المساهمة في الدراسة المبكرة للإشطاء لنبات القمح الصلب *Triticum durum* Desf.

زديق هدى غناي عواطف زرافة شافية بن لعريبي مصطفى
طالبة دكتوراه طالبة دكتوراه دكتوراه في العلوم أستاذ التعليم العالي
مخبر تنمية و تثمين الموارد الوراثية النباتية
كلية العلوم الطبيعية والحياة– جامعة الاخوة منتوري قسنطينة 1– الجزائر
h.zeddig@yahoo.com benlaribi_mos@yahoo.fr

المستخلص

اجريت الدراسة التشريحية بمختبر D.V.P.R بجامعة الإخوة منتوري قسنطينة 1 (الجزائر) بهدف متابعة تكون الأشطاء لنبات القمح الصلب *Triticum durum* Desf. باستعمال مقاطع تشريحية بالطريقة اليدوية في مرحلتين: المرحلة الأولى أثناء الإنبات (في الحبة) وفي المراحل الأولى لنمو النبات (مرحلة الورقة الأولى F1، الورقة الثانية F2، الورقة الثالثة F3) و تلوينها بالملون المضاعف (الكارمن– أخضر اليود) Carmine-green iodine ثم ملاحظتها بالمجهر الضوئي Leica. أظهرت النتائج من خلال الدراسة التشريحية للعينات النباتية المدروسة بأنه خلال المرحلة الأولى فإن المرستيم القمي في الساق SAM والمرستيم القمي في الجذر RAM هما إثنان من المرستيمات الأساسية التي توفر خلايا النمو الجنيني كما أنه لا تظهر هذه المرحلة تكون براعم الإشطاء أثناء إنبات الحبة، بينما بدأ تكوينها خلال بروز الورقة الثانية، حيث لوحظ ظهور كتلة خلوية يتبن بأنها مرستيم أولي، بحيث يمر تطور الشطء من خلال مراحل أساسية تتمثل بتشكيل المرستيم الإبطي AXM في إبط الورقة ثم تشكيل البرعم وبعدها نمو البرعم لتشكيل الشطء، كما هو موضح في الأشكال المقدمة في النتائج، كل شطء لديه القدرة على إنتاج السنابل ولهذا يعتبر الإشطاء أحد العوامل الرئيسية لتحديد الإنتاج.

الكلمات المفتاحية: تشريح، البرعم، المرستيم القمي في الساق SAM، المرستيم القمي في الجذر RAM، الإشطاء، *Triticum durum* Desf.

*جزء من اطروحة دكتوراه للباحث الاول.

CONTRIBUTION TO EARLY STUDY OF TILLERING IN HARD WHEAT *Triticum durum* Desf.

H. Zeddig — PhD Student
A. Ghennai — PhD Student
C. Zerafa — DOCTEUR
M. Benlaribi — PhD
Laboratory of development and valorisation of phytogenetiques resources D.V.P.R
Coll.Natural Sci. Univ. Brothers Mentouri Constantine 1 Alegeria.
h.zeddig@yahoo.com benlaribi_mos@yahoo.fr

ABSTRACT

The study was conducted by D.V.P.R at the University of Brothers Mentouri Constantine 1 (Algeria). This anatomical study was conducted to follow-up the formation of wheat *Triticum durum* Desf. tillers Using tissue sections the manual way in the seed (during germination) and the shoot (first leaf stage F 1, the second leaf F2, the third leaf F3) and coloring them with the (carmine-green iodine) and then observed with the optical microscope Leica. The results revealed that the shoot apical meristem SAM and the root apical meristem RAM are two of the key parameters that provide embryonic growth cells. It also does not show this stage formation bud tillering during the germination of the seeds. While it initiated formation during the emergence of the second leaf (F2) Where we observe appearance of a cellular mass that is adopted as primary meristem, the development of tiller bud during the first three stages of the leaf, so that the AXM axillary formation begins in the axils of the leaf and then the formation of the bud and bud growth to form the tiller. Each tiller had ability to produce the spikes. This is considered one of the main factors determining production.

