienden sobre la superficie del hospedero y se mueven a través del lateralmente a través de este recorriendo largas distancias, obteniendo así mejores condiciones lumínicas y ocupando diversas áreas del dosel (Baillaud 1962, Strong & Ray 1975, Masuzawa 1982, Trevawas 2005, Isnard & Silk 2009, Kato *et al.* 2012). (Strong & Ray 1975, Putz 1984, Schnitzer & Bongers 2011). Los individuos trepadores que localizan un soporte, frente a los que no lo consiguen, tienen mayor rendimiento fisiológico, reproductivo, biomasa, abundancia y menor herbivoría (Putz 1984, Gianoli 2003, 2004, 2015, Gianoli & Molina-Montenegro 2005, González-Teuber & Gianoli 2008, van der Heijden & Phillips 2009, Gianoli & Carrasco-Urra 2014, Tabla 1, Figura 2). La proximidad de las trepadoras al hospedero es un factor importante para escogerlo, entre más cerca al árbol es más factible que la trepadora lo seleccione y el patrón de selección puede estar determinado por la dirección hacia la cual las lianas se extienden vegetativamente (Roeder *et al.* 2015, Figura 3). Pero no hay un mecanismo general que determine cómo una trepadora selecciona al árbol más cercano. Si una trepadora soluciona el problema de localizar un soporte adecuado, y crece hacia este colonizándolo, es un comportamiento esperable desde un punto de vista adaptativo (Hegarty 1991a, Gianoli 2015).

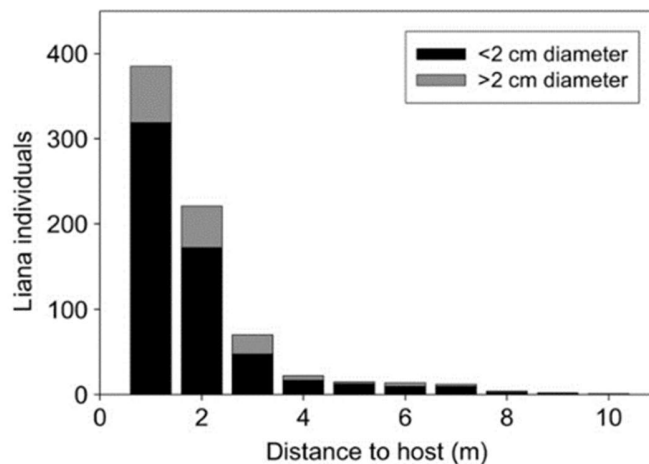




**Figura 1.2.** Los individuos que trepan un soporte tienen menor herbivoría y mayor abundancia, junto con rendimiento reproductivo (Figuras tomadas de Gianoli & Molina-Montenegro 2005, González-Teuber & Gianoli 2008)

	SUN		SHADE	
	SUP	NON	SUP	NON
Length of main stem (m)	1.01 ± 0.07	0.86 ± 0.06	*2.04 ± 0.11	1.33 ± 0.07
Stem thickness (mm)	*2.08 ± 0.05	1.67 ± 0.03	*1.61 ± 0.03	1.33 ± 0.03
Shoot biomass (g)	13.00 ± 0.78	11.80 ± 0.71	6.65 ± 0.52	5.12 ± 0.32
Number of flowers <sup>2</sup>	18.1 ± 3.6	11.9 ± 3.7	—	—

**Tabla 1.1.** Rasgos del tallo y reproductivos de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) sustentan que ascender un soporte, en condiciones del alta o baja disponibilidad lumínica, confiere mayor biomasa y número de flores (Tomado de Gianoli 2002).



**Figura 1.3.** Independiente de su diámetro los individuos seleccionan al hospedero más cercano (tomado de Roeder et al. 2015).

El comportamiento en plantas se ha enfocado en la habilidad de tomar decisiones adaptativas, basadas en indicios y señales que perciben del ambiente (Novoplansky 2009, Kato et al. 2011, 2012, Calvo et al. 2016, White et al. 2022), solo algunos estudios han abordado el significado ecológico del comportamiento en trepadoras y la importancia de localizar un árbol hospedero (Strong & Ray 1975, Gianoli & Molina-Montenegro 2005, González-Teuber & Gianoli 2008, Kato et al., 2011, 2012a, 2012b, Gianoli & Carrasco-Urra 2014, Roeder et al. 2015, Kato 2019). La información ambiental, o su ausencia, asociada con la distribución espaciotemporal de recursos es importante para las plantas porque en el ambiente anticiparse, adelantarse y/o interferir en obtener recursos puede reflejar una ventaja (Ballaré et al. 1987, Novoplansky et al. 1990, Aphalo & Ballare 1995, Alonso 1997, Aphalo et al. 1999, Blanke et al. 2000, Mangan et al. 2003, Runyon et al. 2006, Lee et al. 2009, Novoplansky 2009, Cahill 2019, Calvo et al. 2020).

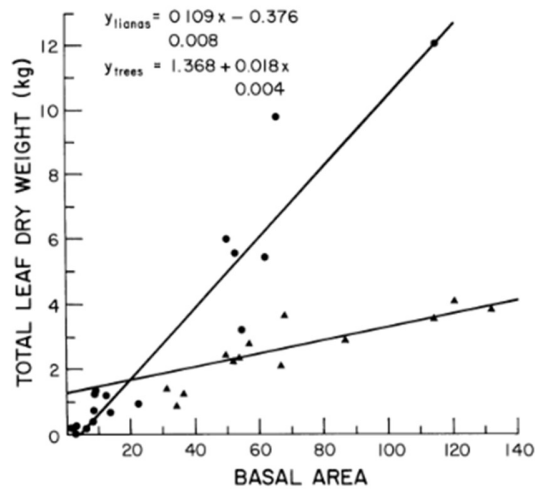
El tropismo es un comportamiento direccional, fisiológico o morfológico, potencialmente reversible y rápido, en respuesta a un estímulo físico direccional (o señal ambiental) que experimenta un individuo durante el curso de su vida (Stankovic et al. 1998, Karban 2008, Molas & Kiss 2009, Trevawas 2009). En las plantas los tropismos de los distintos órganos, hacia o alejándose de un estímulo, contribuyen a su éxito ecológico porque orientan hacia ambientes más adecuados, alejan de aquellos desfavorables, permiten competir por recursos y mejoran la

adecuación biológica de un individuo (Stankovic et al. 1998, Esmon et al. 2005, Iino 2006, Trewavas, 2003, 2005, 2006, Gilroy 2008, Whippo & Hangarter 2009). La sensibilidad al espectro de luz producida por la sombra actúa como señal anticipatoria, lo cual les permite a las plantas percibir y responder a la presencia de recursos (Ballaré et al. 1987, Aphalo et al. 1999). Se espera que estos comportamientos muestren ajustes a la disponibilidad de recursos, y que sean más importantes en plantas jóvenes porque se pueden relacionar con su futuro ambiente competitivo (Bloom et al. 1985, Runyon et al. 2006, Novoplansky 2009).

En plantas reptantes de trepadoras con raíces adventicias o zarcillos adhesivos, y entre ellas la especie más importante en bosques templados europeos (*Hedera helix* L., Metcalfe 2005), un comportamiento direccional propuesto para localizar el árbol hospedero, y ser punto de partida en el ascenso al dosel, es dirigirse hacia la zona más oscura a lo largo del horizonte –“tropismo negativo” (Strong & Ray 1975)– e involucra calidad del espectro luminoso y cantidad de luz (Strong & Ray 1975, Ray 1987, 1992, Lee & Richards 1991, Ichihashi & Tateno 2011, Kato et al. 2011). Después, cuando la planta está sobre el soporte se dirige hacia la luz, presentando fototropismo positivo (Strong & Ray 1975). Este cambio conductual en la orientación del crecimiento en relación con la luz es un caso de cambio heteroblástico (Lee & Richards 1991) y es considerado como un ejemplo de adaptación (Futuyma 2005). En el tropismo negativo los brotes reptantes de las trepadoras se acercan más a su hospedero al disminuir la disponibilidad lumínica (Silvertown & Gordon 1989, Kato *et al.* 2011, 2012). Además, la exactitud (desviación estándar “s”) y precisión (promedio “ $\bar{X}$ ”) del ángulo de crecimiento de las plántulas hacia la base del árbol disminuyen con el aumento de la distancia a este (Strong & Ray 1975); y la probabilidad de dirigirse hacia la zona más oscura del hospedero aumenta con el diámetro del árbol seleccionado (Strong & Ray 1975). Sin embargo, no se ha analizado si el tropismo negativo, o cualquier otro comportamiento de localización direccional del hospedero, se presentan en trepadoras de bosques templados del hemisferio sur. Evaluar a nivel de individuo el comportamiento en plantas puede ayudar a comprender procesos a escalas ecológicas más grandes como patrones espaciales, distribución e interacción (Novoplansky 2009). Por ende, es relevante investigar a modo de primera pregunta y capítulo de esta tesis ¿Qué mecanismo subyace al éxito de esta especie en su búsqueda de árbol hospedero? Esto podría ser un componente que aporte al conocimiento del mecanismo de la selección del árbol hospedero y sea

parte de las causas de la marcada dominancia de *H. serratifolia* en el bosque de estudio, donde la mayor parte de los ambientes lumínicos dentro del bosque se distribuyen en la sombra (aprox. 65 % de los micrositios bajo 10% apertura del dosel; Lusk et al. 2006), y por lo cual dicho mecanismo resulta crítico.

En las zonas templadas las plantas trepadoras contribuyen con 6 - 10% de la riqueza y abundancia en especies leñosas, mientras que en el trópico representan 18 - 40% de la abundancia, diversidad de plantas leñosas y área foliar (Gentry & Dodson 1987, Gentry 1991, Hegarty & Cabbalé 1991, Phillips et al. 2005, Campanello et al. 2007, van der Heidjen & Phillips 2008, Schnitzer & Bongers 2002, 2011, Parthasarathy & Vivek 2015). Como consecuencia de dicho patrón ecológico, en general, las trepadoras influyen en tanto en la manera como se estructuran los bosques al competir con los árboles, porque reducen su sobrevivencia, crecimiento, regeneración, fecundidad y reclutamiento, como en el funcionamiento de los ecosistemas forestales (Putz 1980, Schnitzer & Bongers 2002, 2011, Parthasarathy & Vivek 2015, Schnitzer 2015). Por ejemplo, a nivel comunitario afectan la composición de especies arbóreas porque infestan con más frecuencia árboles de crecimiento lento, retrasando la sucesión vegetal (Schnitzer & Bongers 2002, 2011, Parthasarathy & Vivek 2015), lo cual puede influir en los patrones de dominancia de las especies y en consecuencia en su efecto sobre el funcionamiento ecosistémico. Las trepadoras difieren en su grado de influencia sobre la productividad primaria del bosque, contribuyendo con entre 1-40% del total de producción de hojarasca en bosques templados, subtropicales y tropicales (Riveros & Alberdi 1975, Hegarty 1990, Durán & Sanchez-Azofeifa 2015). En comparación con los árboles, las trepadoras asignan menos recursos a soporte estructural y más a biomasa foliar, elongación del tallo, raíz y reproducción; la mayor masa foliar en las trepadoras les confiere a una proporción dosel:tallo más alta que la encontrada en la mayoría de plantas leñosas que ellas infestan (Putz 1983, Schnitzer & Bongers 2002, 2011, Wyka et al. 2013, Ichihashi & Tateno 2015, Figura 1.4). Además, debido a que las trepadoras soportan una alta heterogeneidad de ambientes lumínicos, al crecer hacia y a través del dosel, esto favorece que presenten un alto recambio de hojas (Castellanos 1991, Putz & Hoolbrok 1991). Sin embargo, los estudios sobre esta influencia son en general escasos y mayormente hechos en bosques tropicales.



**Figura 1.4.** Teniendo la misma área basal, las trepadoras (círculos), en comparación con los árboles (triángulos), presentan mayor masa foliar (Tomado de Putz 1983).

La producción de hojarasca en los ecosistemas terrestres es un indicador de su productividad y factor clave en el ciclo de nutrientes, es la ruta primaria por la cual las especies que conforman las comunidades de plantas transfieren la materia orgánica proveniente de sus partes aéreas hacia el suelo, siendo la fracción aportada por las hojas (leaf litter) la más significativa (Pragasán & Parthasarathy 2005, Kusumoto & Enoki 2008, Mahli 2012, Zhang et al. 2014). La contribución cuantitativa de la hojarasca está estrechamente relacionada, y difiere, de acuerdo con las precipitaciones, temperatura, fluctuaciones estacionales, microorganismos del suelo, la diversidad de especies vegetales y estrategias de crecimiento (Gentry 1983, Binkley & Giardina 1998, Kusumoto & Enoki 2008, Tang et al. 2012). Por lo cual, su heterogeneidad espacial es causada por las diferencias intrínsecas en la arquitectura, estructura y composición de las especies dominantes del dosel (Ricklefs 1977, Burghouts et al. 1998, Saldaña & Lusk 2003, Pragasán & Parthasarathy 2005, Kusumoto & Enoki 2008). Asimismo, el efecto del aporte relativo proporcionado por una sola especie podría influir en el proceso ecosistémico del ciclo de nutrientes del bosque (Torti et al. 2001; Vilella et al. 2002; Santiago 2010, Vitousek et al. 2010).

La producción de hojarasca por parte de las trepadoras leñosas (lianas), las cuales contribuyen de forma marginal a la biomasa que se encuentra en los bosques ( $\leq 1-7.2\%$ ), es igual o mayor que la producida por los árboles (teniendo en cuenta el área basal), con registros de

grandes cantidades en bosques tropicales y subtropicales (Putz 1983, Hegarty 1990, 1991, Hegarty & Caballé 1991, Burghouts et al. 1994, Wright et al. 2004, Pragasan & Parthasarathy 2005, Tang et al., 2012). Por ejemplo, en un bosque lluvioso subtropical las trepadoras aportan 15-40% de la biomasa de hojarasca (Hegarty 1990, Hegarty 1991b). Los estudios ecológicos forestales relacionados con hojarasca describen la producción, o tasa de descomposición, de una especie o grupo de especies (Hora et al. 2008). Sin embargo, hay una tendencia a no incluir trepadoras, omitiendo que gran cantidad de hojarasca se debe en parte a su aporte (Gentry 1983, Hora et al. 2008). La contribución en términos de producción de hojarasca de trepadoras para bosques templados lluviosos del hemisferio sur, que a su vez comparen la productividad con especies leñosas dominantes del dosel y sotobosque, es un tema que no ha sido abordado. A pesar de que el éxito ecológico y dominancia podría estar relacionado con una alta productividad de hojarasca (Torti et al. 2001, Allison & Vitousek 2004, Grime 2006, Peh et al. 2011) y que, a su vez en bosques, como los templados lluviosos, las lianas pueden ser exitosas en ambientes dominados por la baja disponibilidad de luz (Carrasco-Urra & Gianoli 2009, Jiménez-Castillo & Lusk 2009, Gianoli et al. 2010, 2012, Valladares et al. 2011, Ichihashi & Tateno 2015; Ladwig & Meiners 2015), solo se tiene el registro en un solo rodal de bosque templado lluvioso de Chile (Bosque San Martín, Región de Los Lagos), donde las trepadoras aportan al total anual acumulado de hojarasca el 1.05% (Riveros & Alberdi 1978). Sin embargo, el estudio anterior corresponde a un rodal de bosque secundario en el que no está presente la especie trepadora masiva *Hydrangea serratifolia*, por lo que el efecto sobre la productividad primaria del bosque de esta especie, que es dominante en rodales maduros o primario en la zona del bosque templado lluvioso chileno, no ha sido evaluada previamente. Una posible medida de éxito ecológico de una especie vegetal es su tasa de producción primaria integrada en un periodo de tiempo, siendo esta la vía por la cual las especies leñosas transfieren la materia orgánica proveniente de su masa foliar hacia el suelo del bosque (Berendse 1999, Sayer 2006). Por ende, es importante investigar en un servicio ecosistémico como lo es la productividad primaria, mediante la aproximación de producción de hojarasca de *H. serratifolia*, estimar si hay una consecuencia relevante de su marcada abundancia a nivel ecosistémico. En el segundo capítulo de esta tesis se abordará entonces la pregunta de investigación ¿Cuál es la consecuencia de esta gran abundancia en la productividad primaria de un rodal de este tipo de bosque?

## OBJETIVO GENERAL

Identificar potenciales causas mecanicistas y consecuencias ecosistémicas asociadas a la abundancia y dominancia de la trepadora masiva *Hydrangea serratifolia* en un bosque maduro templado lluvioso del sur de Chile.

### *Objetivos específicos*

- Evaluar si *H. serratifolia* presenta un patrón de localización del árbol hospedero basado en el tropismo negativo.
- Cuantificar y comparar, frente a especies leñosas dominantes del dosel y sotobosque, en términos de producción de hojarasca, cual es el aporte relativo de *H. serratifolia*.

### Hipótesis de trabajo

#### La hipótesis del primer capítulo es:

*Si la baja disponibilidad de luz representa una señal direccional asociada con el patrón de localización del árbol hospedero, entonces la luz percibida por el grupo de brotes reptantes de *H. serratifolia*, que se dirigen a un potencial hospedero, será similar a aquella que perciben los brotes que se encuentran ascendiendo a los árboles, exhibiendo fototropismo negativo.*

#### La hipótesis del segundo capítulo es:

*Hydrangea serratifolia*, debido a su dominancia y forma de crecimiento, la cual le provee de una alta relación dosel:tallo y por lo tanto una mayor asignación de biomasa a copa que los árboles del dosel, muestra una contribución similar y sincronizada, en términos de producción de hojarasca, a la que presentan las especies leñosas dominantes del dosel y del sotobosque.

## CAPÍTULO I

Rodríguez-Quintero, W. D., Moreno-Chacón, M., Carrasco-Urra, F., & Saldaña, A. (2022). From dark to darkness, negative phototropism influences the support-tree location of the massive woody climber *Hydrangea serratifolia* (Hydrangeaceae) in a Chilean temperate rainforest. *Plant Signaling & Behavior*, 17(1), 2122244. DOI: 10.1080/15592324.2022.2122244.

**From dark to darkness, negative phototropism influences the support-tree location of the massive woody climber *Hydrangea serratifolia* (Hydrangeaceae) in a Chilean temperate rainforest.**

W. David Rodríguez-Quintero<sup>1, 3</sup>, María Moreno-Chacón<sup>1</sup>, Fernando Carrasco-Urra<sup>2</sup> & Alfredo Saldaña<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

<sup>2</sup>Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Talca, Talca, Chile.

<sup>3</sup>Centro de Ecología Aplicada Ltda, Príncipe de Gales 6465, La Reina, Santiago, Chile.

Correspondence: W. David Rodríguez-Quintero<sup>1</sup>

Barrio Universitario S/N, Departamento de Botánica, Casilla 160-C, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Bio-Bío, Chile.

Email address: wrodriguez@udec.cl



## ABSTRACT

Climbing plants rely on suitable support to provide the light conditions they require in the canopy. Negative phototropism is a directional search behavior proposed to detect a support-tree, which indicates growth or movement away from light, based on light attenuation. In a Chilean temperate rainforest, we addressed whether the massive woody climber *Hydrangea serratifolia* (H. et A.) F. Phil (Hydrangeaceae) presents a support-tree location pattern influenced by light availability. We analyzed direction and light received in two groups of juvenile shoots: Searching shoots (SS), with plagiotropic (creeping) growth vs. ascending shoots (AS), with orthotropic growth. We found that, in accordance with light attenuation, SS and AS used directional orientation to search and then ascend host trees. The light available to *H. serratifolia* searching shoots was less than that of the general forest understory; the directional orientation in both groups showed a significant deviation from a random distribution, with no circular statistical difference between them. Circular-linear regression indicated a relationship between directional orientations and light availability. Negative phototropism encodes the light environment's heterogeneous spatial and temporal information, guiding the shoot apex to the most shaded part of the support tree base, the climbing start point.

**Keywords:** Support-tree location; Woody root climber; Hydrangeaceae; Temperate Rainforest; Circular statistics; Negative phototropism.

## **Introduction**

Plants are not as passive as they appear, experiencing motion through timescales and distances not always apparent to human observers<sup>1,2,3</sup> (Mescher et al. 2009; Calvo & Trewavas 2020; Kumar et al. 2020). They actively forage for limited abiotic and biotic resources distributed in unequal quantity, quality, space, and time<sup>4-6</sup> (Cain, 1994; Cain et al., 1996; Karban, 2008). Foraging is an iterative process<sup>7</sup> (Oborny & Englert, 2012) based on searching (detecting resources), encountering (growth toward a potential resource) and decision-making (assessing whether it is worth the effort to obtain a resource)<sup>8-13</sup> (Kelly, 1990, 1992; Trewavas, 2009; 2014; Gianoli, 2015; Gruntman et al. 2017). This process is crucial and effective in young plants because it is directly related to the present and future competitive environment that they will experience through their ontogeny<sup>14-19</sup> (Bloom et al., 1985; Hutchings & de Kroon, 1994; Novoplansky, 1991, 2009; Novoplansky et al., 1990; Runyon et al., 2006).

