



Biotecnia

E-ISSN: 1665-1456

biotecnia@ciencias.uson.mx

Universidad de Sonora

México

Martínez-Díaz, Gerardo
MANEJO DEL DOSEL, CUBIERTAS DE PLASTICO Y CALCIO EN EL REVENTADO DE
BAYAS DE VID (*Vitis vinifera* L.)
Biotecnia, vol. 16, núm. 1, 2014, pp. 45-49
Universidad de Sonora

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=672971119008>

- 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

MANEJO DEL DOSEL, CUBIERTAS DE PLASTICO Y CALCIO EN EL REVENTADO DE BAYAS DE VID (*Vitis vinifera* L.)

CANOPY MANAGEMENT, PLASTIC COVER AND CALCIUM ON BERRY SPLITTING IN THE GRAPE
(*Vitis vinifera* L.)

Gerardo Martínez-Díaz

Campo Experimental de la Costa de Hermosillo-INIFAP1. Carr. A Bahía de Kino Km 12.6. Hermosillo, Son

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de varias prácticas de manejo en el reventado de bayas. Los experimentos se llevaron a cabo en los años 2008 y 2009, en La Costa de Hermosillo, Sonora, México. El manejo del dosel consistió en posicionar los brotes de la vid sobre los alambres de la pérgola o dejando que colgaran del primer alambre, mientras que el acolchado de plástico y la aplicación de cloruro de calcio (360 g ha^{-1}) se compararon con un testigo. En el año 2008 el diseño fue de parcelas subdivididas con tres repeticiones, donde en la parcela grande, media y chica se ubicaron los tratamientos de manejo de dosel, de acolchado y la aplicación de calcio, respectivamente. En el año 2009 los tratamientos sólo fueron de manejo del dosel, dejando que los brotes colgaran del primer alambre o que permanecieran sobre los alambres de la pérgola. El diseño fue en bloques al azar con tres repeticiones. En ambos años, el permitir que los brotes colgaran del primer alambre redujo ($p < 0.05$) el problema de reventado de bayas, pero este problema no fue afectado por la cubierta de plástico ni por las aplicaciones de cloruro de calcio.

Palabras clave: pérgola, sólidos solubles color, tamaño de baya.

ABSTRACT

The objective of this study was to evaluate the effect of several management practices on berry splitting. The experiments were conducted in 2008 and 2009, in La Costa de Hermosillo, Sonora, Mexico. Canopy management consisted on positioning the shoots over the wires from the pergola or allowing the shoots fall down from the first wire, while plastic cover and calcium chloride (360 g ha^{-1}) applications were compared with a control. In 2008 the experimental design was a split plot with three replications where in the large, medium and small plots the treatments of canopy management, soil cover and calcium applications were allocated, respectively. Treatments in 2009 consisted on canopy management, allowing the shoots to fall down from the first wire or growing over the pergola wires. The experimental design was a completely randomized block design with three replications. In both years, allowing the shoots to fall down from the first wire reduced ($p < 0.05$) berry splitting but this problem was not affected by the plastic cover and calcium

chloride applications.

Key words: pergola, soluble solids, color, berry size.

INTRODUCCIÓN

Los viñedos de Sonora, México se manejan para producir principalmente uva de mesa. Esta industria genera anualmente 280 millones de dólares y 2.5 millones de jornales (Márquez *et al.*, 2004). En la producción de uva de mesa es un requisito producir uvas con característica de tamaño, coloración, contenido de sólidos solubles e inocuidad. Asimismo, las bayas no deben presentar daños de ningún tipo, especialmente de reventado.

El reventado de bayas inicia con pequeñas rupturas que no pueden ser observadas fácilmente. Se supone que el agua penetra a las bayas a través de sitios corchosos por el pedicelo o por esas pequeñas rupturas, causando el reventado posteriormente (Considine y Brown, 1981). A nivel experimental, cuando se sumergen los racimos a una solución de agua, o bien cuando ocurren precipitaciones, el reventado ocurre en cualquier posición de la superficie de las bayas (Considine y Brown, 1981). No obstante, el reventado de las bayas bajo condiciones de campo ocurre principalmente en la parte distal, donde estuvo insertado el estilo en el ovario, área en la cual no existe continuidad de la cutícula (Martínez, 2010).