Keywords: anatomy, bud, shoot apical meristem SAM, root apical meristem RAM , tillering, Triticum durum Desf.

***Part of Ph.D. Dissertation of the first authar.**

***Received:13/11/2017, Accepted:21/12/2017**

المقدمة

التفرعات أو الأشطاء هي ميزة مهمة تؤثر على حاصل الحبوب وإنتاج الكتلة الحيوية (8 و 12) بحيث تختلف طريقة التفرع عند النباتات من نوع نباتي إلى آخر، فمعظمها تتفرع نتيجة نمو البراعم الجانبية، وأغلبية النباتات ذوات الفلقتين كنبات الخردل البري *Sinapis arvensis*، والجزر البري Daucus... تتفرع طوال المحور الرئيسي (الساق) بينما البعض منها مثل الفول يتشابه تفرعه مع نباتات أحادية الفلقة وخاصة نباتات العائلة النجيلية و هذا ما يعرف بالإشطاء. المجموع الخضري الذي يتكون من الساق و أوراقه يبدأ تكوينه بمرحلة مرستيمية تتمثل في الجنين حيث يمكن تكوينه بالرويشة Coleoptile التي تتكون من ساق و بداية ورقة أو اكثر و نسيج إنشائي قمي بحيث يمكن اعتبار الرويشة كأول برعم للنبات. عند توفر الشروط الملائمة للإنبات يبدأ النمو خارج الغلاف الواقي للبذرة مكونا البادرة، وعند نمو الجنين تتحول الكثير من خلاياه إلى أنسجة بالغة ما عدا قمم الجذور والسيقان وتفرعاتها التي تستمر بحالتها المرستيمية لكي تعطي أنسجة جديدة لبناء جسم النبات الابتدائي بأعضائه من جذور وسيقان وأفرع وأوراق وبراعم التي تختلف في التركيب التشريحي الخاص الذي يتلاءم مع دور كل منها في الجسم النباتي الابتدائي. تم تعريف مصطلح النسيج الإنشائي (المرستيم) لأول مرة من قبل الباحث von wilhem Carl Nageli في كتابه حول المساهمة في علم النبات (6). الأفرع على الساق خارجية المنشأ Formation exogene، بينما الجذور الجانبية داخلية المنشأ (Formation endogene) بمعنى أن الأصل المرستيمي لها ينشأ من الأنسجة الداخلية للجذر الأصلي(4). التفرع عند النجيليات يكون عند نقطة الاتصال بين الجذر والساق. تتطور الأشطاء من خلال البراعم التي تتشكل من المرستيمات (الخلايا الإنشائية) الموجودة في آباط الأوراق (5). بينت الدراسات أن الإشطاء يبدأ أثناء بلوغ الورقة الثالثة وخروج الورقة الرابعة يرافقه تموين جذور عرضية وذلك للتغذية الجيدة لهذه الأعضاء الجديدة وبالتوازي مع تكوين الإشطاء تزداد عدد الجذور العرضية وكل شطء بجذرين عرضيين(3)، عددها يستمر في الزيادة إلى غاية مرحلة الإزهار. أثبت بعض الباحثين أن كل ورقة جديدة فهي تكونت من المرستيمات الموجودة في صينية الإشطاء، وبالمقابل تمايز البرعم قابل لأن يصبح فيما بعد شطء مع بروز الجذور العرضية، ولا تنتهي جميع أشطاء النبات بسنابل. وبذلك تعتبر ظاهرة الإشطاء إحدى العوامل الرئيسية لتحديد الإنتاج. والهدف من هذا البحث هو الدراسة التشريحية لمتابعة تكون هذه الأشطاء في الحبة وفي المراحل الأولى من حياة نبات القمح.