In this context, plant tropisms, active responses involving acquiring and processing information from directional physical stimuli or environmental cues—coupled with plant modular structure—guide individuals toward favorable conditions (Stankovic et al., 1998; Trewavas, 2009, 2016; Esmon et al., 2005; Iino 1990, 2001, 2006; Karban, 2008; de Kroon et al., 2009; Molas & Kiss, 2009). Light performs a dual role in plants as the fundamental resource for photosynthesis and provides external environmental information (cues) as directional stimuli (Ballaré et al., 1987, 1999; Aphalo et al., 1999; de Kroon et al., 2009; Leuchner et al., 2012; Gagliano et al., 2016). When light availability is heterogeneous, plant shoots change their directional growth pattern (reorient) toward the optimal light intensity; they then assess the foraging efficiency of

obtaining the light and resources associated with light cues (Strong & Ray, 1975; Ray, 1979, 1992; Ballaré, 2009; Schmitt et al., 2003; Kato et al., 2011, 2012a, 2012b; Kato 2019; Gagliano et al., 2014, 2016; Trewavas, 2014; Wang et al. 2021).

Climbing plants rely on their attachment to suitable external supports through their vegetative structures and directional searching movements (Darwin, 1875, 1897; Strong & Ray, 1975; Putz & Holbrook, 1991; Ray, 1987, 1992; Larson, 2000; Isnard and Silk, 2009; Kato et al., 2011, 2012a, 2012b; Wyka et al., 2019). This group of plants also present a life-history strategy of extensive clonal growth, a principal driver that determines their local spatial distribution patterns, regeneration, colonization success, contributes to their abundance and resources foraging (Peñalosa, 1984; Sutherland & Stillman, 1988; Schnitzer & Bongers 2011; Ledo & Schnitzer, 2014; Mori et al., 2018). Clonal plants can employ as response to light competition three categories, considered as vertical (confrontational) growth, shade tolerance or lateral avoidance (Gruntman et al. 2017). Individuals successfully attached to a support-tree improve their light intake, are more abundant and present higher biomass, physiological yield, reproductive output, and lower herbivory than those unattached (Putz, 1991; Gianoli, 2002, 2004, 2015; Gianoli & Molina-Montenegro, 2005; González-Teuber & Gianoli, 2008; van der Heijden & Phillips, 2008; Gianoli & Carrasco-Urra, 2014).

In woody climbers with adventitious roots the plagiotropic (creeping) shoots and seedlings exposed to bright light, or even to low light intensity, grew toward dark sites and moved away from light, exhibiting *Negative phototropism* (Strong & Ray, 1975; Ray 1992; Kato et al., 2011, 2012a, 2012b, 2019). In the chiaroscuro of the forest floor, potential support-trees have been found in the darkest sectors (Strong & Ray 1975) and under shady conditions the climbing habit has also been found to be enhanced (Peñalosa, 1984; Gianoli 2001; Gianoli &

Molina-Montenegro 2005, González-Teuber & Gianoli 2008). Nevertheless, how the creeping shoots of woody climbers reach and ascend support-trees, thanks to an efficient search behavior, has received little research attention (Strong & Ray, 1975; Peñalosa, 1984; Ray, 1992; Sakai et al., 2002; Balcázar-Vargas et al., 2012; Kato, 2019); compared to studies regarding mechanisms that explain property components such as density, biomass, diversity or distribution of climbing plants (e.g. Gentry, 1991; Schnitzer & Bongers 2002, 2011; DeWalt et al., 2000, 2010, 2015; van der Heijden, 2008; Gianoli et al., 2010; Tang et al., 2012; Schnitzler et al. 2016).

In a southern Chilean temperate rainforest, the density of climbers was 66 individuals per 0.1 ha, with the native and woody root climber (liana) *Hydrangea serratifolia* (H. et A.) F. Phil (Hydrangeaceae) being the dominant species, with more than 52 individuals (Gentry, 1991; Gianoli et al., 2010). *H. serratifolia* is the only climbing plant that extends to the mature canopy, reaching up to 30 m long, covering 54% of trees in this forest, regardless of support-tree bark type, light requirements, or diameter (Carrasco-Urra & Gianoli, 2009; Jiménez-Castillo & Lusk, 2009). This species is shade-tolerant, with intermediate values of area-based photosynthetic capacity ( $A_{max}$ ) and dark respiration (Rd) rates, efficiently intercepts light and reduces gas-exchange rates to cope with the low-light availability found in the mature forest understory (Gianoli et al. 2012). Furthermore, *H. serratifolia* has registered the highest liana population density among 97 worldwide tropical and temperate mature forests sampled with the same methodology (Gentry, 1991). *H. serratifolia* presents two phases to attain resources: First, juvenile shoots—by plagiotropic growth—creep along the forest floor in search of a support-tree. They are singular, slender, and reddish, with ventral white adventitious roots ready to attach to a host (Marticorena et al., 2010) and a conspicuous apical greenish bud. The successful juvenile shoots, attached to a tree, climb it by orthotropic growth to access the increased light available in

the canopy. At this point, they switch their morphogenesis to the second and adult phase, becoming woody, brownish, and showing reproductive structures (pers. obs). The support-tree location pattern of *H. serratifolia*, based on the combination of the juvenile shoot response and spatial variation in forest environmental light, is essential to understand and subsequently link the multiple causes of the abundance, distribution, and dominance of this species in Chilean temperate rainforests.

This study addresses the question: Does the massive woody climber *H. serratifolia* present a support-tree location pattern influenced by light cues in a southern Chilean temperate rainforest? We compared the light received and the direction in two groups of juvenile shoots: Searching shoots (SS), with plagiotropic (creeping) growth versus ascending shoots (AS), with orthotropic growth. We hypothesized that, if low light availability represents a directional search cue associated with a support-tree location pattern, the light perceived and orientation from the SS group would be similar to those from group AS, exhibiting negative phototropism. The alternative working hypothesis would discard that low light availability is not a directional search cue nor related to a support-tree location pattern, evidenced by random values of light perceived and orientation in both groups (SS and AS).

## **Materials and Methods**

This study was carried out in the mature forest of Parque Nacional Puyehue (40°39' S, 72°11' W, 350 m.a.s.l.), a temperate rainforest at the western foothills of the Andes, in central-southern Chile. Parque Nacional Puyehue exhibits a maritime temperate climate, an annual precipitation of 3500 mm, and minimum and maximum annual average temperatures of 5.4°C and 13.8°C, respectively (Almeyda & Sáez, 1958; Armesto et al., 1994, 1996). We set up 8 randomly

sampling plots of 25 m × 5 m (0.1 ha total) in the forest understory—avoiding gaps, edges or different slopes—, all of them had the same northern facing exposure to prevent possible biases related to different sunlight time exposition.

Inside each plot, we registered the orientation degrees (directionality) of juvenile shoots with plagiotropic (SS = Searching shoots group) and orthotropic (AS = Ascending shoots group) growth, using a compass (Suunto<sup>®</sup> A-10, Finland) in relation to the direction of true magnetic north (directional vectors) and the degrees of the sunset across sampling days. For SS, we selected all those juvenile creeping shoots when they pointed to the closest potential support-tree < 2.5 m and not to dead ends (e.g., shadow of rocks, dens, or holes in the soil), to avoid possible confounding effects by distance (Roeder et al. 2015) or a possible automated growth toward darkness. We measured the directional orientation in each juvenile creeping shoot (SS) over its active apical bud. For AS, we defined as orientation reference (direction) the first successful shoot contact point (i.e., starts to climb toward the canopy) at the base of the support-tree trunk, to determine if the path taken on the ground leads it to find the support tree, not by chance. We chose all those juvenile shoots with orthotropic growth (AS) actively ascending with their adventitious roots attached to the first support-tree 50 cm above the ground (considering this as a measure of successful attachment). SS and AS were measured without differentiation in ramets and genets because it was difficult to identify their origin, although their dynamics and effects in the forest were comparable (Gerwing et al., 2006; Schnitzer et al., 2006; Campanello et al. 2007, Castagneri et al., 2013; Mori et al., 2018). We did not register tree identity, diameter, and density in potential vs. climbed support-trees because tree stem density has not proven to influence the liana-host selection (Roeder et al., 2015). *H. serratifolia* has also shown no support-tree type or diameter preferences (Carrasco-Urra & Gianoli, 2009; Jiménez & Lusk, 2009). Furthermore, we

chose SS and AS because allows us to compare if there are directional orientation and concordance between the present (SS) and past (AS) information acquiring shoots (Louâpre et al., 2012; Michmizos & Hilioti, 2019). SS and AS were expected to access the trunk face that receives less sunlight exposition (Southwest, SW), opposite from the trunk facing the sunrise (Northeast, NE).

In sampled plots, the light environment on the forest floor and the light radiation received by SS, previously used to register the directional orientation, were quantified using hemispherical photographs. We took a picture 0.3 m above the ground at the center of each plot to characterize the forest light environment. To depict the light availability received by SS we photographed each creeping shoot just above the active apical bud, as close to the ground as possible (8-10 cm). The photographs were taken with a digital camera (CoolPix 995, Nikon®, Tokyo, Japan), mounted and horizontally leveled on a tripod oriented north to south (by a Suunto® A-10 compass, Finland) with a fish-eye lens with a 180° field of view (FCE8, Nikon®). All hemispherical photographs were taken under homogeneous cloudy conditions, near dawn or dusk, to avoid possible bias due to diurnal natural light fluctuations. The quality of the photos was set at a fine resolution of 1:4 compression in a JPEG format. We calculated, using HemiView® software canopy analysis version 2.1 (2000, Delta-T Devices Ltd, UK) and the geographic location, in each hemispherical photo the indirect site factor (ISF), diffuse proportion of solar radiation expected to reach the point where photographs were taken (Valladares et al., 2011) and global site factor (GSF), considered as the total amount of diffuse and direct light that penetrates the canopy, reaching a specific point, relative to the amount that would be received with no canopy interception (Siderhurst et al., 2010), analogous to the percentage of photosynthetically active radiation (PAR) (Clark et al., 1993).

The percentages of diffuse light incidence (ISF %), registered in the forest light environment (inside plots) and above each creeping shoot (SS), were used to compare frequency histograms and density lines to determine whether there were any differences among the values obtained. Likewise, to quantify the light incidence received in the AS, we registered photosynthetic active radiation (PAR;  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) on the trunk base where each juvenile shoot with orthotropic growth was attached to the support-tree and on the opposite free trunk face ( $180^\circ$ ) using a LiCor 250A light meter (LiCor, Lincoln, NE, US). PAR readings on AS were carried out under cloudy conditions at noon, avoiding possible bias produced by the diurnal natural light fluctuations. At the same time, a full sun PAR measurement was taken outside the forest to convert the light availability of each ascending shoot into the maximum PAR percentage for future comparisons.

All directional data were analyzed with circular statistics (Batschelet 1981; Fisher, 1995; Mardia & Jupp, 2009; Jammalamadaka & Sengupta, 2001; Pewsey et al., 2013; Jona-Lasinio et al., 2020), previously used in plant distribution, (Drezner, 2006; García-González et al., 2016) and Dynophyceae movement (Ekelund & Häder, 1988). We assessed whether SS and AS presented: a) an oriented distribution, b) differences in their orientation distributions and c) a relationship between the perceived light availability and the directional search orientation toward the structural support. In SS and AS separately, we carried out the statistical hypotheses test sequence—Kuiper, Watson, and Rayleigh— (Barros et al., 2012), to examine the null hypothesis that SS and AS of *H. serratifolia* are distributed without showing a preferred orientation (uniform distribution, random orientation). These tests can evaluate if the directional data present evidence for uniform, von Mises and unimodal distribution, respectively (Barros et al. 2012). Through the Rayleigh  $z$  test, due its better performance in comparison with other commonly used tests



(Landler et al., 2018), we assessed if the sample data of SS and AS showed a single modal direction (Batschelet, 1981; Fisher, 1995; Barros et al., 2012; Landler et al., 2018),  $z$  value represents how large the mean length vector must be to indicate a nonrandom population, with values of more than 0.5 the hypotheses of randomness can be rejected (Morellato et al. 2010). The mean resultant length vector  $\rho$  of circular data of SS and AS measures the concentration of unimodal circular data [0, 1].  $\rho$  values close to 1 denote data strongly clustered around the mean direction (long vector length, reaching the circle border), while values close to 0 indicate data spread more evenly around the circle (short vector length, far from circle border) (Tremblay & Velazquez Castro, 2009, Pewsey et al., 2013; Agostinelli & Lund., 2017). After that, to analyze if the orientation distributions differed significantly between SS and AS, we applied the Watson's two-sample test of homogeneity to compare their directional means (Jammalamadaka & Sengupta, 2001; Agostinelli & Lund., 2017).

Linear-circular regressions (Fisher & Lee, 1983, 1992; Jammalamadaka & Sengupta, 2001) were also performed separately for both types of juvenile shoots (SS and AS) to test a possible relationship between shoot direction and the light radiation received. The circular response variable is the directional orientation measured in degrees, and the linear explanatory variable is light availability, quantified by the GSF (%) for SS and PAR (%) for AS (as a meaningful predictor), respectively. A general procedure is not yet available to quantify and measure circular-linear correlations with well-defined properties (Kempster et al., 2012).

Currently, measures of the Hippocampal phase precession weakly depend on prior knowledge of the data (Kempster et al., 2012) and associations between two circular variables or correlations (with transformations) for linear-linear data analyses (Fisher, 1995; Zar, 1999; Fisher & Lee, 1983, 1992; Jammalamadaka & Sengupta, 2001). Finally, in AS to compare whether the values of

light incidence received (PAR %) differed between the support-tree trunk face where the juvenile *H. serratifolia* shoots were found ascending and the opposite trunk face, we used a Paired *t-Test* to determine the difference between the two means (Zar, 1999).

All analyses were conducted in the R software environment 4.0.3 (R Core Team 2015), with a 5% significance level using the “circular” (Agostinelli & Lund., 2017, version 0.4-93), “CircStats” (Lund & Agostinelli, 2018; version 0.2-6) and “NPCirc” (Oliveira et al., 2014) packages; including the functions CircularBoxplot (Buttarazzi et al., 2018), lm.circular (Agostinelli & Lund., 2017; version 0.4-93) and kern.reg.lin.circ (Oliveira et al., 2014), implementing Local-Linear estimators to obtain graphical trend lines (Di Marzio et al., 2013).

## Results

*H. serratifolia* searching and ascending shoots presented a significant deviation from a uniform distribution (Figure 1, Table 1). A total of 124 individual of *H. serratifolia* juvenile shoots were found in 0.1 ha. We measured 70 juvenile shoots with plagiotropic (creeping) growth (SS = Searching Shoots), and 54 ascending on support-trees with orthotropic growth (AS = Ascending Shoots). The orientation distribution of SS and AS, observed by density lines and rose diagrams, cover the angle range of [135°; 315°] (Figure 2.1A-2.1C). The frequency distribution shows that SS and AS share significant frequencies-in orientation degrees-to creep and ascend on the support tree, among [160°;180] and [225°;250°] (Figure 2.1A-2.1C). In detail, SS on the forest floor exhibited an average directional orientation of  $226.2^{\circ} \pm 0.92^{\circ}$  (mean  $\pm$  SD), toward southwest (SW), and an inter-quartile range of [180°;260°] (Table 1, Figure 2.1B). AS were oriented, on average, at  $205.8^{\circ} \pm 0.90^{\circ}$  (mean  $\pm$  SD); with a tendency to climb on south-southwest (SSW) side of the host tree trunk and an inter-quartile range of [160°;235°] (Table 1, Figure 2.1D). Both

groups of juvenile shoots tended to creep –or climb– on the support tree trunk face that receives less sun exposition, considering the frequency in sunset degrees measured along the sampling days (Figure 1A – 1C) and the sunrises in the northeast, NE.

We found using the circular hypotheses test sequence that SS and AS directional data were not uniform distributed (SS *Kuiper's test*,  $N=70$ ,  $V=4.414$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ; AS *Kuiper's test*,  $N=54$ ,  $V=3.475$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ), fit the von Mises distribution (SS *Watson's test*;  $N=70$ ,  $U^2=1.632$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ; AS *Watson's test*,  $N=54$ ,  $U^2=1.219$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ), and displayed single directional orientation tendencies (SS *Rayleigh's uniformity test*,  $N=70$ ,  $z = 0.6644$ ,  $p\text{-value} = 3.79 \times 10^{-14}$ ; AS *Rayleigh's uniformity test*,  $N=54$ ,  $z = 0.6535$ ,  $p\text{-value} = 9.67 \times 10^{-11}$ ). Rayleigh's uniformity test  $z$  values for SS ( $z = 0.6644$ ) and AS ( $z = 0.6535$ ) with values of more than 0.5 in the mean length vector indicate that they are nonrandom. Furthermore, no statistically significant differences were found between the mean directions  $\mu$  (orientation) of the two groups of juvenile *H. serratifolia* samples. (*Watson's two sample test*,  $N_1=70$  SS sample size,  $N_2=54$  AS sample size, critical value = 0.268,  $U^2 = 0.1454$ ).

The linear-circular regressions suggested a possible relationship between directional orientation (circular response variable) and light availability (independent linear predictor) for *H. serratifolia* SS (GSF %,  $N=70$ ,  $\hat{\mu} = -2.04$  radians,  $\hat{\kappa} = 1.82$  and  $\hat{\gamma}_1 = -0.008$ , S.E. = 0.005,  $p\text{-value} < 0.01$ ; Appendix 1) and AS (PAR %,  $N=50$ ,  $\hat{\mu} = -2.54$  radians,  $\hat{\kappa} = 1.83$  and  $\hat{\gamma}_1 = -0.075$ , S.E. = 0.039,  $p\text{-value} = 0.028$ ; Appendix 1). The results propose that SS ([7;13] GSF%) and AS ([0.5; 1.5] PAR%) oriented toward the mean direction presented lower light availability values than those oriented away from that direction (Appendix 1). Thereby, the orientation angle of shoots (considering the concentration as well as the mean direction of the distribution of the circular response variable) may be influenced by low values of light availability (linear

predictor). Light attenuation influences the directional support-tree pattern of *H. serratifolia* shoots. Furthermore, we found that the diffuse light (ISF %) received by *H. serratifolia* searching shoots (SS) presented a range of lower values ([0; 0.15] ISF %) than those obtained on the forest floor, evidenced by the differences in frequency distributions and density lines between this group and the general forest light environment (Figure 2.2). Finally, we also found differences between the percentage values of photosynthetic active radiation (PAR %) received by the support-tree trunk face (mean = 1.31) where *H. serratifolia* juvenile shoots were ascending and the opposite (mean = 2.27) free trunk face (Paired *t-Test*,  $df = 36.39$ ,  $t = -4.125$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ).

## Discussion

*H. serratifolia*, a massive and successful woody climber (liana) in Parque Nacional Puyehue, presented a directional pattern of support-tree location based on light attenuation and shoot orientation, with goal-directed biological motion. Searching shoots (SS) were found in reasonably dark sites on the forest floor (Figure 2.2) and ascending shoots (AS) in very dark sites on support-tree trunks that receive little light exposition. Both groups of juvenile *H. serratifolia* shoots were oriented toward the southwest, with no circular statistical difference among them (Figure 2.1, Table 2.1) and a circular-linear relationship between the direction (orientation angles) and light availability perceived (Appendix 1). Support-tree location, including perception and action, requires precision (Strong & Ray, 1975; Ray, 1979, 1987, 1992) and a speed-accuracy trade-off, where rapid and impulsive movements are prone to be more inaccurate than slower and more cautious actions (Guerra et al., 2019; Ceccarini et al., 2020).

Climbers are ecological perceivers of possible interactions and key invariant environmental information, such as the opportunity to reach a support that is worth climbing,

where perception of affordances and support-tree location mechanisms constitute the climber-support coupled system, considered as a continuous cyclic loop (Strong & Ray, 1979; Melzer et al., 2010, 2012; Calvo, 2016; Calvo et al., 2016, 2014 2017a, b; Abramson & Calvo, 2018; Kato, 2019). In functional terms, plant orientation towards a potential support is similar to an animal running toward its prey (Lee et al., 1998, 2009; Carello et al., 2012; Gianoli, 2015; Calvo et al., 2017a; Abramson & Calvo, 2018, Calvo & Trewavas 2020a), suggesting the ability to process the features of the support, with a goal-directed and anticipatory behavior (Segundo-Ortin & Calvo, 2019). This study is the first one related with support-tree location by climbing plants in Chilean temperate rainforests.

