

Regolazione dell'alternanza di produzione negli alberi da frutto

Eliezer E. Goldschmidt*

The Robert H Smith Institute of Plant Sciences and Genetics in Agriculture, The Kennedy-Leigh Centre for Horticultural Research, The Hebrew University of Jerusalem, Israel, P.O. Box 12, Remoner 76100 Israel

Ricevuto: 16 gennaio 2005; accettato: 14 febbraio 2005

Regulatory aspects of alternate bearing in fruit trees

Abstract. Alternate bearing of fruit trees is still a serious problem in the cultivation of numerous fruit tree species. In this review the progress in the study of alternate bearing during the past two decades is highlighted and regulatory mechanisms involved are discussed. In studying the alternate bearing phenomenon it is useful to distinguish between the trigger, which induces and initiates the alternation, and the mechanisms operating in the perpetuation of the 'On/Off' cyclic condition. Alternate bearing can be triggered in two ways. Alternation can develop gradually, in relation to the annual increase in yield during the first years of fruiting, allowing the co-existence of 'On' and 'Off' trees during the same year and fairly constant fruit yields. Alternatively, and perhaps more often, a single environmental event, mostly climatic but occasionally pest-related, leads to abrupt, extreme alternation. In such cases the alternate bearing is synchronized for the whole orchard and in most cases for the entire region. Three mechanisms are apparently involved in the maintenance of the alternate bearing condition: a) flowering site limitations; b) hormonal control and c) nutritional control. Following an extreme 'On' year with profuse flowering, heavy fruiting, almost no vegetative growth occurs, leading to a shortage of flowering sites which hold the potential for next year's crop. Evidence indicates that the young fruit somehow interferes with flower bud differentiation, imposing a flowering site limitation. As seedless fruits have little effect on next year's flowering, whereas seeded fruit are inhibitory, a role for seeds in alternate bearing was hypothesized in several tree crops. Among plant hormones, gibberellins [GAs] have been recognized as inhibitors of flower bud differentiation in several fruit trees. It has been proposed that GAs from apple seeds diffuse to the bourse shoot where they inhibit flowering. Auxins may also be involved in the fruit induced inhibition of flowering. Chlorogenic acid, a phenolic which has some auxins affects, has been suggested to play a role in the alternate bearing of olive. It has been frequently reported that the reproductive effort during the 'On' year leads to a serious depletion of carbohydrate (CHO) reserves and mineral nutrients. Carbohydrate starvation involves dramatic changes in gene expression. Although the intensity

of flower bud differentiation is not in direct correlation with CHO levels, threshold levels of CHO might be required for flower bud differentiation. Fruit set and abscission are closely dependent upon CHO levels. The three regulatory mechanisms discussed above are not mutually exclusive, and functional links among these mechanisms are likely. From an evolutionary stand point, alternate bearing appears to be related to the masting phenomenon which is widespread among forest trees. In conclusion, regular fruiting probably evolved as a result of human selection and horticultural practices. The domestication of fruit trees and their cultivation eliminated most natural stresses (drought, pests, etc.), which, for sure, resulted in irregular bearing. In a broader evolutionary sense, alternate bearing should perhaps be understood as a phenomenon of homeostasis. The alternating, homeostatic behavior of trees secures their survival as a long living fruiting organism.

Key words: carbohydrate reserves, mineral nutrients, flower bud differentiation, homeostasis, hormones.

Introduzione

L'alternanza di produzione negli alberi da frutto è nota dall'antichità, tuttavia rappresenta ancora oggi un problema in numerose specie. La maggior parte degli studi sull'alternanza di produzione si è concentrata su una precisa specie o varietà, mentre sono pochi gli esempi di ricerche comparative in cui si sia tentato di sviluppare concetti più generali ed universalmente validi. La *review* di Monselise e Goldschmidt (1982) può essere ancora usata come riferimento e base di partenza per stimolare ulteriori approfondimenti sull'argomento.

