



Revista Fitotecnia Mexicana

ISSN: 0187-7380

revfitotecniamex@gmail.com

Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C.

México

Osuna García, Jorge Alberto; Beltrán, J. A.; Vázquez Valdivia, Víctor
Efecto del 1-metilciclopropeno (1-MCP) sobre el comportamiento postcosecha del aguacate 'Hass'
Revista Fitotecnia Mexicana, vol. 28, núm. 1, enero-marzo, 2005, pp. 1-8
Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C.
Chapingo, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61028101>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

EFFECTO DEL 1-METILCICLOPROPENO (1-MCP) SOBRE EL COMPORTAMIENTO POSTCOSECHA DEL AGUACATE 'HAS'*

EFFECT OF 1-METHYLCYCLOPROPENE (1-MCP) ON POSTHARVEST BEHAVIOR OF AVOCADO 'HAS'

Jorge Alberto Osuna García^{1*}, J. A. Beltrán² y Víctor Vázquez Valdivia¹

¹Campo Experimental Santiago Ixcuintla, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Apdo. Postal No. 100. C.P. 63300 Santiago Ixcuintla, Nayarit, México. Tel y Fax: 01(323) 235-0710. Correo electrónico: josunaga@tepic.megared.net.mx ²AgroFresh Inc. 727 Norristown road. Springhouse PA 19477-0904. USA.

* Autor para correspondencia

RESUMEN

En este trabajo se evaluó el efecto del 1-MCP sobre el comportamiento postcosecha del fruto de aguacate 'Hass' cultivado en Nayarit y almacenado en condiciones de ambiente o refrigeración. Se encontró que el 1-MCP en dosis de 200 nL L⁻¹ retrasó en 5 d el proceso de maduración de frutos, indicado por el cambio natural del color de cáscara de verde a negro en ambas condiciones de almacenamiento. También redujo la pérdida de peso en frutos sin refrigeración, pero no en frutos refrigerados. En ambas condiciones de almacenamiento el 1-MCP hizo más lento el ablandamiento de la pulpa, sin afectar la apariencia externa; además, disminuyó la incidencia de enfermedades fungosas y alargó la vida de anaquel por 6 d. El efecto del 1-MCP fue más marcado en frutos sin refrigeración, especialmente para el cambio de color de cáscara y las pérdidas de peso y firmeza.

Palabras clave: *Persea americana* Mill., 1-MCP, color, pérdida de peso, firmeza.

SUMMARY

In this study we evaluated the effect of 1-MCP on the postharvest behavior of 'Hass' avocado fruits grown in Nayarit and stored under room conditions or refrigeration. It was found that 1-MCP at 200 nL L⁻¹ delayed for 5 d the ripening process of 'Hass' fruits, indicated by the natural change in peel color from green to black under both storage conditions. Also, 1-MCP decreased weight loss in fruits stored under ambient conditions, but not in those stored under refrigeration. In both storage conditions, 1-MCP reduced flesh softening, without affecting the external appearance. In addition, 1-MCP prevented the incidence of fungal diseases and extended the shelf life by 6 d. The effect of 1-MCP was stronger in fruits stored without refrigeration, especially on peel color change and on weight and firmness losses.

Index words: *Persea americana* Mill., 1-MCP, color, weight loss, firmness.

INTRODUCCIÓN

En México se cultiva 94 904 ha de aguacate (*Persea*

americana Mill.) con el estado de Michoacán como el principal productor con 82.7 % del total de la superficie; le siguen en menor escala los estados de Nayarit, Puebla, Morelos y Estado de México (SIACON, 2004). En Nayarit los principales municipios productores son Tepic y Xalisco con una superficie plantada de 2338 ha y un rendimiento medio de 8.0 t ha⁻¹ (SAGARPA, 2001).

La mayor parte de la producción del país y de Nayarit se destina al mercado nacional mediante un manejo sin refrigeración que hace muy corta la vida de anaquel de los frutos (de 9 a 12 d) y que se tengan pérdidas postcosecha de hasta 40 % (Sánchez, 1999). En refrigeración el aguacate puede ser almacenado durante tres a cuatro semanas y manteniendo la calidad a un nivel aceptable. Si el fruto se refrigerara por períodos más largos existe el riesgo de daños externos e internos, como son oscurecimiento del sistema vascular en la pulpa, manchado de la piel, maduración irregular y desarrollo de color translúcido y sabores anormales. Estos síntomas se manifiestan hasta después de 1 ó 2 d que la fruta permanece a temperatura ambiente (Yahia, 2001).

