

RESUMEN

Si bien se ha realizado una intensa selección genética a favor de frutos de girasol con mayor valor agronómico (mayor peso y contenido de materia grasa, resistencia a enfermedades, etc.) sorprende la escasez de información referida a los eventos anatómicos que controlan su crecimiento y maduración.

La dinámica y el grado de superposición de los procesos de división y aumento de volumen celular y diferenciación de tejidos del ovario y pericarpo, y del óvulo, saco embrionario y semilla, que definen el peso y la estructura final que alcanza el fruto de girasol, no han sido estudiados. Delimitar temporal o fenológicamente dichos procesos resulta información indispensable para plantear y comparar trabajos en que se investiguen las relaciones e interacciones entre factores genéticos y ambientales sobre el peso y la estructura final que alcanza el fruto de girasol. Estos parámetros inciden sobre el rendimiento del cultivo y la facilidad con que la cáscara se separa de la pepa, la que puede evaluarse determinando la aptitud al descascarado (AD) de los frutos, durante su industrialización. Los objetivos de esta tesis fueron: 1) establecer un modelo de desarrollo histogénico del fruto de girasol en una escala temporal y fenológica, en dos híbridos de similar base genética que diferían en su AD; 2) Analizar las modificaciones que se producen en el patrón de desarrollo de los frutos de tres posiciones del capítulo, al reducir la radiación incidente sobre el cultivo en un 80% mediante sombreado durante la preantesis (Pre-A) y postantesis temprana (Post-A) y 3) Evaluar el efecto que el genotipo y las modificaciones generadas por los tratamientos de estrés lumínico tienen sobre la AD y parámetros subyacentes de los frutos.

El modelo de desarrollo de los frutos fue similar entre híbridos. Entre los estadios reproductivos R2 y R4 se produjo la diferenciación del saco embrionario y de

los granos de polen. La división celular en la pared del ovario (futuro pericarpo) fue disminuyendo a partir de R2, no observándose células en división en R4, momento en que quedó fijado el tamaño potencial del pericarpo. El tamaño final del pericarpo se estableció al completarse la esclerificación y acumulación de materia seca del mismo, entre 10 y 13 días después de la antesis (DDA). El tamaño potencial del embrión se fijó 18 DDA cuando ya había transcurrido la etapa inicial del período de rápida acumulación de materia seca del embrión. Este período se extendió desde 11 DDA hasta, aproximadamente, 29 a 32 DDA cuando se registró el máximo peso del embrión y la madurez fisiológica (MF) del fruto.

El sombreado de Pre-A redujo el período de acumulación de materia seca del pericarpo de los frutos de la posición interna del capítulo. El sombreado de Post-A también modificó la dinámica de crecimiento del pericarpo. Así, el peso del pericarpo (PP) de los frutos medios e internos se mantuvo constante desde el inicio del tratamiento hasta 4-7 días después de finalizado el mismo. Luego de ello, el PP se incrementó durante 3 a 4 días. En MF, la reducción en el PP (18 a 52%) y en el espesor (20-33%) de la capa media (ECM) del mismo fue similar entre tratamientos de sombreado. El sombreado de Pre-A redujo el número de estratos (NTE) e incrementó el grosor de las paredes celulares de la CM del pericarpo en la posición media e interna del capítulo. Por el contrario, el tratamiento de Post-A redujo el número de estratos esclerificados de la CM (NEECM) y el espesor y el contenido de celulosa, hemicelulosa y lignina de las paredes celulares del pericarpo en las tres posiciones del capítulo.

En MF, el peso de los embriones (PE) de los frutos del sombreado de Pre-A, fue inferior al tratamiento control (Con) y el de los frutos de Post-A fue igual al de los frutos del control. Ello estuvo asociado a la reducción del número de células de los

cotiledones de los frutos en las tres posiciones del capítulo, la duración del periodo de llenado de los embriones (PLLE) de los frutos externos, la tasa de crecimiento de los embriones (TCE) de los frutos medios y la TCE y el PLLE de los frutos en la posición interna en el sombreado de Pre-A. El sombreado de Post-A solo prolongó la duración de la fase de lento crecimiento del embrión (fase “lag”) de los frutos medios e internos.

La reducción en el rendimiento por planta fue similar en ambos tratamientos de sombreado, variando, con respecto al Con, los componentes del rendimiento a través de los cuales se realizó el ajuste. Las plantas sombreadas en Pre-A presentaron el mismo número de frutos llenos, pero el peso individual de los mismos fue inferior al Con. Por el contrario, en el sombreado de Post-A se redujo el número de frutos llenos por planta, mientras que su peso individual fue similar al Con.

La heterogeneidad entre los frutos de las distintas posiciones del capítulo no fueron modificadas por los tratamientos de sombreado, y estuvieron asociadas a diferencias, en el número de células de los cotiledones, excepto entre los frutos medios e internos del tratamiento de Pre-A, y en la TCE, excepto entre los frutos externos y medios del tratamiento de Post-A.

Las variaciones en la AD de los frutos resultaron tanto consecuencia de diferencias entre híbridos como de las condiciones de manejo del cultivo (sombreado). Así, la frecuencia de radios de parénquima por mm de sección transversal de pericarpo, que determinó las diferencias en la AD entre híbridos, se mantuvo, salvo ligeras variantes, constante entre localidades. La menor AD observada en el sombreado de Post-A, con respecto al tratamiento Con y al sombreado de Pre-A, estuvo asociada a la reducción en el grosor de las paredes celulares del pericarpo.

Los resultados de esta tesis permiten avanzar en el marco actual de conocimiento sobre los procesos involucrados en la determinación de la estructura y peso final que alcanza el fruto de girasol, componente que incide sobre el rendimiento del cultivo y la calidad de los subproductos obtenidos durante la industrialización de sus frutos. Además, constituyen el primer aporte que analiza los efectos del estrés lumínico (sombreado) sobre los cambios morfo-anatómicos asociados al crecimiento y desarrollo del pericarpo y/o embrión de girasol, así como, sobre las variaciones en la AD de sus frutos.

Palabras clave: girasol, *Helianthus annuus* L., tamaño potencial del pericarpo, tamaño final del fruto, aptitud al descascarado, estrés lumínico.