L'alternanza di produzione è intimamente collegata con i meccanismi fondamentali che sottendono il ciclo di fruttificazione, dalla differenziazione delle gemme a fiore, all'allegagione, alla cascola, ecc. In questo articolo non ci si addentrerà nelle singole fasi del ciclo di fruttificazione, ma verranno evidenziati i progressi scientifici realizzati negli ultimi 20 anni sull'alternanza di produzione, con particolare riferimento ai diversi meccanismi di regolazione del fenomeno.

*goldsmi@agri.huji.ac.il

Induzione del fenomeno

Nell'affrontare nuovamente il fenomeno dell'alternanza di produzione, è utile distinguere tra i fattori che innescano il fenomeno (trigger) e i meccanismi che operano nel perpetuare le condizioni cicliche di "anno di carica/anno di scarica" (On/Off). Secondo Lavee (1989, 1996) il fenomeno può venire innescato mediante due modalità. L'alternanza di produzione può instaurarsi gradualmente, in seguito all'incremento annuo delle rese produttive che avviene nei primi anni di fruttificazione. L'alternanza di produzione che si realizza in questo modo è specifica per ogni albero del frutteto e gli alberi 'carichi' e quelli 'scarichi' coesistono determinando, pertanto, una produzione del frutteto pressoché costante. La seconda modalità di innesco, probabilmente la più frequente, dell'alternanza di produzione è determinata da un singolo evento di natura ambientale, di solito legato al clima, ma anche ai patogeni o parassiti, che causa una alternanza improvvisa e drastica. In questi casi l'alternanza di produzione avviene in modo sincrono per tutti gli alberi del frutteto e, talvolta, per un intero areale di produzione.

E' stato spesso ipotizzato che l'alternanza di produzione sia sotto controllo genetico (Lavee, 1996). Il significato di quest'affermazione non è tuttavia chiaro. Quando una certa varietà rivela una maggiore tendenza all'alternanza di produzione rispetto alle altre varietà sottoposte alle stesse condizioni ambientali - e l'esistenza di tali varietà è riconosciuta in tutte le specie arboree da frutto - ciò sembra indicare un controllo di tipo genetico. Non bisogna dimenticare, tuttavia, che tale controllo genetico può essere di tipo indiretto ed avvenire attraverso una modifica a livello morfologico e fisiologico della pianta, come ad esempio sull'induzione a fiore delle gemme o sulla sensibilità all'abscissione. Tuttora, infatti non è stato ancora identificato alcun gene che regoli in modo specifico l'alternanza di produzione.

Meccanismi di regolazione

Nel passare in rassegna la bibliografia internazionale pubblicata negli ultimi decenni è stato possibile identificare tre meccanismi che hanno maggiormente attratto l'attenzione dei ricercatori. Questi meccanismi derivano in genere da esperienze effettuate su diverse specie e sembrano coinvolti nel mantenimento della condizione di alternanza di produzione.

Diminuzione dei siti di fioritura

Un albero da frutto nella fase adulta può sviluppare gemme a fiore in diverse zone. E' stato notato in diverse specie, tuttavia, che la differenziazione a fiore non avviene nei punti dove l'anno precedente sono stati prodotti frutti (Plummer *et al.*, 1989; Neilsen e Dennis, 1998) o nelle loro vicinanze (Neilsen e Dennis, 1998). Quindi, dopo un anno di estrema carica produttiva, con un'abbondante fioritura, un elevato numero di frutti ed una crescita vegetativa quasi nulla, potrebbe esserci una limitazione nel numero di potenziali siti dove possano svilupparsi le gemme a fiore per la produzione dell'anno seguente (fig. 1). La potatura estiva stimola l'accrescimento dei germogli e pertanto, agendo sul numero di potenziali siti per la differenziazione delle gemme a fiore, può ridurre l'alternanza di produzione (Procopiu e El-Gazzar, 1972).