المواد و طرائق العمل

أجريت الدراسة بمختبر تنمية وتثمين الموارد الوراثية النباتية D.V.R.P المتواجد بمركز الأبحاث Biopole التابع لجامعة الإخوة منتوري قسنطينة 1(الجزائر). تتبعنا في التجربة مرحلتين أساسيتين:

مرحلة الإنبات: تم تحضير العينات في المخبر حيث أستعملت حبوب من القمح الصلب *Triticum durum* Desf. جلبت من مخبرD.V.R.P، بعد غسلها بالماء المقطر ووضعها للتشرب (النقع) في زجاجتي بيشر الأولى لمدة 12ساعة والأخرى 24 ساعة، تم إنباتها في أطباق Petri في ورق ترشيح مبلل بالماء المقطر حيث وزعت 20 حبة في كل طبق بثلاث مكررات، رشت بالماء المقطر للحفاظ على نسبة رطوبة كافية لعملية الإنبات تحت الظروف الاتية: درجة حرارة 15–20°م ورطوبة 60– 70 %.تم رشها بالماء المقطر كلما اقتضت الضرورة لذلك حتى خروج الورقة الأولى أي بعد 10 أيام و ذلك لتتبع مرحلة الإنتفاخ، مرحلة الإنبات (خروج الجذور واستطالة الباذرة)، ثم مرحلة استطالة الأعضاء المتكونة.

مرحلة التربية: أجريت التجربة في البيت الزجاجي حيث تم زرع حبوب القمح الصلب.*Triticum durum* Desf في تربة زراعية جلبت من مشتلة الجامعة وذلك بعد تجانسها، ثم وضعها في 3 أصص ذات أبعاد 26 سم طولا و 18 سم عرضا و19 سم ارتفاعا بكمية متساوية من التربة أي بوزن 5 كغم لكل إصيص ثم سقيها قبل زرع 8 حبات في كل إصيص على عمق 1.5 سم. ثم سقي النباتات باستمرار وبانتظام حسب متطلبات النبات داخل البيت الزجاجي. تم معاملة الباذرات بالتدرج للأصص الثلاثة على التوالي كما يأتي: عند تكوين الورقة الأولى في الإصيص الأول و بعد تكوين الورقة الثانية في الإصيص الثاني ثم بعد تشكيل الورقة الثالثة في الإصيص الثالث حتى يتسنى لنا المتابعة الدقيقة

لتكوين البراعم الإبطية Ontogenesis. كان استغلال العينات بإجراء مقاطع تشريحية و ذلك لتحديد البراعم المتشكلة باستعمال الطريقة اليدوية عن طريق شفرة الحلاقة و بعدها تم إجراء عملية التلوين باستعمال الملون المضاعف الكارمن- أخضر اليود أو (Carmine-green of Mirande) باتباع الخطوات التالية حسب ماجاء به بعض الباحثين (16 و 2):

ا- وضعت المقاطع في زجاجة ساعة تحتوي على كمية قليلة من ماء جافيل المخفف (Sodium hypochlorite) (NaCLO) لمدة 15 دقيقة. هيبوكلوريد الصوديوم مادة مؤكسدة يزيل محتويات الخلية تاركا الجدار الخلوي واضحا.

ب- نقلت المقاطع إلى زجاجة ساعة ثانية تحتوي على ماء لمدة دقيقتين للتخلص من هيبوكلوريد الصوديوم.

ج- مررت إلى زجاجة ساعة ثالثة تحتوي على حمض الخل (C2H4O2) CH3 –CO–OHالمخفف 1% و تترك لمدة 5 دقائق أو أكثر حسب حجم المقاطع لإزالة الآثار المتبقية من ماء جافيل.

د- غمرت المقاطع في الملون المضاعف الكارمن- أخضر اليود لمدة 3 دقائق، فتلون المادة الأنسجة وفقا للطبيعة الكيميائية لجدران الخلايا: فالأنسجة التي تحتوي على خلايا ذات جدران غنية بالسليلوز (cellulose) تتلون باللون الوردي. كما تأخذ الأنسجة التي تحتوي على خلايا ذات جدران غنية باللجنين (lignin) اللون الأزرق أو الأخضر، أما الأنسجة التي تحتوي على خلايا ذات جدران غنية بالكوتين (Cutine) تتلون بالأزرق- الأخضر. ثم الأنسجة التي تحتوي على خلايا ذات جدران غنية بالسوبيرين (Suberin) تتلون بالأخضر الأصفر.

