

Fisiología de la floración y fructificación en los cítricos

Alexander Rebolledo Roa*

Resumen

En el presente capítulo, se hace una síntesis de los avances en investigación sobre fisiología de la producción en cítricos bajo condiciones subtropicales, y algunos casos de estudio bajo condiciones del trópico colombiano, con el fin de brindar información para perfilar y dar continuidad al desarrollo de investigaciones que permitan generar tecnología local.

Palabras clave: Cítricos, producción, fisiología, niveles de floración, abscisión, crecimiento y desarrollo del fruto.

Physiology of citrus' flowering and fruiting

Abstract

In this chapter, a brief about the research advances concerning the physiology in the production of citrus under sub tropical conditions is made, and some study cases under the Colombian tropical conditions are showed in order to provide information to refine and continue the development of research works that ease the generation of local technology.

Key words: Citrus, production, physiology, flowering levels, abscission, growth and development of the fruit.

* Investigador Ph. D.
Corpoica. C.I. Palmira
Correspondencia:
arebolledor@corpoica.org.co

Introducción

Una característica clave de algunas especies frutales es que a pesar de producir un alto número de flores, los árboles ajustan la cantidad de ellas que finalmente cuajan y el número de frutos que llegan a cosecha. Este ajuste ha sido explicado a través de las interrelaciones que se presentan al interior de la planta, relacionadas con el potencial genético de la especie, los niveles de floración, tipos de inflorescencias, disponibilidad de nutrientes y capacidad para ser transportados a los frutos en crecimiento. El potencial genético se ve estimulado por los factores ambientales propios de cada región. De esta forma se presentan diferencias marcadas entre el comportamiento productivo bajo condiciones subtropicales y tropicales. En cítricos, por ejemplo, se pueden llegar a producir hasta 100.000 flores en algunas variedades, con solo un cuajado del 2%, alcanzado en ocasiones hasta 0.1%¹.

Los cítricos son capaces de crecer y de fructificar en condiciones ambientales muy diversas, desde climas subtropicales relativamente fríos hasta zonas tropicales cálidas. No parece existir una característica climática común que pueda actuar como factor inductivo indispensable para la floración, y por esta razón los cítricos se han considerado como una especie autoinductiva²⁻⁴. Sin embargo, la floración y, en consecuencia, la producción en los cítricos están marcadamente estimuladas por factores ambientales, entre los que se encuentran un régimen de temperaturas moderadamente bajas bajo condiciones subtropicales, y el estrés hídrico bajo condiciones tropicales⁵.

Como un aporte al conocimiento de la fisiología de los cítricos en Colombia, Riaño; et al.⁶ llevaron a cabo un estudio en Naranja Valencia sobre dos patrones (Sunky x English (SxE) y Citrumelo 4475 (CPB)), determinando las tasas de fotosíntesis y respiración, y caracterizando además la estructura de la fronda del árbol y la construcción de las curvas de crecimiento de la planta y del fruto, en función del tiempo cronológico y el tiempo térmico. Estos investigadores también determinaron la emisión floral y el cuajamiento de los frutos a través del tiempo, relacionando su comportamiento con la oferta edafo-climática de cada uno de los sitios de estudio, con el fin de comprobar si existe un patrón estacional; no obstante, los resultados no permitieron establecer dichas relaciones.

La floración en los cítricos

Características de la brotación

Aunque en las regiones subtropicales, la formación y desarrollo de nuevos brotes se presenta en 3 o 4 ciclos definidos, el más importante es la brotación

de primavera, que ocurre tras el período de bajas temperaturas invernales^{3, 4, 7, 8}; en el trópico y algunas regiones semitropicales, la brotación tiene lugar durante todo el año en ciclos de corta duración, separados por períodos de inactividad⁹.

Los factores que determinan el número de brotaciones y la floración no son bien conocidos. En los trópicos se sugiere que el estrés hídrico es el principal factor que afecta la floración, mientras que en los subtropicos son las bajas temperaturas de invierno las que concentran la floración en primavera^{2,3,8}. Se sabe que una prolongada sequía o temperaturas del suelo inferiores a 12 °C provocan la entrada en latencia de las yemas. El aumento en la temperatura del suelo o la restauración de los períodos de precipitación incrementan el porcentaje de nudos brotados, al modificar el balance en la síntesis y/o transporte de hormonas de la raíz al brote¹⁰.

En el departamento del Tolima, localidad del Espinal con 4°12'18.8" de latitud norte y 74°52'56.6" de latitud este, y a una altura de 335 msnm, se presenta un patrón de distribución de lluvias bimodal con dos picos máximos en los meses de mayo y noviembre. Del mismo modo, se registra un déficit hídrico durante la mayor parte del año, con excepción en los meses de mayor precipitación, con un promedio anual de 1400 mm y una evaporación anual de 1990 mm (**figura 1**).

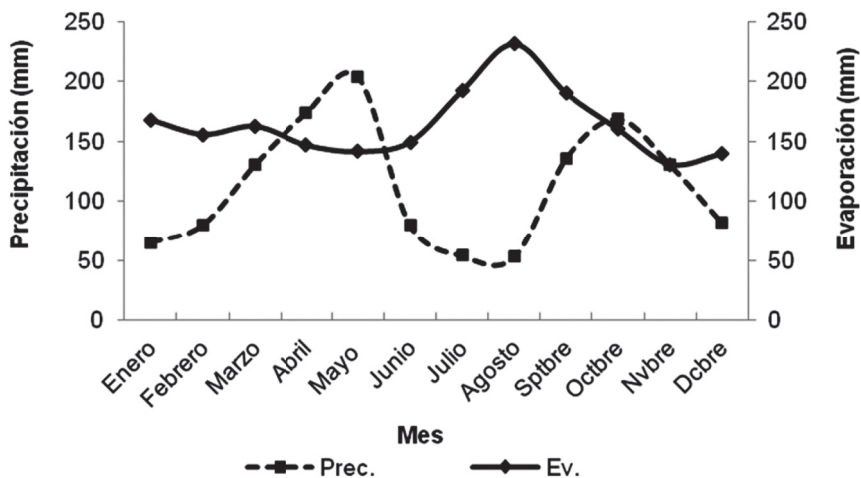


Figura 1. Balance hídrico tomado de la serie climática de 32 años de la estación climática de Corpoica. C. I. Nataima (Tolima). A. Rebolledo. Figura original.