Nel melo e nel pistacchio, la differenziazione delle gemme a fiore per la produzione dell'anno successivo avviene contemporaneamente alle fasi iniziali di sviluppo dei frutti dell'anno in corso. Questo sembra indicare che il frutto nelle sue prime fasi di crescita interferisce in qualche modo con la differenziazione a fiore delle gemme (Dennis e Neilsen, 1999) limitando i siti di fioritura; Chan e Cain (1967) hanno dimostrato che nel melo la presenza di frutti senza semi non incideva sostanzialmente sulla fioritura dell'anno successivo, mentre frutti con semi esplicavano un'azione di inibizione sulla differenziazione a fiore, che veniva meno se i frutti erano diradati entro poche settimane dalla fioritura. Un ulteriore supporto al ruolo dei semi nell'alternanza di produzione è stato fornito da Stutte e Martin (1986a) che hanno dimostrato che inducendo l'aborto nel seme in olivo veniva meno l'inibizione alla differenziazione a fiore delle gemme.

D'altra parte una consistente alternanza di produzione è stata osservata negli agrumi anche in varietà apirene [es. mandarino 'Satsuma' in Giappone (Iwasaki e Owada, 1960); mandarino 'Nectar' e 'Or' in Israele (dati non pubblicati)]. In molti lavori sugli

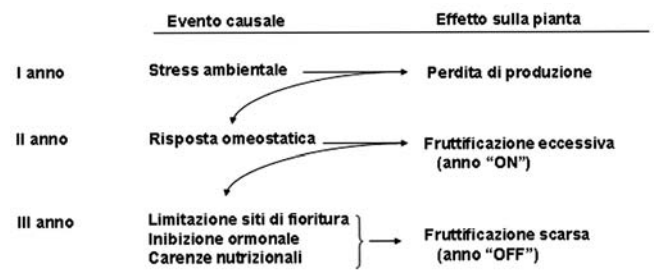


Fig. 1 - Sequenza di eventi implicati nella alternanza di produzione.
Fig. 1 - Sequence of events in the development of alternate bearing behaviour.

agrumi è stato evidenziato che non sono solo i giovani frutticini ad esercitare un effetto inibente sulla fioritura; si può ottenere una riduzione della fioritura nell'anno successivo anche attraverso un prolungamento della permanenza sull'albero dei frutti maturi (Hilgeman *et al.*, 1967; Jones *et al.*, 1964).

Controllo ormonale

Gli ormoni vegetali sono i naturali candidati per la regolazione di molti processi di sviluppo nell'albero. Tra di essi, le gibberelline [GAs] sono quelle più strettamente coinvolte nei processi riproduttivi. Già negli anni '60 alle GAs è stato attribuito il ruolo di inibizione della differenziazione delle gemme a fiore in numerose colture arboree; da allora ciò è stato dimostrato per molti fruttiferi (Pharis e King, 1985; Goldschmidt *et al.*, 1997; Goldschmidt e Samach, 2004). Nel 1970 è stato proposto che le GAs derivanti dai semi delle mele traslocassero nel germoglio (*bourse shoot*) inibendone la fioritura dell'anno successivo (Luckwill, 1970). Hoad (1978) ha misurato l'attività di sostanze GA-simili sia nei semi che negli estratti dei peduncoli di varietà di melo soggette ad alternanza di produzione o con produzione costante. L'attività GA-simile nel caso di alberi alternanti era costantemente più elevata nei peduncoli, ma non nei semi. I numerosi tentativi compiuti poi per rafforzare quest'evidenza sperimentale sono stati discussi nella *review* di Dennis e Neilsen (1999). Recenti approfondimenti analitici hanno mostrato che semi di melo contengono diversi tipi di GAs (Hedden *et al.*, 1993), così come gli estratti di frutti (Stephan *et al.*, 1999). In particolare, gli estratti di frutti di varietà per nulla o poco soggette all'alternanza di produzione hanno mostrato elevate concentrazioni di GA₄ (Stephan *et al.*, 1999); questo tipo di gibberelline, se applicate artificialmente, causa un minor effetto inibente rispetto alle GA₇ (Greene, 1993) o può addirittura stimolare la fioritura (Looney *et al.*, 1985). E' stato inoltre proposto un ruolo delle auxine nel meccanismo di inibizione della fioritura causato dalle GAs (Callejas e Bangerth, 1997).