Negative phototropism, with intrinsic variability while remaining stable and predictable across many climbing plant species, indicates growth or movement away from the light, based on light attenuation and evidenced with a directional pattern of plagiotropic (creeping) shoots and seedlings exposed to bright light, or even to low light intensity (Kataoka, 1990; Kato et al. 2011, 2012a, 2012b). This directional pattern can be explained by the inverse square law, which states that light intensity is attenuated in inverse proportion to the square of the distance from the light source (Kato et al. 2012; Fei et al., 2018). Previous findings related with support-tree location and low-light availability as cue (e.g., Strong & Ray, 1975; Ray, 1992) could be considered cases of negative phototropism (Kato, 2019). Balcázar et al. (2012) suggested that *Heteropsis* spp. randomly search for support –without light availability or directional statistical measurements– because their seedlings were found ascending unsuitable support-trees. A random search effort implies pointless plant resource investment (Hutchings & de Kroon, 1994); when climbing plants move toward a high light availability, they veer away from support (Darwin, 1875). Support-trees are a fundamental resource not regularly granted to woody climbers; they provide the darkest

sector of the horizon in the chiaroscuro of the forest floor (Strong & Ray, 1975). Negative phototropism, as an active response involving acquiring and processing information (light discrimination), allows climbing plants to be attracted and reach the darkest side of the support-tree base, to ascend toward the forest canopy (Kato et al., 2011). We found in *H. serratifolia* juvenile shoots that low light availability represents a search cue associated with a directional support-tree location pattern based on light attenuation (Appendix 1), exhibiting negative phototropism. The orientation and light received by searching (SS) and ascending (AS) shoots of *H. serratifolia* are similar between them (Figure 2.1, Table 2.1). These outcomes support our alternative work hypothesis and discard the fact that *H. serratifolia* juvenile searching (SS) and ascending (AS) shoots randomly search for support-trees. Negative phototropism greatly influences a shoot's ability to reach a support-tree. Furthermore, *H. serratifolia* juvenile shoots based on our work hypothesis, the selection of those individuals toward some potential support-tree and not toward dead ends, and the results obtained express the possibility that this plant present light discrimination, as it has been reported in previous studies (Wagner, 1909; Mancuso & Baluška, 2017; White & Yamashita, 2022) and may be a more refined process of perception and action, considered as cognitive behavior (Calvo, 2007; Calvo & Trewavas, 2020a; Segundo-Ortín & Calvo, 2021).

Support-tree location patterns of lianas (woody climbers) have been documented mainly in tropical (Strong & Ray, 1975; Peñalosa, 1984; Ray, 1992; Balcázar et al., 2012), north temperate or subtropical forests (Collins & Wein, 1993; Metcalfe, 2005; Campanello et al., 2007; Ladwig & Meiners, 2010; Melzer et al., 2010, 2012; Castagneri et al., 2013; Roeder et al., 2015; Leicht-Young et al. 2015; Mori et al. 2016). Factors including the characteristics of the support-tree, its proximity, and availability all strongly influence the selection by climbing plants (Strong

& Ray, 1975; Putz 1984, 1991; Campbell & Newbery, 1993; Talley et al., 1996; Schnitzer et al., 2000; Nabe-Nielsen, 2001; Schnitzer & Carson, 2001; Campanello et al., 2007; Roeder et al., 2015). Also, on the forest floor, under low light availability, when *H. serratifolia* shoots do not find a host tree, they have been observed as transient erect shoots, as has been the case of *Hydrangea petiolaris*, which plays the role of a seedling bank (Kato et al., 2014), thriving near the survival limit by its shade tolerance (Gommers et al., 2013). Our study, in a southern temperate rainforest, presents the inherent limitation of not controlling all the variables, including the microclimate (*e.g.*, wind, moisture) and ecological factors (*e.g.*, herbivory, competition) that could influence the circular distribution along with natural local scale orientation patterns (Tremblay & Velázquez-Castro 2009; García-González et al. 2016). Plants can sense several cues, biotic and abiotic vectors, including electrical, magnetic, or volatile organic compounds (Runyon et al., 2006; Trewavas, 2016; Calvo & Trewavas, 2020a, 2020b). This means that noise must be added to the relationship between light and direction accuracy. The support-tree location pattern presented in this survey is not enough to explain the dominance of *H. serratifolia*, though it is an important contribution to understand its natural history. A probable answer to explain the dominance of *H. serratifolia* in this temperate rainforest could be based on its characteristic traits set like infestation rate, shade tolerance, adventitious root climber, clonal nonrandom foraging, and exhibition of negative phototropism (as light discrimination), that could confer an environmental advantage over other coexisting climbing plants species in this temperate rainforest, due the high abundance of support-trees in this forest (Jiménez-Castillo & Lusk, 2009).

Clonal growth in climbing plants allows plagiotropic shoots to spread horizontally and influences the nonrandom foraging behavior for resources (Peñalosa, 1984; Cain, 1994; Evans &

Cain, 1995; Schnitzer et al., 2011; Ledo & Schnitzer, 2014; Waters & Watson, 2015; Mori et al., 2018). This anticipatory behavior, and clonal ability, incorporates epigenetic memory of past, present information, and environmental interactions (Louâpre et al., 2012; Latzel et al., 2016; Latzel & Münzbergová, 2018; Rendina-González et al., 2018). Shoot typologies aid in understanding the growth and branching patterns of woody climber stems, according to their dynamics in time and space (Peñalosa, 1984). If only present information prevailed, with no input from acquired memory, every juvenile shoot of *H. serratifolia* would start from scratch in the development of strategies to acquire its necessary resources; then the orientations of ascending and searching shoots of *H. serratifolia* should have differed in each growing season. An eternal and generational error-loop. The light discrimination, as negative phototropism exhibited by *H. serratifolia* juvenile shoots could be a demonstration of anticipatory behavior, showing that searching shoots are not attracted to any dark site in the chiaroscuro of the forest, they are attracted to shadows in the forest floor to find a lighter environment like the canopy. However, studies in the climbing plants species of this temperate rainforest are still lacking when it comes to clonal genetic diversity, population structure, (e.g. Arnaud-Haond et al., 2007; Torres-Díaz et al., 2013; Kamvar et al., 2015), physiological shoots integration (e.g. Huber & Hutchings, 1997; Song et al., 2013; Liu et al., 2016), community clonal growth and foraging (e.g. Alpert, 1995; Oborny & Bartha, 1995; Eilts et al., 2011; Klimešová et al., 2015).

Plant behavior (Cvrčková et al. 2009, 2016; Karban, 2015; Trewavas et al. 2020), intelligence (van Loon 2016; Trewavas, 2009, 2014, 2016; Calvo et al., 2020a) and cognition (Parise et al., 2020; Calvo & Trewavas 2020a) concepts have been discussed metaphorically and literally (Darwin 1875, 1897; Abramson & Calvo, 2018; Cahill, 2019; Segundo-Ortín & Calvo, 2019; Calvo & Trewavas 2020b). Nonetheless, a prevailing misconception is that a precise



scientific study is not viable without an unambiguous definition, even though the definition and the field of research could evolve together (Cvrčková et al., 2016; Miguel-Tomé & Llinás, 2021). The search for semantic purity in plant behavior has encouraged the tendency to reject important concepts and results in behavioral ecology, in the framework of ultimate causation (Cvrčková et al., 2009, 2016, Abramson & Calvo 2018; Segundo-Ortín & Calvo 2019; Cahill 2019). Plant physiology cannot explain plant behavior before a phenomenon appears. It is far more interesting and relevant to understand how plants live under a plural approach, discovering morpho-physiological, cognitive processes and ecological causes and consequences of their sensory systems. This broad approach allows us to understand how the transmission and integration of cues occur in real time, leading to survival and adaptation in ever-changing environments (Scorza & Dornelas, 2011; Chamovitz, 2018, 2020). Sensory biology is an emerging frontier in the study of the growth and functioning of climbing plants (Sousa-Baena et al., 2021) and the experimental test of the ocelli-based *plant vision* (e.g., Wagner, 1909; Mancuso & Baluška, 2017; White & Yamashita, 2022) would be the logical next step in our quest for understanding the plant sensory complexity. Future studies in *H. serratifolia* needs to have in account the possibilities that: 1) negative phototropism combined with the effect of gravitropism could guide and refine the growth in these plants and 2) how in physiological and behavior terms, *H. serratifolia* twin around toward the sunniest part of the support-tree and the concomitant switch in morphogenesis from juvenile to adult phase.

The selective foraging behavior response and resource acquisition pattern observed in *H. serratifolia* reflect its ability to adaptively assess, adjust and construct flexible information processes in ecological time, optimizing its performance in unpredictable and dynamic environments (Kelly, 1990, 1992; Oborny & Englert, 2012; van Loon, 2016; Trewavas, 2005,

2009, 2014; Marder, 2013; Calvo & Trewavas, 2020a). The genome level, with heritable variation, produces morphology and physiology, which sequentially guided by sensory information, develops behavior, and this, in turn, generates the fitness that selection can act upon (Nilsson, 2013). Behavior is a morpho-physiological inescapable sensory-guided consequence of natural selection, acting upon any living being, with an evolutionary function as an adaptive mechanism; a causal link exists between fitness and sensory systems (Mescher et al., 2009; Muñoz et al., 2017; Cahill, 2019; Calvo & Trewavas, 2020; Kumar et al., 2020; Parise et al., 2021). *H. serratifolia* explores the chiaroscuro on the forest floor, where low light availability represents specific and anticipatory information regarding a potential support-tree (causal pattern), due to the inherent, invariant, and interactive climber-support coupled system. Negative phototropism, as light discrimination, provides and represents a parsimonious influence to guide the shoots of *H. serratifolia* toward the support tree in the forest, cues of low light availability (“how”), its direction (“where”), and encoding spatial and temporal (“when”) information in the heterogeneous light environment.

### **Geolocation information**

The study location is “Parque Nacional Puyehue”, 40°39’ S/72°11’ W, central-southern Chile, at the western foothills of the Andes.

### **Acknowledgments**

W. D. Rodríguez-Quintero would like to thank Marleny Quintero, Barbara Toledo, Dr. Ernesto Gianoli and members of the Ecología Funcional Lab at the Universidad de Concepción. W. D. Rodríguez-Quintero was supported by CONICYT Grant 21140252 and FONDECYT 1181688

### **Disclosure statement**

The authors report no conflict of interest. There are no relevant financial or non-financial competing interests to be reported by any of the authors.

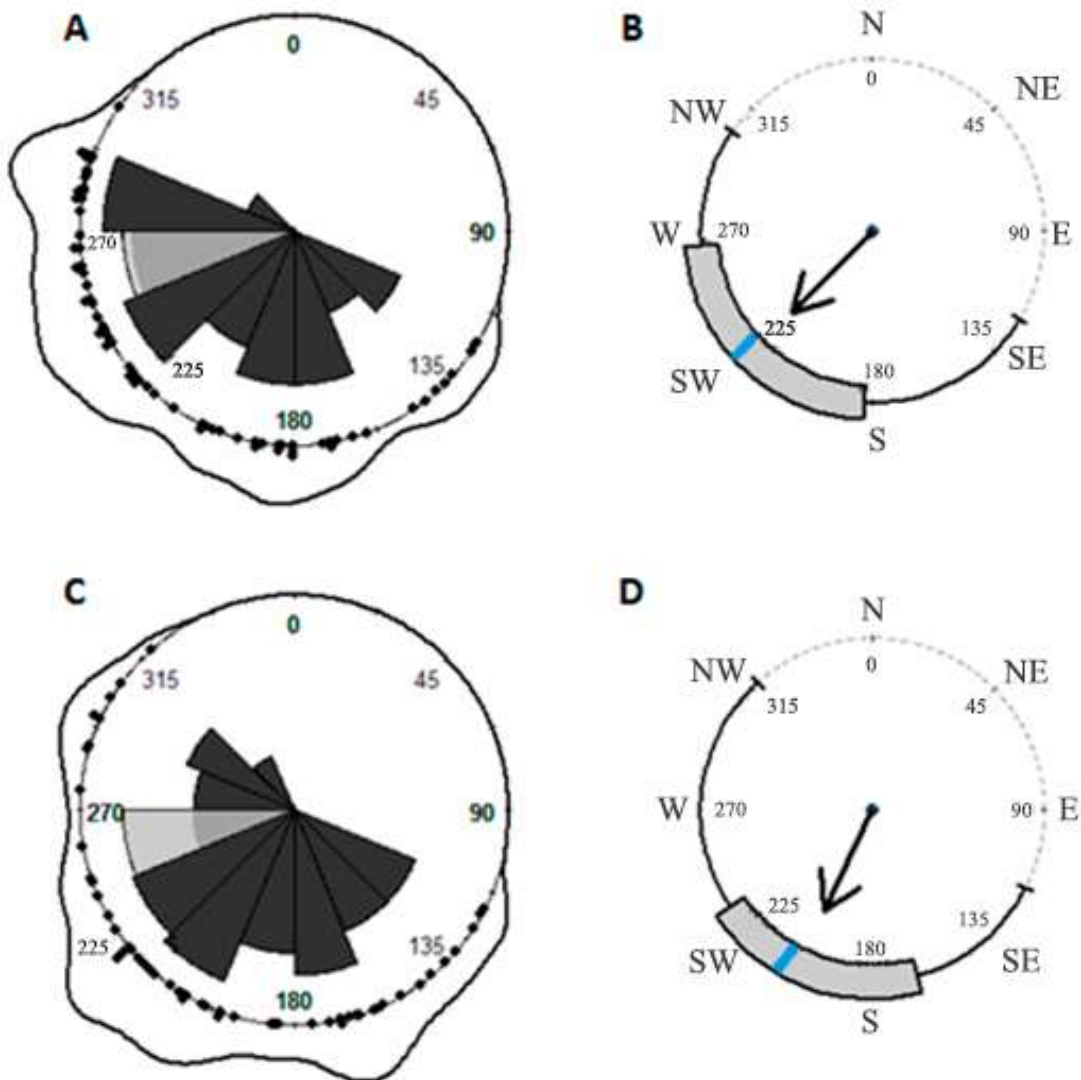
**Data availability statement**

All data and/or R codes that support the results of this survey are available from the corresponding author upon reasonable request.

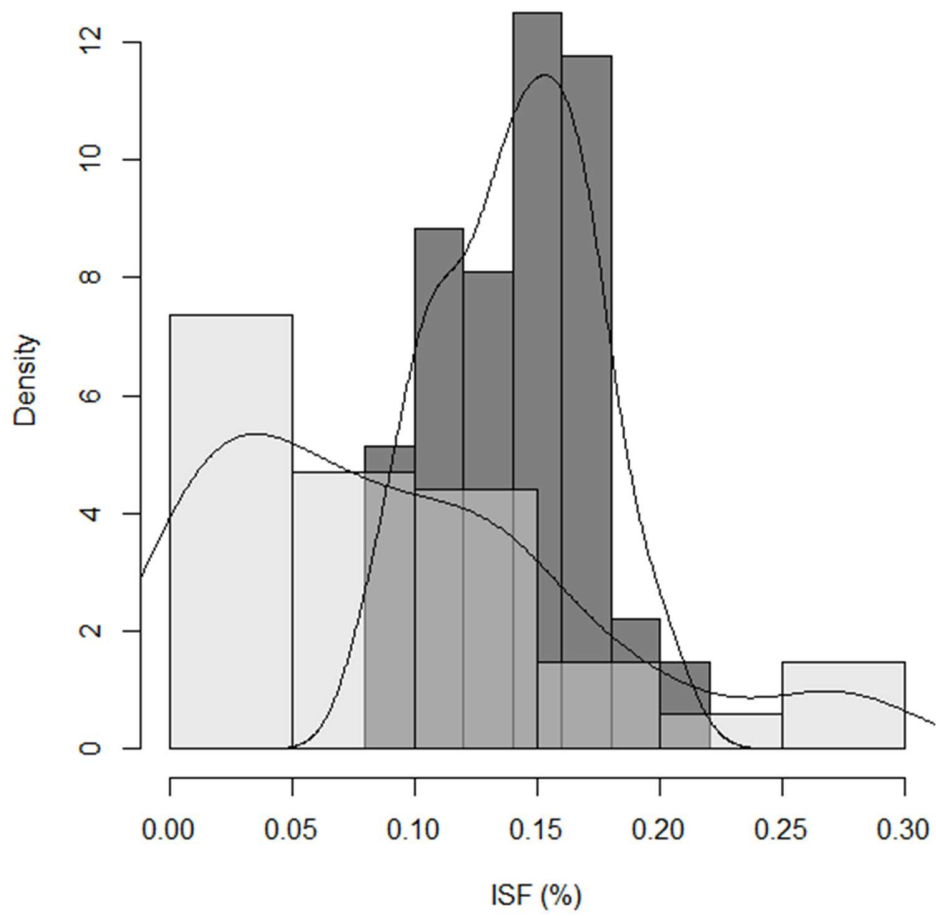
**Table 2.1.** Circular summary statistics for *H. serratifolia*'s juvenile searcher (SS) and ascending shoots (AS).

<b>Descriptive statistics</b>	<b>Searchers</b>	<b>Ascending</b>
<i>Mean direction (<math>\mu</math>)</i>	226.2°	205.8°
<i>Median direction</i>	228°	210°
<i>Mean resultant length (<math>\rho</math>)</i>	0.664	0.653
<i>Circular Variance</i>	0.336	0.347
<i>Circular Standard deviation (SD)</i>	0.92°	0.90°
<i>Circular Dispersion</i>	0.56°	0.57°
<i>Mean direction confidence interval 95%</i>	[211.83° ; 236.53°]	[191.03° ; 219.91°]

**Figure 2.1.** Rose diagrams, density lines and circular boxplots of *H. serratifolia* juvenile searcher (1A–1B) and ascending (1C–1D) shoots. Black arrows represent  $\rho$  (pointing to the mean direction) and blue line the circular median value. Light gray petal represents the frequency, in sunset degrees, along the sampling days. Dark gray petals represent the frequency distribution of SS, 1A, and AS, 1C, respectively. Black dots represent each individual orientation measurement for SS and AS over the circle (1A–1C).



**Figure 2.2.** Frequency histograms and density lines of diffuse light incidence (ISF %) registered inside the plots, forest light environment (dark grey bars), and above each SS measured individual (light gray bars).



**Supplementary material.** Photographs of searching (SS: SS1, SS2) and ascending (AS1, AS2, AS3) shoots. SS1 show evasion of dead ends (e.g., piece of wood) on the forest floor. SS2 show a coexisting species *Boquila trifoliolata* on the forest floor. AS group pictures show how the PAR measurements were made at the most shaded part of the support-tree base, as starting point to climb ascending to the canopy.

**SS1**



**SS2**



**AS1**



**AS2**



**AS3**



## CAPÍTULO II

Rodríguez-Quintero, W. D., Moreno-Chacón, M., Carrasco-Urra, F., & Saldaña, A. (2022). Contribution to litterfall production of the massive liana (woody climber) *Hydrangea serratifolia* (H. et A.) F. Phil. in a Chilean temperate rainforest. Enviado a Gayana Botánica, diciembre de 2023.

**Contribution to litterfall production of the massive liana (woody climber) *Hydrangea serratifolia* (H. et A.) F. Phil. in a Chilean temperate rainforest.**

W. David Rodríguez-Quintero<sup>1,3</sup>, María Moreno-Chacón<sup>1</sup>, Fernando Carrasco-Urra<sup>2</sup> & Alfredo Saldaña<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

<sup>2</sup>Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Talca, Talca, Chile.

<sup>3</sup>Centro de Ecología Aplicada Ltda, Príncipe de Gales 6465, La Reina, Chile.

Corresponding Author: W. David Rodríguez-Quintero<sup>1</sup>

Barrio Universitario S/N, Departamento de Botánica, Casilla 160-C, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Bio-Bío, Chile.