En esta localidad, al correlacionar el comportamiento de la precipitación con las curvas de abscisión desde antesis, y tomando como referencia la distribución de lluvias en el 2009, antes del inicio de la floración se presenta un pico máximo de precipitación de 39 mm después de presentarse un período de estrés de 18 días con aproximadamente 5 mm/día (**figura 2**). En otros estudios, la caracterización del efecto del estrés hídrico sobre la inducción floral se ha centrado fundamentalmente en limón¹¹ y lima¹². Dos semanas de limitación en el suministro de agua, que provocan un estrés hídrico moderado (-2,1 MPa de potencial de presión en el xilema de la hoja medido al mediodía), son suficientes para inducir la formación de brotes reproductivos¹².

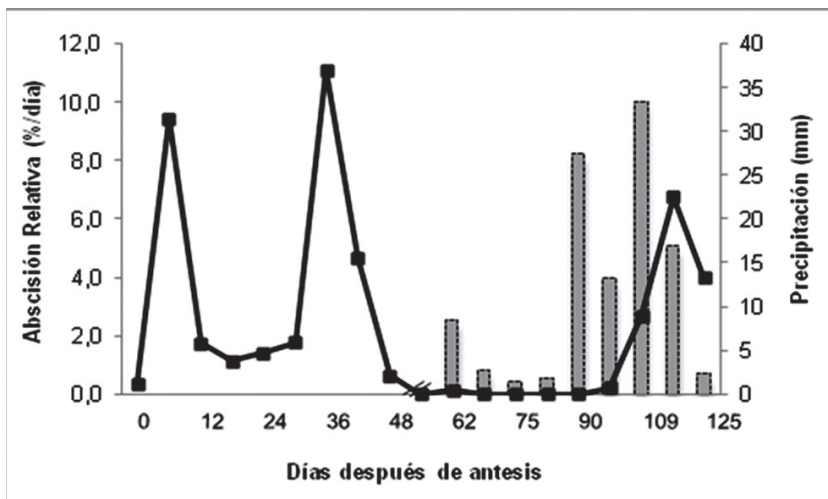


Figura 2. Relación entre abscisión relativa de estructuras reproductivas en lima ácida Tahití y precipitación, bajo condiciones del Espinal – Tolima. A. Rebolledo. Figura original

Tipos de inflorescencias

En cítricos se distinguen normalmente cinco tipos de brotes (**figura 3**) y dependiendo de la proporción de flores y hojas se clasifican así: multifloral con hojas, multifloral sin hojas, unifloral con hojas, unifloral sin hojas y vegetativo¹³⁻¹⁵. En plantas adultas de la mayor parte de las especies de cítricos, las flores se desarrollan lateralmente en el tallo a partir de yemas axilares en reposo. Los brotes florales originados son de crecimiento determinado, y están culminados por una flor, y los vegetativos de crecimiento indeterminado^{16,17}.

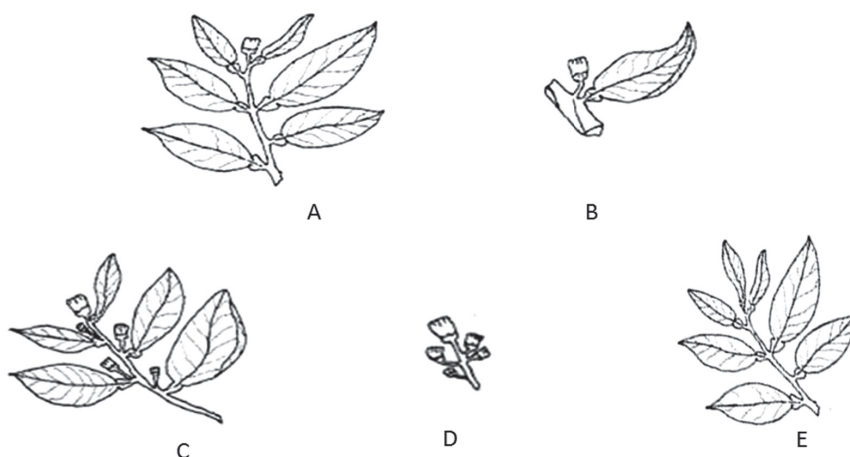


Figura 3. Tipos de inflorescencias: A) Uniflorales con hojas, B) Uniflorales sin hojas, C) Multiflorales con hojas, D) Multiflorales sin hojas y E) Vegetativos. - Rebolledo A.

La proporción en la que se presenta cada tipo de brote depende de factores endógenos como la variedad y el nivel de brotación, y de factores ambientales¹⁸. Bajo condiciones del Espinal –Tolima-, en lima ácida Tahití, las inflorescencias multiflorales (M) y multiflorales con hojas (MCH) tienen una mayor participación en la floración global, y las inflorescencias uniflorales con hojas se presentan en menor proporción (**figura 4a**). A pesar de presentar una mayor proporción de inflorescencias multiflorales, la que representan un mayor aporte a la cosecha, son las campaneras o uniflorales con hojas (**figura 4b**).