L'acido clorogenico, una sostanza fenolica che produce nelle colture di tessuti effetti simili alle auxine, mostra fluttuazioni marcate nelle foglie di olivo in corrispondenza con il ciclo di alternanza (Lavee *et al.*, 1986), accumulandosi negli anni di 'carica' (Epstein *et al.*, 1987). Inoltre, quando iniettata nelle branche in inverno, questa sostanza si è dimostrata capace di ridurre in modo significativo la differenziazione di gemme a fiore (Lavee, 1996). Se iniettata in primavera, al contrario, non ha prodotto alcun effetto, indican-

do, pertanto, che l'acido clorogenico non è tossico per gli alberi di olivo (Lavee, 1996). Gli effetti delle sostanze fenoliche non sono stati studiati con questo livello di approfondimento in altre specie arboree da frutto. I cambiamenti nelle componenti delle poliammine durante il ciclo riproduttivo dell'olivo sono stati recentemente riportati da Prista e Voyiatzis (2004).

Controllo nutrizionale

Lo sforzo che l'albero compie per portare a termine l'attività produttiva durante l'anno di carica determina un impoverimento delle sue riserve di carboidrati (Goldschmidt e Golomb, 1982) e di elementi minerali (Golomb e Goldschmidt, 1987). Nelle piante di pistacchio, nell'anno di scarica ('Off') vengono accumulate quantità assai superiori di azoto, fosforo e potassio (rispettivamente 7, 14 e 2 volte in più), rispetto a quanto accade nell'anno di carica ('On') (Rosecrance *et al.*, 1998). Le radici di agrumi, in particolare, soffrono la carenza di carboidrati (Li *et al.*, 2003a), che è stata identificata come fattore responsabile del "collasso" degli alberi in seguito agli anni di carica nel mandarino 'Murcott', caratterizzato da marcata alternanza (Smith, 1976) (fig. 2).

Nonostante l'intensità della differenziazione delle gemme a fiore non sia direttamente correlata con i livelli di carboidrati (CHO) (Garcia-Luis *et al.*, 1995), esistono livelli minimi di concentrazione di carboidrati richiesti perché la differenziazione a fiore possa avvenire normalmente (Goldschmidt *et al.*, 1985). L'allegagione dei frutti nel melo è chiaramente limitata dalla disponibilità di carboidrati: i risultati di prove di ombreggiamento indicano un immediato incremento dell'abscissione dei frutticini (Bepete e Lakso, 1998; Stopar *et al.*, 2000). Un ruolo importante dei carboidrati sull'allegagione (Goldschmidt, 1999) e sulla prevenzione della cascola dei frutticini (Gomez-Cadenas *et al.*, 2000) è stato evidenziato anche negli agrumi. I risultati di studi sull'avocado, inoltre, indicano che un'insufficiente riserva di carboidrati nelle fasi cruciali dell'allegagione e dello sviluppo del frutto limita la possibilità per la pianta di mantenere l'intera sua produzione (Davie *et al.*, 1995). Nell'olivo, al contrario, le riserve di carboidrati non sembrano giocare un ruolo importante nella fioritura (Stutte e Martin, 1986b).

L'alternanza di produzione nel pistacchio è stata oggetto di numerosi studi nelle ultime decadi. Nzima *et al.* (1997a, b) hanno assegnato un ruolo importante nella regolazione della alternanza alle differenze nel contenuto di sostanza secca e di carboidrati tra gli organi che portano frutti e quelli 'scarichi'. Ulteriori

