

Paraheliotropismo en hojas de Jarilla Norte-Sur (*Larrea cuneifolia* Cav.).

SANDRA DÍAZ¹, ANTONIO MANGIONE^{1,2}

¹Facultad de Química, Bioquímica y Farmacia. Universidad Nacional de San Luis. Ejército de los Andes 950.

²Instituto Multidisciplinario de Investigaciones Biológicas. IMIBIO CCT CONICET. Almirante Brown 907. 5700 San Luis, Argentina. mangione.antonio@gmail.com

RESUMEN: El paraheliotropismo es un tipo de movimiento que reduce la intercepción lumínica de la lámina foliar. Está asociado a condiciones de estrés hídrico y a especies vegetales de ambientes áridos. *Larrea cuneifolia* (jarilla norte-sur) posee las hojas orientadas con su superficie perpendicular al suelo y las caras adaxial y abaxial orientadas de Este a Oeste y un eje longitudinal orientado Norte a Sur. Los objetivos de este trabajo fueron evaluar el patrón de orientación de las hojas de *Larrea cuneifolia* y si este se debe a un fenómeno de fototropismo, si es reversible y si existen cambios en la orientación natural de la jarilla a lo largo del año. Proponemos que al desorientar experimentalmente las hojas de *L. cuneifolia*, éstas vuelven a su orientación natural. Se tomaron como línea de base 480 medidas de orientación foliar de individuos de *Larrea cuneifolia*, en tres diferentes épocas del año: invierno, otoño y verano. Simultáneamente, se sometieron 70 plantas a los siguientes tratamientos: fronde doblado hacia el este (FDE), fronde doblado hacia el oeste (FDO), rotado 90° del norte hacia el este (R90NE), rotado 90° del norte hacia el oeste (R90NO), rotado 180° (R180) y dos controles: uno con prensa (C+) – dispositivo utilizado para forzar la orientación – y otro sin prensa (C-). Las experiencias se llevaron a cabo en el Parque Nacional Sierra de las Quijadas, Argentina. La orientación de las hojas difirió entre estaciones del año. Las plantas que fueron desorientadas 90 grados (R90NE y R90NO) a los 155 días fueron los únicos tratamientos que sufrieron reorientación alcanzando un promedio de 20 grados del norte. No hubo diferencias en los otros tratamientos a lo largo del tiempo. Los resultados demuestran una reversibilidad en la orientación de las hojas de *L. cuneifolia*, compatible con paraheliotropismo.

PALABRAS CLAVE: orientación foliar, fototropismo, zonas áridas.

ABSTRACT: Paraheliotropism is a type of movement that reduces light interception of leaf blade. It is associated with water stress and with plant species from arid environments. *Larrea cuneifolia* (creosote bush north-south) has leaf blades oriented with its axis perpendicular to the ground surface and the adaxial and abaxial sides oriented from east to west and a longitudinal axis oriented north to south. The objectives of this study were to evaluate the pattern of orientation of the leaves of *Larrea cuneifolia* and if this is due to phototropism, if it is reversible and if there are changes in the natural orientation of the jarilla throughout the year. We proposed that if we experimentally disorient leaves of *L. cuneifolia*, leaves will return to their natural orientation. As a baseline, measurements of foliar orientation of 480 plants of *L. cuneifolia* in three different seasons: winter, fall and summer were taken. Simultaneously, 70 plants were subjected to the following treatments: frond bent eastward (FBE), frond bent westward (FBW), rotated 90 degrees to the north east (R90NE), rotated 90 degrees to the north west (R90NW), rotated 180° (R180) and two controls: one press (C+) - a device used to force the orientation and one without press (C-). The experiments were carried out in the Sierra de las Quijadas National Park, Argentina. The orientation of the leaves differs between seasons. Plants disoriented 90 degrees (R90NE and R90NW) were the only treatments that suffered reorientation averaging 20 degrees north after 155 days. There were no differences in the other treatments along time. Results show that this process is reversible for leaves of *L. cuneifolia* and it is compatible with paraheliotropism.

KEY WORDS: leaf blades orientation, phototropism, arid zones.