Experimentos previos han indicado que el ácido giberélico y etefón estimulan el reventado de las bayas (Martínez *et al.*, 2005). Es posible que reduciendo la cantidad en que estos reguladores se depositan en las bayas, a través del manejo del dosel, se reduzca el problema de reventado. Se han realizado estudios sobre manejo del dosel en vid, enfocados a favorecer la iluminación y con ello la fertilidad de yemas y productividad de la misma (Kliwer *et al.*, 1989; Dry, 2000), pero ninguno de estos trabajos se ha enfocado en medir los efectos en el reventado de bayas.

La humedad ambiental juega un papel importante en la inducción del reventado de las bayas de vid y, por lo tanto, es posible que reduciendo esta humedad se pueda disminuir este problema (Martínez, 2010). La utilización de acolchado de plástico podría reducir la humedad ambiental al evitar la evaporación del agua aplicada en el riego, pero esta práctica no se ha evaluado para medir los efectos en el reventado de bayas de la vid.

*Autor para correspondencia: Gerardo Martínez-Díaz
Correo electrónico: germaliz@hotmail.com

Recibido: 27 de junio de 2013

Aceptado: 18 de septiembre de 2013

Las aplicaciones de calcio han reducido el reventado de frutos (Bangerth, 1979; Callan, 1986; Martínez *et al.*, 2010) y su importancia en la estructura de las paredes celulares ha sido estudiada por varios investigadores (Verner, 1939; Dickinson y McCollum, 1964; Shear, 1975; Bangerth, 1979; Callan, 1986). El objetivo de este trabajo fue determinar el efecto del manejo del dosel, acolchado plástico al suelo y aplicaciones de calcio en el reventado de bayas de la vid cv Flame Seedless.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se condujeron en los años 2008 y 2009, en el campo La Ventanita, localizado en la Costa de Hermosillo, Sonora, México. El cultivar utilizado fue Flame Seedless, el cual es sensible al problema de reventado de bayas.

Tratamientos y Diseño Experimental en el Año 2008

En el año 2008 se manejaron tres factores: manejo del dosel, acolchado plástico y aplicación de calcio, teniendo dos niveles para cada factor. El manejo del dosel (parcela grande) tuvo dos niveles: brotes sobre alambres de la pérgola y brotes colgando del primer alambre de la pérgola (Figura 1a y 1 b), el acolchado de plástico (parcela media) tuvo dos niveles: con plástico y sin plástico; y la aplicación de calcio (parcela chica) tuvo también dos niveles: con y sin calcio. El diseño fue de parcelas subdivididas, con tres repeticiones, donde la unidad experimental de la parcela grande, media y chica fue una hilera de 96, 48 y 24 metros de longitud, respectivamente. La parcela chica tenía 30 plantas, pero solo se consideraron 20 como parcela útil.

Los brotes de vid se dejaron crecer libremente, desde su brotación hasta el 15 de marzo, fecha en que se posicionaron sobre los alambres de las pérgolas, o bien se removieron para permitir su crecimiento hacia abajo desde el primer

alambre. El posicionamiento de los brotes de la vid sobre los alambres de la pérgola expuso los racimos a las aplicaciones directas de ácido giberélico y etefón, mientras que en el tratamiento donde colgaban del primer alambre el follaje impedía la aplicación directa. El acolchado de plástico utilizado fue de color negro y se puso sobre el suelo el 15 de marzo, después de que las mangueras de riego se removieran para que estuvieran bajo dicha cobertura. Las aplicaciones de cloruro de calcio (360 g ha^{-1}) fueron tres, vía foliar al mismo tiempo que se realizaban las aplicaciones de ácido giberélico, para aumento de tamaño de las bayas. Las aspersiones se realizaron con una mochila motorizada utilizando 800 litros de agua por ha, bañando follaje y racimos.