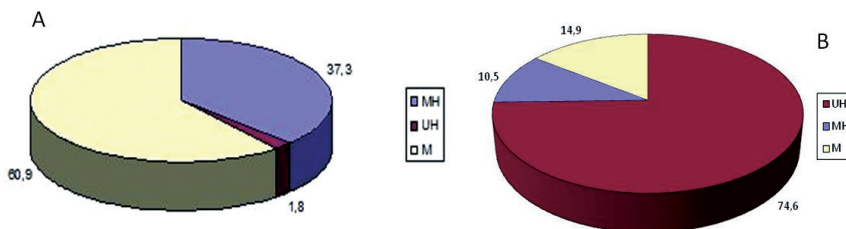


Figura 4. Participación de inflorescencias en la floración global del árbol (A) y aporte a la cosecha de cada tipo de inflorescencia (B). A. Rebolledo. Figura original

El proceso de abscisión y cuajado del fruto

Abscisión

La abscisión es un proceso selectivo que es afectado por las características de las flores / frutos. Los frutos pequeños que presentan una menor velocidad de crecimiento son los de mayor probabilidad de caer del árbol^{19,16}, aunque esta relación entre vigor y abscisión no es estricta, y con frecuencia frutos de elevado vigor presentan una reducción brusca en su velocidad de crecimiento, que precede a su abscisión²⁰.

En árboles de *Citrus*, se distinguen dos ondas de abscisión sucesivas que afectan la floración y el desarrollo de los frutitos, aunque en algunos casos la abscisión se presenta como un proceso continuo que alcanza un valor máximo entre 6 y 8 semanas después de la floración y se completa alrededor de 12 semanas después de su inicio²¹. La primera onda induce masivamente la abscisión de flores y ovarios, mientras que la segunda, reduce el número de frutos que ya presentan un crecimiento significativo, durante la caída de junio²²⁻²⁷. Bajo condiciones del Tolima en términos relativos se presentan tres máximos de caída, en estrecha relación con la abscisión acumulada. El primer pico de caída se presenta a 6 días después de antesis (dda), relacionado con la caída de flores y frutos recién cuajados, y los dos restantes a los 34 y 49 dda relacionados con frutos en crecimiento (**figura 5**).

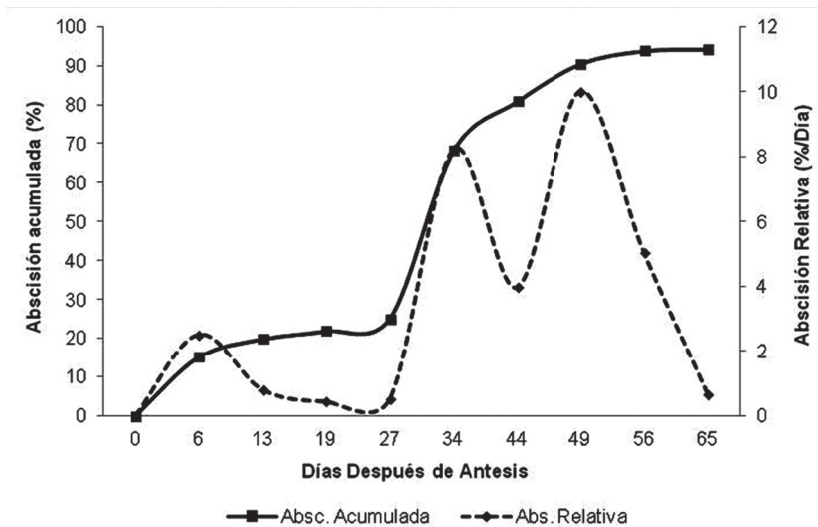


Figura 5. Abscisión acumulada y relativa de flores y frutos de lima ácida Tahití bajo condiciones del Espinal – Tolima. A. Rebolledo. Figura original.

La abscisión es el resultado de una compleja combinación entre factores nutricionales y señales hormonales²⁸⁻³⁰. Los factores nutricionales actúan como factores limitantes que afectan al crecimiento provocando su abscisión, mientras que el componente hormonal actúa como regulador de los procesos involucrados en la abscisión³¹. En naranjas, se ha sugerido un aumento en la abscisión del fruto por estimulación directa o indirecta en la producción de etileno, seguido por una secuencia de eventos que involucran: la iniciación en la expresión de genes de la celulasa y poligalacturonasa, síntesis de novo de enzimas hidrolíticas en las zonas de abscisión del fruto, degradación de polímeros de la pared celular y finalmente separación de órganos^{28,32}.

La abscisión por el pedicelo no parece estar relacionada con la disponibilidad de carbohidratos, ya que esta ocurre cuando las reservas de carbohidratos en el árbol se mantienen altas^{8,20,33,34}. Esta abscisión está precedida por una reducción en la tasa de crecimiento. La disminución en el transporte de carbohidratos al parecer se debe a una baja capacidad de sumidero, más que a la limitación en la fuente^{20,35}.

Trabajos realizados por Iglesias; et al.²⁵, con anillado en mandarina Satsuma, plantean la existencia de una correlación entre el contenido en carbohidratos, la producción de etileno y la abscisión del fruto por la base del pedicelo. Estos autores sugieren que las condiciones que determinan niveles altos de azúcares (anillado de ramas) incrementan el contenido en carbohidratos, disminuyen la producción de etileno y la tasa de abscisión, y que una condición opuesta (anillado del pedicelo) reduce la disponibilidad de carbohidratos e incrementa el etileno y la abscisión. Aunque no encontraron evidencias claras del papel regulador del etileno, sugieren que el contenido en carbohidratos y el etileno liberado son dos componentes principales de los procesos de abscisión por esta zona.

La abscisión posterior del fruto es principalmente determinada por factores nutricionales tales como fotoasimilados^{20,34,36,37}. En este período, la tasa de acumulación de materia seca del fruto excede la capacidad fotosintética de las hojas de la inflorescencia^{38,39}. En efecto, se establece una competencia por los carbohidratos disponibles en el resto de la planta, con un consiguiente agotamiento de las reservas. El nivel de sacarosa en las hojas cae a valores bajos, demostrando una limitación en el suministro de carbohidratos^{34,40}. La disminución en la abscisión de frutos durante este período, cuando la disponibilidad de carbohidratos fue incrementada por un aumento en la fotosíntesis⁴¹ o por anillado³⁴, refuerza la hipótesis de que la abscisión está relacionada con la competencia entre frutos por carbohidratos.