INTRODUCCIÓN

Frente a condiciones de baja disponibilidad de agua en el ambiente, las plantas pueden presentar una gran diversidad de mecanismos. La presencia de raíces profundas, el cierre estomático, la reducción de la superficie foliar expuesta y la acumulación de agua en determinados órganos son algunos de ellos. Algunas especies de plantas poseen respuestas vinculadas a estímulos lumínicos, que pueden resultar en un aumento en la intercepción solar, orientando los órganos en ángulos rectos a la fuente (diaheliotropismo), o bien, en un movimiento que permite evitar o reducir la intercepción lumínica (paraheliotropismo) mediante cambios de turgencia en células especializadas o crecimientos diferenciales de la lámina foliar con respecto a la fuente luminosa. (Salisbury y Ross, 1994).

El paraheliotropismo permite reducir la pérdida de agua por transpiración y se encuentra asociado principalmente al bajo potencial hídrico (Berg y Hsiao, 1986), el aumento de la temperatura, el alto flujo de fotones (Berg y Heuchelin, 1990) y a los cambios en la turgencia de un órgano específico denominado pulvínulo (Donahue y Berg, 1990). Este fenómeno puede ser explicado como una respuesta adaptativa a condiciones extremas de temperatura y sequía. En 1881 Darwin observó que diversas especies que presentaban paraheliotropismo se encontraban en ambientes áridos. A su vez, diversos trabajos realizados con el género *Phaseolus* demostraron que las especies propias de estos ambientes se encuentran expuestas a mayor estrés hídrico y temperatura presentando un mayor grado de paraheliotropismo (Yu y Berg, 1994). Estudios realizados en hojas de *Stirax* sugieren que el paraheliotropismo además permite una optimización en la eficiencia fotosintética en

comparación con los movimientos diaheliotropicos en la misma planta (Habermann et al, 2011).

También se han observados cambios en la orientación de las hojas vinculados a cambios estacionales anuales. El ángulo que forma la línea Tierra-Sol cambia a medida que la tierra recorre su órbita, sobre el trópico de capricornio el ángulo es de 90° durante el solsticio de verano y de 43° en el solsticio de invierno. (Sanchez y López, 1997). En respuesta a esta rotación, Comstock y Mahall (1985), determinaron que ciertas especies de *Ceanothus* presentan modificaciones en el ángulo foliar durante el verano lo que podría permitir una reducción en la incidencia y absorción solar durante el periodo de sequía.

El género *Larrea* pertenece a la familia de las Zigofiláceas y está compuesto por arbustos xerófilos, leñosos, de hoja perenne con una amplia distribución geográfica en zonas áridas y semiáridas de América. Dentro de las especies pertenecientes al género *Larrea* se han observado distintas estrategias reguladoras del estrés hídrico y tropismos que les permiten abarcar terrenos áridos y con escasas precipitaciones.

Según Mabry et al., (1977), *Larrea divaricata* Cav., *Larrea tridentata* (Moç. & Seseé ex DC.) Cov. y *Larrea cuneifolia* Cav. Presentan una marcada reducción de los folíolos, lo que es entendido como una adaptación a la aridez. En *L. tridentata* el crecimiento del follaje es más notorio en los periodos inmediatamente posteriores a las lluvias, mientras que en las etapas de escasez hídrica el crecimiento se detiene y se observa senescencia de las hojas más viejas, manteniéndose sólo las hojas más jóvenes (Runyon, 1934). Además, *L. tridentata* presenta una estrecha relación entre la apertura

foliar y el estrés hídrico, observándose menor apertura foliar en las plantas sometidas a estrés (Valvere y Sayee, 1993).