Email address: wrodriguez@udec.cl



## ABSTRACT

La caída de hojarasca representa la ruta primaria por la cual la materia orgánica de las partes aéreas de las plantas regresa al suelo, siendo la fracción aportada hojas (hojarasca) la más importante. *Hydrangea serratifolia* (Hydrangeaceae) es una de las trepadoras de mayor dominancia en los bosques templados lluviosos del sur de Sudamérica, y la especie para la cual se ha registrado la mayor densidad poblacional encontrada, considerando tanto bosques tropicales como templados. Por lo cual, a partir de su patrón de abundancia se investigó ¿Cuál es la consecuencia de esta gran abundancia en la productividad primaria de un rodal de este tipo de bosque? Para ello, se estimó su cantidad (productividad total anual) y aporte estacional (patrón temporal) entre 2011 – 2013, al interior del bosque templado lluvioso del Parque Nacional Puyehue, y se comparó con las cantidades y aportes estacionales producidos por las especies leñosas dominantes del dosel y sotobosque. En el primer año *H. serratifolia* produjo  $0.67 \text{ ton ha}^{-1}\text{año}^{-1}$  y en el segundo año  $0.47 \text{ ton ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ , lo cual representa el 12.4% y 10.8% de la hojarasca total del bosque colectada en cada uno de los años. El aporte estacional hojarasca de esta especie es unimodal, con periodos punta en noviembre-diciembre y valores que oscilaron en el rango de  $[13.77\text{--}20.08] \text{ gr/m}^2\text{mes}^{-1}$  para el primer año y  $[16.92\text{--}33.11] \text{ gr/m}^2\text{mes}^{-1}$  en el segundo año. El patrón estacional de *H. serratifolia* presenta un desfase temporal en su punto de mayor productividad, en comparación con los patrones y puntos de máxima productividad alcanzados por las especies leñosas dominantes del dosel (marzo-abril) y sotobosque (enero). El aporte estacional (mensual) de *H. serratifolia* no difiere del registrado por las especies leñosas dominantes del dosel a lo largo del tiempo, pero si lo hace del aporte observado en el grupo de especies leñosas dominantes del sotobosque. Una consecuencia ecológica de la abundancia de *H. serratifolia*, su aporte significativo de hojarasca y desacoplado espaciotemporalmente al aporte estacional de las especies leñosas dominantes del dosel, es mejorar la heterogeneidad de disponibilidad de materia orgánica en áreas dentro del bosque donde pueda estar presente infestado especies arbustivas o arbóreas. Lo cual destaca la importancia de esta especie trepadora masiva en la productividad primaria de un bosque maduro.

## INTRODUCTION

Leaf litter is the most significant fraction of total litterfall (Bray & Gorham 1964, Hora et al. 2008, Mahli 2012, Zhang et al. 2014), represents the primary pathway by which organic matter from aerial parts of the plant community returns to the soil (Pragasana & Parthasarathy 2005, Kusumoto & Enoki 2008, Tang et al. 2012) and could be exemplified by one species' effect on the ecosystem process of forest nutrient cycling (Santiago 2010, Vitousek et al. 2010). The litterfall, in contribution as quantity terms, differs among species, life form strategies (Gentry 1983, Binkley & Giardina 1998, Kusumoto & Enoki 2008, Tang et al. 2012) and litter dynamics in natural forest along with its spatial heterogeneity are influenced by season (Luizao & Schubart 1987, Maya & Arriaga 1996, Zhang et al. 2014), latitude (Bray & Gorham 1964), the different canopies' species architecture, structure and floristic composition (Ricklefs 1977, Burghouts et al. 1998, Saldaña & Lusk 2003, Pragasana & Parthasarathy 2005, Kusumoto & Enoki 2008); which are influenced by forest age (Norden et al. 2015, Souza et al. 2019). Forest litter has been employed in diverse ways, serving as a foundation for assessing net primary productivity (Moller et al. 1954, Kira 1967, Sanches et al. 2008), as an index reflecting seasonal phenomena associated with plant phenology (Klinge 1978, Yamashita et al. 1995), and as an indicator of ecosystem function (Klinge 1978, Purwanto & Tokuchi 2005).

Lianas (woody climbers) are important components of many forests worldwide (Gentry 1983, 1991, Schnitzer & Bongers 2002, 2011, Tang et al. 2012). Its abundance and expansion are increasing in most forest ecosystems, influencing on community composition, structure, dynamics, and nutrient cycling (Wright et al. 2004, Tang et al. 2012, Liu et al. 2017). Lianas depend on the attachment to external supports, overcoming the limitation of being self-supported (Stevens 1987), which allow them to allocate more resources to photosynthetic over woody tissues –high canopy:stem ratio– with a larger foliage mass than standing host trees (Hegarty & Caballé 1991, Castellanos et al. 1991, Teramura et al. 1991, Schnitzer & Bongers 2002). The leaf litter production by lianas, minor contributors ( $\leq 1-7.2\%$ ) of total forest biomass, is equal or greater than trees (basal area-based), with large amounts in tropical and sub-tropical forests (Hegarty 1990, 1991, Hegarty & Caballé 1991, Burghouts et al. 1994, Wright et al. 2004, Pragasana &

Parthasarathy 2005, Tang et al., 2012). However, the lianas contribution in leaf litter productivity for southern temperate rainforests and compared with dominant canopy and/or sub-canopy woody species is still unknown. Despite in these forests' lianas can succeed under shady, dense environments (Carrasco-Urra & Gianoli 2009, Jiménez-Castillo & Lusk 2009, Gianoli et al. 2010, 2012, Valladares et al. 2011, Ichihashi & Tateno 2015; Ladwig & Meiners 2015), and plant species ecological success and dominance could be related with a high leaf litter production (Torti et al. 2001, Allison & Vitousek 2004, Grime 2006, Peh et al. 2011).

*Hydrangea serratifolia* (H. et A.) F. Phil is a distinctive and native woody root climber (liana) of Chilean and Argentinean temperate rainforests (Marticorena et al., 2010). In this forest *H. serratifolia* presents a wide distribution and abundance in Chile, between Valparaíso and Aysén Regions (Marticorena et al., 2010), and could be found also in the Argentinian provinces of Chubut and Rio Negro (Anton & Zuloaga, 2023). In a Chilean old-growth temperate rainforest (Puyehue National Park) *H. serratifolia* is the dominant climber (Gentry 1991, Gianoli et al., 2010), registered the highest liana population density among 97 worldwide tropical and temperate mature forests sampled with the same methodology (Gentry, 1991), and may have an important role on leaf litterfall contribution. The evaluation of biomass production stands out as a key criterion for establishing correlations between ecosystem functioning and productivity within the forest ecosystem, influenced by floristic composition (Thakur et al. 2019, 2021); and the production seasonality, as timing and amount of litterfall of plant species, represents asynchronized pulse of nutrient input to the soil in the forests (Jaramillo & Sanford 1995; Souza 2019). The present study aimed to determine the influence of *H. serratifolia* on leaf litter production and seasonal variations on litterfall mass in a Chilean temperate rainforest. Therefore, ¿Does the massive liana *H. serratifolia* has a seasonal pattern and significant contribution to leaf litter productivity? We hypothesized that *H. serratifolia*, due its dominance and growth form, which provides a high canopy:stem ratio, shows a comparable and synchronized leaf litter contribution than dominant woody species. To accomplish that we measure the leaf litterfall productivity of *H. serratifolia*, canopy and sub-canopy representative woody species. This should lead us to determine the leaf litterfall contribution of *H. serratifolia*, its seasonal pattern and test contribution differences between

this liana specie and the two groups of woody species mentioned above, showing the importance of this massive specie in the primary productivity in this forest.

## **MATERIALS AND METHODS**

This study was established within a temperate rainforest in South-Central Chile (Puyehue National Park; 40°39' S, 72°11' W, 350-440 m.a.s.l); that exhibits maritime temperate climate, annual precipitation of 3500 mm, with annual minimum and maximum average temperature of 5.4°C and 13.8°C, respectively (Almeyda & Sáez 1958, Armesto et al., 1994, 1996). The mature forest area comprised broadleaved evergreen species exclusively (Lusk et al. 2003), with the dominant canopy woody species *Aextoxicon punctatum* R. et P., *Eucryphia cordifolia* Cav., *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde and *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.; along with the sub-canopy woody species *Caldcluvia paniculata* (Cav.) Don, *Dasyphyllum diacanthoides* (Less.) Cabrera, and *Myrceugenia planipes* (Hook. & Arn.) O. Berg. and *Rhamphitamnus spinosus* (Juss.) Moldenke. These two groups hereafter will be considered as canopy and sub-canopy woody species. Furthermore, we excluded the other woody climber species due that its dominance and abundance are not comparable with the values found by *H. serratifolia* in this forest (Gentry 1991, Gianoli et al. 2010, 2012; Valladares et al, 2011).

Litter was sampled using 8 traps of 0.5 m<sup>2</sup> each one, assembled with fine nylon net, attached to a wood frame 20-40 cm above the ground and randomly placed inside the old-growth forest. Litterfall collection was made along two years –at monthly intervals from April 2011 to March 2013– and samples were dried at 65°C, within the first five days after the collection date. Litter collected was divided by species groups (*H. serratifolia*, canopy and sub-canopy woody species) and organs (wood, fruits, and leaf), consequently dried and weighted another time. Month and annual leaf litterfall per trap were used to analyze our study hypothesis, treating each trap as a replicate, and *H. serratifolia*, canopy and sub-canopy species as separate groups for statistical purposes.

The mean values of month leaf litterfall of *H. serratifolia* and woody species groups mentioned above were compared and analyzed to obtain the seasonal pattern of each one. To test the differences in leaf litter contribution (dependent continuous variable) among

people *H. serratifolia*, canopy and sub-canopy tree species (dependent categorical variables) we performed an ANOVA with repeated measures, due that the groups are time dependent, because they were surveyed at several points in time-months, years-.Therefore, ¿Is there a significant difference in the leaf litter production between the dependent groups in terms of the mean? The alternative statistical hypothesis is that there is a significant difference between the leaf litter production between *H. serratifolia*, canopy and subcanopy woody species. The criterion to determine a statistically significant difference was a  $p$ -value < 0.05. All statistical analyses were conducted using Rstudio (RStudio Team 2020) in the R environment 4.2.2 (R Core Team 2023).

## RESULTS

The two-year amount of leaf litter production ( $\text{gr/m}^2 \text{ mo}^{-1}$ ), from April 2011 to March 2013, in Puyehue National Park showed a slight decrease between the first and the second year (Table 1), without any significant difference between them (Mann-Whitney test;  $W=1440,50$ ,  $p = 0,15$ ;  $\mu_{y1}=12.95$ ,  $n_{y1}= 63$ ;  $\mu_{y2}=10.20$ ,  $n_{y2}= 36$ ). The total leaf litterfall was 5.4- and 4.4-ton $\text{ha}^{-1}\text{year}^{-1}$  for each year, respectively. The leaf litter contribution of *H. serratifolia* in each year was 0.67- and 0.47-ton $\text{ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ , accounting with the 12.4% and 10.8% of total leaf litterfall collected, averaging between these two years in 11.6%. In the first year, the fraction of leaf litter provided by the canopy, and sub-canopy woody species was 3.76- and 0.98- ton $\text{ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ . In the second year, these two groups showed 3.06- and 0.84-ton $\text{ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ , respectively (Table 3.1).

The seasonal pattern of *H. serratifolia* leaf litter production has a unimodal peak period, with ranges per year in the mean amount of leaf litter production of [16.92–33.11]  $\text{gr/m}^2 \text{ mo}^{-1}$  in October and November of 2011, and [13.77–20.08]  $\text{gr/m}^2 \text{ mo}^{-1}$ , from October to December 2013. November 2011 and December 2013 were the highest productivity months with 33.11 and 20.08  $\text{gr/m}^2\text{mo}^{-1}$ , respectively. *H. serratifolia* shows a similar seasonal pattern in the mean leaf litter contribution ( $\text{gr/m}^2\text{mo}^{-1}$ ) with the canopy woody species, very steep peaks and drop periods, but desynchronized with the canopy and subcanopy peak productivity periods. The peak periods of the canopy species were found from October 2011 to April 2012 and November 2012 to January 2013. (Figure 3.1, Table 3.1). Furthermore, taking in account all the species the leaf litterfall seasonal pattern in this

forest also showed is unimodal, with a strong leaf loss between October and January (Figure 3.1). The mean values of month leaf litterfall production of *H. serratifolia* and woody species groups meet assumptions of normality, thus as we propose an ANOVA with repeated measures were performed followed by a Bonferroni post hoc test. We found that there was a significant difference between the groups,  $F = 21,12$ ,  $p = <.001$ . Thus, the null hypothesis was rejected. the null hypothesis and the calculation of the effect size (statistical power) Eta squared was  $\eta^2 = 0,48$ . According to Cohen (1988), the limits for the size of the effect are .01 (small effect), .06 (medium effect), and .14 (large effect). Furthermore, the post hoc test presents that *H. serratifolia* did not differ in leaf litter contribution in comparison with the dominant canopy woody species; but differs with a larger amount in leaf litter contribution compared with sub-canopy dominant woody species (Table 3.2).

## DISCUSSION

*H. serratifolia*, in the temperate rainforest of Puyehue National Park, registers a leaf litter contribution of 0.47- and 0.67-ton  $\text{ha}^{-1}\text{year}^{-1}$ , (Table 1) and shows a unimodal seasonal pattern (Figure 1). Jiménez-Castillo & Lusk (2009) commented that the probable leaf litter contribution of *H. serratifolia* would be around 11%. In our study, we go beyond just a commented number; we found that *H. serratifolia* accounted for 10.8% and 12.4%, between 2011 and 2013, of the total leaf litter registered in this forest, with an average contribution of 11.6%, presenting a consequence in this forest of this species dominance, abundance, growth form and high canopy: stem ratio. Riveros & Albedri (1978), in a humid forest in South-Central Chile, reported for climber species (non-*H. serratifolia* included) a leaf litter accumulation of 0.11-ton  $\text{ha}^{-1}\text{year}^{-1}$  and forest contribution of 1,05 %. In subtropical and tropical forests, the contribution percentage of total leaf litterfall by lianas ranges from 11-39% (Hegarty 1991, Wright et al. 2004, Pragasan & Parthasarathy 2005, Kusumoto & Enoki 2008). *H. serratifolia* percentage of leaf litterfall contribution is comparable with a another large and widely distributed liana, *Mucuna macrocarpa* Wall. (11%), in a subtropical Japanese forest (Kusumoto & Enoki 2008).

In the study forest, *H. serratifolia* shows similar values in total annual leaf litter production to sub-canopy woody species. A viable explanation is the seasonal pattern of steep peak-drop periods and month-higher values of *H. serratifolia* of leaf litter

contribution than those found in sub-canopy woody species, which have low and steady seasonal fluctuations (Figure 1). Regarding leaf litter amounts, the annual contribution of *H. serratifolia* must not be compared with the overall contribution of all dominant woody species of the canopy; it's unlikely that one single species provides a similar quantity that the group of woody plants mentioned above. But still, it's striking that 1) The mean month leaf litterfall contribution and the unimodal seasonal pattern -desynchronized in months- of *H. serratifolia* are comparable to those registered for canopy woody species (Table 1, Figure 1) and 2) the fact that just a single liana specie could contribute with more than the 10% of the total of leaf litter productivity reported in this forest. The seasonal pattern in this forest is according with Zang et al. (2014), for evergreen broadleaved temperate rain forests (EBL), a forest dominated by *Nothofagus truncata* in New Zealand (Bray & Gorham 1964) and the study made by Riveros & Albedri (1978) in a Chilean temperate rainforest (Figure 1). The annual leaf litter production in Puyehue National Park is in the range (of 4.7–6.0-ton ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) reported by Zhang et al. (2014) for EBL worldwide. But the annual amount is lower than another study in a similar forest that included all plant growth forms, and the sample size doubled ours (Riveros & Albedri 1978).

The outcomes of this study support partially our working hypothesis, discarding that the contribution of leaf litter and the seasonal patterns found between *H. serratifolia* and the dominant canopy and sub-canopy woody species are completely similar and synchronized. The fact that *H. serratifolia* contributes to similar amounts of mean month leaf litterfall with dominant canopy woody species and annually with dominant sub-canopy woody species, it's remarkable. A possible measure of ecological success of plant species is the biomass production integrated with a particular growth period, due that leaf litterfall seasonality is tightly related to plant vegetative phenology (Chave et al. 2009, Souza et al. 2019).

One ecological consequence of the massive abundance of *H. serratifolia* and its leaf litter seasonal pattern is that this species represents a significant desynchronized pulse of nutrient input -in comparison with the similar seasonal pattern of canopy and subcanopy woody species- enhancing the temporal and spatial organic matter heterogeneity and

primary productivity by itself, in areas inside the forest where it could be present infesting the host trees or shrubs. The key factor, influencing the spatial heterogeneity of organic matter and element dynamics on the forest floor -rather than spatial variations in decomposition rates across different locations- is the site-specific amount of leaf fall (Burghouts et al. 1998). At this forest scale the leaf litter dynamics of *H. serratifolia* contribute to the forest ecosystem functioning, due that the periodicity and synchronization of leaf fall between taxonomic groups determine the heterogeneity of litter on the forest floor (Burghouts et al. 1998). The results in primary productivity of this study show the importance of this massive liana, and due its high nutritional and decomposition rate, in comparison with the dominant canopy woody species (Saldaña et al. unpublished), highlight its importance in the forest nutrient cycling. A possible explanation of the desynchronized pulse of leaf litter productivity by *H. serratifolia* could be a different vegetative phenology strategy in comparison with the dominant woody species in this forest.

Future studies could compare the plant phenology strategy, decomposition, and nutrient release processes of *H. serratifolia* versus dominant woody species phenology, leaf litter, without detach local environment conditions and species composition.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

W. D. Rodríguez-Quintero thanks to Marleny Quintero, BT, and EcologíaFuncional Lab for their support. W. D. Rodríguez-Quintero was supported by CONICYT Grant [21140252] and FONDECYT [1181688].



Tabla 3.1. Annual amount and mean contribution of leaf litter produced by *H. serratifolia*, canopy and sub-canopy tree species. Different letters denote statistically significant differences between means ( $p < 0.05$ ) / Cantidad total y contribucion media producida por *H. serratifolia* y las especies arbóreas del dosel y sotobosque. Letras diferentes denotan diferencias estadísticamente significativas entre medias ( $p < 0.05$ ).

	Annual Amount (t ha <sup>-1</sup> year <sup>-1</sup> )	Mean contribution (gr/m <sup>2</sup> mo <sup>-1</sup> )	Relative annual amount (%)
Canopy species	3.76	19.60 <sup>a</sup>	69.50
Sub-canopy species	0.98	2.55 <sup>b</sup>	18.10
<i>Hydrangea serratifolia</i>	0.67	13.98 <sup>a</sup>	12.39
Total first year	5.4	-	-
Canopy species	3.06	15.93 <sup>a</sup>	69.91
Sub-canopy species	0.84	2.19 <sup>b</sup>	19.25
<i>Hydrangea serratifolia</i>	0.47	9.87 <sup>a</sup>	10.84
Total second year	4.4	-	-

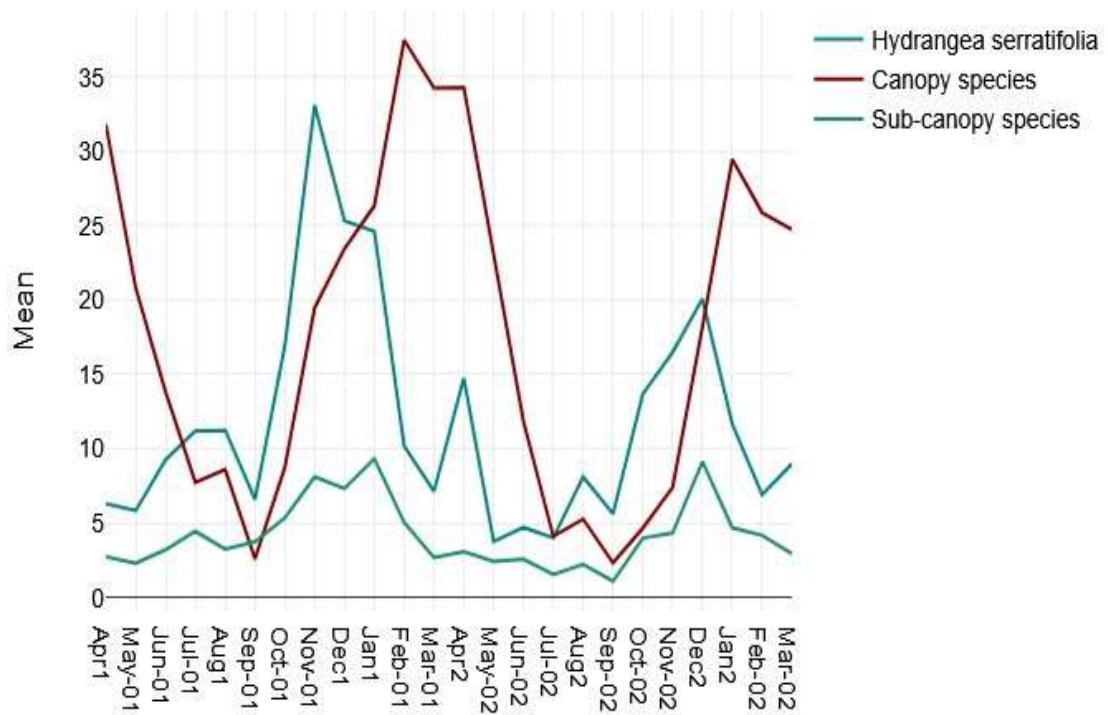
Tabla 3.2. Anova with repeated measures and Bonferroni Post-hoc test to assess the leaf litter produced by *H. serratifolia*, canopy and sub-canopy tree species. ANDEVA y post-hoc test de Bonferroni para evaluar la productividad de hojarasca de *H. serratifolia* y las especies leñosas dominantes del dosel y sotobosque.