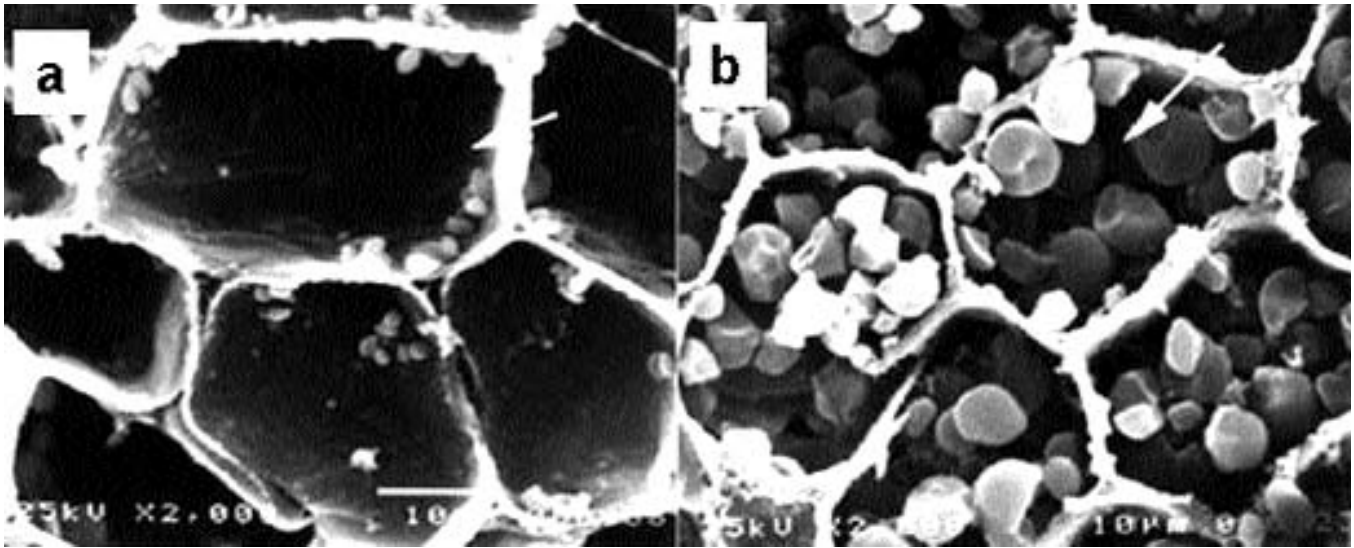


Fig. 2 - Different contenuto di amido in radici di mandarino 'Murcott' nell'anno di carica (a) e di scarica (b).
 Fig. 2 - Different starch content in ON (a) and OFF (b) 'Murcott' mandarin roots.

conferme a tal riguardo sono state ottenute in esperimenti di diradamento fiorale (Marra *et al.*, 1998). Stevenson e Schakel (1998), d'altro canto, calcolarono che il livello di carboidrati durante l'anno di scarica è pari solo all' 8% dell'impegno energetico che il pistacchio deve sostenere per supportare la produzione nell'anno di carica. Crane e Iwakiri (1987) dimostrarono che l'abscissione delle gemme a fiore nelle prime 5-6 settimane era collegato agli effetti del portinnesto e potevano essere attribuiti a stimoli derivanti dalle radici. Tuttavia, secondo Wood (1989), in pecan l'influenza del portinnesto potrebbe essere collegata ai livelli di accumulo di amido nelle radici. In alcune varietà di melo, è noto che l'incidenza dell'alternanza di produzione aumenta all'aumentare del vigore del portinnesto (Barritt *et al.*, 1997).

Recenti ricerche condotte sugli agrumi hanno dimostrato che la carenza di riserve di carboidrati, sia essa determinata dall'alternanza di produzione o da ombreggiamento, coinvolge cambiamenti nell'espressione di molti geni implicati nel metabolismo dei carboidrati (Li *et al.*, 2003a). Alcune tecniche colturali, come l'incisione anulare, determinano anch'esse un cambiamento nell'espressione genica (Li *et al.*, 2003b). Queste osservazioni supportano l'ipotesi di Koch (1996) chiamata "feast/famine" (letteralmente "banchetto/carestia") basata sul concetto che i cambiamenti nei livelli di carboidrati, ed in modo particolare del saccarosio, abbiano profondi effetti sul controllo genetico della gestione delle risorse di carboidrati delle piante.