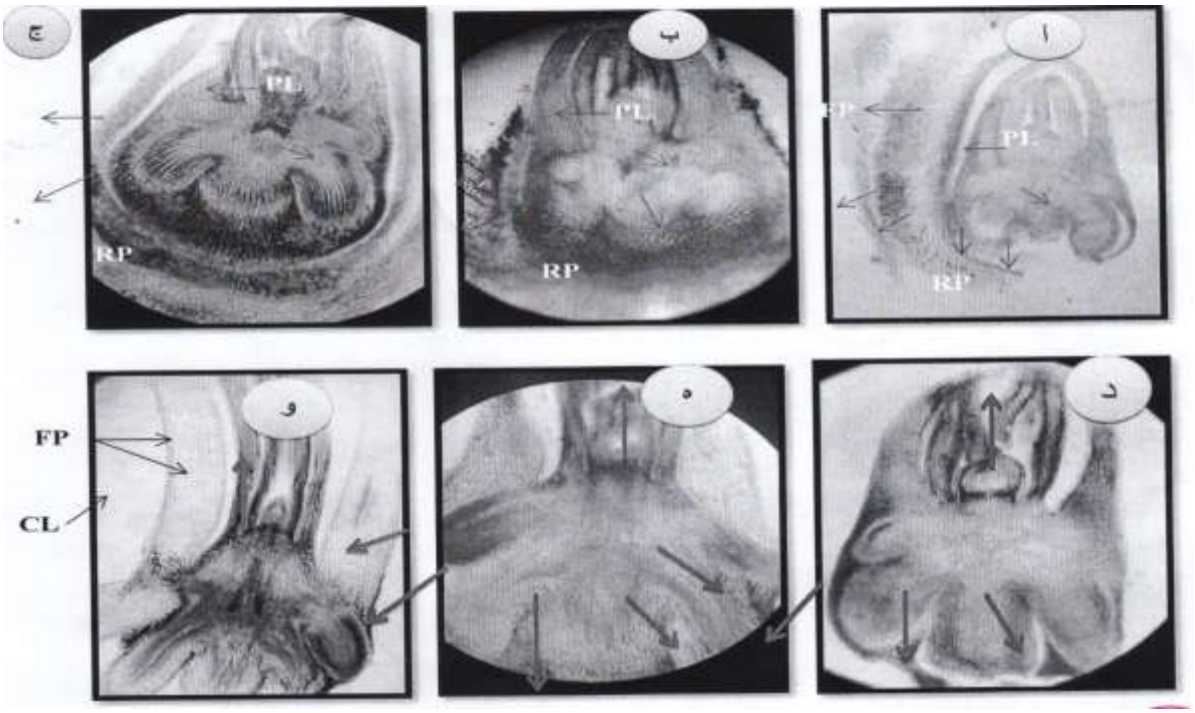
ذ- نقلت المقاطع إلى زجاجة ساعة تحتوي على ماء مقطر لمدة دقيقة واحدة للتخلص من الصبغة الزائدة.

ر- رفعت المقاطع الملونة ووضعت في قطرة غليسرين على شريحة وتغطى بساترة وفحصت تحت المجهر الضوئي نوع Leica وصورت بآلة التصوير.