	Type III Sum of Squares	df	Mean Squares	F	p	$\eta^2$
<b>Treatment</b>	2237,11	2	1118,56	21,12	<.001	0,48
<b>Error</b>	2435,87	46	52,95			

		Mean diff.	Std. Error	t	p	95% CI lower limit	95% CI upper limit
<i>Hydrangea serratifolia</i>	Canopy species	-5,83	2,613	-2,23	,108	-11,23	-0,42
<i>Hydrangea serratifolia</i>	Sub-canopy species	7,78	1,164	6,69	<.001	5,37	10,19
Canopy species	Sub-canopy species	13,61	2,248	6,052	<.001	8,96	18,26

Figure 3.1. Seasonal patterns of leaf litterfall (mean month productivity) of *H. serratifolia* (blue), Canopy (red), sub-canopy (green) tree species and species together (asterisk) from April 2011 – March 2013.



## DISCUSIÓN GENERAL

Las trepadoras herbáceas y leñosas (lianas) se han mantenido relativamente ignoradas en los estudios ecológicos de bosques tropicales y principalmente templados, en comparación con los árboles -el centro de atención-, debido a su poca importancia silvicultural y la dificultad en aplicar protocolos que permitan censarlas, medirlas y posteriormente modelar los resultados (Schnitzer et al. 2015; Muller-Landau & Pacala, 2020). Sin embargo, en las últimas dos décadas a partir del texto fundamental en la ecología de lianas de Putz & Mooney (1991) ha existido un incremento en el número de investigaciones enfocadas en identificar la importancia de este grupo de plantas y explorar las potenciales causas y consecuencias de su presencia y abundancia en los bosques templados y tropicales (e.g. Schnitzer & Bongers 2002, 2011, Schnitzer et al. 2014).

El incremento reciente en la abundancia de las lianas en las distintas áreas forestales del mundo se considera como un evento que ha generado cambios estructurales en los bosques, con importantes repercusiones a nivel de diversidad de plantas, composición comunitaria y funciones ecosistémicas (Schnitzer & Bongers 2002, 2011; Schnitzer et al. 2014; Muller-Landau & Pacala, 2020). Las lianas están presentes en todos los bosques templados, tanto del hemisferio sur como del hemisferio norte, pero cuales son las funciones ecológicas de su variación en diversidad y densidad al interior de ellos aún precisa de mayor entendimiento (Ladwig & Meiners 2015). La alta abundancia de lianas en algunos bosques templados muestra la necesidad de investigaciones que integren este fenómeno ecológico a la estructura del bosque, interacciones y procesos ecosistémicos (Ladwig & Meiners 2015), bajo un marco de causalidad-consecuencia a distintos niveles y escalas ecológicas. Los bosques templados del hemisferio sur tienen mayor abundancia que sus pares del hemisferio norte a consecuencia de sus diferencias históricas biogeográficas e inviernos más suaves (Qian & Ricklefs 1999, Hofstede et al., 2001, Gianoli et al, 2010). Por lo cual a partir del fenómeno de alta abundancia y dominancia *Hydrangea serratifolia*, dentro del bosque templado lluvioso se fundamenta el desarrollo de esta tesis doctoral con el objetivo principal de explorar e identificar potenciales causas y consecuencias asociadas este fenómeno a nivel de individuo y ecosistema.

En el primer capítulo la hipótesis de trabajo estableció que, *Si la baja disponibilidad de luz representa una señal direccional asociada con el patrón de localización del árbol hospedero, entonces la luz percibida por el grupo de brotes reptantes de *H. serratifolia*, que se dirigen a un potencial hospedero, será similar a aquella que perciben los brotes que se encuentran ascendiendo a los árboles, exhibiendo fototropismo negativo*. La hipótesis alternativa descartaría a la baja disponibilidad de luz como una señal que se relacionara con el patrón de localización del árbol hospedero, lo cual se podría evidenciar en la aleatoriedad de las direcciones que presentaran tanto el grupo de individuos de *H. serratifolia* que estaban a nivel del suelo del bosque o trepando al hospedero. Sin embargo, los resultados obtenidos indican que, se presenta la misma orientación direccional alineada con la atenuación de luz, en los individuos que buscan o ascienden a los soportes, influidos por el fototropismo negativo, confirmando la hipótesis de trabajo y descartando la alternativa. En los bosques templados los niveles de disponibilidad lumínica no determinan la abundancia de trepadoras, la apertura del dosel no es un factor influyente (Collins & Wein 1993, Gianoli et al. 2010); desestimando una causa abiótica como las variaciones en el ambiente lumínico, a partir de las perturbaciones, que en bosques tropicales explican la densidad de lianas (Schnitzer & Bongers 2002, Londré & Schnitzer 2006, DeWalt et al. 2010). En el bosque donde se realizó esta tesis las trepadoras, incluyendo a *H. serratifolia*, son sombra-tolerantes y si bien la disponibilidad del recurso lumínico está relacionada con sus tasas fotosintéticas y de crecimiento, esta disponibilidad no se asocia (al igual que la densidad y tamaño de los árboles hospederos) con la abundancia de trepadoras (Carrasco-Urra & Gianoli 2009, Gianoli et al. 2010, Valladares et al. 2011, Gianoli et al. 2012). A pesar de que hay amplias diferencias de disponibilidad de luz entre los bordes y el interior del bosque maduro, la abundancia y composición de especies trepadoras en este bosque es similar en los claros, áreas de bosque secundario y maduro (Gianoli et al. 2010).

Los individuos de *H. serratifolia* en el suelo del bosque son perceptores ecológicos de información ambiental y en términos funcionales su orientación hacia los árboles hospederos es mediante el fototropismo negativo; lo cual muestra la habilidad de procesar información del ambiente, con un comportamiento dirigido y anticipativo. Futuras investigaciones relacionadas con fototropismo negativo -y localización del árbol hospedero

en *H. serratifolia*- podrían centrarse en 1) Explorar cual es la calidad de luz que perciben los individuos que en el suelo localizan los hospederos (Relación Rojo-Rojo lejano F:FR); 2) Investigar cuales son los mecanismos fisiológicos y ambientales básicos que lo regulan; relacionados con las fototropinas que gobiernan la percepción de los individuos de *H. serratifolia*, posiblemente ligados a la absorción de luz azul y la dinámica regulatoria de las auxinas u otros componentes regulatorios a nivel celular (Kutschera & Briggs 2012, Morrow et al. 2018) y 3) Desarrollar experimentos que involucren explorar la toma de decisiones, evaluando hasta qué punto el cambio de estar creciendo en el de forma horizontal en el suelo a trepar depende de los beneficios de cada elección; lo cual permitiría ampliar el conocimiento en temas como el comportamiento de plantas y elecciones basadas en comportamiento que conduzca a una mejora en su éxito reproductivo (Trewavas 2014, Gagliano 2015, Gianoli 2015). El primer aporte de este trabajo y novedad en el área de la ecología de trepadoras (lianas), en concordancia con su objetivo general, es que permite vislumbrar una causa, a nivel de individuo, para explicar la abundancia y dominancia a escala local de *H. serratifolia*.

En el segundo capítulo se abordó una de las formas para investigar la dinámica de la energía en la naturaleza, mediante el análisis a nivel ecosistémico, en el cual se cuantifica la cantidad de energía transferida (Gosz et al. 1978). Para ello se evaluó la productividad primaria a través de la producción de hojarasca. Se buscó analizar entonces si la gran abundancia de *H. serratifolia*, medida en su producción de hojarasca y consecuente patrón estacional, tienen una consecuencia e influencia a nivel ecológico en el del rodal maduro de bosque templado lluvioso. Para ello se tuvo en cuenta 1) la estrategia de vida de las lianas relacionada con la asignación de recursos a biomasa foliar y tejidos de soporte, donde teniendo en cuenta el área basal, las lianas producen mayor biomasa foliar que los árboles (Putz 1983, Schnitzer & Bongers 2002); 2) que la hojarasca está estrechamente relacionada con la productividad primaria y 3) el factor de la estacionalidad y su influencia en el patrón de producción (Souza et al. 2019). La hojarasca es un enlace fundamental entre la diversidad de especies, la biomasa del bosque y los procesos biogeoquímicos; donde las diferencias en la cantidad y diversidad de aportes en la hojarasca han mostrado que afectan significativamente la variación espacial en las propiedades físicas de suelo, junto con la

disponibilidad y redistribución de nutrientes (Finzi et al. 1998). En general, después del establecimiento de las plántulas de las lianas sobre el tronco del árbol hospedero, como parte de su estrategia de vida al depender de los árboles como soportes estructurales (Stevens 1987), ascienden por sus hospederos hacia el dosel para obtener mejores condiciones lumínicas. La estrategia de crecimiento de las lianas implica tener una baja inversión en tejidos de soporte -en comparación con los árboles o arbustos- y aumentarla en masa foliar fotosintética; esto les confiere por una parte una relación dosel:tallo mucho más alta que sus hospederos, una alta productividad de hojarasca (Putz 1983) y la posibilidad de acceder a distintos ambientes lumínicos sobre el dosel -ya que pueden atravesar distintos hospederos y en el trayecto desde el ascenso hacia este (Schnitzer & Bongers 2002, 2011, Powers et al. 2004). Algunas lianas pueden prosperar bajo condiciones de poca disponibilidad lumínica y alta densidad (Gianoli et al. 2010, 2012; Leicht-Young et al. 2010, Leicht-Young & Pavlovic 2015, Valladares et al. 2011,) y algunas especies influyen la productividad de hojarasca en alrededor del 40% en los bosques tropicales y subtropicales, en igual medida o más que los árboles - comparando el aporte al tener la misma área basal- a pesar de contribuir solamente en un rango del 1-7.2% de la biomasa forestal (Hegarty 1990, 1991, Hegarty & Caballé 1991, Burghouts et al. 1994, Wright et al. 2004, Pragasan & Parthasarathy 2005, Hora et al. 2008, Tang et al., 2012). Sin embargo, la manera en la cual una especie podría influir en la productividad de un bosque templado, como consecuencia de su abundancia y dominancia tal como lo hace *H. serratifolia*, y además comparar sus valores frente a especies arbóreas dominantes del dosel y sotobosque no había sido explorado, -ni siquiera se conocían patrones estacionales-. La hipótesis de este capítulo de tesis fue: “*Hydrangea serratifolia*, debido a su dominancia y forma de crecimiento, la cual le provee de una alta relación dosel:tallo y por lo tanto una mayor asignación de biomasa a copa que los árboles del dosel, muestra una contribución similar y sincronizada, en términos de producción de hojarasca, a la que presentan las especies leñosas dominantes del dosel y del sotobosque”. En esta tesis se encontró como resultado que la producción de hojarasca de *H. serratifolia* es similar, en promedio mensual es a la que generan las especies arbóreas que dominan el dosel en el Parque Nacional Puyehue y diferente a las especies que dominan el sotobosque; y en términos anuales la productividad de esta liana se asemeja a la producida por las especies arbóreas dominantes del

sotobosque. El patrón estacional hallado de producción de hojarasca por parte de *H. serratifolia* no se genera al mismo tiempo que el patrón que presentan las especies arbóreas dominantes del dosel; este desfase trae como consecuencia para el bosque un aporte significativo de materia orgánica (hojarasca) en momentos donde no es común tenerlo, mejorando la heterogeneidad temporal y espacial en áreas donde esté presente *H. serratifolia* infestando árboles hospederos. Una consecuencia entonces de la masiva abundancia de *H. serratifolia* basada en su producción y patrón estacional de hojarasca es que el desfase temporal en su productividad -similar al de las especies dominantes leñosas del dosel- se traduce en una entrada de nutrientes que mejora la heterogeneidad de materia orgánica en el bosque; dado que la cantidad de hojarasca -más que la propia tasa de descomposición- influye fuertemente en la variación espacial (Burghouts et al. 1998). Además, a nivel ecosistémico, la periodicidad y sincronización influyen en la heterogeneidad de hojarasca en el piso del suelo (Burghouts et al. 1998). Por ende, el desfase temporal refuerza la importancia de la productividad de hojarasca de *H. serratifolia* en este bosque. Una segunda novedad entonces de esta tesis es registrar la productividad de hojarasca y respectivo patrón estacional de *H. serratifolia* relacionado con su aporte significativo en el bosque de estudio. A partir de los resultados obtenidos temporalmente, muestran que un factor clave es que *H. serratifolia* produce hojarasca antes, produciendo hojas más temprano, lo cual podría estar relacionado con una posible diferenciación en su fenología en comparación con las otras especies dominantes leñosas. Sin embargo, es necesario evaluar y comparar rasgos foliares entre *H. serratifolia* y las especies dominantes leñosas, que no se investigaron en esta tesis que podrían profundizar el entendimiento y la importancia de la productividad desacoplada de esta especie.

Los árboles difieren en los niveles de nutrientes y composición química, por lo que se esperaría que en el suelo bajo su dosel haya características únicas en la materia orgánica, ya que se espera que la mayoría de las hojas caídas sean del mismo árbol (Powers et al. 2004, Schnitzer & Bongers 2011). Pero las trepadoras, al adquirir sus nutrientes en un parche determinado del suelo del bosque y dadas las largas distancias que recorren entre el dosel de varios árboles, como consecuencia, pueden homogenizar por su hojarasca los nutrientes del suelo, oscureciendo la composición química específica determinada por la hojarasca de un árbol bajo su dosel (Powers et al. 2004, Schnitzer & Bongers 2011).

Además, de forma complementaria la hojarasca de trepadoras presenta un efecto positivo en sus hospederos; en el microambiente bajo el dosel pueden promover la descomposición de la hojarasca de su hospedero, a partir de su mayor calidad en hojarasca, incrementando la disponibilidad de nutrientes, calidad del suelo y por ende contribuyendo como consecuencia a un sistema eficiente de ciclaje de nutrientes (Tang et al, 2012). Se ha encontrado que varias trepadoras pueden tener mayor concentración por masa foliar de nitrógeno, fósforo y potasio que los árboles (Kusumoto&Enoki 2008, Wyka et al. 2013, Kazda 2015) incluyendo a *H. serratifolia* (Saldaña et al. sin publicar), convirtiéndose en componentes de almacenamiento y redistribución de nutrientes (Kazda 2015). Se ha encontrado que la hojarasca de las especies arbóreas por sí sola no tiene correlación alguna con los nutrientes del suelo; lo cual implica que de forma contrastante el total de hojarasca incluyendo otras especies podrían aportar como factores que dirijan la heterogeneidad de nutrientes en el suelo (Atapattu et al. 2020). Las diferencias en el contenido foliar de los bosques templados lluviosos entre especies son menores en bosques templados lluviosos, en comparación con los tropicales (Wieder et al. 2008; Yuan & Chen 2009). Por lo cual, explorar como estas diferencias en el bosque templado lluvioso -teniendo en cuenta no solo los árboles dominantes- influyen en las propiedades biogeoquímicas permanece desconocido y necesariamente abordable. Estudios a futuro a partir de los resultados obtenidos deberían dirigirse a determinar cuál es la tasa de descomposición de *H. serratifolia* en este bosque -explorando en áreas con árboles hospederos que estén infestados o no con individuos de *H. serratifolia*- si su presencia y consecuente productividad dada su abundancia homogenizarían o no los nutrientes del suelo bajo especies arbóreas dominantes del dosel y sotobosque. En el Parque Nacional Puyehue se conoce que las especies arbóreas difieren en calidad nutricional (Lusk et al. 2003) y que dicha diferencia determina variaciones en la disponibilidad de nutrientes en el suelo e indirectamente en la composición y abundancia de las especies en el sotobosque (Saldaña & Lusk 2003). Esto permitirá entender de mejor manera la dinámica a nivel de ciclo de nutrientes que ocurre en el suelo del sitio de estudio y permitirá complementar la consecuencia de la alta productividad de hojarasca producida por *H. serratifolia* entregada en esta tesis.



La abundancia de las trepadoras se regula y limita por la proporción de árboles infestados, la carga de lianas al interior de la copa de cada hospedero y la proporción del área que sea dominada por las trepadoras; tres distintas escalas que interactúan entre sí (Muller-Landau & Pacala 2020). Para entender las dos primeras escalas la aproximación más certera es mediante un marco ecológico del tipo relación parásito-hospedero; por lo cual dentro de las funciones que determinan la proporción de árboles infestados está la tasa de colonización o infestación (Muller-Landau & Pacala 2020) y esta tesis aporta al conocimiento de la ecología de trepadoras en esa dirección. La novedad de este trabajo está, por una parte, al abordar el mecanismo causal por el cual *H. serratifolia* puede infestar un árbol -análogo al concepto de transmisión de una enfermedad- siendo el paso previo clave y complementario a trabajos relacionados con tasa de colonización la disponibilidad, proporción de hospederos y la disponibilidad lumínica dentro del bosque (Carrasco-Urra & Gianoli 2009; Jiménez-Castillo & Lusk 2009, Gianoli et al. 2010, 2012, Valladares et al. 2011). Donde la mayor parte de los ambientes lumínicos dentro del bosque se distribuyen en la sombra (aprox. 65 % de los micrositios bajo 10% apertura del dosel; Lusk et al. 2006), y por ende dicho mecanismo resulta crítico. Asimismo, la novedad de este trabajo consiste en abordar como consecuencia del patrón de hojarasca de *H. serratifolia* mostrando que existe, por el desacople en los meses de productividad de hojarasca en comparación con las especies leñosas dominantes del bosque, un aporte significativo que influye en la heterogeneidad espacial en el suelo del bosque impactando posiblemente propiedades físicas del suelo, disponibilidad y ciclaje de nutrientes. Lo cual permitirá a futuro abordar preguntas relacionadas con la variación en la abundancia de lianas y el grado de infestación en las escalas inter copa del hospedero y al interior del bosque.

El éxito ecológico de una especie en un determinado lugar puede verse reflejado por la abundancia y dominancia que presenta. Las causas y consecuencias son una relación entre factores que operan a distintos niveles que permiten entender en cómo y por qué se presentan fenómenos ecológicos. El vínculo intrínseco de los dos capítulos de esta tesis se basa en el patrón de abundancia de *H. serratifolia* y su historia natural en el bosque templado lluvioso. Esto, porque dicha abundancia depende de la localización del hospedero para poder acceder al recurso limitante que es la luz, etapa crítica en el desempeño de los

individuos de esta especie, y además esta abundancia determina su influencia relativa sobre la productividad primaria del bosque. Las lianas con mecanismo de trepado de raíces adventicias tienen una estrategia general de tipo oportunista de “sentarse y esperar” que es fundamental para su éxito en los bosques templados (Ichihashi & Tateno 2011, 2015, Ladwig & Meiners 2015; Leicht & Young 2015; Sfair et al. 2018). Y un factor para la colonización es la habilidad de algunas especies de expandirse a sitios disponibles mediante el crecimiento clonal, incluso a largas distancias (Larson 2002; Schnitzer et al. 2012, Yorke et al. 2013). El éxito de esta estrategia depende de que la densidad del hospedero sea alta y que los requerimientos energéticos sean bajos por parte de la especie trepadora, lo cual permite que la interacción cíclica entre el árbol hospedero y los individuos de esta especie se mantenga consistente a lo largo del tiempo. El conjunto de características que se proponen de forma sinérgica para explicar la abundancia y dominancia de *H. serratifolia* en este bosque son: el fototropismo negativo que experimentan los individuos de *H. serratifolia* influyendo en el proceso de localización del hospedero, el crecimiento clonal, la sombra tolerancia, su tasa de infestación, el tener raíces adventicias como mecanismo de trepado, la alta relación dosel:tallo -que trae como consecuencia una alta productividad de hojarasca desacoplada del patrón de las especies leñosas dominantes del bosque- y poderse desarrollar bajo un amplio rango de condiciones lumínicas debido a una estrategia ecofisiológica basada en valores intermedios de la capacidad fotosintética a partir del área foliar ( $A_{max}$ ) y tasa respiración oscura ( $R_d$ ), con lo cual intercepta de forma eficiente la luz y reduce la tasa de intercambio de gases para poder lidiar con la baja disponibilidad de luz que domina el sotobosque (Carrasco-Urra & Gianoli 2009; Jiménez-Castillo & Lusk 2009, Gianoli et al. 2010, 2012, Valladares et al. 2011). La historia natural y consideraciones de la ecología de *H. serratifolia* abordadas en esta tesis y trabajos posteriores proveen perspectivas sobre los procesos que pueden dirigir el patrón de abundancia que tiene esta especie. Mueller-Landau & Pacala (2020) indican que entender cuáles son los factores que controlan la abundancia de trepadoras es crítico, no solo para comprender la estructura de los bosques, permitirá predecir como esa abundancia responderá al cambio climático.