Por su alta tasa respiratoria y alta producción de etileno, el fruto de aguacate es muy perecedero y poco tolerante al almacenamiento prolongado. Una técnica reciente para alargar la vida postcosecha y mantener calidad de los frutos de aguacate es mediante la aplicación de productos que inhiben la acción del etileno. El 1-Metilciclopropeno (1-MCP) se une a los receptores de etileno en la célula e impide las reacciones propias de la maduración que conducen al ablandamiento de tejidos, desintegración de la pared celular y degradación de pigmentos (Sisler y Serek, 1997).

El 1-MCP fue descubierto como inhibidor del etileno por Blankenship y Sisler, investigadores de la Universidad Estatal de Carolina del Norte de Estados Unidos en 1996 (Mitcham, 2001). A partir de entonces su uso ha dado buenos resultados en una gran variedad de frutos y hortalizas, al retrasar el proceso de maduración, alargar la vida de anaquel y mantener la calidad del producto; tal es el caso de manzana (*Malus domestica* Borkh) (Kang *et al.*, 2001); aguacate (Feng *et al.*, 2000; Jeong *et al.*, 2002; White *et al.*, 2001; Kluge *et al.*, 2002); limón (*Citrus aurantifolia* L.) (Arpaia, 1999) y mango (*Mangifera indica* L.) (Jiang and Joyce, 2000; Hofman *et al.*, 2001). En un ensayo preliminar se encontró que el 1-MCP aplicado a 200 nL L⁻¹ por 12 h a temperatura ambiente o refrigeración fue la dosis óptima para mantener la calidad y alargar la vida de anaquel del aguacate 'Hass' (Osuna, datos no publicados). El presente trabajo se hizo para evaluar el efecto del 1-MCP sobre el comportamiento postcosecha del fruto de aguacate 'Hass' cultivado en Nayarit, almacenado bajo condiciones ambientales o de refrigeración.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó durante agosto-septiembre del 2002 con frutos obtenidos en la empacadora de la Unión de Productores "Aguacate Hass de Nayarit, S.P.R. de R.L." ubicada en el municipio de Xalisco, Nayarit. Se utilizaron frutos cosechados en madurez fisiológica con un contenido de 21.8 % de materia seca y clasificados como "tamaño primera" (171 a 210 g). El 1-MCP se aplicó en dosis de 200 nL L⁻¹ a 160 frutos distribuidos en 10 cajas colocados en una cámara de 50 m³ herméticamente sellada por 12 h a una temperatura de 12 ± 0.5 °C y humedad relativa de 90 % ± 5 %. El lote sin tratar (10 cajas de 16 frutos cada una) se mantuvo en otro cuarto bajo temperatura y humedad similares al lote tratado. Los lotes tratados y sin tratar se almacenaron en dos condiciones: a) Simulación de mercado local (ambiente, 22 ± 2 °C; 75 ± 10 % HR, por 12 d), y b) Simulación de traslado a Canadá (6 d en refrigeración a 6 ± 0.5 °C; 90 ± 5 % HR, seguido de 9 d al ambiente).

Las variables medidas fueron: a) Porcentaje de frutos con maduración comercial (para punto de venta) cuando el color de cáscara viró de verde a negro y con firmeza de 25 a 50 N; b) Pérdida de peso, medida con una báscula portátil digital con capacidad de 1200 g y aproximación de 0.1g (Ohaus Corp Florham Park, NJ). Para ello se marcaron 10 frutos que se pesaron cada 3 d durante toda la etapa de evaluación; la diferencia en peso con respecto al peso inicial se expresó como porcentaje de pérdida de peso; c) Firmeza de pulpa, que se midió con un penetrómetro Shimpo modelo FGE-50 (Shimpo Instruments, Itasca IL) adaptado con puntal cilíndrico de 10 mm de diámetro. A

cada fruto se le hizo un corte longitudinal en la parte ecuatorial de aproximadamente 0.5 cm para eliminar la piel; se hizo una medición a cada lado del corte y los datos se expresaron en newtons (N); d) Apariencia externa, que se registró mediante la siguiente: 0 = Excelente (frutos prácticamente sin defectos de forma, color y libres de daños superficiales), 1 = Buena (frutos con defectos leves de forma y color, y daños superficiales que no excedan 2.0 cm²), 2 = Regular (frutos con defectos moderados de forma y color, así como daños superficiales que no excedan 4.0 cm²) y 3 = Mala (frutos con defectos severos de forma y color, así como daños superficiales mayores de 4.0 cm² y con presencia de enfermedades); e) Presencia de enfermedades fungosas, que se determinó solamente en el último muestreo como porcentaje de frutos dañados en las muestras que se utilizaron para pérdida de peso y se basó principalmente en presencia de antracnosis (*Colletotrichum gloeosporioides* L.). Las variables se evaluaron cada 3 d desde los 6 d después de aplicado el tratamiento, en ambas condiciones de almacenamiento.