La abscisión en relación con el déficit de carbohidratos que se presenta por la competencia entre sumideros (fruto-fruto), ha sido explicada por Gómez – Cadenas; et al.³¹, refiriéndose a un incremento en los niveles de ABA y ACC, y a una mayor liberación de etileno.

Cuajado

El cuajado se define como la fase del desarrollo que marca la transición de una flor (ovario) a un frutito que se desarrollará hasta la madurez⁴². En *Citrus*, la tasa final de cuajado solo puede ser determinada después que la abscisión se ha detenido, 10 a 12 semanas después de anthesis¹⁷. En este sentido, Agustí; et al.¹⁶ diferencian entre cuajado inicial, como el porcentaje de ovarios que reanudan el crecimiento después de la anthesis, y cuajado final, medido como porcentaje del número de flores que forman finalmente un fruto.

La transición del ovario a un fruto en desarrollo con capacidad potencial para convertirse en un fruto maduro es regulada por hormonas, específicamente por giberelinas^{23,43}. La deficiencia de giberelinas durante este periodo resulta en una caída masiva de ovarios, bajo cuajado de fruto y en una reducción de la cosecha^{43,44}.

En los cultivares con semilla, el cuajado depende de la polinización y la fecundación. Buena parte de los cultivares de cítricos son partenocárpicos y, por tanto, capaces de producir frutos sin semillas. Ejemplos notables de este comportamiento son las naranjas del tipo Navel, Salustiana, las mandarinas del grupo Satsuma, diversas selecciones de clementinas y la lima Tahiti⁴⁵⁻⁴⁷.

El aporte hormonal para el cuajado del fruto en variedades partenocárpicas está referido al contenido hormonal de las paredes del ovario³⁰. En algunos cultivares de mandarina Clementina y algunos híbridos, el cuajado de frutos partenocárpicos puede ser incrementado con la aplicación de giberelinas exógenas, lo que sugiere una deficiencia en los niveles endógenos de esta hormona²³.

El rol de las giberelinas en el cuajado del fruto en cítricos está generalmente aceptado³⁰. Sin embargo, en mandarina Satsuma así como en las naranjas del tipo Navel, la aplicación exógena de giberelinas tuvo solamente un efecto transitorio en el crecimiento del fruto y retrasó la abscisión, pero no se obtuvo un aumento en la cosecha final¹⁶.

Las variedades con semillas cuajan con más facilidad que las que no tienen semillas. Sin embargo, en la mayor parte de las variedades de cítricos el número de flores formado es suficiente para obtener una cosecha máxima. El número de flores producido por la planta llega a estar inversamente relacionado con el porcentaje de frutos finalmente cuajados^{18,48,49}.

Crecimiento y desarrollo del fruto

Estados de desarrollo del fruto

El modelo de crecimiento de frutos cítricos presenta una curva sigmoide simple, descrito en 1958 por Bain para la variable peso fresco en frutos de naranjo. Posteriormente, Goren y Monselise⁵⁰ para la misma especie y Guardiola y Lázaro⁵¹, en frutos de mandarina Satsuma (*Citrus unshiu* Marc), encontraron el mismo tipo de curva. En un estudio llevado a cabo en la localidad de Espinal –Tolima-, se verifica el mismo comportamiento para lima ácida Tahití.

Este modelo se presenta desde la antesis hasta la maduración y en él se distinguen tres fases: la fase I se caracteriza por un aumento en grosor del pericarpio como resultado de una alta división celular; esta fase es considerada como de crecimiento exponencial y se inicia desde antesis hasta la caída fisiológica del fruto; la fase II se caracteriza por la vacuolización y alargamiento de las células de las vesículas e incremento de los lóculos, y se considera como fase de crecimiento lineal; en la fase III se presenta una reducción marcada en la tasa de crecimiento, indicando la entrada a la etapa de maduración del fruto⁵¹⁻⁵⁶.

Durante el crecimiento inicial del fruto (fase I), el mesocarpo se encuentra dividido en mesocarpo externo, compuesto por células pequeñas, poco vacuoladas, paredes delgadas y abundante citoplasma, el cual es considerado como un meristemo activo que origina células hacia el interior, y en mesocarpo interno, compuesto de células de mayor diámetro, con paredes que se van engrosando hacia el final de esta fase^{54,57} (**Figura 6b**). Antes de antesis, las vesículas se inician como primordios a lo largo de la superficie adaxial de la pared del endocarpo. Las vesículas surgen como resultado de divisiones anticlinales y periclinales de células epidérmicas y subepidérmicas del endocarpo^{56,58} (**Figura 6a**).

La duración de la segunda fase de desarrollo del fruto depende de la variedad, que oscila entre 2 y 3 meses para variedades precoces y más de 5 para variedades tardías. En este período, cesa la actividad meristemática de las vesículas en el endocarpo y sus células se vuelven altamente vacuoladas, y alcanzan su máxima longitud y volumen^{56,58} (**Figura 6C**). En términos absolutos y relativos, el crecimiento en tamaño durante el estado II se debe principalmente al crecimiento de los segmentos. Al respecto, Bain⁵⁹ describe que al final del estado I, el eje central y los segmentos ocupan solo el 5% del volumen total del fruto, mientras que al final del estado II, representan el 58% del volumen y el 67% del peso fresco del fruto.

En la fase de maduración del fruto (fase III), la elongación celular se detiene, hay acumulación de sólidos solubles especialmente azúcares y compuestos nitrogenados y los ácidos libres disminuyen como consecuencia de su dilución y metabolización^{56,58}.