En *Larrea cuneifolia* (jarilla norte-sur), el follaje es compacto y comprimido y las hojas se encuentran reducidas prácticamente a una sola lámina. Más aún, esta especie posee las hojas orientadas de modo que su superficie queda perpendicular al suelo, con las caras adaxial y abaxial orientadas de Este a Oeste y un eje longitudinal orientado Norte a Sur maximizando la capacidad de intercepción de la radiación solar al amanecer y al atardecer cuando el déficit hídrico atmosférico es relativamente bajo, y minimizándola al mediodía. Mecanismo que le permite ser una especie dominante en ambientes xerofitos (Villagra et al. 2011). Mabry et al. (1977) proponen que este mecanismo podría permitirle habitar ambientes aún más áridos que *L. tridentata* y *L. divaricata*. En Argentina, *Larrea divaricata* se vuelve dominante solo en áreas donde las precipitaciones anuales superan los 200 mm anuales, mientras que *Larrea cuneifolia* puede abarcar zonas con precipitaciones menores (Mabry et al., 1977). A pesar de ser la única especie de su género que presenta esta característica orientación de sus hojas, no se encontraron antecedentes de trabajos previos que analicen este fenómeno en *Larrea cuneifolia*.

Los objetivos de este estudio fueron evaluar el patrón de orientación de las hojas de *Larrea cuneifolia* debe a un fenómeno de fototropismo y establecer si esta orientación es un proceso reversible afectado también por los cambios del ángulo de incidencia lumínica durante las distintas estaciones del año.

Se evaluó la siguiente hipótesis: Un cambio en el ángulo de incidencia solar sobre la superficie foliar de *Larrea cuneifolia* genera un cambio en la orientación de las mismas. A partir de esta

hipótesis se planteó la predicción: si se fuerzan las hojas de *Larrea cuneifolia* a una orientación distinta a la Norte-Sur, que mantienen naturalmente, éstas tenderán a retomarla.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: el área de estudio comprendió parte del “jarillal” existente en el Parque Nacional Sierra de las Quijadas, Esta área, que cubre aproximadamente 6 km², se caracteriza por un alto grado de perturbación antrópica y se encuentra dominado principalmente por arbustos de las especies *Larrea cuneifolia* y *Larrea divaricata*. El parque está ubicado a 116km de distancia al noroeste de la ciudad de San Luís, Argentina (32° 20' y 32° 47' Latitud Sur y 67° 10' y 66° 58' Longitud Oeste). Situado en un ecotono entre las Provincias Fitogeográficas del Chaco y del Monte, ambas pertenecientes al Dominio Chaqueño de la Región Neotropical (Cabrera, 1976, Cabrera y Willink, 1980). El tipo de vegetación es típicamente xerófita, reconociéndose el bosque caducifolio con un estrato de gramíneas, cactáceas y bromeliáceas terrestres propios de la provincia del Chaco; como así también los matorrales abiertos, con zigofiláceas de los géneros *Larrea*, *Bulnesia* y *Plectrocarpa* mencionados para la provincia del Monte (Administración de Parques Nacionales, 2006).

El ambiente es predominantemente árido, con una pronunciada amplitud térmica media de 13,7°C, el promedio anual de temperaturas máximas es de 24,4°C y de mínimas 10,7°C. (Administración de Parques Nacionales, 2006) Las precipitaciones son escasas y están irregularmente distribuidas. Presenta una estación seca durante el invierno y una húmeda desde fines de la primavera hasta principios de otoño (Peña Zubiarte et al., 1998), siendo el promedio de precipitaciones de 250mm anuales, con su máxima durante el mes de enero.

Experiencias:

1. Orientación foliar de individuos de *Larrea cuneifolia*:

Con el fin de establecer si existe una relación en la orientación promedio vinculada a las variaciones de las incidencias solares a lo largo de las estaciones del año, se tomaron en total 480 datos al azar de orientación de individuos de *Larrea cuneifolia*, dentro del ambiente del jarillal, en tres diferentes épocas del año (200 en otoño, abril de 2008 y 139 en invierno, julio de 2008 y 141 datos en verano, enero de 2009). Los datos fueron tomados con brújula, midiendo el ángulo de diferencia del Norte, hacia el Este o hacia el Oeste, de la orientación del ápice la hoja. Se midió una hoja por individuo, ambos escogidos al azar dentro del jarillal.

2. Desviación forzada de la orientación natural de *Larrea cuneifolia*:

Se realizaron 7 tratamientos que consistieron en desviar la orientación natural de las plantas mediante la aplicación de una prensa construida con dos listones de madera de pino sujetos con precintos, rotados y posteriormente fijados con tirantes de alambre.