SUMMARY

In spite of the intense genetic selection to obtain sunflower fruits with a higher agronomic value (higher weight and oil content, resistance to diseases, etc.), there is a surprising lack of information on the developmental events that control their growth and maturity.

No one has studied the dynamics and overlapping degree of the cell division and volume increase processes and the differentiation of ovary, pericarp, ovule, embryo sac and seed tissues which define the final weight and structure of the sunflower fruit. Understanding the timing and phenological definition of these processes is essential to proposing and comparing research on the relations and interactions between genetic and environmental factors determining final weight and structure (volume, weight and anatomic structure) of the sunflower fruit. These last variables have an impact on the crop yield and on the ability of the hull to separate from the seed, which can be assessed by establishing the dehulling ability (DA) of fruits during processing. The objectives of this thesis are: 1) to establish a histogenic development model, on both a time and a phenological scale, of the fruit of two sunflower hybrids with similar genetic background but with different fruit DA; 2) to analyze the modifications of the fruit development pattern, in three positions of the capitulum, with 80% reduction of incident radiation (shading) on the crop during preanthesis (Pre-A) and early postanthesis (Post-A); and 3) to assess the effect of genotype and light stress on the fruit DA and underlying parameters.

The fruit development model was similar between hybrids. Differentiation of the embryo sac and the pollen grains took place between stages R2 and R4. The ovary

wall (future pericarp) cell division decreased after R2, with no dividing cells found at R4, when the potential size of the pericarp was determined. The final size of the pericarp was established between 10 and 13 days after anthesis (DAA) upon completion of its sclerification and accumulation of dry matter. The embryo potential size was established by 18 DAA, when the initial stage of rapid dry matter accumulation of the embryo had already passed. The last stage lasted from the 11 DAA until about 29 to 32 DAA when the maximum weight of the embryo (MF) was recorded.

Pre-A shading decreased the dry matter accumulation period of the pericarp in the capitulum central position. Post-A shading also modified the pericarp growth dynamics. In this way, the pericarp weight (PW) of the mid and central fruits remained constant during the treatment and for 4-7 days after it was completed. After that the PW increased during 3 to 4 days. At MF, the PW reduction (18 to 52%) and thickness (20-33%) of the middle layer (ML) of the pericarp was similar in both shading treatments. In the Pre-A treatment, the number of strata decreased and the thickness of the cell wall of the ML increased in the capitulum mid and central positions. On the contrary, the Post-A treatment decreased the number of sclerified strata of the ML, as well as the thickness and the content of cellulose, hemicellulose and lignin of the pericarp cell wall of the fruits from the three positions on the capitulum.

At PM, the weight of the embryos (EW) from the Pre-A shade was lower than the EW of the Con and Post-A treatment fruits. The EW reduction was associated with the reduction in the cotyledon cells number at the three capitulum positions, the duration of the embryo filling period (EFP) of the peripheral fruits, the embryo growth rate (EGR) of mid fruits and the EGR and the EEP of central fruits from Pre-A shading. The Post-

A shading extended the slow growth phase duration of the embryo (“lag” phase) of the central and mid fruits only.

The reduction of yield per plant, with respect to Con, was similar in both shading treatments. The yield components responsible for the adjustments depended on the treatment. Pre-A shaded plants produced the same number of filled fruits but with a lower weight per fruit. On the contrary, in Post-A shading the number of filled fruits decreased while their individual weight was similar to Con.

The heterogeneity among fruits in the different capitulum positions was not modified by the shading treatments, and it was associated to differences in cotyledons cell number, except for the mid and central fruits of the Pre-A treatment, and to EGR, except between peripheral and mid fruits of the Post-A treatment.

Variations in the DA were both a consequence of the differences between hybrids and the crop management conditions (shading). Thus the frequency of parenchyma radii by mm of cross section of the pericarp, that determined the DA differences among hybrids, remained the same, except for slight variants, throughout locations. The lowest EW/PW ratio observed in Post-A shading with respect to Con treatment and the Pre-A shading, resulted from the PW reduction and not from EW, which was associated with a reduction in cell wall thickness and in the DA.

The results of this thesis are the first contribution that analyzed the effects of light stress (shading) on the morphological and anatomical changes associated to growth and development of the sunflower pericarp and embryo. They improve our understanding of the processes involved in the determination of the structure and final

weight of the sunflower fruit, a component that impacts crop yield and also the quality of the byproducts of fruit processing.

Keywords: sunflower, *Helianthus annuus* L., pericarp potential size, fruit final size, dehulling ability, light stress.

REFERENCIAS

- Abdel-Rahman, M. 1977. Patterns of hormones, respiration and ripening enzymes during development, maturation and ripening of cherry tomato fruits. *Physiol. Plant.* 39: 115-118.
- Aguirrezaabal, L.A.N. y V.R. Pereyra. 1998. Girasol. Capítulo 3. En Calidad de productos agrícolas. Bases ecofisiológicas, genéticas y de manejo agronómico. *Eds. Unidad Integrada Balcarce, Morgan-Publicaciones Nidera.* Pp. 138-197.
- Aguirrezaabal, L.A.N., G.A. Orioli, L.F. Hernández, V.R. Pereyra, y J.P. Miravé. 1996. Girasol: Aspectos fisiológicos que determinan el rendimiento. *Editorial Unidad Integrada Balcarce.* 127 págs.
- Aguirrezaabal, L.A.N, Y. Lavaud, G.A.A. Dosio, N.G. Izquierdo, F.H. Andrade y L.M. González. 2003. Intercepted Solar Radiation during Seed Filling Determines Sunflower Weight per Seed and Oil Concentration *Crop Sci.* 43:152-161.
- Akhalkatse, M. y J. Wagner. 1997. Comparative embryology of three *Gentianaceae* species from the Central Caucasus and the European alps. *Plant Syst. and Evolution* 204: 39-48.
- Al-Haddad, J., S. Mansfield y F.W. Telewski. 2009. Wood chemical and mechanical responses to modified lignin composition in upright and inclined hybrid poplar. *6th Plant Biomechanics Conference Cayenne, French Guyana France.* Pp.: 477-481.
- Alvarez Godoy, E., J.C. de Carvalho Rodrigues; A.M. Martins Alves y D. Álvarez Laz. 2007. Estudio del contenido y la calidad de la lignina mediante pirólisis analítica en madera de *Pinus caribaea*. *Maderas. Ciencia y tecnología* 9: 179-188.
- Andrade, F.H., V.O. Sadras, C.R.C. Vega y L. Echarte. 2005. Physiological Determinants of Crop Growth and Yield in Maize, Sunflower and Soybean: Their application to Crop Management, Modeling and Breeding. *J. of Crop Improvement* 14: 51-101.
- Andrews, J., S.R. Adams, K.S. Burton y R.N. Edmondson. 2002. Partial purification of tomato fruit peroxidase and its effect on the mechanical properties of tomato fruit skin. *J. Exp. Bot.* 53: 2393-2399.
- Azcona, J.A., M.J. Schang y O. Portamira. 2003. Pellet de girasol baja fibra. Caracterización química y biológica. En “Usos alternativos del girasol en nutrición animal”. ASAGIR. Anexo Cuadernillo Informativo. 4: 10-12.
- Baldet, P., M. Hernould, F. Laporte, F. Mounet, D. Just, A. Mouras, C. Chevalier y C. Rothan. 2006. The expression of cell proliferation-related genes in early developing flowers is affected by fruit load reduction in tomato plants. *J. Exp. Bot.* 57: 961-970.