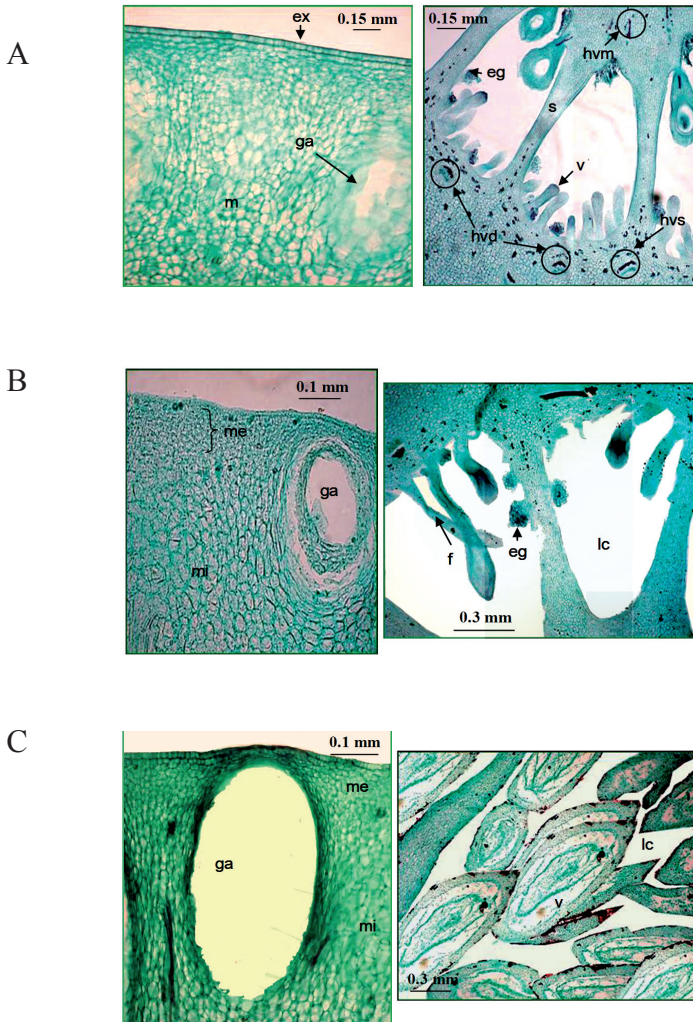


Figura 6. Características anatómicas de los tejidos de frutos de *Citrus sinensis* (L) Osbeck. Variedad Salustiana, de 5 (A), 31 (B) y 45 (C) días después de antesis: ex: exocarpo ga: glándulas de aceite, m: mesocarpo, me: mesocarpo externo, mi: mesocarpo interno, hvd: haz vascular dorsal, hvs: haz vascular septal, hvm: haz vascular marginal, f: filamento de la vesícula, eg: emergencias glandulares, s: septos, v: vesículas. Tomado de Rebolledo et al., 2007

Factores que determinan el tamaño del fruto

El tamaño del fruto está determinado por factores internos que, expresados en términos de transporte en la planta, hacen referencia a su capacidad de sumidero, determinado en parte, pero no exclusivamente por el potencial genético del fruto, y factores externos, que determinan la disponibilidad de metabolitos para el crecimiento del fruto⁶⁰⁻⁶². Estos parámetros están relacionados de un modo sutil, y una reducción en el suministro de metabolitos durante el desarrollo temprano del fruto puede ocasionar daños irreversibles en la capacidad de sumidero y reducir su tasa de crecimiento en estados posteriores, cuando el suministro no constituye un factor limitante⁶².

Factores internos del fruto

La capacidad sumidero del fruto es considerada como el factor dominante en la competencia por fotoasimilados y está determinada inicialmente por la calidad de la flor que, a su vez, depende de la naturaleza de la inflorescencia y del número de flores formadas en el árbol⁴⁷.

El potencial de crecimiento del fruto parece estar determinado tempranamente en su desarrollo. El tamaño del ovario en antesis está inversamente relacionado con el número de flores⁶³. Un mayor tamaño de ovario en antesis se traduce en un crecimiento temprano más acelerado del fruto y en un aumento en su tamaño final⁶¹.

En varios cultivares de naranja y mandarina se ha establecido una relación inversa entre el número de flores y el tamaño del fruto⁶⁰. El número de flores también influye sobre la calidad de la flor. Una reducción en el número de flores está acompañada de un incremento en el porcentaje de inflorescencias con hojas y un crecimiento vegetativo más vigoroso^{2,15}.

El número de frutos finalmente cosechados es una estimación incompleta de los fenómenos de competencia en la fructificación. Un número muy elevado de flores y de frutitos se desprenden durante diversos estadios de desarrollo y la cantidad de metabolitos utilizada en su formación puede representar un porcentaje importante del total utilizado en la fructificación⁶³.

Factores externos del fruto

El factor limitante para el crecimiento del fruto cambia durante los distintos estados de desarrollo del fruto. El peso individual del fruto en madurez está inversamente relacionado con la cantidad de frutos por árbol^{48,61}. La competencia por fotoasimilados entre frutos explica esta relación⁴⁸. Estudios que

involucran la translocación de metabolitos con $^{14}\text{C}^{64}$, o que indican el incremento en el cuajado y crecimiento inicial en naranja Valencia al crecer en una atmósfera enriquecida con $\text{CO}_2^{41,65}$ confirman el efecto de la disponibilidad de carbohidratos en el desarrollo del fruto.

Independientemente del número de flores inicialmente formadas, la supervivencia de los frutos en desarrollo parece estar determinada por la capacidad del árbol para suministrar metabolitos. En cítricos se ha establecido que los frutos en desarrollo importan asimilados de hojas viejas y que las hojas jóvenes no exportan fotoasimilados hasta que su crecimiento es completado al inicio del período de elongación celular³⁶.

La fotosíntesis parece ser crucial en determinar el cuajado del fruto⁶⁶. Una disminución en el número de hojas³⁶, o una inhibición de la actividad fotosintética reduciendo la cantidad de luz⁶⁷, inducen una mayor abscisión. Contrariamente, experimentos con anillado, aclareo de frutos o suplementación de sacarosa resultan en un aumento del porcentaje de cuajado, por el incremento de la disponibilidad de azúcares para el fruto en desarrollo³⁷.