Los tratamientos fueron: follaje doblado hacia el Este (FDE), follaje doblado hacia el Oeste (FDO), esto resulta en el follaje con las hojas expuestas cara hacia arriba, rotado 90° del Norte hacia el Este (R90NE), rotado 90° del Norte hacia el Oeste (R90NO), rotado 180° (R180) y dos controles: uno con prensa (C+), con el fin de evaluar si la aplicación de la prensa sin forzar la desorientación tuvo un efecto sobre los tratamientos, y otro sin prensa (C-). El tamaño muestra inicial fue de 10 individuos por tratamiento, los cuales fueron seleccionados al azar de entre los individuos de la zona.

Los datos de orientación se tomaron periódicamente hasta los 155 días de haber aplicado el tratamiento, siendo realizadas las mediciones a los 7, 14, 22, 29, 35, 42, 88, 95 y 155 días. De cada planta se tomaron tres medidas al azar de la orientación de las hojas.

Análisis estadístico: se calculó el promedio y su correspondiente desviación estándar de los datos obtenidos en la experiencia 1. Se usó el valor de desviación del norte, indistintamente si correspondían al este u oeste del mismo. Con el fin de establecer si existen diferencias significativas en la orientación promedio de *L. cuneifolia* entre los datos tomados en enero, abril y julio se realizó un análisis de la varianza.

Se realizó un análisis de chi-cuadrado para comparar la cantidad de valores obtenidos hacia el este o hacia el oeste del norte en cada estación: julio, enero y abril, con el fin de comprobar si existe una relación entre la orientación y la ubicación estacional del sol.

Los datos obtenidos en el experimento de desviación de la orientación natural se evaluaron estadísticamente mediante un análisis de la varianza de medición repetida en las tres mediciones (Día 0, día 7 y día 155). Luego se realizó un análisis de la varianza para los siete tratamientos por separado, tomando como factor cada instancia de medición. Con el fin de evaluar si existieron diferencias entre los tratamientos obtenidos el día 155, al finalizar el experimento, se realizó un análisis de la varianza.

RESULTADOS

1. Orientación foliar de individuos de *Larrea cuneifolia*: la orientación de las hojas, medida en grados, difieren significativamente entre los tres meses consideradas aquí ($P=0,01$, g.l.2, $F=759,1$). El test de Tukey aplicado posteriormente demostró que el mes de abril

(Media= $11,8 \pm 0,7$) fue mayor que el del mes de julio ($9,3 \pm 0,7$) y este mayor que el del mes de enero ($8,2 \pm 0,7$).

El análisis de chi-cuadrado arrojó diferencias entre las orientaciones Este u Oeste del Norte dentro de las tres medidas, observándose un predominio de datos hacia el Oeste con un porcentaje de un 91,3% en el mes de julio ($\chi^2 = 67,4$, g.l.1, $P < 0,05$) y hacia el Este en enero, 65,8 % ($\chi^2 = 10,6$, g.l.1, $P < 0,05$) y abril 74,5 % ($\chi^2 = 45,4$, g.l.1, $P < 0,05$).

2. Desviación de la orientación natural de *Larrea cuneifolia*: la orientación de las plantas sometidas a todos los tratamientos, sin incluir los controles, alcanzó un valor promedio de $15,8^\circ \pm 10,5$ del Norte al finalizar el experimento. Los tratamientos que fueron rotados 90° del Norte llegaron a una media de $20^\circ \pm 11,9$. Si bien no retomaron la orientación promedio obtenida a partir de los datos tomados en el experimento 1 de $10^\circ \pm 8,9$, éste valor resultó ser significativamente diferente tanto de los controles como de los valores obtenidos en los tratamientos rotados 90 grados al inicio del experimento (Figura 1).

Al comparar los datos obtenidos al día 155 con los valores iniciales (Día 0) se observaron diferencias significativas entre los tratamientos rotados 90° del Norte hacia el Este y el Oeste (R90NE, R90NO) y en el tratamiento de follaje doblado hacia el Este (FDE) (Cuadro 1).