## CONCLUSIONES GENERALES

Las principales conclusiones de este trabajo de tesis son:

1. Las plántulas de *Hydrangea serratifolia* en el bosque templado lluvioso del Parque Nacional Puyehuetienen un patrón direccional de localización del árbol hospedero basado en la orientación asociada a la disminución de luz, siendo el mecanismo causal subyacente el fototropismo negativo. El fototropismo negativo representa, como discriminación de luz -dirigiéndose a lugares más oscuros-, una explicación parsimoniosa para influir y guiar a los individuos juveniles de *H. serratifolia* hacia los árboles hospederos, actuando como una señal informativa, direccional y codificadoraespaciotemporalde la heterogeneidad de luz que se encuentra en el piso del bosque.
2. *Hydrangea serratifolia* explora el claroscuro que se presenta en el piso del bosque y en esa heterogeneidad lumínica la baja disponibilidad de luz representa una señal de búsqueda e información específica anticipatoria con respecto al árbol hospedero potencial; teniendo en cuenta la inherente relación cíclica, invariante e interactiva que se presenta en el sistema trepadora-árbol hospedero. Los individuos juveniles, tanto a nivel del suelo del bosque como aquellos que ascienden verticalmente a los árboles hospederos, tienen la misma direccionalidad asociada a puntos de baja intensidad lumínica en el piso del bosque.
3. La producción de hojarasca de *H. serratifolia es similar*, en promedio mensual es a la producida por las especies arbóreas dominantes del dosel y en términos anuales con la producida por las especies arbóreas dominantes del sotobosque. Además, el patrón estacional de producción de hojarasca por parte de *H. serratifolia* no se genera al mismo tiempo que el patrón que presentan las especies arbóreas dominantes del dosel; este desacopletrae como consecuencia para el bosque un aporte significativo de hojarasca en momentos donde no es común tenerlo,

mejorando la heterogeneidad temporal y espacial en áreas donde esté presente *H. serratifolia* infestando árboles hospederos.

4. Una probable respuesta para explicar porque *H. serratifolia* es tan dominante en el Parque Nacional Puyehue, podría estar basada en el efecto sinérgico que tienen sus rasgos de vida e historia natural; tales como seleccionar sus árboles hospederos mediante el fototropismo negativo, su mecanismo de trepado por raiceas adventicias (Marticorena et al, 2010), la tasa de infestación (Lusk & Jiménez-Castillo 2009), no discriminar ningún tipo de árbol para infestar (Carrasco-Urra & Gianoli 2009) y la tolerancia a la sombra (Valladares et al. 2011; Gianoli et al, 2010, 2012). Este conjunto de propiedades le confieren una ventaja sobre otras especies trepadoras con las cuales coexiste en este bosque templado lluvioso, dada la alta abundancia de potenciales árboles hospederos.
5. El vínculo intrínseco de los dos capítulos de esta tesis se basa en el patrón de abundancia de *H. serratifolia* y su historia natural en el bosque templado lluvioso. Esto, porque dicha abundancia depende de la localización del hospedero para poder acceder al recurso limitante que es la luz, etapa crítica en el desempeño de los individuos de esta especie, y además esta abundancia determina su influencia relativa sobre la productividad primaria del bosque.

## BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Abramson, C. I., & Calvo, P. (2018). General issues in the cognitive analysis of plant learning and intelligence. In *Memory and learning in plants* (pp. 35-49). Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-75596-0\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-75596-0_3)
- Agostinelli, C., & Lund, U. (2017). R package circular: Circular Statistics (version 0.4-93). CA: Department of Environmental Sciences, Informatics and Statistics, Ca' Foscari University, Venice, Italy. UL: Department of Statistics, California Polytechnic State University, San Luis Obispo, California, USA; 2017. Available from: <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>.
- Allen, B.P. (2015). Patterns of liana abundance, diversity and distribution in temperate forests. In: Parthasarathy, N. ed. Biodiversity of lianas. Vol 5 Springer, 7–16.
- Allison, S. D., Vitousek, P. M. 2004. Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawai'i. *Oecologia*, 141: 612-619.
- Almeyda, E., & Sáez, F. (1958). Recopilación de datos climáticos de Chile y mapas sinópticos respectivos. Ministerio de Agricultura, Santiago, CL.
- Alonso, C. (1997) Choosing a place to grow. Importance of within-plant abiotic microenvironment for *Yponomeuta mahalebella*. *Entomol Exp Appl* 83:171–180.
- Alpert, P. (1995). Does clonal growth increase plant performance in natural communities?. *Abstracta Botanica*, 11-16.
- Aphalo, P.J. & Ballare, C.L. (1995) On the importance of information-acquiring systems in plant–plant interactions. *Functional Ecology* 9, 5–14.
- Aphalo, P. J., Ballare, C. L., & Scopel, A. L. (1999). Plant-plant signalling, the shade-avoidance response and competition. *Journal of Experimental Botany*, 50(340), 1629-1634. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.340.1629>
- Armesto, J., León-Lobos, P. & Arroyo, M. K. (1996). Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica. In: Armesto, J.J., Villagrán, C. & Arroyo, M.K. eds. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. pp. 23–28. Editorial Universitaria, Santiago, CL.
- Armesto, J., Villagrán, C., & Donoso, C. (1994). La historia del bosque templado chileno. *Ambiente y Desarrollo*, 10(1), 66-72.

- Armesto JJ, R Rozzi, C Smith-Ramírez, MTK Arroyo. (1998). Conservation targets in South American temperate forests. *Science* 282: 1271–1272.
- Arnaud-Haond, S., Duarte, C. M., Alberto, F., & Serrao, E. A. (2007). Standardizing methods to address clonality in population studies. *Molecular ecology*, 16(24), 5115-5139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03535.x>
- Arroyo, M.K., Cavieres, L., Peñalosa, A., Riveros, M. & Faggi, A.M. (1996). Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En: Armesto, J.J., Villagrán, C. & Arroyo, M.K. (eds.) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. pp. 71–99. Editorial Universitaria, Santiago, CL.
- Asner, G. P., Martin, R. E. 2012. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition. *Ecology Letters*, 15(9): 1001-1007.
- Atapattu, A. J., Xia, S. W., Cao, M., Zhang, W. F., Mishra, S., & Yang, X. (2020). Can dominant canopy species leaf litter determine soil nutrient heterogeneity? A case study in a tropical rainforest in southwest China. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 20(4), 2479-2489.
- Baars, R., Kelly, D., & Sparrow A.D. (1998). Liane distribution within native forest remnants in two regions of the South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*. 22:71-85.
- Baillaud, L. (1962) Mouvements autonomes des tiges, vrilles et autre organs. En *Encyclopedia Plant Physiology: XVII. Physiology of Movements, parte 2* (Ruhland, W., ed.), pp. 562–635, Springer-Verlag.
- Balcázar-Vargas, M. P., Peñuela-Mora, M. C., van Andel, T. R., & Zuidema, P. A. (2012). The quest for a suitable host: size distributions of host trees and secondary hemiepiphytes search strategy. *Biotropica*, 44(1), 19-26. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00767.x>
- Ballaré, C. L., Sánchez, R. A., Scopel, A. L., Casal, J. J., & Ghersa, C. M. (1987). Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell & Environment*, 10(7), 551-557. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1987.tb01835.x>
- Ballaré, C. L. (1999). Keeping up with the neighbors: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science* 4, 97–102. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(99\)01408-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(99)01408-9)

- Ballaré, C. L. (2009). Illuminated behaviour: phytochrome as a key regulator of light foraging and plant anti-herbivore defence. *Plant, Cell & Environment* 32(6), 713-725. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01958.x>
- Barros, A. M., Pereira, J. M., & Lund, U. J. (2012). Identifying geographical patterns of wildfire orientation: A watershed-based analysis. *Forest ecology and management*, 264, 98-107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.09.027>
- Batschelet, E. (1981). Circular statistics in biology. *Academic Press, London*.
- Berendse, F. (1999). Implications of increased litter production for plant biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(1), 4-5.
- Binkley, D., Giardina, C. 1998 Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42:89–106.
- Blanke M., Pourzanjani M.M.A. & Vukic Z. (EDS) (2000) Maneuvering and Control of Marine Craft. Pergamon, Oxford, UK.
- Bloom, A. J., Chapin III, F. S., & Mooney, H. A. (1985). Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual review of Ecology and Systematics*, 16(1), 363-392. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.002051>
- Boccaccini, A., Legris, M., Krahmer, J., Allenbach-Petrolati, L., Goyal, A., Galvan-Ampudia, C., Vernoux, T., Karayekov, E., Casal, J. & Fankhauser, C. (2020). Low blue light enhances phototropism by releasing cryptochrome1-mediated inhibition of PIF4 expression. *Plant physiology*, 183(4), 1780-1793. <https://doi.org/10.1104/pp.20.00243>
- Bray, J. R., & Gorham, E. 1964. Litter production in forests of the world. In: Cragg, J. B. (ed.), *Advances in ecological research* (Vol 2 pp 101-157). Academic Press. Cambridge, Massachusetts, United States of America.
- Burghouts, T. B. A., Campbell, E. J. F., Kolderman, P. J. (1994). Effects of tree species heterogeneity on leaf fall in primary and logged Dipterocarp forest in the Ulu Segama forest reserve, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 10(1):1–26.
- Burghouts, T. B. A., Straalen, N. M. V. and Bruijnzeel, L. A. 1998. Spatial heterogeneity of element and litter turnover in a Bornean rainforest. *Journal of Tropical Ecology*. 14: 477–506.

- Buttarazzi, D., Pandolfo, G., & Porzio, G. C. (2018). A boxplot for circular data. *Biometrics*, 74(4), 1492-1501. <https://doi.org/10.1111/biom.12889>
- Cahill, J. F. (2019). The inevitability of plant behavior. *American Journal of Botany* 106(7), 903–905. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1313>
- Cain, M. L. (1994). Consequences of foraging in clonal plant species. *Ecology*, 75(4), 933-944. <https://doi.org/10.2307/1939417>
- Cain, M. L., Dudle, D. A., & Evans, J. P. (1996). Spatial models of foraging in clonal plant species. *American Journal of Botany*, 83(1), 76-85. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb13877.x>
- Calvo Garzon, F. (2007). The quest for cognition in plant neurobiology. *Plant signaling & behavior*, 2(4), 208-211. <https://doi.org/10.4161/psb.2.4.4470>
- Calvo, P., & Friston, K. (2017b). Predicting green: really radical (plant) predictive processing. *J. R. Soc. Interface* 14:20170096. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2017.0096>
- Calvo, P., & Trewavas, A. (2020a). Cognition and intelligence of green plants. Information for animal scientists. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2020.07.139>
- Calvo, P., & Trewavas, A. (2020b). Physiology and the (Neuro)biology of Plant Behavior: A Farewell to Arms. *Trends in Plant Science*. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.12.016>
- Calvo, P., Baluška, F., & Sims, A. (2016). “Feature detection” vs. “predictive coding” models of plant behavior. *Frontiers in psychology*, 7, 1505. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01505>
- Calvo, P., Gagliano, M., Souza, G. M., & Trewavas, A. (2020). Plants are intelligent, here’s how. *Annals of botany*, 125(1), 11-28. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz155>
- Calvo, P., Raja, V., & Lee, D. N. (2017a). Guidance of circumnutation of climbing bean stems: An ecological exploration. *BioRxiv*, 122358. <https://doi.org/10.1101/122358>
- Campanello, P. I., Garibaldi, J. F., Gatti, M. G., & Goldstein, G. (2007). Lianas in a subtropical Atlantic Forest: host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242(2), 250-259. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.040>.



- Campbell, E. J. F., & Newbery, D. (1993). Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 9: 469- 490. <https://doi.org/10.1017/s0266467400007549>.
- Canham, C. D., Finzi, A. C., Pacala, S. W., & Burbank, D. H. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 337-349.
- Carello, C., Vaz, D., Blau, J. J., & Petrusz, S. (2012). Unnerving intelligence. *Ecological Psychology*, 24(3), 241-264. <https://doi.org/10.1080/10407413.2012.702628>
- Carrasco-Urra, F., & Gianoli, E. (2009). Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability? *Journal of Vegetation Science*, 20(6), 1155-1162. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01115.x>
- Carter, G. A., & Teramura, A. H. (1988). Vine photosynthesis and relationships to climbing mechanics in a forest understory. *American Journal of Botany*, 1011-1018.
- Castagneri, D., Garbarino, M., & Nola, P. (2013). Host preference and growth patterns of ivy (*Hedera helix* L.) in a temperate alluvial forest. *Plant Ecology*, 214(1), 1-9. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0130-5>
- Castellanos, A. E., Duran, R., Guzman, S., Briones, O., & Ferial, M. 1992. Three-dimensional space utilization of lianas: a methodology. *Biotropica* 24(3): 396-401.
- Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., Bonato, B., & Castiello, U. (2020a). Speed–accuracy trade-off in plants. *Psychonomic Bulletin & Review*, 27(5), 966-973. <https://doi.org/10.3758/s13423-020-01753-4>
- Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., Bonato, B., & Castiello, U. (2020b). On-line control of movement in plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. <https://doi.org/10.31234/osf.io/svkc3>
- Chamovitz, D.A (2020). *What a Plant Knows: A Field Guide to the Senses: Updated and Expanded Edition*. Scientific American/Farrar, Straus and Giroux.
- Chamovitz, D.A. (2018). Plants are intelligent; now what? *Nature Plants* 4, 622–623. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0237-3>

- Clark, D. B., Clark, D. A., & Rich, P. M. (1993). Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica*, 397-407. <https://doi.org/10.2307/2388863>
- Cohen, J. (1988). *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Hoboken: Taylor and Francis.
- Collins, B. S., & Wein, G. R. (1993). Understory vines: distribution and relation to environment on a southern mixed hardwood site. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 38-44. <https://doi.org/10.2307/2996661>
- Cornelissen, J. H. C. (1996). An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, 573-582.
- Cvrčková, F., Lipavská, H., & Žárský, V. (2009). Plant intelligence: why, why not or where? *Plant Signaling & Behavior*, 4(5), 394-399. <https://doi.org/10.4161/psb.4.5.8276>
- Cvrčková, F., Žárský, V., & Markoš A. (2016). Plant studies may lead us to rethink the concept of behavior. *Frontiers in psychology*, 7, 622. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00622>
- Darwin, C. (1875). *The movements and habits of climbing plants*. John Murray. London
- Darwin, C. (1897). *The power of movement in plants*. Appleton.
- De Campos Franci, L., Svenning, J. C., Balslev, H., Martins, F. R., & Nabe-Nielsen, J. (2016). The demography of a dominant Amazon liana species exhibits little environmental sensitivity. *Journal of Tropical Ecology*, 32(01), 79-82.
- de Kroon, H., & Hutchings, M. J. (1995). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 143-152. <https://doi.org/10.2307/2261158>
- de Kroon, H., Visser, E. J., Huber, H., Mommer, L., & Hutchings, M. J. (2009). A modular concept of plant foraging behaviour: the interplay between local responses and systemic control. *Plant, Cell & Environment*, 32(6), 704-712. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01936.x>
- Dewalt, S. J., Schnitzer, S. A., & Denslow, J. S. (2000). Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-9. <https://doi.org/10.1017/s0266467400001231>.
- DeWalt, S. J., Schnitzer, S. A., Alves, L. F., Bongers, F., Burnham, R. J., Cai, Z., Carson, W. P., Chave, J., Chuyong, G. B., Costa, F. R. C., Ewango, C. N. E., Gallagher, R. V., Gerwing, J. J., Gortaire, E.,

Hart, T., Ibarra-Manríquez, G., Ickes, K., Kenfack, D., Letcher, S. G., Macía, M. J., Makana, J-R., Malizia, A., Martínez-Ramos, M., Mascaro, J., Muthumperumal, C., Muthuramkumar, S., Nogueira, A., Parren, M. C. E., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D. R., Putz, F. E., Romero-Saltos, H., Reddy, M. S., Sainge, M., Thomas, D & van Melis, J. (2015). Biogeographical patterns of liana abundance and diversity. In: *Ecology of lianas*, 131-146.

DeWalt, S. J., Schnitzer, S. A., Chave, J., Bongers, F., Burnham, R. J., Cai, Z., Chuyong, G. B., Clark, D., Ewango, C. N. E., Gerwing, J. J., Gortaire, E., Hart, T., Ibarra-Manríquez, G., Ickes, K., Kenfack, D., Macía, M. J., Makana, J-R., Martínez-Ramos, M., Mascaro, J., Sainge, M., Mueller-Landau, H. C., Parren, M. C. E., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D. R., Putz, F. E., Romero-Saltos, H., & Thomas, D. (2010). Annual rainfall and seasonality predict pan-tropical patterns of liana density and basal area. *Biotropica*, 42(3), 309-317. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00589.x>

Di Marzio, M., Panzera, A., & Taylor, C. C. (2013). Non-parametric regression for circular responses. *Scandinavian Journal of Statistics*, 40(2), 238-255. <https://doi.org/10.1111/j.1467->

Drezner, T. D. (2006). Plant facilitation in extreme environments: the non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments*, 65(1), 46-61. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.06.027>

Durán, S. M., & Gianoli, E. (2013). Carbon stocks in tropical forests decrease with liana density. *Biology Letters*, 9(4), 20130301.

Durán, S. M., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2015). Liana Effects on Carbon Storage and Uptake in Mature and Secondary Tropical Forests. In *Biodiversity of Lianas* (pp. 43-55). Springer International Publishing.

Durigon, J., Durán, S. M., & Gianoli, E. (2013). Global distribution of root climbers is positively associated with precipitation and negatively associated with seasonality. *Journal of Tropical Ecology*, 29(04), 357-360.

Durigon, J., Miotto, S. T.S., Gianoli, E. (2014). Distribution and traits of climbing plants in subtropical and temperate South America. *Journal of Vegetation Science*, 25: 1484–1492.

Eilts, J. A., Mittelbach, G. G., Reynolds, H. L. & Gross, K.L. (2011). Resource heterogeneity, soil fertility, and species diversity: effects of clonal species on plant communities. *The American Naturalist*, 177: 574–588. <https://doi.org/10.1086/659633>

Ekelund, N., & Häder, D. P. (1988). Photomovement and photobleaching in two *Gyrodinium* species. *Plant and cell physiology*, 29(7), 1109-1114. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a077610>

- Esmon, C. A., Pedmale, U. V., & Liscum, E. (2005). Plant tropisms: providing the power of movement to a sessile organism. *International Journal of Developmental Biology*, 49(5-6), 665-674. <https://doi.org/10.1387/ijdb.052028ce>
- Evans, J. P., & Cain, M. L. (1995). A spatially explicit test of foraging behavior in a clonal plant. *Ecology*, 76(4), 1147-1155. <https://doi.org/10.2307/1940922>
- Fei, L., Zhang, Q., & Deng, Y. (2018). Identifying influential nodes in complex networks based on the inverse-square law. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 512, 1044-1059. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2018.08.135>
- Finzi, A. C., Van Breemen, N., & Canham, C. D. (1998). Canopy tree–soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological applications*, 8(2), 440-446.
- Fisher, N. I. (1995). *Statistical analysis of circular data*. Cambridge University Press.
- Fisher, N. I., & Lee, A. J. (1983). A correlation coefficient for circular data. *Biometrika*, 70(2), 327-332. <https://doi.org/10.1093/biomet/70.2.327>
- Fisher, N. I., & Lee, A. J. (1992). Regression models for an angular response. *Biometrics*, 665-677. <https://doi.org/10.2307/2532334>
- Futuyma, D.J. (2005). *Evolution*. Sinauer.
- Gagliano M (2015) In a green frame of mind: perspectives on the behavioural ecology and cognitive nature of plants. *AoB Plants* 7:plu075.
- Gagliano, M. (2017). The mind of plants: thinking the unthinkable. *Communicative & integrative biology*, 10(2), 38427. <https://doi.org/10.1080/19420889.2017.1288333>
- Gagliano, M., Vyazovskiy, V. V., Borbély, A. A., Grimonprez, M., & Depczynski, M. (2016). Learning by association in plants. *Scientific reports*, 6(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/srep38427>
- García-González, A., Damon, A., Riverón-Giró, F. B., & Ávila-Díaz, I. (2016). Circular distribution of three species of epiphytic orchids in shade coffee plantations, in Soconusco, Chiapas, Mexico. *Plant Ecology and Evolution*, 149(2), 189-198. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2016.1150>
- Gentry, A. H. (1983). Lianas and the “paradox” of contrasting latitudinal gradients in wood and litter production. *Tropical Ecology*, 24:63-67.