Los datos se analizaron bajo un diseño completamente al azar con cinco repeticiones. Las variables de porcentaje de maduración, pérdida de peso, apariencia externa y presencia de enfermedades se analizaron usando estadística no paramétrica con la prueba de Kruskal-Wallis (Dowdy y Wearden, 1991), en tanto que firmeza se analizó con el procedimiento GLM del SAS y cuando fue necesario las medias se clasificaron mediante prueba de Tukey ($P \leq 0.05$) (SAS, 1998).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Viraje de color de cáscara

El 1-MCP retrasó significativamente ($P \leq 0.05$) el cambio de color de cáscara, de verde a negro, de los frutos de aguacate 'Hass', en las dos condiciones de almacenamiento. Tal cambio de coloración es una característica típica del proceso de maduración de los frutos de la variedad 'Hass', ya que otras variedades como 'Fuerte', 'Zutano', 'Bacon', 'Pinkerton', 'Reed' y 'Gwen' permanecen verdes inclusive en madurez de consumo (California Avocado Comission, 2004).

En condiciones de almacenamiento a temperatura ambiente (Figura 1a) los frutos testigo mostraron una mayor velocidad de cambio de color con relación a los tratados con 1-MCP. A los 6 d de almacenamiento, 60 % de los frutos testigo mostraban ya el color negro en tanto que los tratados aún no iniciaban el cambio de color. Para el día 12 ya el total de los frutos testigo mostraban color negro, mientras que en los frutos tratados apenas 40 % había

virado a negro. Se infiere entonces que el 1-MCP permitiría alargar hasta en 5 d la vida de anaquel de aguacate almacenado a temperatura ambiente, lo que significa la posibilidad de llegar a mercados más distantes en territorio nacional y disminuir en porcentajes considerables las pérdidas postcosecha.

Con respecto a las condiciones de almacenamiento en refrigeración (Figura 1b) se observó una tendencia similar pero menos marcada. Al término de la refrigeración tanto los frutos testigo como los tratados se mantenían verdes, pero 3 d después los frutos testigo ya mostraban un viraje del color de 20 % en comparación con 10 % en los tratados. Según Yahía (2001), existe una correlación para el cambio de color de frutos almacenados en refrigeración y luego expuestos al ambiente. A periodos más largos de almacenamiento en frío, más rápido se dará el viraje de color al pasar los frutos a condiciones ambientales, ya que a bajas temperaturas se sintetiza mayor cantidad de ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), el cual en temperatura ambiente es rápidamente convertido a etileno por la enzima formadora del etileno (Yang y Hoffman, 1984). A los 9 d después de refrigeración todos los frutos del testigo habían virado a color negro mientras que en los tratados sólo 80 % mostraban esa condición; esto significa un aumento de al menos 2 d en la vida de anaquel. Estudios previos mencionan que el 1-MCP previene o retrasa la degradación de clorofillas en un amplio rango de cultivos (Blanckenship y Dole, 2003). Feng *et al.* (2000), Jeong *et al.* (2002) y Kluge *et al.* (2002) también observaron que el

1-MCP retrasó el cambio de color de cáscara en aguacate y que los frutos tratados mantuvieron por más tiempo el color verde que los testigos, en la etapa de madurez de consumo (10 a 20 N).