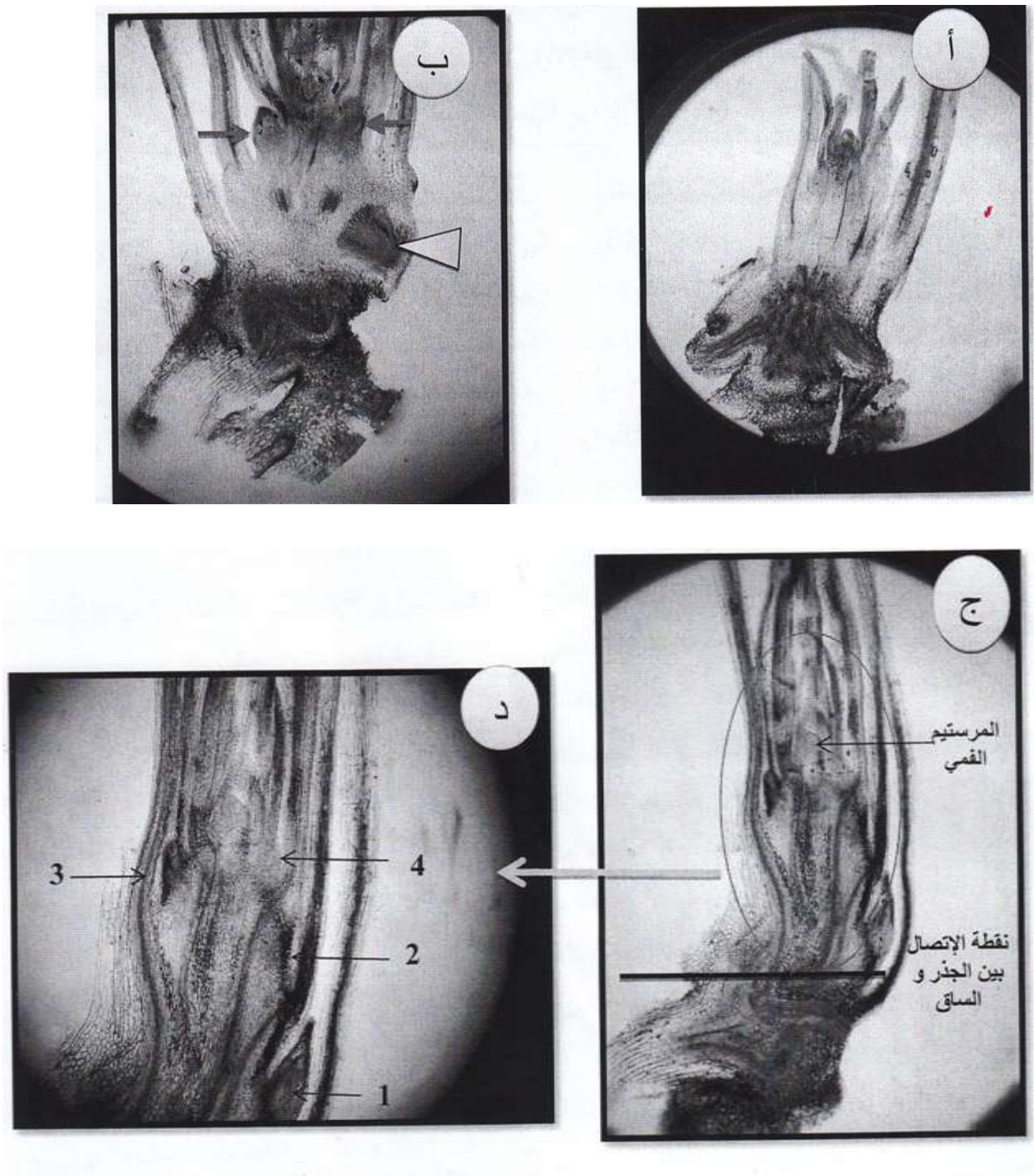
النتائج والمناقشة

بعد فحص المقاطع تم التوصل الى النتائج الاتية:

1.مرحلة الإنبات: نلاحظ النتائج في الشكل 1 (أ-ب-ج-د- هـ-و)



شكل 1: مقطع طولي في جنين الحبة أثناء الإنبات تحت المجهر الضوئي بتكبير (4x 0.1). أ: يمثل مقطع في جنين الحبة أثناء التشرب من 12-24 ساعة. ب: أثناء الإنتفاخ، ج: بعد يومين أثناء عملية الإنبات. د: بعد 4 أيام أثناء الإنبات. هـ: بعد أسبوع من الإنبات. و: بعد 10 أيام من الإنبات (خروج الورقة الأولى)



شكل 2: مقطع طولي في صينية الإشطاء لنبات القمح من مرحلة الورقة الأولى حتى الثالثة F3 تحت المجهر الضوئي 4x) (0.1 أ: مقطع يمثل خروج الورقة الأولىF1. ب:مقطع يمثل خروج الورقة الثانيةF2. د: 1.2.3.4: توضح البراعم الإبطية (براعم الإشطاء).