- Gentry, A. H. (1991). The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 3–49.
- Gerwing, J. J., Schnitzer, S. A., Burnham, R. J., Bongers, F., Chave, J., DeWalt, S. J., Ewango, C. N. E., Foster, R., Kenfack, D., Martínez-Ramos, M., Parren, M. C. E., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D. R., Putz, F. E., & Thomas, D. W. (2006). A standard protocol for liana censuses 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 38(2), 256-261. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00134.x>
- Gianoli, E. (2001). Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 162, 1247–1252. <https://doi.org/10.1086/322950>
- Gianoli, E. (2002). Maternal environmental effects on the phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* to support availability. *Oikos*, 99(2), 324-330. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.990213.x>
- Gianoli, E. (2003). Phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae) to physical support availability in sun and shade. *Plant Ecology*, 165, 21-26.
- Gianoli, E. (2015). The behavioural ecology of climbing plants. *AoB plants*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv013>
- Gianoli, E., & Carrasco-Urra, F. (2014). Leaf mimicry in a climbing plant protects against herbivory. *Current Biology* 24: 984-987. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.010>
- Gianoli, E., & González-Teuber, M. (2005). Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology*, 19(6), 603-613. <https://doi.org/10.1007/s10682-005-2220-5>
- Gianoli, E., & Molina-Montenegro, M. A. (2005). Leaf damage induces twining in a climbing plant. *New Phytologist*, 167(2), 385-390. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01484.x>
- Gianoli, E., Saldana, A., Jiménez-Castillo, M., Valladares, F. (2010) Distribution and abundance of vines along the light gradient in a southern temperate rain forest. *Journal of Vegetation Science* 21: 66–73.
- Gianoli, E., Saldaña, A., Jiménez-Castillo, M. (2012). Ecophysiological traits may explain the abundance of climbing plant species across the light gradient in a temperate rainforest. *PLOS One*, 7, e38831.

- Gianoli, E., Saldaña, A., Jiménez-Castillo, M., & Valladares, F. (2010). Distribution and abundance of vines along the light gradient in a southern temperate rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 21(1), 66-73. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01124.x>
- Gilroy, S. (2008). Plant tropisms. *Current Biology*, 18(7), R275-R277
- Gommers, C. M., Visser, E. J., St Onge, K. R., Voesenek, L. A., & Pierik, R. (2013). Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends in plant science*, 18(2), 65-71. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.008>
- González-Teuber, M., & Gianoli, E. (2008). Damage and shade enhance climbing and promote associational resistance in a climbing plant. *Journal of Ecology*, 96(1), 122-126. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01321.x>
- Gosz, J. R., Holmes, R. T., Likens, G. E., & Bormann, F. H. (1978). The flow of energy in a forest ecosystem. *Scientific American*, 238(3), 92-103.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, New York. 222 pp.
- Grime, J. P. 2006. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. John Wiley and Son, New York, United States of America. 179 pp.
- Grubb, P. (1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- Gruntman et al. (2017). Decision-making in plants under competition. *Nature Communications*, 8: 2235. doi: 10.1038/s41467-017-02147-2
- Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., D'Amico, E., Gómez, A., Massaccesi, S., Ceccarini, F., & Castiello, U. (2019). Flexible control of movement in plants. *Scientific reports*, 9(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53118-0>
- Hart, T. (1990). Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology & Evolution* 5:6–10.
- Hegarty, E. E. (1990). Leaf life-span and leafing phenology of lianes and associated trees during a rainforest succession. *The Journal of Ecology* (20): 300-312.
- Hegarty, E. E. (1991a). Vine-host interactions. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of Vines* Cambridge: Cambridge University Press, 357–375.

- Hegarty, E. E. (1991b). Leaf litter production by lianes and trees in a sub-tropical Australian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 7(2): 201–214.
- Hegarty E. E., & Caballé G. (1991). Distribution and abundance of vines in forest communities. In: Putz F.E., Mooney H.A., (eds). *The biology of vines*: 313--335. Cambridge, Cambridge University Press.
- Hoffmann, A.E. (2005). *Flora Silvestre de Chile: zona araucana*. Fundación Claudio Gay, Santiago.
- Hofstede, R. G., Dickinson, K. J., & Mark, A. F. (2001). Distribution, abundance and biomass of epiphyte-lianoid communities in a New Zealand lowland Nothofagus-podocarp temperate rain forest: tropical comparisons. *Journal of Biogeography*, 28(8), 1033-1049.
- Hora, R. C. D., Primavesi, O., Soares, J. J. 2008. Contribuição das folhas de lianas na produção de serapilheira em um fragmento de floresta estacional semidecidual em São Carlos, SP. *Brazilian Journal of Botany* 31: 277-285.
- Huber, H., & Hutchings, M. J. (1997). Differential response to shading in orthotropic and plagiotropic shoots of the clonal herb *Glechoma hirsuta*. *Oecologia*, 112(4), 485-491. <https://doi.org/10.1007/s004420050336>
- Hutchings, M. J., & de Kroon, H. (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in ecological research*, 25, 159-238. [https://doi.org/10.1016/s0065-2504\(08\)60215-9](https://doi.org/10.1016/s0065-2504(08)60215-9)
- Ichihashi, R., & Tateno, M. (2011). Strategies to balance between light acquisition and the risk of falls of four temperate liana species: to overtop host canopies or not? *Journal of Ecology*, 99(4), 1071-1080.
- Ichihashi, R., & Tateno, M. (2015). Biomass allocation and long-term growth patterns of temperate lianas in comparison with trees. *New Phytologist*, 207(3): 604-612.
- Iino, M. (1990). Phototropism: mechanisms and ecological implications. *Plant, Cell & Environment*, 13(7), 633-650. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1990.tb01080.x>
- Iino, M. (2001). Phototropism in higher plants. In *Comprehensive Series in Photosciences* (Vol. 1, pp. 659-811). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/s1568-461x\(01\)80027-2](https://doi.org/10.1016/s1568-461x(01)80027-2)
- Iino, M. (2006). Toward understanding the ecological functions of tropisms: interactions among and effects of light on tropisms. *Current opinion in plant biology*, 9(1), 89-93. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.11.012>

- Isnard, S., & Silk, W. K. (2009). Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century. *American Journal of Botany* 96: 1205-1221. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900045>
- Jammalamadaka, S. R., & Sengupta, A. (2001). *Topics in circular statistics* (Vol. 5). World Scientific, Singapore.
- Jaramillo, V.J., & Sanford, R.L. (1995) Nutrient cycling in tropical deciduous forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 346–361
- Jiménez-Castillo, M. & Lusk, C. H. (2009). Host infestation patterns of the massive liana *Hydrangea serratifolia* (Hydrangeaceae) in a Chilean temperate rainforest. *Austral Ecology*, 34(7), 829-834. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.01990.x>
- Jona-Lasinio, G., Santoro, M., & Mastrantonio, G. (2020). CircSpaceTime: an R package for spatial and spatio-temporal modelling of circular data. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 90(7), 1315-1345. <https://doi.org/10.1080/00949655.2020.1725008>
- Josse, E. M., & Halliday, K. J. (2008). Skotomorphogenesis: the dark side of light signalling. *Current Biology*, 18(24), R1144-R1146. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.10.034>
- Kamvar, Z. N., Brooks, J. C., & Grünwald, N. J. (2015). Novel R tools for analysis of genome-wide population genetic data with emphasis on clonality. *Frontiers in genetics*, 6, 208. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00208>
- Karban R. (2008). Plant behaviour and communication. *Ecology letters* 11(7), 727-739. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01183.x>
- Karban, R. (2015). *Plant sensing and communication*. University of Chicago Press.
- Kataoka, H. (1988). Negative phototropism in *Vaucheria terrestris* regulated by calcium I. Dependence on background blue light and external calcium concentration. *Plant and cell physiology*, 29(8), 1323-1330. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a077642>
- Kataoka, H. (1990). Negative phototropism of *Vaucheria terrestris* regulated by calcium II. Inhibition by Ca<sup>2+</sup>-channel blockers and mimesis by A23187. *Plant and cell physiology*, 31(7), 933-940. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078007>



- Kataoka, H. (2019). Quantitative Analysis of Tip Growth, Phototropic Responses, and Other Blue Light-Dependent Photoresponses of *Vaucheria*. In *Phototropism* (pp. 83-120). Humana Press, New York, NY. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9015-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9015-3_8)
- Kataoka, H., Takahashi, F., & Ootaki, T. (2000). Bimodal polarotropism of *Vaucheria* to polarized blue light: Parallel polarotropism at high fluence rate corresponds to negative phototropism. *Journal of Plant Research*, *113*(1), 1-10. <https://doi.org/10.1007/pl00013908>
- Kato, S. (2019). Assessing Negative and Positive Phototropism in Lianas. In *Phototropism* (pp. 19-26). Humana Press, New York, NY. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9015-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9015-3_2)
- Kato, S., Hosoi, K., Kawakubo, N., & Komiyama, A. (2011). Negative phototropism of the creeping shoots in Japanese ivy, *Hedera rhombica*. *Journal of the Japanese Forest Society*, *93*(3), 123-128. <https://doi.org/10.4005/jjfs.93.123>
- Kato, S., Kanematsu, T., Kawakubo, N., & Komiyama, A. (2012a). Positive and negative phototropism in *Schizophragma hydrangeoides* and *Parthenocissus tricuspidata*. *Japanese Journal of Forest Environment*, *54*(1), 1-5.
- Kato, S., Morito, H., Hanaoka, S., & Komiyama, A. (2014). Relationship between distribution of erect shoots in two root-climbing lianas *Schizophragma hydrangeoides* and *Hydrangea petiolaris* (Saxifragaceae) and light environment on the forest floor. *Japanese Journal of Forest Environment*, *56*(1), 49-54.
- Kato, S., Yamamoto, T., Kawakubo, N., & Komiyama, A. (2012b). Responses of *Trachelospermum asiaticum* (Apocynaceae) seedlings to growth in a light intensity gradient. *Ecological research*, *27*(1), 229-231. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0871-y>
- Kazda, M. (2014). Liana-nutrient relations. In: S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, F. E. Putz (eds.), *Ecology of lianas*. 309–322. Wiley, Hoboken, New Jersey, United States of America.
- Kazda, M. (2015). Liana–nutrient relations. *Ecology of Lianas*, 309-322.
- Kelly, C.K. (1990). Plant foraging: a marginal value model and coiling response in *Cuscuta subinclusa*. *Ecology* **71**, 1916–25. <https://doi.org/10.2307/1937599>
- Kelly, C. K. (1992). Resource choice in *Cuscuta europaea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *89*(24), 12194-12197. <https://doi.org/10.1073/pnas.89.24.12194>

- Kempter, R., Leibold, C., Buzsáki, G., Diba, K., & Schmidt, R. (2012). Quantifying circular-linear associations: Hippocampal phase precession. *Journal of neuroscience methods*, 207(1), 113-124. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2012.03.007>
- Kira, T. & Shidei, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystem of the Western Pacific. *Japanese Journal of Ecology* 17: 70–87
- Klimešová, J., & Herben, T. (2015). Clonal and bud bank traits: patterns across temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 26(2), 243-253. <https://doi.org/10.1111/jvs.12228>
- Klinge, H. 1978. Litter production in tropical ecosystems. *Malayan Nature Journal* 30: 415–422
- Kumar, A., Memo, M., & Mastinu, A. (2020). Plant behaviour: an evolutionary response to the environment?
- Kutschera, U. & Briggs, W. R. (2012) Root phototropism: from dogma to the mechanism of blue light perception. *Planta* 235:443–452.
- Kusumoto, B., Enoki, T. (2008). Contribution of a liana species, *Mucuna macrocarpa* Wall., to litterfall production and nitrogen input in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Journal of Forest Research* 13(1): 35-42.
- Ladwig, L. M., & Meiners, S. J. (2009). Impacts of temperate lianas on tree growth in young deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 259(2), 195-200.
- Ladwig, L. M., & Meiners, S. J. (2010a). Liana host preference and implications for deciduous forest regeneration 1. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 137(1), 103-112.
- Ladwig, L. M., & Meiners, S. J. (2010b). Spatiotemporal dynamics of lianas during 50 years of succession to temperate forest. *Ecology*, 91(3), 671-680. <https://doi.org/10.1890/08-1738.1>
- Ladwig, L. M., Meiners, S. J. (2015). The role of lianas in temperate tree communities. In: S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, F. E. Putz (eds.), *Ecology of lianas*. 188-202. Wiley, Hoboken, New Jersey, United States of America.
- Ladwig, L. M., Meiners, S. J., Pisula, N. L., & Lang, K. A. (2012). Conditional allelopathic potential of temperate lianas. *Plant Ecology*, 213(12), 1927-1935.

- Landler, L., Ruxton, G.D. & Malkemper, E.P. Circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *BehavEcolSociobiol* **72**, 128 (2018). <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2538-y>
- Larson, K. C. (2000). Circumnutation behavior of an exotic honeysuckle vine and its native congener: influence on clonal mobility. *American Journal of Botany*, *87*(4), 533-538. <https://doi.org/10.2307/2656597>
- Larson, K. C., Fowler, S. P., & Walker, J. C. (2002). Lack of pollinators limits fruit set in the exotic *Lonicera japonica*. *American Midland Naturalist*, 54-60.
- Latzel, V., & Münzbergová, Z. (2018). Anticipatory behavior of the clonal plant *Fragaria vesca*. *Frontiers in plant science*, *9*, 1847. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01847>
- Latzel, V., Rendina-González, A. P., & Rosenthal, J. (2016). Epigenetic memory as a basis for intelligent behavior in clonal plants. *Frontiers in plant science*, *7*, 1354. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01354>
- Ledo, A., & Schnitzer, S. A. (2014). Disturbance and clonal reproduction determine liana distribution and maintain liana diversity in a tropical forest. *Ecology* *95*(8), 2169-2178. <https://doi.org/10.1890/13-1775.1>
- Lee, D. N. (1998). Guiding Movement by Coupling Taus. *Ecological Psychology*, *10*: 221-250. [https://doi.org/10.1207/s15326969eco103&4\\_4](https://doi.org/10.1207/s15326969eco103&4_4)
- Lee, D. N., Bootsma, R. J., Frost, B. J., Land, M., & Regan, D. (2009). General Tau Theory: Evolution to date. Special Issue: Landmarks in Perception. *Perception*, *38*:837-858. <https://doi.org/10.1068/pmklee>
- Lee, D.W. & Richards, J. H. (1991). Heteroblastic development in vines. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 357–375.
- Leicht-Young, S. A., Pavlovic, N. B., Frohnapple, K. J., & Grundel, R. (2010). Liana habitat and host preferences in northern temperate forests. *Forest Ecology and Management*, *260*(9), 1467-1477. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.045>
- Leicht-Young, S. A., & Pavlovic, N. B. (2015). Lianas as invasive species in North America. *Ecology of lianas*, 427-442.

- Leuchner, M., Hertel, C., Rötzer, T., Seifert, T., Weigt, R., Werner, H., & Menzel, A. (2012). Solar radiation as a driver for growth and competition in forest stands. In *Growth and Defence in Plants* (pp. 175-191). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-30645-7\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-30645-7_8)
- Liu, F., Liu, J., & Dong, M. (2016). Ecological consequences of clonal integration in plants. *Frontiers in plant science*, 7, 770. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00770>
- Llorens A.M. & Leishman, M.R. (2008). Climbing strategies determine light availability for both vines and associated structural hosts. *Australian Journal of Botany* 56: 527– 534.
- Lobos-Catalán, P., & Jiménez-Castillo, M. (2014). Different patterns of biomass allocation of mature and sapling host tree in response to liana competition in the southern temperate rainforest. *Austral Ecology*, 39(6), 677-685.
- Londré, R.A. & Schnitzer, S.A. (2006). The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology* 87: 2973–2978.
- Louâpre, P., Bittebière, A. K., Clément, B., Pierre, J. S., & Mony, C. (2012). How past and present influence the foraging of clonal plants? *PLoS One*, 7(6), e38288. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038288>
- Luizão, F. J., & Schubart, H. O. (1987). Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia. *Experientia*, 43, 259-265.
- Lund, U., & Agostinelli, C. (2018) CircStats: circular statistics, from “topics in circular statistics” (2001) (Rpackage version 0.2-6). Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=CircStats>.
- Lusk, C. H., & Contreras, O. (1999). Foliage area and crown nitrogen turnover in temperate rain forest juvenile trees of differing shade tolerance. *Journal of Ecology*, 87(6), 973-983.
- Lusk, C. H., Falster, D. S., Jara-Vergara, C. K., Jimenez-Castillo, M., Saldaña-Mendoza, A. (2008). Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Functional Ecology*, 22(3): 454-459.
- Lusk, C. H., Matus, F., Moreno-Chacón, M., Saldaña, A., Jiménez-Castillo, M. 2003. Seasonal variation in leaf litter nutrient concentrations of valdivian rainforest trees. *Gayana Botánica*, 60(1): 35-39.
- Malhi, Y. 2012. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 100(1): 65-75.

- Mancuso, S., & Baluška, F. (2017). Plant ocelli for visually guided plant behavior. *Trends in Plant Science*, 22:5–6. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.11.009>
- Mangan S., Zaslaver A. & Alon U. (2003). The coherent feedforward loop serves as a sign-sensitive delay element in transcription networks. *Journal of Molecular Biology* 334, 197–204.
- Marder, M. (2013). Plant intelligence and attention. *Plant signaling & behavior*, 8(5), e23902. <https://doi.org/10.4161/psb.23902>
- Mardia, K. V., & Jupp, P. E. (2009). *Directional statistics* (Vol. 494). John Wiley & Sons.
- Marticorena, A., Alarcón, D., Abello, L., & Atala, C. (2010). Plantas trepadoras, epífitas y parásitas nativas de Chile: guía de campo. Ediciones Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile. 132 pp.
- Masuzawa, T. (1982) Vine growth and matter production (in Japanese). *Plant Nature* 16:14–17.
- Maya, Y., & Arriaga, L. (1996). Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments*, 34(1), 23-36.
- Melzer, B., Seidel, R., Steinbrecher, T., & Speck, T. (2012). Structure, attachment properties, and ecological importance of the attachment system of English ivy (*Hedera helix*). *Journal of Experimental Botany*, 63(1), 191-201. <https://doi.org/10.1093/jxb/err260>
- Melzer, B., Steinbrecher, T., Seidel, R., Kraft, O., Schwaiger, R., & Speck, T. (2010). The attachment strategy of English ivy: a complex mechanism acting on several hierarchical levels. *Journal of The Royal Society Interface*, 7(50), 1383-1389. <https://doi.org/10.1098/rsif.2010.0140>
- Mescher, M. C., Smith, J., & De Moraes, C. M. (2009). Host location and selection by holoparasitic plants. In *Plant-Environment Interactions* (pp. 101-118). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-89230-4\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-540-89230-4_6)
- Metcalf, D. J. (2005). *Hedera helix* L. *Journal of Ecology* 93: 632-648. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01021.x>
- Michmizos, D., & Hilioti, Z. (2019). A roadmap towards a functional paradigm for learning & memory in plants. *Journal of plant physiology*, 232, 209-215. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.11.002>
- Miguel-Tomé, S., & Llinás, R. R. (2021). Broadening the definition of a nervous system to better understand the evolution of plants and animals. *Plant Signaling & Behavior*, 1927562. <https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1927562>

- Molas, M. L., & Kiss, J. Z. (2009). Phototropism and gravitropism in plants. *Advances in Botanical Research*, 49, 1-34. [https://doi.org/10.1016/s0065-2296\(08\)00601-0](https://doi.org/10.1016/s0065-2296(08)00601-0)
- Möller, C. M., Muller, D. & Nielsen, J. 1954. The dry matter production of European beech. *Experientia* 21: 253–335.
- Mori, H., Kamijo, T., & Masaki, T. (2016). Liana distribution and community structure in an old-growth temperate forest: the relative importance of past disturbances, host trees, and microsite characteristics. *Plant Ecology*, 217(10), 1171-1182. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0641-6>
- Mori, H., Ueno, S., Matsumoto, A., Kamijo, T., Tsumura, Y., & Masaki, T. (2018). Large contribution of clonal reproduction to the distribution of deciduous liana species (*Wisteria floribunda*) in an old-growth cool temperate forest: evidence from genetic analysis. *Annals of botany*, 121(2), 359-365. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx153>
- Morrow, J., Willenburg K.T. & Liscum, E. (2018) Phototropism in land plants: molecules and mechanism from light perception to response. *Front Biol* 13:342–357.
- Muñoz Schick, M. (1980). Flora del Parque Nacional Puyehue. Editorial Universitaria, Santiago.
- Muñoz, A. A., Chacón, P., Pérez, F., Barnert, E. S., & Armesto, J. J. (2003). Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 381-391.
- Muñoz-Parra, E., Salmerón Barrera, G., Ruiz-Herrera, L. F., Valencia-Cantero, E., & López-Bucio, J. (2017). Self-plant perception via long-distance signaling. *Plant signaling & behavior*, 12(12), e1404218. <https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1404218>
- Myers N, RA Mittermeler, CG Mittermeler, GAB da Fonseca, J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nabe-Nielsen, J. (2001). Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 1-19. <https://doi.org/10.1017/s0266467401001018>
- Nilsson, D. E. (2013). Eye evolution and its functional basis. *Visual neuroscience*, 30(1-2), 5-20. <https://doi.org/10.1017/s0952523813000035>
- Norden N, Angarita HA, Bongers F, Martínez-Ramos M, La Cerda IG, Van BreugelM, Lebrija-Trejos E, Meave JA, Vandermeer J, Williamson GB, Finegan B, Mesquita R, Chazdon RL (2015)

Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS* 112:803–818

Novoplansky, A. (1991). Developmental responses of portulaca seedlings to conflicting spectral signals. *Oecologia*, 88(1), 138–140. <https://doi.org/10.1007/bf00328414>

Novoplansky, A. (2009). Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell & Environment* 32(6), 726–741. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01979.x>

Novoplansky, A., Cohen, D., & Sachs, T. (1990). How Portulaca seedlings avoid their neighbors. *Oecologia* 82, 490–493 <https://doi.org/10.1007/bf00319791>

Oborny, B., & Bartha, S. (1995). Clonality in plant communities-an overview. *Abstracta Botanica*, 115–127.