Pérdida de peso

El 1-MCP redujo significativamente ($P \leq 0.05$) la pérdida de peso en frutos almacenados a temperatura ambiente, pero no en frutos refrigerados y luego pasados al ambiente (Figura 2). Al respecto, Jeong *et al.* (2002) mencionan que en frutos de la variedad 'Simmonds' almacenados a 20 °C, el 1-MCP a dosis de 450 nL L⁻¹ por 24 h disminuyó significativamente la pérdida de peso, lo cual pudo estar correlacionado con una disminución en la intensidad y época de aparición de los picos climatéricos de respiración y producción de etileno. Dicha situación es similar a las condiciones en las que se desarrolló este experimento en ambiente (22 ± 2 °C; 75 ± 10 % HR). Por otro lado, la ausencia de diferencias entre frutos tratados y testigos bajo las condiciones de refrigeración pudo deberse a que la refrigeración por sí sola disminuye los procesos fisiológicos de respiración y producción de etileno y la alta humedad relativa (90 ± 5 %) reduce también la pérdida de peso. De hecho, Yahía (2001) indica que la mejor manera de extender la vida postcosecha de frutos de aguacate 'Hass' es manteniéndolos en refrigeración de 4.5 a 7.2 °C y con una humedad relativa entre 85 y 90 %. Si se considera que en México se comercializan alrededor de 700 000 t de aguacate sin refrigeración y con pérdidas anuales de

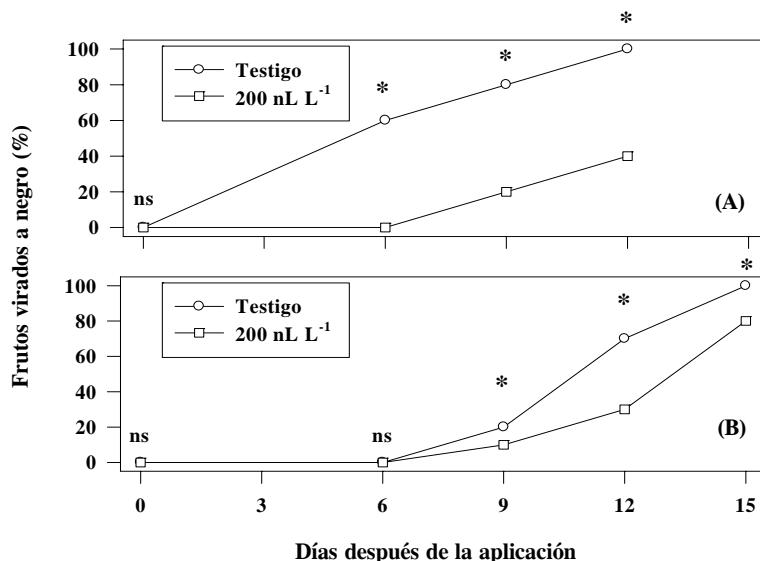


Figura 1. Efecto del 1-MCP sobre el porcentaje de frutos virados a negro, en aguacate 'Hass' almacenado bajo condiciones de ambiente (A) o refrigeración (B). NS = No significativo, * Significativo (Kruskal-Wallis, 0.05)

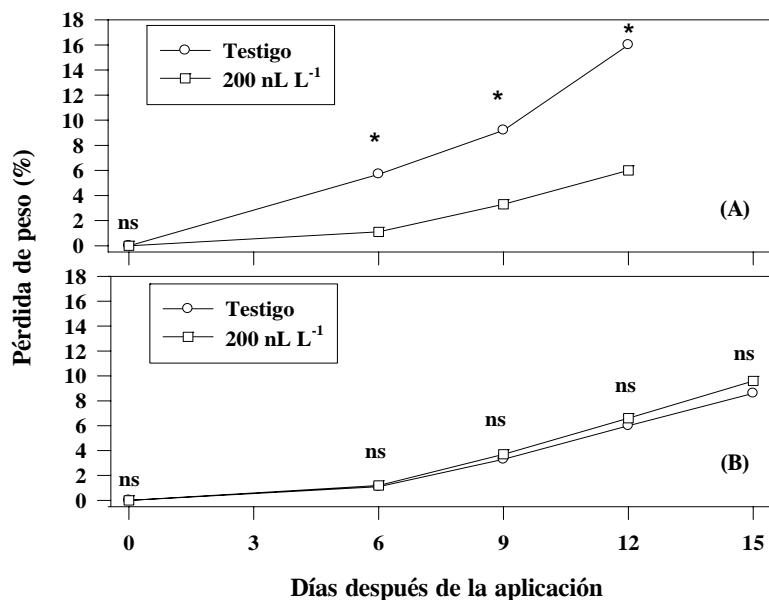


Figura 2. Efecto del 1-MCP sobre la pérdida de peso de frutos de aguacate 'Hass' almacenados bajo condiciones de ambiente (A) o refrigeración (B). ns = No significativo. * Significativo (Kruskal-Wallis, $P \leq 0.05$)

hasta 40 % (Sánchez, 1999), la aplicación de 1-MCP coadyuvaría a disminuir esas pérdidas.