En los resultados del análisis de Tukey se observó una reorientación significativa en las comparaciones entre el control y las plantas rotadas 90° hacia el Noreste (R90NE) pero en el tratamiento rotado 90° del Norte hacia el Oeste (R90NO) los valores difirieron significativamente de los controles.

Los tratamientos que implicaron el follaje completo inclinado en forma paralela a la

superficie hacia el Este y el Oeste (FDE y FDO) fueron retomando su posición erguida perpendicular a la superficie a lo largo de las mediciones, y a los días 155 ya no mostraron diferencias con las medidas realizadas en los controles.

DISCUSIÓN

Los resultados aportan evidencias a favor de la hipótesis planteada, un cambio en el ángulo de incidencia solar genera un cambio en la orientación de las hojas de la especie estudiada. Los datos obtenidos de los análisis en las estaciones del año sugieren la existencia de una variación anual de la orientación promedio vinculada a los movimientos solares, permitiendo así un mayor aprovechamiento de la energía solar en las primeras horas del día a lo largo de todo el año. Durante el mes de Julio, cuando los rayos solares caen perpendicularmente sobre el hemisferio norte, el 91,3% de las plantas se encontraron orientadas hacia el oeste del Norte y por ende con la cara adaxial en sentido Noreste, mientras que las mediciones de enero arrojaron un porcentaje de 65,8% de plantas orientadas hacia el este del Norte, coincidiendo la cara adaxial con la posición del sol en el hemisferio sur durante el verano. El movimiento foliar es un fenómeno que se observa con mucha frecuencia en plantas que crecen y se desarrollan en ambientes áridos y con escasas precipitaciones. El género *Phaseolus* es uno de los más estudiados. Presenta respuestas a cambios en el potencial hídrico y la temperatura, a partir de modificaciones en la turgencia y tamaño de las células en un órgano motor llamado pulvínulo ubicado en la base de las hojas. Si bien el pulvínulo no había sido completamente identificado, estudios recientes con leguminosas han logrado aislar y analizar 195 proteínas correspondientes al mismo, cuyo funcionamiento se lo vinculo al transporte de protones, el metabolismo del malato y

movimientos citoesqueleticos. (Lee et al, 2014) Este fenómeno va acompañado de un incremento en el protoplasma de las células correspondientes a la superficie abaxial de la lámina y de una disminución del protoplasma en las células ubicadas adaxialmente (Yu & Berg, 1994). Es de esta manera que se producen los movimientos correspondientes al paraheliotropismo.

Dentro del género *Larrea* los antecedentes de movimiento foliar en respuesta al estrés hídrico han sido descritos para *Larrea tridentata*. Individuos de esta especie pueden cerrar sus hojas bifoliadas variando así su inclinación en respuesta a la hora de día y al estado hídrico del suelo (Valvere y Sayee, 1993). La presencia de pulvínulo en *L. tridentata* explica estos movimientos (Thomas, 2000). Por su parte en la especie *Larrea cuneifolia* la orientación que caracteriza a sus hojas se mantiene en una orientación de un promedio de $10^\circ \pm 8,9$ del Norte durante todo el año aunque con las modificaciones respecto de su orientación relativa al Norte en condiciones naturales expresadas más arriba.

La posibilidad de que la orientación y el movimiento foliar observado en *Larrea cuneifolia* esté vinculado a una respuesta frente al aumento de la temperatura y el estrés hídrico implicaría una característica adaptativa más, que junto a aquellas propias de organismos xerófitos, como las raíces profundas, las cutículas gruesas y la alta resistencia estomática, le permite sobrevivir en ambientes cálidos, áridos y con bajas precipitaciones. (Salisbury y Ross, 1994). Además, la estructura anatómica de *L. cuneifolia* se distingue de las otras especies del género en que las hojas, con mesófilo isolateral, muestran una organización del parénquima en empalizada desarrollado en ambas superficies de la lámina, característica que se vincula a su orientación y al hecho de que tanto la cara abaxial como la adaxial se

encuentran expuestas a la radiación directa durante el transcurso del día (Mabry et al., 1977). Sin embargo, no se encontraron publicaciones previas que determinen dentro de la anatomía foliar, la presencia de un órgano como el pulvínulo en *L. cuneifolia* ya descrito para las otras especies inclusive para *L. tridentata* (Thomas, 2000).