- Baldini, M. y G.P. Vannozzi. 1996. Crop management practice and environmental effects on hullability in sunflower hybrids. *Helia* 19: 47-62.
- Bange M.P., S.J. Caton y S.P. Milroy. 2008. Managing yields of high fruit retention in transgenic cotton (*Gossypium hirsutum* L.) using sowing date. *Austr. J. Agric. Res.* 59: 733-741.
- Baümler, E., I.C. Riccobene y S.M. Nolasco. 2003. Determinación de algunas propiedades físicas y de la aptitud al descascarado del grano de girasol confitero. II Congreso Argentino de Girasol, Buenos Aires 12-13 de Agosto.
- Beauguillaume, A. y F. Cadeac. 1992a. Husks structure of sunflower achenes. Genetic variability. En Proc. 13th Int. Sunflower Conf. Pisa. Italy. Pp. 1000-1004.
- Beauguillaume, A. y F. Cadeac. 1992b. Elements of explication of variability of hulling ability in sunflower. En Proc. 13th Int. Sunflower Conf. Pisa. Italy. Pp. 993-999.
- Bewley, J.D. y M. Black M., 1994. Seed development and maturation. In. *Physiology of Development and Germination* (2^{da} Ed.) Plenum Press, New York. 421 págs.
- Bils, R.F. y R.W. Howell. 1963. Biochemical and cytological changes in developing soybean cotyledons. *Crop Sci.* 3: 304-308.
- Bloch, S. 1998. Distintas alternativas para refinación y descerado del aceite de girasol. *Aceites y Grasas*. 30: 9-23.
- Bohner, J. y F. Bangerth. 1988a. Cell number, cell size and hormone levels in semi-isogenic mutants of *Lycopersicon pimpinellifolium* differing in fruit size. *Physiol. Plant.* 72: 316-320.
- Bohner, J. y F. Bangerth. 1988b. Effects of fruit set sequence and defoliation on cell number, cell size and hormone levels of tomato fruits (*Lycopersicon esculentum* Mill.) within a truss. *Plant Growth Reg.* 7: 141-155.
- Borras, L., G.A. Slafer y M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean. A quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86:131-146.
- Bound, S.A. 2005. The impact of selected orchard management practices on apple (*Malus domestica* L.) fruit quality. University of Tasmania. Hobart. Tesis doctoral. 182 págs.
- Brocklehurst, P.A. 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266: 348-349.
- Bruckner, P.L. y R.C. Frohberg. 1987. Rate and duration of grain fill in spring wheat. *Crop Sci.* 27: 451-455.
- Burgert, I. 2006. Exploring the Micromechanical Design of Plant Cell Walls. *Am. J. of Bot.* 93: 1391-1401.

- Calderini, D.F. y M.P. Reynolds. 2000. Changes in grain weight as a consequence of de-graining treatments at pre- and post-anthesis in synthetic hexaploid lines of wheat (*Triticum durum* x *T. tauschii*). Austr. J. Plant Physiol. 2:183-191
- Calderini, D.F., L.G. Abeledo, R. Savin y G.A. Slafer. 1999. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potencial grain weight in wheat. J. Agric. Sci. 132: 453-459.
- Calderini, D.F., M.P. Reynolds y G.A. Slafer. 2006. Source-sink effects on grain weight of bread wheat, durum wheat and triticale at different locations Austr. J. Agric. Res. 57: 227-233
- Calderini, D.F., C. Lizana y R. Riegel. 2007. Determinación del peso potencial de los granos en cereales de invierno y otros cultivos. Workshop Internacional: Eco Fisiología Aplicada al Estudio de la Determinación del Rendimiento y la Calidad de los Cultivos de Granos. Red Raíces de Ecofisiología SECyT. Mar del Plata – Argentina. Pp.: XIII-XIV.
- Cantagallo, J.E. 2000. Reducción del número de frutos llenos en girasol (*Helianthus annuus* L.) por estrés lumínico. Tesis de Magíster UBA. Bs. As. Argentina. 102 págs.
- Cantagallo, J.E. y A.J. Hall. 2002. Seed number in sunflower as affected by light stress during the floret differentiation interval. Field Crops Res. 74: 173-183.
- Cantagallo, J.E., D. Medan y A.J. Hall. 2004. Grain Number in sunflower as affected by shading during floret growth, anthesis and grain setting. Field Crops Res. 85: 191-202.
- Chimenti, C.A. y A.J. Hall. 1992. Sensibilidad del número de frutos por capítulo de girasol (*Helianthus annuus* L.) a cambios en el nivel de radiación durante la ontogenia del cultivo. Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, Huerta Grande, Córdoba, 1992. Actas. Pp.: 27-28.
- Chimenti C.A. y A.J. Hall. 2001. Grain number responses to temperature during floret differentiation in sunflower. Field Crops Res. 72: 177–184.
- Connor, D.J. y A.J. Hall. 1997. Sunflower physiology En: Sunflower Technology and Production. Ed.: A.A. Schneiter. ASA, CSSA, SSSA, Winconsin. Pp.: 113-182.
- Cookson, S.J. y C. Granier. 2006. A dynamic analysis of the shade-induced plasticity in *Arabidopsis thaliana* Rosette leaf development reveals new components of the shade- adaptative response. Ann. Bot. 97: 443-452.
- Cowan, K.A., R.F. Cripps, E.W. Richings y N.J. Taylor. 2001. Fruit size: Towards an understanding of metabolic control of fruit growth using avocado as model system. Physiol. Plant. 111:127-136.
- Cuevas García, E. 2009 La esterilidad masculina en plantas, una perspectiva embriológica. Biológicas 11: 79-86.