Firmeza de la pulpa

La firmeza de la pulpa de aguacate 'Hass' fue afectada significativamente ($P \leq 0.05$) por la aplicación del 1-MCP (Figura 3). Los frutos tratados permanecieron firmes por más tiempo en comparación a los frutos testigo en ambas condiciones de almacenamiento. Según Feng *et al.* (2000) y Jeong *et al.* (2002), el 1-MCP disminuye temporalmente la actividad de las enzimas celulasa y poligalacturonasa, por lo que posteriormente los frutos maduran y ablandan normalmente. A los 9 d los frutos testigo almacenados a temperatura ambiente (22 ± 2 °C; 75 ± 10 % HR) mostraban ya una madurez de consumo (10 N), en tanto que los tratados presentaban una firmeza de 242 N, lo cual equivale al menos a 4 d de mayor vida de anaquel. Para frutos almacenados por 6 d en refrigeración (6 ± 0.5 °C; 90 ± 5 % HR) y luego pasados al ambiente también se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre frutos tratados y no tratados. En los frutos testigo la firmeza disminuyó rápidamente después de la refrigeración, y a los 6 d de estar almacenados al ambiente (día 12, Figura 3b) ya habían alcanzado la madurez de consumo, en tanto que en los frutos

tratados la firmeza apenas empezaba a disminuir y a los 9 d después de refrigeración (día 15) todavía tenían una firmeza de 200 N; se estima que en estos frutos se hubiera alcanzado la madurez de consumo hasta los 18 ó 21 d después de aplicado el 1-MCP, lo que significa una prolongación de al menos 6 d en la vida de anaquel. El que el 1-MCP haya tenido la capacidad para mantener firmes a los frutos por más tiempo representa un mayor periodo disponible para su traslado a mercados más distantes y confiere a los frutos más resistencia al transporte. También Feng *et al.* (2000), Jeong *et al.* (2002) y Kluge *et al.* (2002) mencionan que el 1-MCP aplicado en frutos de aguacate a dosis de 30 a 450 nL L⁻¹ retrasa el proceso de maduración y reduce la tasa de ablandamiento.

Apariencia externa

Con respecto a la apariencia externa de los frutos (Figura 4), no se detectaron diferencias significativas entre frutos tratados y testigos, en ambas condiciones de almacenamiento. Es decir, que el 1-MCP no mejora la apariencia sino sólo la mantiene y en este caso los frutos previamente seleccionados en el empaque tenían una calidad aceptable, ya que mantuvieron valores de apariencia externa correspondientes al rango de buena a excelente.

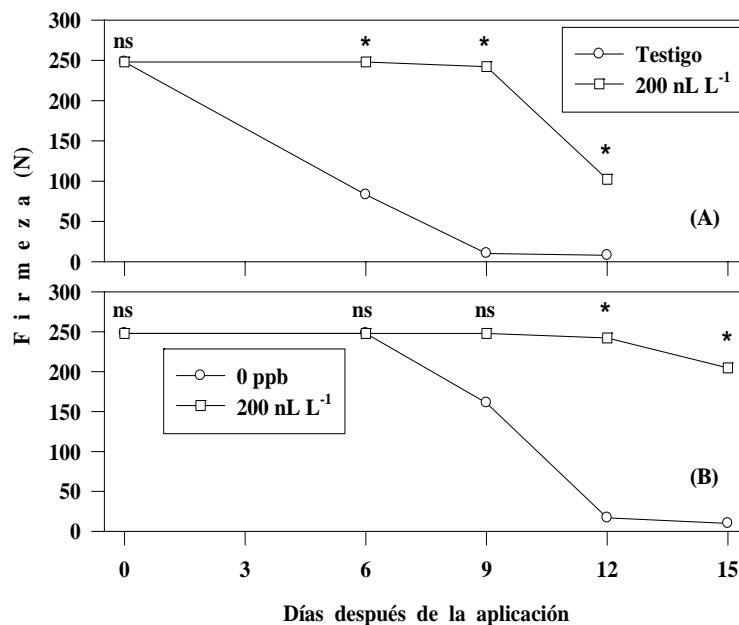


Figura 3. Efecto del 1-MCP sobre la firmeza de frutos de aguacate 'Hass' almacenados bajo condiciones de ambiente (A) o refrigeración (B). ns = No significativo. * Significativo (Tukey, 0.05)