Tratamientos y Diseño Experimental en el Año 2009

En el año 2009 los tratamientos fueron tres: 1. Brotes sobre los alambres de la pérgola, 2. Brotes colgando del primer alambre desde el 15 de marzo y, 3. Brotes colgando del primer alambre desde el 5 de Mayo. En el primer tratamiento los racimos se expusieron a las aplicaciones directas de ácido giberélico, para tamaño de bayas y etefón, en el segundo tratamiento se evitó que los racimos se expusieran a las aplicaciones directas de ácido giberélico, para tamaño de bayas y de etefón y en el tercer tratamiento se evitó que los racimos se expusieran a las aplicaciones de etefón, regulador que se utiliza para mejorar la coloración de los racimos. En este experimento los tratamientos se distribuyeron en un diseño en bloques al azar con tres repeticiones y la unidad experimental fue una hilera de 50 plantas de vid.

Manejo del Cultivo y Variables Evaluadas

El manejo del riego, fertilización, combate de plagas, remoción de hojas, aplicaciones de etefón y otras actividades estuvieron a cargo del productor cooperante. En el experimento conducido en el año 2008 se realizaron dos



Figura 1. El manejo del dosel consistió en permitir el crecimiento de los brotes sobre los alambres de la pérgola (a) o en remover los brotes para que crecieran hacia abajo desde el primer alambre (b)

Figure 1. Canopy management consisted on allowing shoot growth over the pergola wires (a) or in removing the shoots and allowing their growth downward from the first wire (b)

evaluaciones de bayas reventadas, la primera el 20 de mayo y la segunda el 27 del mismo mes. Para ello se consideraron 10 plantas dentro de la unidad experimental y se consideraron dos racimos por planta, uno localizado en la parte norte y otro en la parte sur (las hileras tienen una orientación de Este a Oeste). En estos racimos se contaron las bayas que presentaban el reventado a simple vista, realizando las observaciones en toda la baya, pero especialmente en la parte de inserción del estilo, que es donde se ha observado que ocurre el daño en esta variedad bajo condiciones de campo. En la evaluación realizada el 27 de mayo además se evaluó el color de las bayas, utilizando una escala de 0 a 100 %, donde 0 significa que las bayas estaban verdes y 100 % significa que las bayas estaban de color rojo intenso y uniforme. Además, se midió el contenido de sólidos solubles y diámetro en una baya localizada en la parte central de cada racimo.

En el experimento conducido en el año 2009 se realizaron dos evaluaciones de bayas reventadas, la primera el 15 y la segunda el 20 de mayo. Para ello se tomaron en cuenta 10 plantas dentro de la unidad experimental y se consideraron dos racimos por planta, uno localizado en la parte Norte y otro en la parte Sur (las hileras tienen una orientación de Este a Oeste). El reventado de bayas, color, diámetro y contenido de sólidos solubles fueron evaluados los días 15 y 20 de mayo.

Análisis Estadístico

A los datos se les realizó el análisis de varianza y comparación de medias (Prueba de Student-Newman-Kewls al 0,05) utilizando el programa COSTAT.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Reventado, Diámetro y Contenido de Sólidos Solubles de las Bayas en el Año 2008

En el año 2008 el reventado de bayas fue muy bajo, ya que no se dieron las condiciones ambientales para que se presentara este problema. En la Tabla 1 se presenta la cantidad de racimos afectados (5 o más bayas reventadas) al inicio

Tabla 1. Días con humedad relativa mayor de 90% de enero a cosecha en la intensidad de reventado de bayas, en la Costa de Hermosillo, Sonora

Table 1. Days with relative humidity higher than 90 % from veraison to harvest on the intensity of berry splitting, in la Costa de Hermosillo, Sonora

Año	Días con HR mayor a 90%	Racimos reventados* (%)	Fecha de observación
2004	1	0,4	22/5
2005	5	69,0	27/5
2006	3	39,0	11/5
2007	2	11,8	16/5
2008	0	3,7	25/5
2009	4	27	20/5

*Racimos con cinco o más bayas reventadas.

de la cosecha, así como los días en que la humedad relativa máxima fue mayor de 90 % en el período de enero a la primera cosecha, durante los años 2004 al 2009. La correlación entre ambas variables fue de 89 %, con lo que se explica la baja incidencia de reventado de bayas en el año 2008.