- Cutter, E.G. 1971. Fruits and seeds. En Plant Anatomy. Part 2. Organs. Ed. E. Arnold. London. 343 págs
- Darroch, B.A. y R.J. Baker. 1990: Grain filling in three spring wheat genotypes: statistical analysis. *Crop Sci.* 30: 525-529.
- Das, S.K. y R.K. Gupta. 2005. Effects of Impeller Vane Configurations and Seed Size on Dehulling Efficiency of Sunflower Seeds Using a Centrifugal Sheller. *Intern. J. of Food Eng.* 1:1-7.
- Dedio, W. 1982. Variability in hull content, kernel oil content and whole seed oil content of sunflower hybrids and parental lines. *Can. J. Plant Sci.* 62: 51-54.
- Dedio, W. y D.G. Dorrell. 1989. Factors affecting the hullability and physical characteristic of sunflower achenes. *Can. Inst. Food Sci. Technol. J.* 21: 143-146.
- DeKhuiizen, H.M. y D.R. Verkerke. 1986. The effect of temperature on development and dry matter accumulation of *Vicia faba* seeds. *Ann. Bot.* 58: 869-885.
- Denis, L. 1994. Étude génétique de l'aptitude au décorticage des akénes de tournesol (*Helianthus annuus* L.). Tesis doctoral. École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes. France. 117 págs.
- Denis, L. y F. Vear. 1996. Variation of hullability and other seed characteristic among sunflower lines and hybrids. *Euphytica* 87: 177-187.
- Denis, L., V. Coelho y F. Vear. 1994. Pericarp structure and hullability in sunflower inbred lines and hybrids. *Agronomie* 14: 453-461.
- Dickison, W.C. 2000. Integrative plant anatomy. Ed. Ac. Press. San Diego. California, USA. 533 págs.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, C.W. Robledo. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Doley, D. 1979. Effects of shade on xylem development in seedlings of *Eucalyptus grnadiis* Hill Ex. Maiden. *New Phytol.* 82: 545-555.
- Dorrel, D.G. y B.A. Vick. 1997. Properties and processing of oilseed sunflower. En A.A. Schneiter (Ed.), *Sunflower technology and production* Madison, WI: ASA, CSSA and SSSA. Pp.: 709-745
- Dosio, G.A.A., L.A.N. Aguirrezábal, F.H. Andrade y V.R. Pereyra. 2000. Solar radiation intercepted during seed filling and oil production in two sunflower hybrids. *Crop Sci.* 40: 1637-1644.
- Dussi, M.C., G. Giardina y P. Reeb. 2005. Shade nets effect on canopy light distribution and quality of fruit and spur leaf on apples cv. 'Fuji'. *Spanish J. Agric. Res.* 3: 253-260.

- Egli, D.B. 1998. Seed biology and the yield of grain crops. Ed. Cab Internat. New York. USA. 196 págs.
- Egli, D.B. y W.P. Bruening. 2001. Source-sink relationships, seed sucrose levels and seed growth rate in soybean. Ann. Bot. 88: 235-242.
- Egli, D.B., J. Fraser, J.E. Leggett y C.G. Poneleit. 1981. Control of seed growth rate in Soya Beans (*Glycine max* (L.). Merrill). Ann. Bot. 48: 171-176.
- Egli, D.B., R.D. Guffy, L.W. Meckel y J.E. Leggett. 1985. The effect of source-sink alterations on soybean seed growth rate. Ann. Bot. 55: 395-402.
- Egli, D.B., W.G. Duncan y S.J. Grafts-Brandner. 1987. Effect of Physical Restraint on Seed Growth in Soybean. Crop Sci. 27: 289-294.
- Egli, D.B., E.L. Ramseur, Y. Zhenwen y C.H. Sullivan. 1989. Source-sink alterations affect the number of cell in soybean cotyledons. Crop Sci. 29:732–735.
- Emery, R.J., Q. Ma y C.A. Craig. 2000. The forms and sources of cytokinins in developing White Lupine seeds and fruits. Plant Physiol. 123: 1593-1604.
- Esau, K. 1977. Anatomy of Seed Plants. 2^{da}. Ed. J. Wiley and Sons, Inc. New York. 550 págs.
- Fernandez, P. 2008. Proporción y distribución de categorías de frutos de desarrollo incompleto en capítulos de girasol (*Helianthus annuus* L.) crecidos en condiciones de campo. Tesis de grado. Departamento de agronomía. Universidad Nacional del Sur. 36 págs.
- Fernández, M.B., I.C. Riccobene y S.M. Nolasco. 2001. Efecto de la humedad en la producción de finos durante el descascarado de semillas de girasol. IX Congreso Sección Latinoamericana AOCS, Costa Rica. 3 págs.
- Fernández, L., C. Romieu, A. Moing, A. Bouquet, M. Maucourt. M.R. Thomas y L. Torregrosa. 2006. The grapevine *fleshless berry* Mutation. A unique genotype to investigate differences between fleshy and nonfleshy fruit. Plant Physiol. 14: 537-547.
- Font-Quer, P. 1993. Diccionario de Botánica. Ed. Labor. Barcelona. 1244 págs.
- Franchini, M.C. 2007. Desarrollo de la cutícula y de las ceras epicuticulares del pericarpo de frutos de plantas de girasol (*Helianthus annuus* L.) crecidas en condiciones naturales bajo dos regímenes hídricos. Tesis de Magíster en Cs. Agrarias. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca. Argentina. 83 págs.
- Gao, X., D. Francis, L.C. Ormrod y M.D. Bennett. 1993. Changes in cell number and cell division activity during endosperm development in allohexaploid wheat: *Triticum aestivum*. J. Exp. Bot. 43: 1063-1610.