Oborny, B., & Englert, P. (2012). Plant growth and foraging for a patchy resource: a credit model. *Ecological Modelling*, 234, 20–30. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.12.017>

Oborny, B., Benedek, V., Englert, P., Gulyás, M., & Hubai, A. G. (2017). The plant in the labyrinth: adaptive growth and branching in heterogeneous environments. *Journal of theoretical biology*, 412, 146–153. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2016.10.015>

Oliveira Pérez, M., Crujeiras Casais, R. M., & Rodríguez Casal, A. (2014). NPCirc: An R package for nonparametric circular methods. American Statistical Association. <https://doi.org/10.18637/jss.v061.i09>

Parise et al. (2021). Detection of different hosts from a distance alters the behaviour and bioelectrical activity of *Cuscuta racemosa*. *Frontiers in Plant Science*, 12: 594195. doi: 10.3389/fpls.2021.594195

Parise, A. G., Gagliano, M., & Souza, G. M. (2020). Extended cognition in plants: is it possible? *Plant signaling & behavior*, 15(2), 1710661. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1710661>

Parthasarathy, N. & Vivek, P. (2015) General introduction. In: Parthasarathy, N. ed. Biodiversity of lianas. Vol 5 Springer, 1–6.

Pavlovic, N. B., & Leicht-Young, S. A. (2011). Are temperate mature forests buffered from invasive lianas? 1. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138(1), 85–92.

Peh, K. S. H., Sonké, B., Lloyd, J., Quesada, C. A., Lewis, S. L. (2011). Soil does not explain monodominance in a Central African tropical forest. *PloS one*, 6(2), e16996.

- Peñalosa, J. (1984). Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica*, 1-9.  
<https://doi.org/10.2307/2387886>
- Pewsey, A., García-Portugués, E. (2021). Recent advances in directional statistics. *TEST*30, 1–58.  
<https://doi.org/10.1007/s11749-021-00759-x>
- Pewsey, A., Neuhäuser, M., & Ruxton, G. D. (2013). *Circular statistics in R*. Oxford University Press.
- Phillips, O. L., Vásquez Martínez, R., Monteagudo Mendoza, A., Baker, T. R., & Núñez Vargas, P. (2005). Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology*, 86(5), 1250-1258.
- Pincheira-Ulbrich, J. (2011). Diversity patterns of climbing plants and vascular epiphytes in the Valdivian rain forest of South America: a synthesis between 2000 and 2010. *Phyton (Buenos Aires)*, 80, 9-18.
- Pincheira-Ulbrich, J., Rau, J. R., & Smith-Ramirez, C. (2012). Vascular epiphytes and climbing plants diversity in an agroforestral landscape in Southern Chile: A comparison among native forest fragments. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 47(3-4), 411-426.
- Powers, J.S., Kalicin, M. & Newman, M. (2004). Tree species do not influence local soil chemistry in a species-rich Costa Rican rain forest. *J. Trop. Ecol.*, 20, 587–590.
- Pragasam, L., Parthasarathy N. (2005). Litter production in tropical dry evergreen forests of south India in relation to season, plant life-forms and physiognomic groups. *Current Science* (8): 1255-1263.
- Purwanto, R. H., & Tokuchi, N. (2005). Production and seasonal patterns of leaf litter in moist deciduous forests in eastern Java, Indonesia. *Tropics*, 14(4), 371-376.
- Putz Fe. (1980). Lianas vs. trees. *Biotropica* 12: 224-225.
- Putz, F. E. (1983). Liana biomass and leaf area of a " tierra firme" forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica*, 185-189.
- Putz, F. E. (1984). The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713–1724.  
<https://doi.org/10.2307/1937767>
- Putz Fe & Chai P. (1987). Ecological studies of lianas in Lamber national park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology* 75:523–531.
- Putz, F. E., & Holbrook, N. M. (1991). Biomechanical studies of vines. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 73–97.
- Putz, F. E., & Mooney, H. A. (1991). *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.



- Qian, H., & Ricklefs, R. E. (1999). A comparison of the taxonomic richness of vascular plants in China and the United States. *The American Naturalist*, 154(2), 160-181.
- R Core Team. R. 2022. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (Austria). URL <https://www.R-project.org/>.
- Raja, V., & Anderson, M. L. (2019). Radical embodied cognitive neuroscience. *Ecological Psychology*, 31(3), 166-181.
- Raja, V., Silva, P.L., Holghoomi, R., & Calvo, P. (2020). The dynamics of plant nutation. *Sci Rep*10, 19465. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76588-z>
- Ray, T. S. (1979). Slow-motion world of plant “behavior” visible in rainforest. *Smithsonian*, 9(12), 121-130.
- Ray, T. S. (1987). Cyclic heterophylly in *Syngonium* (Araceae). *American Journal of Botany* 74: 16-26. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1987.tb08575.x>
- Ray, T. S. (1992). Foraging behaviour in tropical herbaceous climbers (Araceae). *Journal of Ecology*, 189-203. <https://doi.org/10.2307/2261006>
- Rendina-González, A. P., Preite, V., Verhoeven, K. J., & Latzel, V. (2018). Transgenerational effects and epigenetic memory in the clonal plant *Trifolium repens*. *Frontiers in plant science*, 9, 1677. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01677>
- Restom, T.G. & Nepstad, D.C. (2001) Contribution of vines to the evapotranspiration of a secondary forest in eastern Amazonia. *Plant Soil* 236, 155–163.
- Ricklefs, R. E. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist* 111(978): 376-381.
- Riveros, M. & Smith-Ramírez, C. (1996). Patrones de floración y fructificación en bosques del sur de Chile. In: *Ecología de los Bosques Nativos de Chile* (ed. Armesto, J.J., Villagrán, C. & Arroyo, M.K.), pp. 235-250. Editorial Universitaria, Santiago.
- Riveros, M., & Alberdi, M. (1978). Acumulación de hojarasca en un bosque de olivillo (*Aextoxiconpunctatum* R. et Pav.) del fundo San Martín (Valdivia-Chile). *Bosque* 2(2): 72-82.

- Roeder, M., Dossa, G. G., Cornelissen, J. H. C., Yang, X., Nakamura, A., Tomlinson, K. W. (2022). Liana litter decomposes faster than tree litter in a multispecies and multisite experiment. *Journal of Ecology*, 110 (10): 2433-2447.
- Roeder, M., Slik, J. F., Harrison, R. D., Paudel, E., & Tomlinson, K. W. (2015). Proximity to the host is an important characteristic for selection of the first support in lianas. *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1054-1060. <https://doi.org/10.1111/jvs.12316>
- Rowe, N. P., & Speck, T. (2015). Stem biomechanics, strength of attachment, and developmental plasticity of vines and lianas. *Ecology of Lianas*, 323-341.
- RStudio Team (2020). *RStudio: Integrated Development Environment for R*. RStudio, Inc., Boston, MA. <http://www.rstudio.com>.
- Runyon, J. B., Mescher, M. C., De Moraes, C. M. (2006). Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science* 313: 1964-1967. <https://doi.org/10.1126/science.1131371>
- Sakai, A., Nomiya, H., & Suzuki, W. (2002). Horizontal distribution of stolons of a temperate liana *Wisteria floribunda* DC. and its ecological significance. *Journal of Forest Research*, 7(3), 125-130. <https://doi.org/10.1007/bf02762600>
- Saldaña, A., Lusk, C.H. (2003). Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76(4): 639–650.
- Sanches, L., Valentini, C. M. A., Júnior, O. B. P., de Souza Nogueira, J., Vourlitis, G. L., Biudes, M. S., Silva C.J., Bambi, P. & de Almeida Lobo, F. (2008). Seasonal and interannual litter dynamics of a tropical semideciduous forest of the southern Amazon Basin, Brazil. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113(G4).
- Santiago, L. S. 2010. Can growth form classification predict litter nutrient dynamics and decomposition rates in lowland wet forest? *Biotropica*, 42(1): 72-79.
- Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological reviews*, 81(1), 1-31.
- Schnitzer S. A. (2005) A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Naturalist* 166: 262–276.

- Schnitzer, S. A. (2015). Lianas in forest ecosystems. In *Routledge handbook of forest ecology* (pp. 185-197). Routledge.
- Schnitzer, S. A., & Bongers, F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 223-230 [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(02\)02491-6](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(02)02491-6)
- Schnitzer, S. A., & Bongers, F. (2011). Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters*, 14: 397–406. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01590.x>
- Schnitzer, S. A., & Carson, W. P. (2001). Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology*, 82(4), 913-919. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0913:tgatmo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0913:tgatmo]2.0.co;2)
- Schnitzer, S. A., Dalling, J. W., & Carson, W. P. (2000). The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*, 88(4), 655-666. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00489.x>
- Schnitzer, S., Bongers, F., Burnham, R. J., & Putz, F. E. (2014). *Ecology of lianas*. John Wiley & Sons.
- Schnitzer, S. A., Putz, F. E., Bongers, F., & Kroening, K. (2015). The past, present, and potential future of liana ecology. *Ecology of Lianas*, 1-10.
- Schnitzer, S. A., Van Der Heijden, G., Mascaro, J., & Carson, W. P. (2014). Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology*, 95(11), 3008-3017.
- Schnitzler, A., Amigo, J., Hale, B., & Schnitzler, C. (2016). Patterns of climber distribution in temperate forests of the Americas. *Journal of Plant Ecology*, 9(6), 724-733. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw012>
- Scorza, L. C. T., & Dornelas, M. C. (2011). Plants on the move: towards common mechanisms governing mechanically-induced plant movements. *Plant signaling & behavior*, 6(12), 1979-1986. <https://doi.org/10.4161/psb.6.12.18192>
- Segundo-Ortin, M., & Calvo, P. (2019). Are plants cognitive? A reply to Adams. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, 73, 64-71. <https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2018.12.001>
- Sfair, J. C., Weiser, V. D. L., Martins, F. R., Vidal, M. M., & Guimarães Jr, P. R. (2018). Species traits and abundance influence the organization of liana–tree antagonistic interaction. *Austral ecology*, 43(2), 236-241.

- Siderhurst, L. A., Griscom, H. P., Hudy, M., & Bortolot, Z. J. (2010). Changes in light levels and stream temperatures with loss of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) at a southern Appalachian stream: implications for brook trout. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1677-1688. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.007>
- Silvertown, J., & Gordon, D. M. (1989). A framework for plant behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 349-366. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.002025>
- Song, Y. B., Yu, F. H., Keser, L. H., Dawson, W., Fischer, M., Dong, M., & van Kleunen, M. (2013). United we stand, divided we fall: a meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia*, 171(2), 317-327. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2430-9>
- Souza, S. R., Veloso, M. D., Espírito-Santo, M. M., Silva, J. O., Sánchez-Azofeifa, A., Souza e Brito, B. G., & Fernandes, G. W. (2019). Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. *Forest Ecosystems*, 6, 1-12.
- Sousa-Baena, M. S., Hernandez-Lopes, J., & Van Sluys, M. A. (2021). Reaching the top through a tortuous path: helical growth in climbing plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 59, 101982. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.101982>
- Stanković, B., Volkmann, D., & Sack, F. D. (1998). Autotropism, automorphogenesis, and gravity. *Physiologia Plantarum*, 102(2), 328-335. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1020222.x>
- Stevens, G. (1987). Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68(1): 77–81.
- Strong Jr, D. R., & Ray Jr, T. S. (1975). Host Tree Location Behavior of a Tropical Vine (*Monstera gigantea*) by Skototropism. *Science*, 190, 804-806. <https://doi.org/10.1126/science.190.4216.804>
- Subiabre, A. & Rojas, C. (1994). Geografía física de la Región de Los Lagos. Ediciones Universidad Austral de Chile, Valdivia, CL.
- Sutherland, W. J., & Stillman, R. A. (1988). The foraging tactics of plants. *Oikos*, 239-244. <https://doi.org/10.2307/3565196>
- Talley, S. M., Setzer, W. M., & Jackes, B. R. (1996). Host associations of two adventitious-root-climbing vines in a north queensland tropical rain forest. *Biotropica*. 28: 356–366 <https://doi.org/10.2307/2389199>

- Tang, Y., Kitching, R. L., & Cao, M. (2012). Lianas as structural parasites: a re-evaluation. *Chinese Science Bulletin*, 57(4), 307-312. <https://doi.org/10.1007/s11434-011-4690-x>
- Team, R. C. (2015). R: A language and environment for statistical computing (version 4.0.3).
- Teramura, A. H., Gold, W. G., Forseth, I. N. 1991. Physiological ecology of mesic, temperate woody vines. In: Putz, F., Mooney, H. (eds.), *The Biology of Vines*. 245–285. Cambridge, Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, United States of America.
- Thakur, T. K., Padwar, G. K., Patel, D. K., and Bijalwan, A. (2019). Monitoring Land Use, Species Composition and Diversity of Moist Tropical Environ in Achanakmaar Amarkantak Biosphere Reserve, India Using Satellite Data. *Bij 3 (4)*, 162–172. doi:10.15406/bij.2019.03.00141
- Thakur, T. K., Patel, D. K., Thakur, A., Kumar, A., Bijalwan, A., Bhat, J. A., et al. (2021). Biomass Production Assessment in a Protected Area of Dry Tropical Forest Ecosystem of India: A Field to Satellite Observation Approach. *Front. Environ. Sci.* 432, 757976. doi:10.3389/fenvs.2021.757976
- Torres-Diaz, C., Ruiz, E., Salgado-Luarte, C., Molina-Montenegro, M. A., & Gianoli, E. (2013). Within-population genetic diversity of climbing plants and trees in a temperate forest in central Chile. *Gayana Bot*, 70(1), 36-43. <https://doi.org/10.4067/s0717-66432013000100005>
- Torti, S. D., Coley, P. D., Kursar, T. A. (2001). Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *The american naturalist*, 157(2): 141-153.
- Tremblay, R. L., & Castro, J. V. (2009). Circular distribution of an epiphytic herb on trees in a subtropical rain forest. *Tropical Ecology*, 50(2), 211.
- Trewavas, A. (2005). Green plants as intelligent organisms. *Trends in plant science*, 10(9), 413-419. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.07.005>
- Trewavas, A. (2006). The Green plant as an intelligent organism. En *Communication in plants*. Baluška, F., Mancuso, S., & Volkmann, D. (eds). Springer-Verlag, 9.
- Trewavas, A. (2008). Aspects of Plant Intelligence: Convergence & Evolution. In S. C. Morris (Ed.), *The Deep Structure of Biology: Is convergence sufficiently ubiquitous to give a directional signal?* (68–110). West Conshohocken, PA: Templeton Press.
- Trewavas, A. (2009). What is plant behaviour? *Plant, cell & environment*, 32(6), 606-616. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01929.x>

- Trewavas, A. (2014). *Plant behaviour and intelligence*. OUP Oxford.  
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199539543.003.0022>
- Trewavas, A. (2016). Intelligence, cognition, and language of green plants. *Frontiers in psychology*, 7, 588.  
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00588>
- Valladares, F., Gianoli, E., & Saldana, A. (2011). Climbing plants in a temperate rainforest understorey: searching for high light or coping with deep shade? *Annals of Botany*, 108(2), 231-239.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcr132>
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-257.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Valladares, F., Saldana, A., & Gianoli, E. (2012). Costs versus risks: architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. *Austral Ecology*, 37(1), 35-43.
- van der Heijden, G., & Phillips, O. (2008). What controls liana success in neotropical forest? *Global ecology and biogeography*. 17: 372-383. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00376.x>
- van Der Heijden G & Phillips O. (2009). Liana infestation impacts tree growth in a lowland tropical moist forest. *BIOGEOSCIENCES*. 6: 2217-2226.
- van Der Heijden, G.M.F., J.S. Powers, S.A. Schnitzer (2015). Lianas reduce carbon accumulation in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 13267-13271
- van Der Heijden, G.M.F., S.A. Schnitzer, J.S. Powers, O.L. Phillips (2013). Liana impacts on carbon cycling, storage and sequestration in tropical forests. *Biotropica*, 45: 682-692.
- van Loon, L. C. (2016). The intelligent behavior of plants. *Trends in plant science*, 21(4), 286-294.  
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.11.009>
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen phosphorus interactions. *Ecological applications* 20(1): 5–15.
- Vitousek, P. M., Walker, L. R. (1989). Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological monographs*, 59(3): 247-265.

- Wagner, H. (1909). The perception of light in plants. *Ann Bot.* 23:459–489.  
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089231>
- Wang, Q., Guerra, S., Ceccarini, F., Bonato, B., & Castiello, U. (2021). Sowing the seeds of intentionality: Motor intentions in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 16(11), 1949818.  
<https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1949818>
- Waters, E. M., & Watson, M. A. (2015). Live substrate positively affects root growth and stolon direction in the woodland strawberry, *Fragaria vesca*. *Frontiers in plant science*, 6, 814.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00814>
- Whippo, C. W., & Hangarter, R. P. (2009). The “sensational” power of movement in plants: A Darwinian system for studying the evolution of behavior. *American journal of botany*, 96(12), 2115-2127.
- White, J. & Yamashita, F. (2022). *Boquilatrifoliolata* mimics leaves of an artificial plastic host plant. *Plant Signaling & Behavior* 17:1. <https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1977530>
- Wieder, W. R., Cleveland, C. C., & Townsend, A. R. (2008). Tropical tree species composition affects the oxidation of dissolved organic matter from litter. *Biogeochemistry*, 88, 127-138.
- Wilson, E. O. (1987). Causes of ecological success: the case of the ants. *Journal of animal Ecology*, 56(1), 1-9.
- Wright, S. J., Calderon, O., Hernandez, A., Paton, S. (2004) GIANOLI, E., & MOLINA-MONTENEGRO. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology* 85(2): 484–489.
- Wyka, T. P., Oleksyn, J., Karolewski, P., & Schnitzer, S. A. (2013). Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. *Annals of botany*, 112(9), 1667-1681.
- Wyka TP, Zadworny M, Mucha J, Żytkowiak R, Nowak K, Oleksyn J. (2019). Species-specific responses of growth and biomass distribution to trellis availability in three temperate lianas. *Trees*, 33(3), 921-932. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01828-3>
- Xu, X., Tokashiki, Y., Hirata, E., Enoki, T., & Nogami, K. (2000). Ecological studies on subtropical evergreen broad-leaved forest in Okinawa, Japan: litter production and nutrient input. *Journal of forest research*, 5 (3): 151-156.
- Yamashita, T., Takeda, H. & Kirton, L. G. 1995. Litter production and phenological patterns of *Dipterocarpus baudii* in a plantation forest. *Tropics* 5: 57–68

- Yorke, S. R., Schnitzer, S. A., Mascaro, J., Letcher, S. G., & Carson, W. P. (2013). Increasing liana abundance and basal area in a tropical forest: the contribution of long-distance clonal colonization. *Biotropica*, 45(3), 317-324.
- Yuan, Z., & Chen, H. Y. (2009). Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 532-542.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. Pearson Education India.
- Zhang, H., Yuan, W., Dong, W., & Liu, S. (2014). Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity* 20: 240-247.