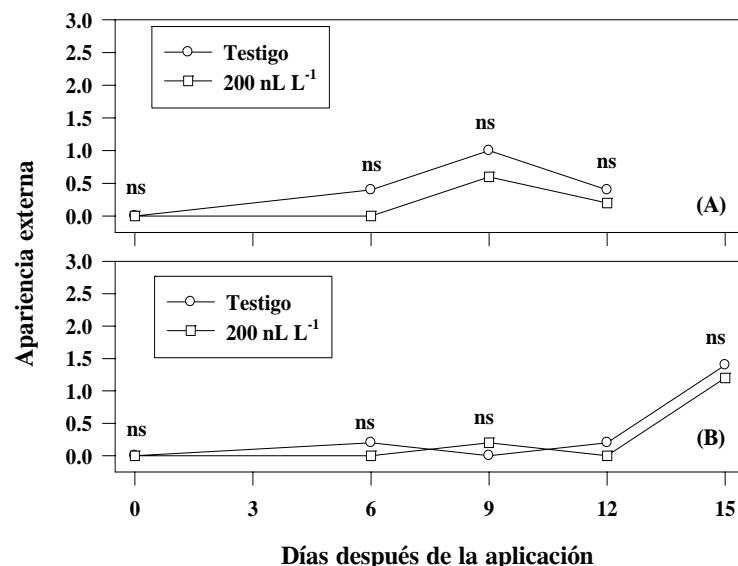


Figura 4. Efecto del 1-MCP sobre la apariencia externa de frutos de aguacate 'Hass' almacenados bajo condiciones de ambiente (A) o refrigeración (B). ns = No significativo. * Significativo (Tukey, 0.05)

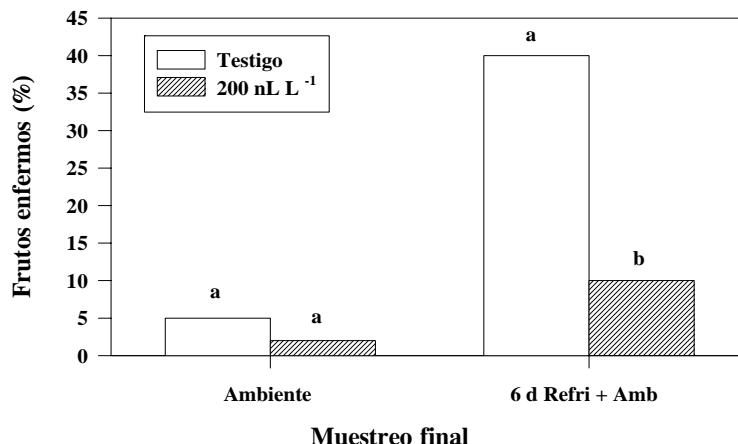


Figura 5. Efecto del 1-MCP sobre el porcentaje de frutos enfermos de aguacate 'Hass' almacenados condiciones de ambiente (A) o refrigeración (B). ns = No significativo. * Significativo (Kruskal-Wallis, 0.05)

Desarrollo de enfermedades

Otro aspecto importante es la sanidad de los frutos al momento del consumo. Al final del almacenamiento se detectaron diferencias significativas en la presencia de enfermedades fungosas entre los frutos almacenados en refrigeración y los almacenados en condiciones ambientales (Figura 5). Los frutos tratados mostraron significativamente menor presencia de enfermedades que los testigos para la condición de 6 d de refrigeración seguidos por 9 d a temperatura ambiente, ya que los frutos testigo mostraron 40 % de frutos enfermos en tanto que los tratados sólo tenían 10 %. Existen resultados contradictorios del efecto del 1-MCP en la disminución de enfermedades en aguacate; Hofman *et al.* (2001) mencionan que la presencia de pudriciones se incrementó en frutos tratados con 1-MCP, en tanto que White *et al.* (2001); Kluge *et al.* (2002) y Pesis *et al.* (2002) reportan que el 1-MCP redujo casi por completo la decoloración del mesocarpio causada por frío.

Apariencia externa e interna de los frutos

El efecto del 1-MCP sobre la apariencia de los frutos de aguacate 'Hass' almacenados en condiciones ambientales o de refrigeración, se ilustra en la Figura 6. La diferencia entre frutos testigos y tratados con 1-MCP en condiciones de almacenamiento al ambiente se muestra en la Figura 6b, donde se aprecia que los frutos testigo presentan un ablandamiento excesivo de pulpa y el color de cáscara es más oscuro que los de frutos tratados. En la Figura 6c se acota el efecto del 1-MCP en la firmeza de pulpa y color de cáscara; los frutos tratados muestran todavía el color verde de la cáscara y además se nota el retraso en el

proceso de maduración, ya que el pericarpio de la semilla aún está adherido al hueso, en tanto que en los frutos testigo tenían ya la cáscara negra y el pericarpio del hueso ya no está adherido en la pulpa.