- Gebeyehou, G., D.R. Knott y R.J. Baker. 1982. Rate and duration of grain filling in durum wheat cultivars. *Crop Sci.* 22: 337–340.
- Gillaspy, G., H. Ben-David y W. Gruisse. 1993. Fruits: A developmental perspective. *The Plant Cell* 5: 1439-1451.
- Gotelli, M.M., B.G. Galati y D. Medan. 2008. Embriology of *Helianthus annuus* L. (Asteraceae) *Ann. Bot. Fennici* 45: 81-96.
- Guldan, S.J. y W.A. Brun. 1985. Relationship of cotyledon cell number and seed respiration to soybean seed growth. *Crop Sci.* 25: 815-819.
- Gupta, R.K. y S.K. Das. 1999. Performance of centrifugal system for sunflower seeds. *J. Food Eng.* 42: 191-198.
- Hall, A.J., C.A. Chimenti, F. Vilella y G. Freier. 1985. Timing of water stress effects on yield components in sunflower. XI Int. Sunflower Conference, Mar del Plata, Argentina. Pp.: 131-136.
- Hall, A.J., D.J. Connor y D.M. Whitfield. 1989. Contribution of pre-anthesis assimilates to grain filling in irrigated and water-stressed sunflower crops. I. Estimates using labelled carbon. *Field Crops Res.* 20: 95-112.
- Hernández, L.F. 1997. Floret differentiation in the capitulum of sunflower. The beginning of determination of yield. *Helia* 20: 63-68.
- Hernández, L.F. 2004. Gestación de los componentes del rendimiento de Girasol. *AgroUNS* 2:5-8.
- Hernández, L.F. y P.M. Bellés. 2007. A 3-D finite element analysis of the sunflower (*Helianthus annuus* L.) fruit. Biomechanical approach for the improvement of its hullability. *J. Food Eng.* 78: 861-869.
- Hernández L.F., L.I. Lindström y C.N. Pellegrini. 1998. Anatomía del pericarpo de cipselas de Girasol (*Helianthus annuus* L.) de diferentes genotipos comerciales. XXVI Jornadas Argentinas de Botánica. UNRC. Río Cuarto – Córdoba. Pp.: 143.
- Higashi, K., K. Hosoya y H. Ezura. 1999. Histological analysis of fruit development between two melon (*Cucumis melo* L. *reticulates*) genotypes setting a different size of fruit. *J. Exp. Bot.* 50: 1593-1597.
- Ho, L.C. 1992. Fruit growth and sink strength. En *Fruit and seed production. Aspects of development, environmental physiology and ecology*. Eds. Marshal, C y J. Grace Cambridge. Cambridge University Press. Pp.:101-124.
- Iyengar, C.V.K. 1942. Development of embryo sac and endosperm-haustoria in *Tetranema mexicana* Benth. and *Verbascum thapsus* Linn. *J. Indian bot. Soc.* 21: 51-69.

- Izquierdo, N.G., G.A.A Dosio, M. Cantarero y L.A.N. Aguirrezábal. 2008. Weight per grain, oil concentration and solar radiation intercepted during grain filling in black hull and stripped hull sunflower hybrids. *Crop Sci.* 48: 688-699.
- Jensen, W.A. 1962. Botanical histochemistry: Principles and practice. Ed. W.H. Freeman y Co. San Francisco. 205 págs.
- Johnson, D.R. y J.W. Tanner. 1972. Calculation of the Rate and Duration of Grain Filling in Corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 12: 485-486.
- Jones, R.J., B.G. Gengebach y V.B. Cardwell. 1981. Temperature effect on *in vitro* kernel development in maize. *Crop Sci.* 21: 761-766.
- Jones, R.J., J. Roessler y S. Quattar. 1985. Thermal environment during cell division in maize: Effects on number of endosperm cells and starch granules. *Crop Sci.* 25: 830-834.
- Jones, R.J., B.M.N. Schreiber y J.A. Roessler. 1996. Kernel sink capacity in maize genotypic and maternal respiration. *Crop Sci.* 36: 301-306.
- Kailasam, C., R. Chandra Babu, C. Vijayalakshmi y S.R. Sree Rangaswamy. 1989. A Functional Growth Analysis Model for Grain Development in *Oryza sativa*. *J. Agr. and Crop Sci.* 162: 354-356
- Karyagina, T.B., L.P. Zhdanova, S.P. Verenchikov y A.A. Prokofev. 1988. Content of indolacetic and abscisic acids and auxin oxidase activity in developing seeds of *Helianthus annuus* L. *Fiziologica Rastenii* 35: 503-509.
- Karyagina, T.B., V.V. Karyagin y L.P. Zhdanova. 1999. Endogenous Factors Determining the Heterogeneity of Developing Sunflower Seeds. *Russ. J. Plant Physiol.* 46: 389-393.
- Kephart, K.D. y D.R. Buxton. 1993. Forage Quality Responses of C₃ and C₄ Perennial Grasses to Shade. *Crop Sci.* 33: 831-837.
- Kholodova, P.V., T.B. Karyagina, L.P. Zhdanova y V.V. Karyagin. 1993. Hormonal Control of Seed Development as Related to Seed Position in the Sunflower Seedhead. *Soviet Plant Physiol.* 40: 250-254
- Koehler, L. y F.W. Telewski. 2006. Biomechanics and transgenic wood. *Am. J. Bot.* 93: 1433-1438.
- Kutschera, U. 1990. Cell wall synthesis and elongation growth in hypocotyls of *Helianthus annuus* L. *Planta* 181: 316-323.
- Lemontey, C., C. Mousset-Declas, N. Munier-Jolain y J.P. Boutin. 2000. Maternal genotype influences pea's seed size by controlling mitotic activity during early embryogenesis and final endoreduplication level / cotyledon cell size in mature seed. *J. Exp. Bot.* 51: 167-175.