En árboles de *Citrus unshiu*, la defoliación total o parcial en anthesis no reduce los niveles de carbohidratos en frutos en desarrollo pero sí incrementa significativamente la primera onda de abscisión³⁶. Agusti; et al.⁶⁸ plantean en mandarina Satsuma cv “Okitsu”, una reducción en la disponibilidad de carbohidratos inducida por defoliación, que provoca la abscisión de frutos durante el estado de elongación celular.

Aparte de las limitaciones en la fuente o en la capacidad de sumidero, la tasa de crecimiento del fruto puede ser potencialmente limitada por la capacidad del camino de transporte. El sistema vascular del pedicelo muestra un aumento gradual en el número de tubos cribosos y vasos, hasta completar su desarrollo al final de la caída de junio, coincidiendo con la fase lineal de acumulación de materia seca^{62,69}.

Bustan; et al.⁷⁰ sugieren una posible dependencia entre la tasa de crecimiento del fruto y la capacidad del sistema de transporte, al demostrar una estrecha relación entre tamaño de fruto y área en sección transversal del pedicelo. García Luis; et al.³⁵ encontraron que la relación entre la vascularización del pedicelo y el tamaño del fruto parece ser más la consecuencia que la causa de las diferencias en la tasa de crecimiento del fruto, y demuestran que las diferencias en vascularización siguen y no preceden las diferencias en la tasa de crecimiento.

Conclusiones y recomendaciones

La fisiología de la producción se ha convertido en el principal soporte para entender el comportamiento productivo en cítricos. Este enfoque ha permitido el desarrollo de prácticas de manejo de la producción, a través de la manipulación exógena de la floración y cuajado del fruto con el uso de reguladores de crecimiento para mejorar la calidad comercial del fruto, prácticas de anillado, entre otras.

Como primer paso, bajo condiciones del trópico colombiano es indispensable la generación de conocimiento básico que permita determinar el modelo fenológico de la especie, considerando las variaciones edafoclimáticas características de los distintos núcleos productivos. La producción de cítricos en el país se localiza en cuatro núcleos geográficos productores: Costa Atlántica, Llanos, Santanderes y Región Centro Occidente. El poco conocimiento que se tiene sobre los parámetros ecofisiológicos que determinan el crecimiento y desarrollo del fruto en cada uno de ellos, hace que las opciones tecnológicas tengan un carácter general. El desarrollo tecnológico alcanzado bajo condiciones subtropicales sirve como información de partida para ajustar metodologías y técnicas que permitan ir construyendo la plataforma de manejo de la especie bajo condiciones del trópico colombiano.

Referencias bibliográficas

1. GOLDSCHMIDT, E. E. & GOLOMB, A. The carbohydrate balance of alternative bearing Citrus trees and the significance of reserves for flowering and fruiting. In: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1982. Vol. 107. p. 206 - 208.
2. GUARDIOLA, J. L. Flower initiation and development in Citrus. In: Proc. Int. Soc. Citricult. 1981. Vol. 1. p. 242-246.
3. MONSELISE, S. P. Citrus and related genera. In: HALEVY, A. H. (Ed.). Boca Raton, Florida: CRC Handbook of flowering. 1985. p. 257-294. Vol. 2.
4. DAVENPORT, T. L. Citrus flowering. In: Hort. Rev. 1990. Vol. 12. p. 349-408.
5. GARCÍA, Luis A.; *et al.* The transport of sugars in developing fruits of Satsuma mandarin. In: Ann. Bot. 1991. Vol. 68. p. 349 - 357.
6. RIAÑO, N. M.; *et al.* Estudio de crecimiento, fenología y pronóstico de cosecha en naranja Valencia sobre Sunki x English y citrumelo 4475 en la zona centro occidente de Colombia. Chinchiná: Asocitricos-Cenicafé, 2006. 43 p.
7. GUARDIOLA, J. L.; AGUSTÍ, M. & GARCÍA-MARÍ, F. Gibberellic acid and flower bud development in sweet orange. In: Proc. Int. Soc. Citricult. 1977. Vol. 2. p. 696-699.

8. GARCÍA, Luis A.; *et al.* . The regulation of flowering and fruit set in Citrus: Relationship with carbohydrate levels. In: J. Bot. 1988. Vol. 37. p. 189-201.
9. CASSIN, J.; *et al.* The influence of climate upon the blooming of citrus in tropical areas. In: Proc. Int. Soc. Citricult. 1969. Vol. 1. p. 315-323.
10. HALL, A. E.; KHAIRI, M. & ASBELL, C. W. Air and soil temperature effects on flowering of Citrus. In: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1977. Vol. 102. p. 261-263.
11. NIR, I.; GOREN, R. & LESHEM, B. Effect of water stress, gibberellic acid and 2-chloroethyl triethylammonium chloride (CCC) on flower differentiation in "Eureka" lemon. In: J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1972. Vol. 97. p. 774-778.
12. SOUTHWICK, S. M. & DAVENPORT, L. Characterization of water stress and low temperature effects on flower induction in Citrus. In: Plant Physiol. 1986. Vol. 81. p. 26-29
13. SAUER, M. R. Growth of orange shoots. In: Aust. J. agric. Res. 1951. Vol. 2. p. 105-17.
14. LENZ, F. Flower and fruit development in 'Valencia Late' orange as affected by type of inflorescence and nutritional status. In: Hort. Res. 1966. Vol.6. p. 65-78.
15. MOSS, G. I. Influence of temperature and photoperiod on flower induction and inflorescence development in sweet orange (*Citrus sinensis* L. (Osbeck)). In: J. hort. Sci. 1969. Vol. 44, No. 4. p. 31 1-20.
16. AGUSTÍ, M.; GARCIA-MARI, F. & GUARDIOLA, J. L. The influence of flowering intensity on the shedding of reproductive structures in sweet orange. In: Scientia Hortic. 1982. Vol. 17. p. 343-352.
17. SPIEGEL-ROY, Pinhas & GOLDSCHMIDT, Eliezer. Biology of Citrus. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1996. 230 p.
18. BECERRA, S. R. & GUARDIOLA J. L. Inter-relationship between flowering and fruiting in sweet orange, cultivar Navelina. In: Proceedings of the International Society of Citriculture. 1984. Vol. 1. p. 190-194.
19. ZUCCONI, G.; MONSELISE, S. P. & GOREN, R. Growth-Abscission Relationships in developing orange fruit. Scientia Horticulturae. October 1978. Vol. 9, No. 2. p. 137-146
20. RUIZ, R. & GUARDIOLA, J. L. Carbohydrate and mineral nutrition of orange fruitless in relation to growth and abscission. In: Physiologia Plantarum. 1994. Vol. 90. p. 27-36.
21. DUARTE, A. M. & GUARDIOLA, J. L. Flowering and fruit set on Fortune hybrid mandarin: Effect of girdling and growth regulators. In: Proc. Int. Soc. Citriculture. 1996. Vol. 1. p. 1069-1071.