CONCLUSIONES

El 1-MCP en dosis de 200 nL L⁻¹ retrasó significativamente el proceso de maduración de frutos de aguacate 'Hass', al prolongar en 5 d el cambio natural del color de cáscara de verde a negro, tanto en condiciones de refrigeración como al ambiente. El 1-MCP también redujo la pérdida de peso en frutos sin refrigeración aunque no en frutos refrigerados. Además, para ambas condiciones de almacenamiento el 1-MCP propició un ablandamiento más lento de la pulpa, sin afectar la apariencia externa, disminuyó la presencia de enfermedades fungosas y alargó la vida de anaquel en 6 d. El efecto del 1-MCP fue más marcado en frutos sin refrigeración que en frutos refrigerados, en cuanto al cambio de color de la cáscara, pérdida de peso y firmeza.

BIBLIOGRAFÍA

- Arpaia M L (1999) 1-MCP as a storage life enhancer for lemons. CRB Annual Report.
- Blankenship S, J Dole (2003) 1-Methylcyclopropene: a review. Postharvest Biol. Technol. 28:1-25.
- California Avocado Comission (2004) <http://www.avocado.org/static/espanol/variedades>. Agosto, 2004.
- Dowdy S, S Warden (1991) Statistics for Research. 2nd Ed. John Wiley & Sons. New York, USA. 629 p.