A pesar de ello, algunos racimos presentaron reventado de bayas, indicando que si bien, la humedad relativa es el factor detonante del reventado o partitura de las bayas, existen otros factores que favorecen este problema. En la evaluación realizada el 20 de mayo la cantidad de bayas reventadas fue muy baja, detectándose 26 bayas reventadas en 100 racimos y sin encontrar efecto de los tratamientos (Datos no presentados).

La Tabla 2 presenta el porcentaje de racimos reventados bajo los diferentes tratamientos en la evaluación realizada el 27 de mayo. El porcentaje de racimos con más de cinco bayas reventadas fue de 3,65 en el tratamiento donde los

Tabla 2. Efecto del manejo del dosel, acolchado de plástico y calcio en el reventado de bayas y otras características del racimo de vid cv Flame Seedless el 27 de Mayo del 2008

Table 2. Effect of canopy management, plastic cover and calcium on berry splitting and other cluster traits in the grape cv Flame Seedless in May 27, 2008

Factor	Nivel del factor	Racimos reventados	Sólidos solubles °Brix	Diámetro (cm)	Color %
Manejo del dosel	Brotes sobre pérgola	3,65 a	14,38 a	1,94 a	98,06 a
	Brotes en primer alambre	0,62 b	14,45 a	1,88 b	97,15 a
Acolchado	Con acolchado	4,06 a	14,42 a	1,91 a	97,78 a
	Sin acolchado	1,56 a	14,38 a	1,91 a	97,43 a
Calcio	Con Calcio	1,87 a	14,38 a	1,91 a	98,34 a
	Sin Calcio	3,75 a	14,42 a	1,91 a	96,87 a

Medias con la misma letra son estadísticamente iguales según la Prueba de Student-Newman-Kewls al 0,05

brotos colgaban del primer alambre de la pérgola y evitaron que los racimos se expusieron a la aplicación directa de los reguladores de crecimiento, mientras que en el tratamiento contrastante fue de 0,62 ($p < 0,05$). Lo anterior podría indicar que, el dejar crecer los brotes desde el primer alambre, evita que el ácido giberélico bañe directamente a los racimos y que, por lo tanto, la dosis efectiva en las bayas sea menor que cuando los brotes crecen sobre los alambres de la pérgola y los racimos se asperjan completamente. Estos resultados coinciden con trabajos previos que indican que existe una relación entre la dosis de ácido giberélico y etefón con el reventado de bayas (Martínez *et al.*, 2005, 2008).

El diámetro de las bayas fue de 1,94 cm, bajo el tratamiento donde los brotes se posicionaron sobre los alambres de la pérgola, y de 1,88 cm en el tratamientos donde los brotes colgaron del primer alambre ($p < 0,05$). Lo anterior podría indicar que, la aspersión directa del ácido giberélico al racimo, cuando los brotes estaban sobre los alambres de la pérgola, estimuló un mayor crecimiento de las bayas, mientras que la aspersión fue dirigida al follaje, cuando los brotes colgaban del primer alambre de la pérgola, la aspersión tuvo un menor efecto.

El contenido de sólidos solubles y color no se afectaron por el manejo del dosel. Esto contrasta con lo esperado, ya que en previos trabajos se encontró que el etefón estimula el reventado de bayas de vid, y en este caso el manejo del dosel podría evitar el contacto directo del etefón con los racimos, por lo que se esperaría tener una reducción del reventado y a la vez una reducción del color (Martínez, 2008).

El reventado de bayas, tamaño de las bayas, contenido de sólidos soluble y color de las bayas no se afectaron por el acolchado de plástico y cloruro de calcio. Los sensores de humedad del aire instalados cerca de los racimos no detectaron diferencia alguna al utilizar cubierta de plástico o no (Datos no presentados), indicando que aún cuando la evaporación podría ser mayor en el tratamiento sin la cubierta, la humedad a la altura de los racimos no varía y por lo tanto no se presenta mayor partitura de bayas.

Las aplicaciones de calcio han reducido el reventado de bayas y otros frutos (Bangerth, 1979; Callan, 1986; Martínez *et al.*, 2005; Martínez *et al.*, 2010), pero en este experimento no se encontró ningún efecto. Es posible que, al no presentarse el factor detonante del reventado de bayas, que es la humedad relativa alta, no se encontraran efectos de las aplicaciones de este nutriente.