22. GOLDSCHMIDT, E. E. Carbohydrate supply as a critical factor for citrus fruit development and productivity. In: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1999. Vol. 34. P. 1020-1024.
23. GUARDIOLA, J. L. Regulation of flowering and fruit development: Endogenous factors and exogenous manipulation. Proc Int Soc Citriculture. 2000. Vol. 9. p. 342-346.
24. GOREN, R.; HUBERMAN, M. y ZHONG, G. Y. Basics aspects of hormonal control of abscission. In: Proc Int Soc Citriculture. 2000. Vol. 9. p. 591-594.
25. IGLESIAS, D. J. & TADEO, F. Carbohydrate and ethylene levels related to fruitlet drop through abscission zone A in Citrus. In: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2006. Vol. 20, No 3. p. 348-355.
26. LASKOWSKI, L. Características de la abscisión del fruto de naranja *Citrus sinensis* (L). Osbeck. Var. Salustiana. In: Bioagro. 2006. Vol. 18, No 1. p. 25 – 30.
27. PÉREZ, M. & JIMÉNEZ, A. Crecimiento y abscisión del fruto de naranja “Valencia” (*Citrus sinensis* L. Osbeck) en un huerto del estado portuguesa, Venezuela. En: Bioagro. 2009. Vol. 21, No. 2. p. 133 – 137.
28. GOREN, R. Anatomical physiological and hormonal aspects of abscission in Citrus. In: Hort. Rev. 1993. Vol. 15. p. 145-232.
29. GILLASPY, G.; BEN-DAVID, H. & GRUISSEM, W. Fruits: A developmental perspective. In: Plant Cell. October 1993. Vol. 5, No 10. p. 1439–1451.
30. TALÓN, M, *et al.* Hormonal regulation of fruit set and abscission in Citrus: classical concepts and new evidence. In: Acta Hort. 1997. Vol. 463. p. 209-217.
31. GÓMEZ-CADENAS, A.; *et al.* Hormonal regulation of fruitlet abscission induced by carbohydrate shortage in citrus. In: Planta. 2000. Vol. 210. p. 636 - 643.
32. KAZOKAS, W. C. & BURNS, J. K. Cellulase activity and gene expression in Citrus fruit abscission zones during and after ethylene treatment. In: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1998. Vol. 123, No 5, p. 781 – 786.
33. ERNER, Y. Citrus fruit set: carbohydrate, hormone and leaf mineral relationships. In: Wright CJ (ed) Manipulation of fruiting butterworth, 1989. p 233-242.
34. RUIZ, R; *et al.* Carbohydrate availability in relation to fruitlet abscission in Citrus. In: Ann. Bot. 2001. Vol. 87. p. 805-812.
35. GARCÍA, Luis A.; *et al.* Dry matter accumulation in Citrus fruit is not limited by transport capacity of the pedicel. In: Ann. Bot. 2002. Vol. 90. p. 755-764.
36. MEHOUACHI, J. Defoliation increases fruit abscission and reduces carbohydrate levels in developing fruits and woody tissues of *Citrus unshiu*. In: Plant Sci. 1995. Vol. 107. p. 189-197.

37. IGLESIAS, D. J.; *et al.* Fruit set dependence on carbohydrate availability in Citrus trees. In: Tree Physiol. 2003. Vol. 23. p. 199-204.
38. MOSS, G. I.; STEER, B. T. & KRIEDEMANN, P. E. The regulatory role of inflorescence leaves in fruit-setting by sweet orange (*Citrus sinensis*). In: Physiol. Plant. 1972. Vol. 27. p. 432-438.
39. MARTÍNEZ-CORTINA, C. & SANZ, A. Comparison between the effect of the fruit and of exogenous GA₃-applications on source-sink relationships in Citrus sprouts. In: Ann Bot. 1991. Vol. 68. p. 143-149.
40. SANZ, A; *et al.* Changes in carbohydrates and mineral elements in Citrus leaves during flowering and fruit set. In: Physiologia Plantarum. 1987. Vo. 69. p. 93-98.
41. DOWNTON, W.; GRANT, W. & LOVEYS, B. Carbon dioxide enrichment increases yield of Valencia orange. In: Aust. J. Plant Physiol. 1987. Vol. 14. p. 493 - 501.
42. LEOPOLD, A. C. & KRIEDMAN, P. E. Plant growth and development. 2^a ed. New York: Mc-Graw Hill, 1975. 545 p.
43. TALON, M.; ZACARIAS, L. & PRIMO-MILLO, E. Gibberellins and parthenocarpic ability in developing ovaries of seedless mandarins. In: Plant Physiol. 1992. Vol. 99. p. 1575-1581
44. BEN-CHEIKH, Wadii; *et al.* Pollination increases gibberellin levels in developing ovaries of seeded varieties of Citrus. Plant Physiology. June 1997. Vol. 114, no. 2. p. 557-564.
45. GONZALEZ-SICILIA; E. El cultivo de los agrios. 3^a ed. Valencia: Editorial Bello. 1968.
46. TALÓN, M.; ZACARÍAS, L. & PRIMO-MILLO, E. Hormonal changes associated with fruit set and development in mandarins differing in their parthenocarpic ability. In: Physiologia Plantarum. 1990. Vol. 79. p. 400 – 406.
47. GUARDIOLA, J. L. Overview of flower bud induction, flowering and fruit set. In: The citrus flowering and fruiting short course. University of Florida (USA) Institute of Food and Agricultural Sciences. Futch , S. H. and Kender, W. J. 1997. p. 5-24.
48. GOLDSCHMIDT; E. E. & MONSELISE, S. P. Physiological assumptions toward the development of a Citrus fruiting model. In: Proc. Int. Soc. Citriculture. 1977. Vol. 2. p. 668-672.
49. AGUSTÍ, M.; ALMELA, V. & GUARDIOLA, J. L. The regulation of fruit cropping in mandarins through the use of growth regulators. In: Proceedings of the International Society of Citriculture. 1981. Vol. 1. p. 216-220.