De nuestro estudio se puede concluir que las hojas de *L. cuneifolia* se reorientan al punto de aproximarse al valor original de orientación, por lo tanto la orientación de las hojas es facultativa. Vale aclarar que este proceso de reorientación ocurre naturalmente en etapas tempranas del crecimiento de la planta. Nuestro estudio indica que una planta de años también puede reorientar sus láminas. Por otro lado esta rotación o reorientación requiere, bajo las condiciones del estudio, de más de cinco meses para que ocurra por lo que la respuesta no es inmediata. Hipotetizamos que este es un proceso que conlleva la generación de nuevos tejidos en condiciones de estrés.

En ese sentido *L. cuneifolia* se constituye como un buen modelo para estudiar velocidad de respuesta al estrés hídrico mediante reorientación de las hojas, su carácter adaptativo, los mecanismos de tipo fisiológicos que provocan la reorientación, que en conjunto con otras características de esta especie, favorecen su dispersión en zonas desérticas y perturbadas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Administración de Parques Nacionales Delegación Centro y a todos los Guarda Parques del Parque Nacional Sierra de las Quijadas por su colaboración permanente con este trabajo. Agradecemos especialmente a Ailin Gatica de la Universidad Nacional de San Luis. Este trabajo fue financiado con fondos de la Secretaría de

Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de San Luis al proyecto PROICO 20-00-01 a Antonio Mangione.

REFERENCIAS

- Administración de Parques Nacionales. Plan de Manejo, Parque Nacional Sierra de las Quijadas. 2006.**
- Berg SV, Heuchelin S. 1990.** Leaf orientation of soybean seedling: I. Effect of water potential and photosynthetic photon flux density on paraheliotropism. *Crop. Science*. 30:631-638.
- Berg SV, Hsiao TC. 1986.** Solar Trucking: light avoidance induced by water stress in leaves of kidney bean seedling in the field. *Crop Science*. 26:980-986.
- Cabrera A. 1976.** Territorios Fitogeográficos de la República Argentina. L.R Parodi (Ed). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2, 2-85. Acme S.A.C.I. Buenos Aires.
- Cabrera AL, Willink A. 1980.** Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Comstock, JP, Mahall, BE. 1985.** Drought and changes in leaf orientation for two California chaparral shrubs: *Ceanothus megacarpus* and *Ceanothus crassifolius*. *Oecologia*, 65(4), 531-535.
- Darwin C. 1881.** The power of movement in Plants. Appleton Eds, New York.
- Donahue R, Berg SV. 1990.** Leaf orientation of soybean seedling: II. Receptor sites and light stimuli. *Crop. Science*. 30:638-643.
- Habermann G, Ellsworth PF, Cazoto JL, Feistler AM, da Silva L, Donatti DA, Machado SR. 2011.** Leaf paraheliotropism in *Styrax camporum* confers increased light use efficiency and advantageous photosynthetic responses rather than photoprotection. *Environmental and Experimental Botany*, 71(1), 10-17.
- Lee H, Garrett WM, Sullivan J, Forseth I, Natarajan, SS. 2014.** Proteomic analysis of the pulvinus, a heliotropic tissue, in *Glycine max*. *International Journal of Plant Biology*, 5(1).
- Mabry T J, Hunziker JH, Difeo Jr. DB. 1977.** Creosote Bush, Biology and chemistry of *Larrea* in New World Deserts. Ed. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc.
- Peña Zubiate CA, Anderson DL, Demmi MA, Saenz JL, D'Hiriart A. 1998.** Carta de suelos y vegetación de la Provincia de San Luis. Estación Experimental Agropecuaria. San Luis.
- Runyon EH. 1934.** The Organization of the Creosote Bush with respect to Drought. *Ecology*. 2010;15(2):128-138.
- Salisbury FB, Ross CL. 1994.** La capacidad motriz de las plantas. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica, México, DF. 453-485.
- Sánchez FC, & López D. H. 1997.** Astronomía de posición. Universidad Politécnica de Valencia.
- Thomas PA. 2000.** Leaves: The food producers, in *Trees: their natural history*. Ed Cambridge University Press.
- Valvere E, Sayee P. 1993.** Movimiento foliar en *Larrea tridentata* en relación con la sequía y la edad de la hoja. *Ecology*. 1993:15-21.
- Villagra PE, Giordano C, Alvarez JA, Bruno Cavagnaro J, Guevara A, Sartor C, Greco S. 2011.** Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología austral*, 21(1), 29-42.
- Yu F, Berg SV. 1994.** Control of Paraheliotropism in two *Phaseolus* species. *Plant Physiology*. 106:1567-1573.