Es importante mencionar que, no se encontraron interacciones de los factores evaluados para ninguna de las variables consideradas.

Reventado de las Bayas en el Año 2009

En el año 2009 hubo cuatro días con una humedad relativa mayor de 90 %, lo cual se manifestó en que el porcentaje de racimos con reventado de bayas se incrementara de manera significativa (Tabla 1). En ese año, hubo una reducción del problema en los tratamientos, en los que se protegió a los racimos de la aplicación directa de ácido giberélico o bien

del etefón, encontrándose que la protección de la aplicación directa de ambos reguladores tuvo la mayor reducción del reventado de bayas (Tabla 3). Lo anterior coincide con lo encontrado en el año 2008 e indica que, tanto el ácido giberélico como el etefón tienen influencia en el reventado de bayas, tal como se encontró en previos experimentos, donde se evaluaron separadamente dichos reguladores (Martínez *et al.*, 2005; Martínez, 2008).

Tabla 3. Efecto del manejo del dosel en el reventado de bayas en el año 2009

Table 3. Effect of canopy management on berry splitting in 2009

Fecha de posicionamiento de brotes en el primer alambre de la pérgola**	Racimos reventados (%)*	
	15/05/2009	20/05/2009
15 de marzo	12b***	18b
5 de mayo	20b	23b
Sin remoción	30a	35a

*Racimos con igual o más de cinco bayas reventadas.

**Los brotes se bajaron de la pérgola y se colgaron en el primer alambre para que protegieran a los racimos de las aplicaciones directas de reguladores de crecimiento.

*** Medias con la misma letra son estadísticamente iguales según la Prueba de Student-Newman-Kewls al 0,05.

El efecto del ácido giberélico en el reventado de frutos ya ha sido estudiado con anterioridad, encontrándose inconsistencias en los efectos en mandarinas (García-Luis *et al.*, 1994) e incrementos en el tamaño y reventado de las bayas de vid (Hiratsuka *et al.*, 1989; Laszlo y Saayman, 1991). El ácido giberélico relaja las paredes celulares permitiendo una mayor elasticidad celular, las cuales al aumentar de tamaño aportan un aumento en el tamaño de los frutos. El relajamiento de las paredes celulares en la zona de inserción del pistilo, en el fruto, donde no existe cutícula, finalmente se manifiesta como la zona más sensible al rompimiento de las bayas. Esto contrasta con lo mencionado por Considine (1982), quien en su estudio determinó los patrones donde ocurren las fracturas en el fruto, tomando en cuenta los aspectos físicos del crecimiento de las bayas. El etefón, por otro lado, se conoce que activa enzimas que influyen la degradación de las paredes celulares (Abeles *et al.*, 1992; Roberts *et al.*, 2002), lo que puede explicar el mayor reventado de bayas cuando este producto se aplica directamente a los racimos.

En el año 2009, los tratamientos donde los brotes colgaban del primer alambre de la pérgola presentaron menor coloración de las bayas y menor contenido de sólidos solubles, indicando que el posicionar los brotes de esa manera redujo la cantidad de etefón que llegó a los racimos (Tabla 4). Estos resultados coinciden con experimentos donde el etefón se aplicó en diferentes dosis en la Costa de Hermosillo (Martínez, 2008).

Tabla 4. Efecto del manejo del dosel en el color, diámetro y sólidos solubles de las bayas en el año 2009**Table 4.** Effect of canopy management on color, diameter and soluble solids on the berries, in 2009

Fecha de posicionamiento de brotes en el primer alambre de la pérgola	Color %		Diámetro (cm)	Sólidos solubles °Brix
	15/05/2009	20/05/2009	20/05/2009	20/05/2009
15 de marzo	82,6 b*	93,6 b	1,94 a	13,78 b
5 de mayo	86,6 ab	94,1 b	1,94 a	14,11 b
Sin remoción	90,6 a	96,3 a	1,97 a	14,88 a

* Medias con la misma letra son estadísticamente iguales según la Prueba de Student-Newman-Kewls al 0,05.