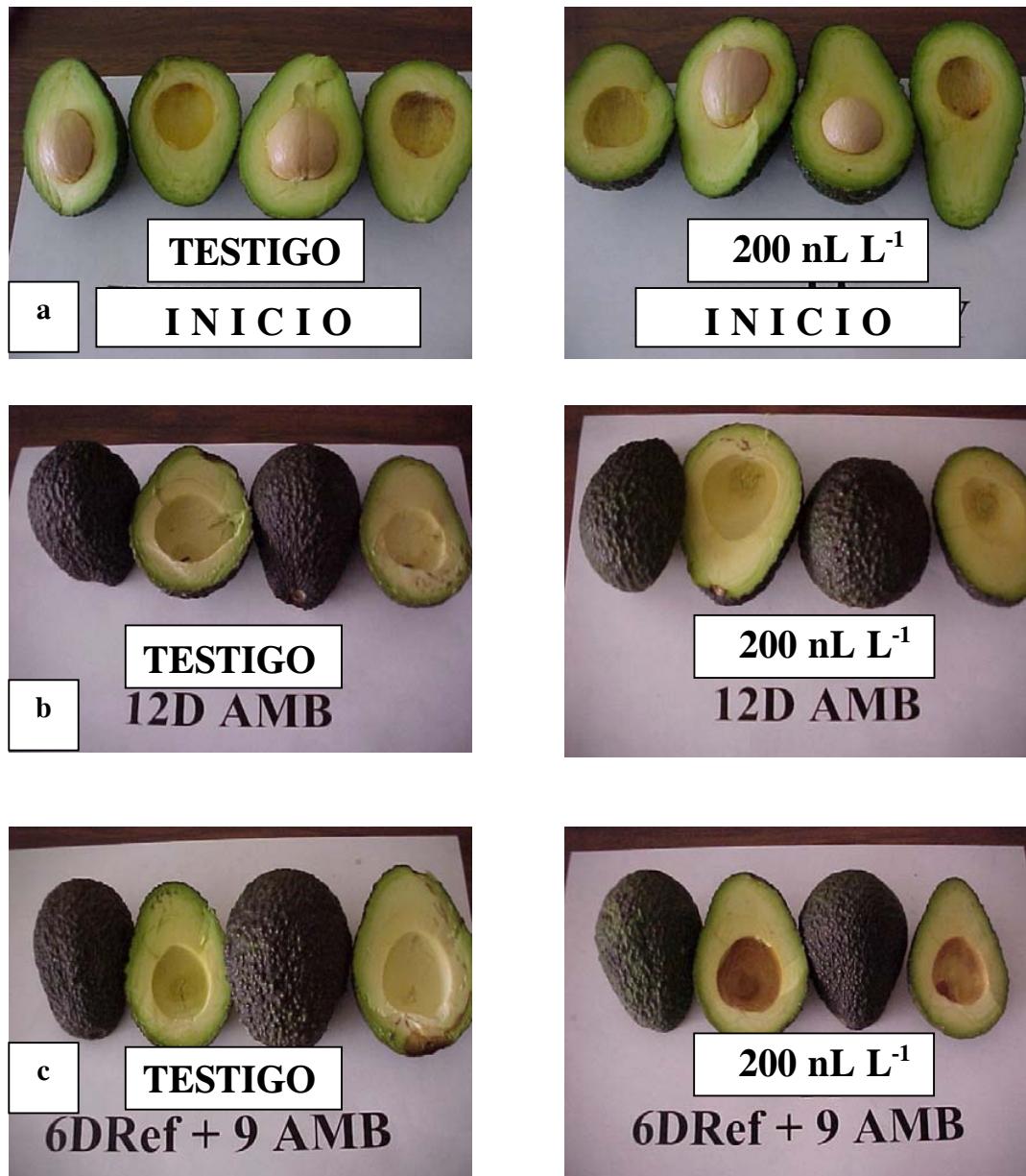


Figura 6. Efecto del 1-MCP en Aguacate 'Hass'. a) Inicio del almacenamiento, b) 12 días en ambiente ($22 \pm 2^\circ\text{C}$; $75 \pm 10\%$ HR), c) Seis días en refrigeración ($6 \pm 0.5^\circ\text{C}$; $90 \pm 5\%$ HR) + nueve días en ambiente

- Feng X, A Apelbaum, E Sisler, R Goren (2000) Control of ethylene responses in avocado fruits with 1-methylcyclopropene. Postharvest Biol. Technol. 20(2):143-150.
 Hofman P J, M Jobin-Décor, G F Meiburg, A J Macnish, D C Joyce (2001) Ripening and quality responses of avocado, custard apple, mango and papaya fruit to 1-methylcyclopropene. Austr. J. Exp. Agric. 41:567-572.

- Jeong J, D J Huber, S A Sargent (2002) Influence of 1-methylcyclopropene (1-MCP) on ripening and cell-wall matrix polysaccharides of avocado (*Persea Americana*) fruit. Postharvest Biol. Technol. 25(3):241-256.
 Jiang Y, D Joyce (2000) Effects of 1-methylcyclopropene alone and in combination with polyethylene bags on the postharvest life of mango fruits. Ann. Appl. Biol. 137(3):321-327.

- Kang C K, S E Kim, J M Lee, Y K Kim, J H Jung (2001) Effect of 1-methylcyclopropene on fruit quality, ethylene evolution, and respiration in apple 'Tsugaru' and 'Fuji'. HortScience 36(3):468.
- Kluge R A, A P Jacomino, R M Ojeda, A Brackmann (2002) Avocado ripening inhibition by 1-methylcyclopropene. Pesq. Agropec. Brasileira 37(7):895-901.
- Mitcham B (2001) 1-MCP, The Next Revolution in Postharvest Technology? Perishables Handling Quarterly (University of California) 108:1-34.
- Pesis E, M Ackerman, R Ben-Arie, O Feygenberg, X Feng, A Apelbaum, R Goren, D Prusky (2002) Ethylene involvement in chilling injury symptoms of avocado during cold storage. Postharvest Biol. Tech. 24(2):171-181.
- SAGARPA (2001) Centro de Estadística Agropecuaria. Delegación Estatal. Tepic, Nayarit.
- Sánchez P J (1999) Manejo Postcosecha del Aguacate. Boletín de la Asociación Agrícola Local de Productores de Aguacate de Uruapan, Michoacán. 4 p.
- SAS Institute (1998) SAS user's guide: Statistics. Version 6.12. SAS Institute, Cary, N.C.
- SIACON (2004) <http://www.siap.sagarpa.gob.mx>. Agosto, 2004.
- Sisler E C, M Serek M (1997) Inhibitors of ethylene responses in plants at the receptor level: Recent developments. Physiol. Plant. 100(3):577-582.
- White A, A Wolf A, M L Arpaia (2001) Long term storage of 'Hass' Avocado using 1-MCP. Perishables Handling Quarterly (University of California) 108:21-23.
- Yahia E M (2001) Manejo Postcosecha del Aguacate. In: Memorias del 1er Congreso Mexicano y Latinoamericano del Aguacate. Uruapan, Michoacán, México. pp:295-304.
- Yang S F, N E Hoffman (1984) Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 35:155-189.