- Leprince-Bernard, M.N. 1990. Aptitude au décorticage de la graine de tournesol. Etudes structurale, physico-chimique et comportementale, en fonction des variétés, des lieux de culture, de l'étal de l'eau et de traitements préalables. Doctoral Thesis, Institut National de la Recherche Agronomique, Nantes, France. 136 págs.
- Leprince-Bernard, M.N., D.J. Gallant, B. Bouchet y J.P. Melcion. 1988. La microscopie: un outil d'aide à la prévision de l'aptitude au décorticage. Revue Francaise des CORPS GRAS 35: 279-285.
- Lindström, L.I., C.N. Pellegrini y L.F. Hernández. 2000. Anatomía y desarrollo del pericarpo de distintos genotipos de girasol (*Helianthus annuus* L.). 15th Int. Sunflower Conf. Procs. Toulouse - France. Pp.: D13-D18.
- Lindström, L.I., P. Fernandez, M.C. Franchini y L.F. Hernández. 2008. Morfoanatomía de frutos vanos de girasol (*Helianthus annuus* L.) XIII Reunión Latinoamericana. XXVII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Rosario, Argentina. Pp.: 263.
- Liu, X., S.J. Herbert, K. Baath y A.M. Hashemi. 2006. Soybean (*Glycine max*) seed growth characteristics in response to light enrichment and shading. Plant Soil Environ. 52: 178-185.
- Lizana, C, M. Cuba y D.F. Calderini. 2007. Relación entre el peso potencial de los granos de trigo y el número de células del endosperma y pericarpo. Workshop Internacional de Eco Fisiología Vegetal Aplicada al Estudio de la Determinación del Rendimiento y la Calidad de los Cultivos de Granos. Mar del Plata. Argentina. Pp.: 18-19.
- López Pereira M., V. Sadras y N. Trápani. 1999. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. I. Yield and its components. Field Crops Res. 62: 157-166.
- Lundgren, C. 2004. Cell wall thickness and tangential and radial cell diameter of fertilized and irrigated Norway Spruce. Silva Fennica 38: 95-106.
- Lyndon, R.F. 1990. Plant development: the cellular basis. Topics in plant physiol. Eds. M. Black y J. Chapman. Unwin-Hyman, Ltd. London. 320 págs.
- Maheshwari, P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw-Hill Book Co., New York. 453 págs.
- Mantese, A.I. 2001. Base estructural y dinámica de la acumulación de lípidos en cultivares de girasol (*Helianthus annuus* L.) con granos de diferente contenido de aceite. Tesis de Magister. Universidad Nacional de Buenos Aires. 89 págs.
- Mantese, A.I., D. Medan y A.J. Hall. 2006. Achene structure, development and lipid accumulation in sunflower cultivars differing in oil content at maturity. Ann. Bot. 97: 999-1010.

- Mantese, A.I., D. Rondanini, D. Medan y A.J. Hall. 2008. Determination of maximum achene size in sunflower. 17th Int. Sunflower Conf. Procs. Córdoba- Spain. Pp.: 399-403.
- Marc, J. y J.H. Palmer. 1981. Photoperiodic sensitivity of inflorescence initiation and development in sunflower. *Field Crop Res.* 4: 155-164.
- Martin, D., T.L. Lewis y J. Cerny. 1964. Apple fruit cell number in relation to cropping alternation and certain treatments. *Austr. J. Agric. Res.* 15: 905-919.
- May, M.J., T. Vernoux, C. Leaver, M. Van Montagu y D. Inzé. 1998. Glutathione homeostasis in plants: implications for environmental sensing and plant development. *J. Exp. Bot.* 49: 649-667.
- Meinert, M.C. y D.P. Delmer. 1977. Changes in Biochemical Composition of the Cell Wall of the Cotton Fiber during Development. *Plant Physiol.* 59: 1088-1097.
- Meric, C., F. Dane y G. Olgun. 2004. Histological Aspects of Anther Wall in Male Fertile and Cytoplasmic Male Sterile *Helianthus annuus* L. (Sunflower). *Asian J. Plant Sci.* 3: 145-150
- Merrien, A.J., J. Domínguez, G.P. Vannozzi, M. Baldini, M. Champolivier y P. Carré. 1992. Factors affecting the dehulling ability in sunflower. 13th Int. Sunflower Conf. Procs. Pisa. Italy. Pp.: 260-267.
- Millet, E. 1986. Relationship between grain weight and the size of floret cavity in the wheat spike. *Ann. Bot.* 58: 417-423.
- Miralles, D.J., D.F. Calderini, K. Pomar y A. D'Ambrogio. 1998. Dwarfing genes and cell dimensions in different organs of wheat. *J. Exp. Bot.* 49: 1119-1127.
- Misra, S. 1973. Floral morphology of the family Compositae. V. The seed coat and pericarp in *Verbesina encelioides* (Cav.) Benth and HK. F. Ex. A. Gray. *J. Indian Bot. Soc.* 51: 332-341.
- Morrison III, W.H., D.E. Akin y J.A. Robertson. 1981. Open pollinated and hybrid sunflower seed structure that may affect processing for oil. *JAOCS* 52: 969 – 972.
- Munier-Jolain, N., R. Roche, B. Ney y C. Duthion. 1998. Seed growth rate in grain legumes I. Effect of photoassimilate availability on seed growth rate *J. Exp. Bot.* 49: 1963-1969.
- Munier-Jolain, N., Salon, C., 2003. Can sucrose content in the phloem sap reaching field pea seeds (*Pisum sativum* L.) be an accurate indicator of seed growth potential?. *J. Exp. Bot.* 54: 2457-2465.
- Murata, Y. y S. Matsushima. 1975. Rice. Crop Phisiology. Ed. por L.T. Evans. Cambridge University Press, London. Pp.: 73-99.