I tre meccanismi di regolazione appena discussi non si escludono vicendevolmente; è piuttosto vero il contrario, e in taluni casi sono stati dimostrati i colle-

gamenti funzionali e i rapporti causa-effetto tra i vari meccanismi. La riduzione dei siti di fioritura si pensa sia causata da un inibitore di tipo ormonale rilasciato dal frutto, probabilmente una gibberellina. In ragione del presunto ruolo del seme nell'alternanza di produzione del melo, Dennis e Nielsen (1999) hanno sminuito il ruolo dei fattori nutrizionali nell'alternanza di produzione. Nonostante ciò, il significato dell'impovertimento delle riserve di nutrienti non può essere del tutto trascurato (Rosecrance *et al.*, 1998; Stiles, 1999). Consistenti limitazioni nella disponibilità delle riserve di carbonio e di elementi minerali, osservati negli alberi eccessivamente carichi di frutti, hanno effetti negativi sulla maggior parte dei processi metabolici e di sviluppo dell'albero.

Inoltre, l'effetto del diradamento dei frutti, che è la più comune pratica adottata per eliminare o contenere l'alternanza di produzione, è compatibile con tutti e tre i meccanismi di regolazione del fenomeno sopra descritti. Limitando la popolazione di frutti si incrementa il numero di siti dell'albero potenzialmente capaci di differenziare gemme a fiore, viene fortemente ridotta la quantità di inibitori di tipo ormonale rilasciati dai frutti stessi e si impedisce un eccessivo impoverimento di carboidrati disponibili. I tre meccanismi di regolazione dovrebbero quindi essere considerati come complementari e la loro azione di tipo sinergico.

Prospettiva evolutivistica

Diversamente dalle specie annuali, la sopravvivenza delle specie perenni non dipende dalla capacità di produrre tutti gli anni frutti (e semi). Nei primi anni

gli alberi mostrano un periodo di giovanità che nelle specie forestali può durare alcuni decenni. Tuttavia, anche successivamente, molte specie selvatiche si riproducono in modo irregolare, determinando un fenomeno noto in ecologia forestale come 'pasciona' (Harper, 1977). La pasciona garantirebbe un vantaggio ecologico per quelle specie esposte ad un'eccessiva riduzione del numero di semi in condizioni di un elevato carico di erbivori, meccanismo che è stato determinante nell'evoluzione di alcune specie (Silvertown, 1980). L'irregolarità nella produzione di semi viene anche spiegata come risposta alle fluttuazioni del clima che a loro volta determinano condizioni più o meno favorevoli per l'attività riproduttiva (Lalonde e Roitberg, 1992).

Stevenson e Schakel (1998) hanno ipotizzato che un'irregolare produzione di frutti negli anni in specie arboree potesse essere considerato come un fenomeno simile alla pasciona. Va tuttavia sottolineato che negli alberi forestali il ciclo riproduttivo è irregolare ma non biennale, come invece accade nella maggior parte degli alberi da frutto. Quindi, mentre non è possibile ignorare queste considerazioni di tipo evolutivo, si avverte ancora la necessità di una teoria più esauriente sul fenomeno dell'alternanza.

Conclusioni

Nel presente lavoro sono stati considerati e discussi, i diversi meccanismi, in parte collegati tra di loro, coinvolti nell'alternanza di produzione degli alberi da frutto. Questi meccanismi, tuttavia, riguardano principalmente il modo in cui l'alternanza di produzione si mantiene in un albero (cicli 'On/Off') mentre l'attenzione dei ricercatori si è concentrata meno sulla natura del fenomeno e sulle sue origini. In accordo con quanto già sottolineato da Monselise e Goldschmidt (1982), un tipo di fruttificazione regolare negli anni si è probabilmente evoluto per effetto della selezione eseguita dall'uomo e delle tecniche agronomiche in frutticoltura. La domesticazione degli alberi da frutto e le pratiche colturali hanno eliminato la maggior parte degli stress naturali (es. siccità, patogeni e parassiti), i quali sicuramente sarebbero causa di fruttificazioni irregolari. Quando gli alberi sono esposti a fattori di stress, rispondono attivando il fenomeno dell'alternanza, mediante il quale la fruttificazione è sacrificata per uno o più anni a favore di un maggiore investimento nella crescita vegetativa. In un senso evolutivo più ampio, l'alternanza di produzione dovrebbe essere intesa come fenomeno di omeostasi (fig. 2). Il comportamento alternante, omeostatico degli alberi da

frutto assicura loro la sopravvivenza nel medio-lungo termine.