Primordia ، محتوى خلايا الجنين ملونة باللون الوردي كونها منطقة مرستيمية في حالة الإنقسام و التمايز و هذا ما فسره بعض الباحثين (6) أنه خلال النمو (التطور) الجنيني تكتسب بعض الخلايا القدرة على إنتاج الجذور و المجموع الخضري للنبات، هذه المناطق من الخلايا تسمى المرستيم القمي في الجذر RAM و المرستيم القمي

من خلال **الشكل 1** فإن الجنين هو عبارة عن نبيتة صغيرة تتألف من ساق، أوراق و جذور، حيث يظهر(**الشكل 1 – أ– ب– ج)** مقطع جنين شبه كامل لحبة القمح بحيث تشير السهام إلى الجذور الجنينية (البدائية) Root Primordium RP عددها 5 حسب المقطع كما نلاحظ البرعم النهائي Plumule (PL) يحيط به الأوراق البدائية Foliar (FP)

للساق SAM توجد في محور الجنين ساق–جذر. تتكون الخلايا الإنشائية من مناطق منظمة تنظيما جيدا، تمكنت في الإنقسام والتمايز للشروع في تكوين الأنسجة والاعضاء الجديدة والحفاظ على نفسها. النسيج الإنشائي القمي للجذر MAR يشارك فقط في تكوين الأنسجة الجذرية، بينما النسيج الإنشائي القمي في الساق SAM لا ينتج أنسجة الساق فحسب (نسيج الساق) و لكن أيضا يولد الأوراق و البراعم و الأزهار. يعني كل هذه العمليات هي انقسام الخلايا و تمايزها(12، 19). كما نلاحظ تلون الأنسجة المتخشبة باللون الأخضر منها غمد الرويشة Coleoptile (CL). يلاحظ من خلال (**الشكل 1– د**) بعد 4 أيام أثناء عملية الإنبات بداية خروج الجذور البدائية RP من غلاف البذرة وبداية تفتح الوريقات المحاطة بالمرستيم القمي SAM وبداية استطالتها إلى الأعلى، بعد مرور أسبوع من الإنبات (**الشكل 2–هـ**) نلاحظ خروج واستطالة الجذور البدائية RP إلى الأسفل مع استطالة غمد الريشة coleoptile(CL) و الأوراق البدائية FP، أما في (**الشكل 1– و**) بعد 10 أيام من الإنبات نلاحظ استطالة و خروج الورقة الأولى مع تمدد و استطالة الجذور البدائية RP.