50. GOREN, R. & MONSELISE, S. P. Survey of hesperidin and nitrogen in the developing flower of the Shamouti orange tree. In: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1964. Vol. 85. p. 218-223.
51. GUARDIOLA, J. L. & LÁZARO, E. The effect of synthetic auxins on fruit growth and anatomical development in Satsuma mandarin. Scientia Horticulturae. March 1987. Vol. 31, No. 1-2. p. 119-130
52. SCHNEIDER, H. The anatomy of Citrus. In: The citrus industry. Vol. 2, Reuther, W., Batchelor, L.D. and Webber, (Eds.). University of California, EE.UU. 1968.
53. TISSERAT, Brent; JONES, Danny & GALLETTA, Paul. Growth responses from whole fruit and fruit halves of lemon cultured in vitro. In: American Journal of Botany. Feb. 1987. Vol. 76, No. 2. p. 238 - 246.
54. TADEO, F. & PRIMO-MILLO, E. Ultrastructural changes in the developing ovaries of Citrus. In: Proc. Int. Soc. Citriculture. 1988. Vol. 2. p. 417 - 429
55. COGGINS, C. W. & Henning, G. L. Grapefruit rind blemish caused by interaction of gibberellic acid and wetting agents. International Citrus. In: Congress (6th : 1988 : Tel Aviv, Israel) : Margraf. 1988. p. 333-338.
56. BURNS, J.; ACHOR, D. & ECHEVERRIA, E. Ultrastructural studies on the ontogeny of Grapefruit juice vesicles (*Citrus paradisi* Macf. Cv Star Ruby). In: Int. J. Plant Sci. 1992. Vol. 153, No 1. p. 14 - 25.
57. REBOLLEDO, A.; GARCÍA, Luis A. y GUARDIOLA, J. L. Efecto del ácido indolacético sobre el desarrollo in vitro de los tejidos del fruto del naranjo dulce. En: Acta Agronómica. 2007. Vol. 56, No. 4. p.177 - 185.
58. ROTH, I. Fruits of angiosperms. In: Encyclopedia of Plant Anatomy. 1977. Vol. 10, 675 p.
59. BAIN, J. M. Morphology, anatomical and physiological changes in the developing fruit of the Valencia orange, *Citrus sinensis* (L.) Osbeck. In: Australian Journal of Botany. 1958. Vol. 6, no 1. p. 1 - 23
60. GUARDIOLA, J. L. Factores internos que determinan el tamaño del fruto en los agrinos. En: Levante Agrícola. 1987. p. 247-250.
61. _____. Factors limiting productivity in Citrus. A physiological approach. In: Proc. Int. Soc. Citriculture. 1988. Vol. 2. p. 381-394.
62. GUARDIOLA, J. L. & GARCÍA-LUIS, A. Increasing fruit size in Citrus. Thinning and stimulation of fruit growth. In: Plant Growth Regul. 2000. Vol. 31. p. 121-132.

63. GUARDIOLA, J. L.; GARCÍA-MARI, F. & AGUSTÍ, M. Competition and fruit set in the Washington navel orange. In: *Physiologia Plantarum*. 1984. Vol. 62. p. 297-302.
64. POWELL, A. A. & KREZDORN, A. H. Influence of fruit-setting treatment on translocation of metabolites-C-14 in Citrus during flowering and fruiting. In: *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1977. Vol. 102, No. 6. p. 709-714.
65. IDSO, S. B.; KIMBALL, B. A. & ALLEN, S. G. Net photosynthesis of sour orange trees maintained in atmospheres of ambient and elevated CO₂ concentration. In: *Agric Forest Meteorol.* 1991. Vol. 54. p. 95-101.
66. IGLESIAS, D. J.; *et al.* Regulation of photosynthesis through source:sink imbalance in Citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. In: *Physiol. Plant.* 2002. Vol. 116. p. 563-572.
67. BERÜTER, J. & DROZ, P. Studies on locating the signal for fruit abscission in the apple tree. In: *Scientia Hortic.* 1991. Vol. 46. p. 201-214.
68. AGUSTÍ, M.; *et al.* The synthetic auxin 3,5,6-TPA stimulates carbohydrate accumulation and growth in Citrus fruit. In: *Plant Growth Regul.* 2002. Vol. 36, no 2. p.141-147.
69. LASKOWSKI; *et al.* Vascularización del pedicelo y crecimiento del fruto de *Citrus sinensis* var. Salustiana y su relación con el contenido de ácido indolacético. In: *Bioagro.* 2008. Vol. 20, No 1 p. 11 – 20.
70. BUSTAN, A.; ERNER, Y. & GOLDSCHMIDT, E. Interactions between developing Citrus fruits and their supportive vascular system. In: *Ann. Bot.* 1995. Vol. 76. p. 657-666.