Recibido: 13 Setiembre, 2015
Revisado: 12 Octubre 2015
Aceptado: 26 Diciembre, 2015

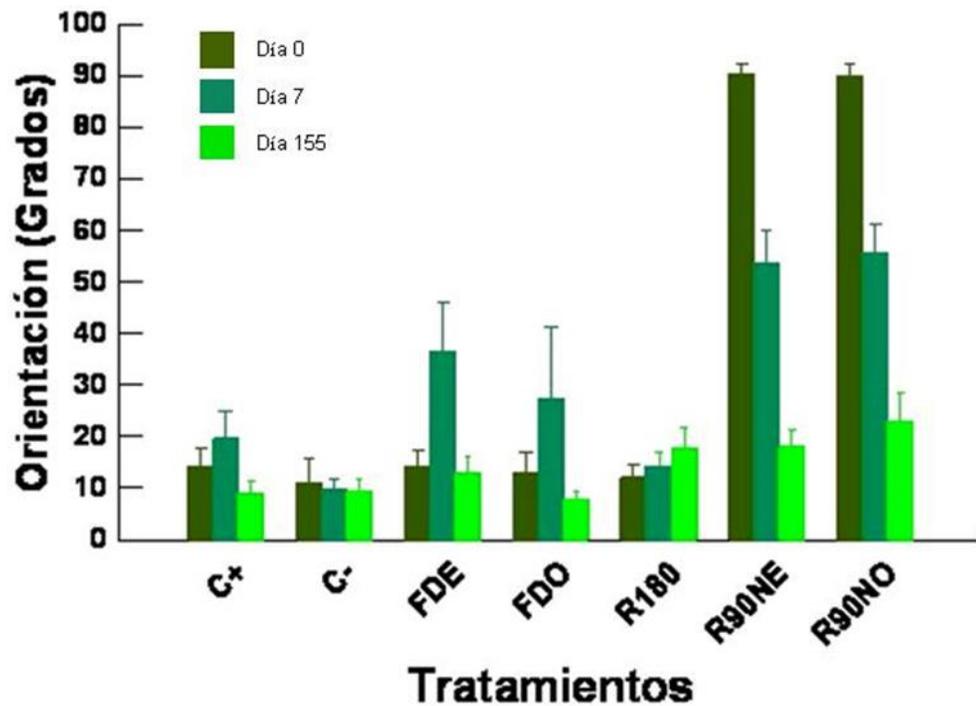


Figura 1. Orientación en grados para todos los tratamientos en las tres mediciones.

Cuadro 1. Resultados del Análisis de la Varianza, se indican en negrita los resultados significativos.

| Variable | GL | F | P |
|--|----|------|------------------|
| ANOVA repetido para todos los tratamientos en las tres instancias de medición | | | |
| Tratamientos | 6 | 47,3 | <0.001 |
| Días | 2 | 33,4 | <0.001 |
| Días x tratamiento | 12 | 14,0 | <0.001 |
| ANOVA para cada tratamiento tomando como factor los días 0, 7 y 155 | | | |
| R90NE | 2 | 76,3 | <0.001 |
| R90NO | 2 | 60,8 | <0.001 |
| C- | 2 | 0,06 | 0,935 |
| R180 | 2 | 0,91 | 0,413 |
| FDE | 2 | 7,12 | 0,004 |
| FDO | 2 | 2,82 | 0,083 |
| C+ | 2 | 1,74 | 0,198 |
| ANOVA comparando todos los tratamientos para el día 155 | 6 | 3,35 | 0,008 |