2.مرحلة الورقة الأولى، والثانية والثالثة

بعد عمل مقاطع طولية في صينية الإشطاء عند مرحلة الورقة الأولى F1 و الورقة الثانية **F2**، نلاحظ بداية تشكيل البراعم الإبطية في آباط الورقة بالتتابع الأولى والثانية ملونة باللون الوردي و هذا ما تشير إليه الأسهم في (**الشكل 2 ج– د**) مع استمرار تكون جذور الإشطاء حيث فسر بعض الباحثين (9) في دراسة أجراها حول أشطاء الشعير بأن تطور الشطء هو عملية مستمرة من نشوء الأعضاء organogenesis الذي يعتمد على نشاط المرستيم. و أن المرستيمات الإبطية الأولى AXMs تتكون من خلال مرحلة التطور الجنيني embryogenesis (9). نلاحظ من خلال **الشكل2** صورة توضح تشكل 4 براعم إبطية تمثل براعم الإشطاء في صينية الإشطاء خلال مرحلة ثلاث أوراق 3F. يتم تحديد بنية المجموع الخضري (الساق) في نهاية المطاف من خلال نشاط و قدرة المرستيم القمي في الساق SAM و المرستيمات الجانبية AXMs (22). تطور و نمو الشطء يضم 3 مراحل رئيسية: 1. إنشاء المرستيم الإبطي AXM و تشكيل خلايا الساق في إبط الورقة. 2. إنتاج بدائية الورقة من المرستيم الإبطي AXM لتشكيل البرعم الإبطي و 3. النمو الزائد للبرعم الإبطي لتشكيل الشطء (17). في بعض الحالات ينمو البرعم نتيجة للتفاعلات المعقدة بين الاشارات التنموية الذاتية والعوامل البيئية بعبارة أخرى بين تأثير المادة الوراثية والبيئة والتداخل بينهما (20). من الناحية الكلاسيكية يحدث تطور المجموع الخضري (الساق) في وحدات متكررة تسمى phytomers تتكون كل منها من سلاميات internode، عقدة node، ورقة leaf، وبرعم إبطي. عند الإنبات يستمر النبات في إنتاج المزيد من الأوراق والبراعم الجانبية AXMs في تعاقب منظم ومنسق (9) تستخرج أو تستنبط وتستمد الأوراق من خلايا منشيء الورقة (leaf finder cell)على أجنحة المرستيم القمي للساق SAM التي تمر بمرحلة تحول تطورية (تنموية) من خلايا غير محددة إلى مصير الخلية المحددة كما يتم تجنيدهم في الورقة البدائية الأولى (10). والمرستيم الإبطي (AXMs) يتطور و ينمو في إبط الورقة. من ناحية أخرى فإن في إبط كل ورقة يوجد برعم إبطي قادر على أن يعطي شطء مستقبلا و هذه النتيجة توصل إليها الكثير من الباحثين (13 و20) في دراستهم حول برعم الشطء عند نبات الذرة. بالتزامن مع ظهور الأوراق تبدأ البراعم الجانبية بالنمو بحيث تبرز أولها بعد ظهور الورقة الرابعة. حسب ماذكره Benlaribi (3)، إن الشطء الأول يخرج من إبط الورقة الأولى و الشطء الثاني يخرج من إبط الورقة الثانية و الشطء الثالث يخرج من إبط الورقة الثالثة و الشطء الرابع يخرج من إبط الورقة الرابعة، أما الشطء الخامس يخرج من إبط الشطء الأول وتسمى أشطاء أولية وهكذا ومن هذه المرحلة يبدأ التفرع في النبات. واعتمادا على الإشارات الذاتية و البيئية، فإن البرعم الإبطي قد يبقى نائما أو قد ينمو إلى شطء، كل شطء هو محور جديد للنمو و يحمل كل شطء براعم إبطية جديدة يمكن أن تؤدي بدورها إلى تطور أشطاء جدد في نمو تكراري (9) و بالتالي فإن الأشطاء الأولية تنتج الأشطاء الثانوية و هكذا حسب نوع النبات. ماجاء Miralles و Slafer (14) في نبات القمح، تبدأ الأوراق الثلاثة البدائية في النمو خلال مرحلة التطور الجنيني. بعد بروز الباذرة، المرستيم القمي للساق (SAM) ينتج من 5– 7 أوراق بدائية، عدد الإنتاج يختلف باختلاف

الأنماط الوراثية و الظروف البيئية مثل الإرتباع و الفترة الضوئية . إنشاء المرستيم الإبطي AXM و تشكيل البرعم الإبطي هي في معظمها تحت السيطرة الوراثية، في حين ينظم نمو البرعم من خلال شبكة معقدة من العوامل الوراثية، الهرمونية و البيئية (11). مما يجعلها تستجيب كثيرا للظروف البيئية مثل التظليل و توفر المواد الغذائية (7) وكذلك النايتروجين المتوفر في التربة خاصة في مرحلة تكوين الأشطاء (1).

REFERENCES

1.Abed, R. D. and Z. A. Abed. 2010. Breeding crops for nitrogen use efficiency. The Iraqi J. Agric. Sci. 41(3):47-64.

2.Benlaribi M., Monneveux P et Grignac P. 1990. Etude des caractères d'enracinement et de leurs rôles dans l'adaptation au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum Desf.).* Agronomie, EDP Sciences, 1990, 10 (4), pp.305-322

2.Boughdiri A. 2000. Studies and Application in Botany. Department of University Publications (2000-02) Central Square - Ben Aknoun – Algeria.