CONCLUSIONES

El permitir el crecimiento de los brotes protegiendo a los racimos de las aplicaciones directas del ácido giberélico y etefón, redujo el reventado de bayas, indicando que estos reguladores de crecimiento afectan las estructuras celulares de la cutícula de las bayas, haciéndolas más sensibles a las presiones que ejerce el mesocarpio durante el crecimiento. El acolchado de plástico y aplicaciones de calcio no tuvieron efecto en el reventado de bayas, indicando que las cubiertas no modificaron el microambiente de las bayas y que el calcio no modificó de manera significativa la resistencia de la cutícula. La alta humedad relativa (mayor del 90 %) induce el reventado de bayas, lo que marcó una amplia diferencia en los años en los que se llevaron a cabo los experimentos.

REFERENCIAS

- Abeles, F.B., Morgan, P.W. y Saltveit, M.E. 1992. Ethylene in plant biology. 2nd ed. Academic Press, INC. San Diego, Calif. USA.
- Bangerth, F. 1979. Calcium-related physiological disorders of plants. Ann. Rev. Phytopathol. 17:97-122.
- Callan, N.W. 1986. Calcium hydroxide reduces splitting of "Lambert" sweet cherry. J. Am. Soc. Hort. Sci. 111:173-175.
- Considine, J. y Brown, K. 1981. Physical aspects of fruit growth. Theoretical analysis of distribution of surface growth forces in fruit in relation to cracking and splitting. Plant Physiol. 68:371-376.
- Considine, J. 1982. Physical aspects of fruit growth: cuticular fracture and fracture patterns in relation to fruit structure in *Vitis vinifera*. J. Hort. Sci. 57:79-91.
- Dickinson, D.B. y McCollum J.P. 1964. The effect of calcium on cracking on tomato fruits. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 84:485-490.
- Dry, P.R. 2000. Canopy management for fruitfulness. Aust. J. Grape Wine Res. 6:109-115.
- García-Luis, A., Duarte A.A.M., Porras, M., García-Lidon, A. y Guardiola, J.L. 1994 Fruit splitting in "Nova" hybrid mandarin in relation to the anatomy of the fruit and fruit set treatments. Sci. Hort. 57:215-231.
- Hiratsuka, S., Matsushima, J., Kasai, T., Wada, R. y Suzuki, N. 1989. Histological study on skin of grape cultivar "Olympia" with respect to berry splitting. J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 58:545-550.
- Kliewer, W.M., Bowen P. y Benz, M. 1989. Influence of shoot orientation on growth and yield development in cabernet Sauvignon. Am. J. Enol. Vitic. 40:259-264.
- Laszlo, J.C. y Saayman, D. 1991. Optimum harvesting stage for Muscat Seedless. Deciduous Fruit Grower. 41:174-178.
- Márquez, J.A., Osorio, G., Martínez, G., Núñez, J.H., Fú, A.A., Grageda, J., Valdéz B., Miranda, J.L. 2004. Vid de mesa. Establecimiento y manejo en la Costa de Hermosillo y Pesqueira. Folleto técnico 27. CECH-CIRNO-INIFAP. 132 p.
- Martínez, G., Márquez, J.A. y Núñez, J.H. 2005. Factores que influyen en el reventado de las bayas en vid. Memorias del Seminario de Viticultura. pp:24-29.
- Martínez, G. 2008. Efecto del ethephon en el reventado de bayas de la vid (*Vitis vinifera* L.) cv. Flame Seedless. Biotecnia 10(2): 45-51.
- Martínez, G., Miranda, J.L. y Núñez, J.H. 2010. Efecto del potasio y calcio en la calidad y producción de vid (*Vitis vinifera* L.) cv Flame Seedless, en la Costa de Hermosillo, Sonora. Biotecnia 12(1): 55-62.
- Martínez, G. 2010. El reventado de bayas de la vid. Folleto técnico No. 40. CECH-CIRNO-INIFAP. 55 p.
- Shear, C.B. 1975. Calcium-related disorders of fruit and vegetables. HortScience 10:361-365.
- Verner, L. 1939. Reduction of cracking in sweet cherries following the use of calcium sprays. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 35:271-274.
- Roberts, J.A., Elliot, K.A., y Gonzalez-Carranza, Z.H. 2002. Abscission, dehiscence, and other cell separation processes. Ann. Rev. Plant Biol. 53:131-158.