- Muro, J., I. Irigoyen, A.F. Militino y C. Lamsfus. 2001. Defoliation effects on sunflower yield reduction. *Agron. J.* 93: 634-637.
- Nel, A.A. 2001. Determinants of sunflower seed quality for processing. PhD. Thesis. Faculty of Natural and Agricultural Sciences. 115 págs.
- Nel, A.A., H.L. Loubser y P.S. Hammes. 2000. The effect of environment and cultivar on sunflower seed. I. yield, hullability and physical seed characteristics. *S. Afr. J. Plant Soil* 17: 133-137.
- Newcomb, B.W. 1973a. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. *Can. J. Bot.* 51:863-878.
- Newcomb, B.W. 1973b. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. *Can. J. Bot.* 51: 879-890.
- Niklas, K.J. 1993. Influence of Tissue Density-specific Mechanical Properties on the Scaling of Plant Height. *Ann. Bot.* 72: 173-179.
- Nolasco, S.M., I.C. Riccobene y M.J. Di Leo. 2005. Aptitud al descascarado de híbridos de girasol tradicionales sembrados en Argentina. III Congreso ASAGIR Buenos Aires. Argentina. 2 págs.
- Onoda, Y., F. Schieving y N.P.R. Anten. 2008. Effects of Light and Nutrient Availability on leaf Mechanical Properties of *Plantago major*: A conceptual Approach. *Ann. Bot.* 101: 727-736.
- Palin, R., J. Pritchard y C. Colin. 2009. Comparison of Cell Wall Mechanical Properties of some *Arabidopsis thaliana* Mutants. 6th Plant Biomechanics Conf. Cayenne. French Guyana. Pp.: 265-272.
- Pandey, A.K. y M.R. Dhakal. 2001. Phytomelanin in Compositae. *Current Sci.* 80: 933-940.
- Percie Du Sert, C. y G. Durrieu. 1988. Edification de l'akéne et de la graine du tournesol (*Helianthus annuus* L.). *Informations Techniques. CETIOM.* 103: 12-20.
- Pereyra, V.R. y C.L. Farizo. 1981. Girasol. Técnicas de producción. INTA Balcarce, 27 págs.
- Pettigrew, W.T. 2001. Environmental effects on cotton fiber carbohydrate concentration and quality. *Crop Sci.* 41: 1108-1113.
- Piva, G. 1992. Nutritional value of sunflower seed and sunflower meal for livestock animals. En Proc. 13th Int. Sunflower Conf. Pisa. Italy, pp. 1611-1625.
- Prokof'ev, A.A., L.P. Zhdanova y T.B. Karyagina. 1985. Dynamics of the content of free indolacetic acid in developing sunflower seeds. *Fiziologiya Rastenii* (transl.) 32: 138-142.

- Reddy, V.M. y T.B. Daynard. 1983. Endosperm characteristic associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28: 339-355.
- Refrégier, G., S. Pelletier, D. Jaillard y H. Höfte. 2004. Interaction between wall deposition and cell elongation in dark-grown hypocotyls cells in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 135: 959-968.
- Riccobene, I.C., M.J. Di Leo, V. Brown y S. Nolasco. 2007. Avances hacia un modelo predictivo de la aptitud al descascarado de híbridos de girasol. Procs XI Congreso Argentino de Ciencia y Tecnología de Alimentos-CYTAL. 11 págs.
- Roath, W.W, T.L. Snyder y J.F. Miller. 1985. Variability in decortication of sunflower achenes and correlations with associated achene characters. En Proc. 11th Int. Sunflower Conf. Mar del Plata. Argentina, Pp.: 1611-1625.
- Rogers, C.E., R.E. Stadfford y G.I. Kreitmer. 1982. Phytomelanin: development and role in hybrid resistance to *Homeosoma electellum* larvae (Lepidoptera: Pyralidae). Proc. 10th. Int. Sunflower Conf., Surfers Paradise, Australia. Pp.: 138-141.
- Rogers, L.A., C. Dubos, I.F. Cullis, C. Surman, M. Poole, J Willment, S.D. Mansfield y M.M. Campbell. 2005. Light, the circadian clock and sugar perception in the control of lignin biosynthesis. *J. Exp. Bot.* 56: 1651-1663.
- Rondanini, D. 2006. Efectos de breves períodos de altas temperaturas durante el llenado sobre la dinámica de crecimiento del fruto y la acumulación y la calidad del aceite en girasol (*Helianthus annuus* L.). Tesis doctoral. Universidad Nacional de Buenos Aires, 209 págs.
- Rondanini, D., R. Savin y A.J. Hall. 2003. Dynamic of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling period. *Field Crops Res.* 83: 79-90.
- Rondanini, D., A.I. Mantese, R. Savin y A.J. Hall. 2006. Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night temperature regimes during grain filling: Effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Res.* 96: 48-62.
- Rondanini, D., A.I. Mantese, R. Savin y A.J. Hall. 2009. Water content dynamics of achene, pericarp and embryo in sunflower: Associations with achene potential size and dry-down. *Eur. J. Agr.* 30: 53-62.
- Roth, I. 1977. Fruits of Angiosperms. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Stuttgatt. 675 págs.
- Ruiz, R.A. y G.A. Maddonni. 2006. Sunflower Seed Weight and Oil Concentration under Different Post-Flowering Source-Sink Ratios. *Crop Sci.* 46: 671-680.
- Ruzin, S.E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Ed. Oxford Univ. Press. New York. 322 págs.