4.Deysson G.,1967- organisation et classification des plantes vasculaires premiére partie : organisation générale. Tome II.SEDES PARIS.

5.Ducreux G.,2002- Introduction à la botanique (licence 1.2.3). Edition belin. Paris. pp: 101-185)

6.Fiona Tooke† and Nick Battey 2003- Models of shoot apical meristem Function. New Phytologist(2003) 159 : 37–52 . www.newphytologist.com

7.Greb, T., O. Clarenz, E. Scha, and G. Schmitz. 2003. Molecular analysis of the lateral suppressor gene in Arabidopsis reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. genes Dev. 17: 1175–1187. doi:10.1101/gad.260703.differentially.

8.Hammer G.L. 2006. Pathways to prosperity: breaking the yield barrier in sorghum. *Agricultural Science* 19, 16–22.

9.Hussien Ahmed , Elahe Tavakol, David S. Horner, María Muñoz-Amatriaín, Gary J. Muehlbauer, Laura Rossini 2014. Genetics of tillering in rice and barley. The Plant Genome: Posted 13 Jan. 2014; doi: 10.3835/plantgenome2013.10.0032

10.Itoh, J.I., Kitano, H., Matsuoka, M. and Nagato, Y. 2000. Shoot organization genes regulate shoot apical meristem organization and the pattern of leaf primordium initiation in rice. Plant Cell 12: 2161–2174.

11.Kebrom, T.H., W. Spielmeyer, and E.J. Finnegan. 2013. Grasses provide new insights into regulation of shoot branching. Trends Plant Sci. 18(1): 41–8. doi:10.1016/j.tplants.2012.07.001.

12.Kuraparthy V., Sood S. & Gill B.S. (2008) Genomic targeting and mapping of tiller inhibition gene (tin3) of wheat using ESTs and synteny with rice. *Functional & Integrative Genomics* 8, 33–42.

13.Michèle Mosiniak, Roger Prat et Jean-Claude Roland - Biologie et Multimédia - Université Pierre et Marie Curie - UFR de Biologie. 2006 *https://planet-vie.ens.fr/content/du-ble-au-pain.*

14.Miralles D. J. and Slafer G. A., "Wheat Development," In: E. H. Satorre and G. A. Slafer, Eds., Wheat, Ecology and Physiology of Yield Determination, Food Products Press, New York, 1999, pp. 13-43.

15.Nicolas Paquet, Marie Bernadet, Halima Morin, Jan Traas, Michel Dron and Celine Charon1,* March. 2005.Expression patterns of TEL genes in Poaceae suggest a conserved association with cell differentiation. Journal of Experimental Botany, Vol. 56, No. 416, pp. 1605–1614.

16.Roger prat, 2008- expérimentation en biologie et physiologie végétales (trois cents manipulation. éditions Quae, (Hermann édition). pp 56-57.

17.Schmitz, G., and K. Theres. 2005. Shoot and inflorescence branching. Curr. Opin. Plant Biol.8(5):506–11.doi:10.1016/j.pbi.

18.Scofield S, Murray JA (2006) The evolving concept of the meristem. Plant Mol Biol 60:V–VII.

19.Smith LG, Hake S. 1992. The initiation and determination of leaves. The Plant Cell 4, 1017–1027.

20.Tesfamichael H. Kebrom & John E. Mullet 2015. Photosynthetic leaf area modulates tiller bud outgrowth in sorghum .*Department of Biochemistry and Biophysics, Texas A&M University, College Station, TX 77843, USA Plant, Cell and Environment*. 38, 1471–1478

21.von Na¨geli C .1858. Beitra¨ge zur Wissenschaf tlichen Botanik. Erstes Heft. von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
22.Wang, Y., and J. Li. 2008. Molecular basis of plant architecture. Annu. Rev. Plant Biol. 59:253–79.doi: 10.1146/annurev. arplant. 59.032607. 092902.