- Sadras, V.O., D.J. Connor y D.M. Whitfield. 1993. Yield, yield components and source-sink relationships in water-stressed sunflower. *Field Crops Res.* 31: 27-39.
- Saenz, A.A. 1981. Anatomía y morfología de frutos de Heliantheae (Asteraceae). *Darwiniana* 23: 37-117.
- Salmén, L. 2004. Micromechanical understanding of the cell wall structure. *C.R. Biologies*. 327: 873-880.
- Santalla, E.M., G.A.A. Dosio, S.M. Nolasco y L.A.N. Aguirrezábal. 2002. The effect of intercepted solar radiation on sunflower (*Helianthus annuus* L.) Seed Composition from Different Head Positions. *JAOCs* 79: 69-74.
- Schneiter, A.A. y J.F. Miller. 1981. Description of sunflower growth stages. *Crop Sci.* 21: 901-903.
- Scott, W.R., M. Appley, G. Fellows y E.J.M. Kirby. 1983. Effect of genotype and position in the ear on carpel and grain growth and mature grain weight in spring barley. *J. Agric. Sci.* 100: 383-391.
- Seiler, G.J. 1997. Anatomy and morphology of sunflower. En: Sunflower Technology and Production. Ed. A.A. Schneiter. ASA, CSSA, SSSA, Winconsin. Pp.: 67-111.
- Selkin, P.P. y A.V. Kirdyanor. 2003. The Relationship Between Variability of Cell Wall Mass of Earlywood and Latewood Tracheids in Larch Tree-Rings, the Rate of Tree-Ring Growth and Climatic Changes. *Holzforschung* 57: 1-7.
- Sharafian, F. y M.H. Derafshi. 2008. Mechanical behavior of Walnut under Cracking Conditions. *J. Applied Sci.* 8: 866-890.
- Sharma, R., D.S. Sogi y D.C. Saxena. 2009. Dehulling performance and textural characteristics of unshelled and shelled sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds. *J. Food Eng.* 92: 1-7.
- Sinsawat, V. y B.T. Steer. 1993. Growth of florets of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in relation to their position in the capitulum, shading and nitrogen supply. *Field Crops Res.* 34: 83-100.
- Soil Survey Staff USDA, 1999. Soil taxonomy: A basic system for classifying soils. Agriculture. Homework. 436 págs.
- Spurr, A.R. 1969. A low viscosity resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31-43
- Steer, B.T. y P.J. Hocking. 1984. Nitrogen nutrition of sunflower (*Helianthus annuus* L.): acquisition and partitioning of dry matter and nitrogen by vegetative organs and their relationship to seed yield. *Field Crops Res.* 9: 237-251.
- Steer, B.T., P.J. Hocking y A. Low. 1988. Dry Matter, minerals and carbohydrates in the capitulum sunflower (*Helianthus annuus* L.): effects of competition between

- seeds and defoliation. *Field Crops Res.* 18: 71-85.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Strasburger, E., F. Noll, H. Schenck y A.F.W. Schimper. 1994. *Tratado de Botánica*. 33^a ed. Ed. Omega, S.A., Barcelona. 1068 págs.
- Swank, J.C., D.B. Egli y T.W. Pfeiffer. 1987. Seed growth characteristic of soybean genotypes differing in duration of seed fill. *Crop Sci.* 27:85-89.
- Telezynska, J. y H. Telezynski. 1973. Double fertilitatio in *Helianthus*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. XLII: 323-343.
- Thevenon, M.A., G.A.A. Dosio, F.J. Cardinali y L.A.N. Aguirrezábal. 2000. Yield of different head positions of sunflower (*Helianthus annuus* L.) and its relationship with vascularization. *Helia* 23: 85-96.
- Tranchino, L., F. Melle y G. Sodini. 1984. Almost complete dehulling of high oil sunflower seed. *JAOCs* 61: 1261-1266.
- Ugarte, C., D. Calderini y G. Slafer. 2007. Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Res.* 100: 240-248.
- Vance, N.C. y J.B. Zaerr. 1991. Influence of drought stress and low irradiance on plant water relations and structural constituents in needles of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiol.* 8: 175-184.
- Van Soest, P.J. y J.B. Robertson. 1980. Systems of analysis for evaluating fibrous feeds. Proces. Int. Workshop Standardization of Analytical Methodology for Feeds. International Development Research Center, Ottawa, Canada. Pp.: 49-60.
- Villalobos, F.J., A.J. Hall, J.T. Ritchie y F. Orgaz. 1996. OIL CROP SUN. A development growth and yield model of the sunflower crop. *Agron. J.* 88: 403-415.
- Walker, W.S. 1960. The effect of mechanical stimulation and etiolation on the collenchyma of *Datura stramonium*. *Am. J. Bot.* 47:717-724.
- Wan, P.J., G.W. Baker, S.P. Clark y S.W. Matlockl. 1978. Factors influencing the decortication of high oil content sunflower. Procs. 8th Int. Sunflower Conf. Minneapolis Minnesota. U.S.A. Pp.: 533-543.
- Wardlaw, I.F. 1970. The early stages of grain development in wheat; response to light and temperature in a single variety. *Austr. J. Biol. Sci.* 23: 765-774.
- Wardlaw, I.F. 1994. The effect of high temperature on kernel development in wheat: Variability related to pre-heading and post-anthesis conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 21:731-739.

- Westgate, M.E. y J.S. Boyer. 1986. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize. *Crop Sci.* 26: 951–956.
- Yang, Z., E.J. Oosterom, D.R. Jordan y G.L. Hammer. 2009. Pre-anthesis ovary development determines genotypic differences in potential kernel weight in sorghum. *J. of Exp. Bot.* 60: 1399-1408.
- Yegappan, T.M., D.M. Paton, C.T. Gates y W.J. Muller. 1982. Water stress in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) 3. Responses of Cypsela Size. *Ann. Bot.* 49: 69-75.
- Zhang, C., K. Tanabe, F. Tamura, A. Itai y S. Wang. 2005. Partitioning of ¹³C-photosynthate from spur leaves during fruit growth of three Japanese pear (*Pyrus pyrifolia*) cultivars differing in maturation date. *Ann. Bot.* 95: 685-693.
- Zhang, C., K. Tanabe, F. Tamura, S. Wang, A. Yoshida y K. Matsumoto. 2006. The impact of cell division and cell enlargement on the evolution of fruit size in *Pyrus pyrifolia*. *Ann. Bot.* 98: 537-543.
- Zhong, R., M.J. Peña, G. Zhou, C.J. Nalm, A. Wood-Jones, E.A. Richardson, W.H. Morrison III, A.G. Darwill, W.S. York y Z. Ye. 2005. *Arabidopsis Fragile Fiber 8* which encodes a putative glucuronyltransferase, IS essential for normal secondary wall synthesis. *The Plant Cell.* 17: 3390-3408.