Riassunto

L'alternanza di produzione rappresenta un problema assai serio degli alberi da frutto. Nel presente lavoro sono stati considerati e discussi i diversi meccanismi coinvolti nell'alternanza di produzione degli alberi da frutto. Un tipo di fruttificazione regolare negli anni si è probabilmente evoluto per effetto della selezione eseguita dall'uomo e dell'adozione di adeguate tecniche agronomiche in frutticoltura. Quando gli alberi sono esposti a fattori di stress, rispondono attivando il fenomeno dell'alternanza, mediante il quale la fruttificazione è sacrificata per uno o più anni a favore di un maggiore investimento nella crescita vegetativa. In un senso evolutivo più ampio, l'alternanza di produzione dovrebbe essere intesa come fenomeno di omeostasi capace di assicurare la sopravvivenza delle piante nel medio-lungo termine.

Parole chiave: riserve di carboidrati, ormoni, differenziazione a fiore delle gemme, omeostasi, elementi minerali.

Ringraziamenti

Desidero ringraziare il prof. Shimon Lavee per la revisione critica del testo e per gli utili commenti sul manoscritto.

Bibliografia

- BARRITT B.H., KONISHI B.S., DILLEY M.A., 1997. *Tree size, yield and biennial bearing relationships with 40 apple rootstocks and three scion cultivars*. Acta Hort. 451: 105-112.
- BEPETE M., LAKSO A.N., 1998. *Differential effects of shade on early season fruit and shoot growth rates in 'Empire' apple branches*. HortScience 33: 823-825.
- CALLEJAS R., BANGERTH F., 1997. *Is auxin export of apple fruit an alternative signal for inhibition of flower bud induction?* Acta Hort. 463: 271-277.
- CHAN B., CAIN J.C., 1967. *The effect of seed formation on subsequent flowering in apple*. Proc.Amer.Soc.Hort.Sci. 91: 63-67.
- CRANE J.C., IWAKIRI B.T., 1987. *Reconsideration of the cause of inflorescence bud abscission in pistachio*. HortScience 22: 1315-1316.
- DAVIE S.J., VAN DER WALT M., STASSEN P.J.C., 1995. *A study of avocado tree carbohydrate cycles to*

- determine ways of modifying alternate bearing. Proc. World Avocado Cong. III: 80-83.
- DENNIS F.G.JR., NEILSEN J.C., 1999. *Physiological factors affecting biennial bearing in tree fruit: the role of seeds in apple*. HortTechnology 9: 317-322.
- EPSTEIN E., AVIDAN N., LAVEE S., 1987. *Quantification of chlorogenic acid in plants by HPLC*. HortScience 22: 1158.
- GARCIA-LUIS A., FORNES F., GUARDIOLA J.L., 1995. *Leaf carbohydrates and flower formation in Citrus*. J.Amer. Soc.Hort.Sci. 120: 222-227.
- GOLOMB A., GOLDSCHMIDT E.E., 1987. *Mineral nutrient balance and impairment of the nitrate-reducing system in alternate-bearing 'Wilking' mandarin trees*. J.Amer.Soc.Hort.Sci. 112: 397-401.
- GOLDSCHMIDT E.E., 1999. *Carbohydrate supply as a critical factor for citrus fruit development and productivity*. HortScience 34: 1020-1024.
- GOLDSCHMIDT E.E., GOLOMB A., 1982. *The carbohydrate balance of alternate-bearing citrus trees and the significance of reserves for flowering and fruiting*. J.Amer.Soc.Hort.Sci. 107: 206-208.
- GOLDSCHMIDT E.E., ASHKENAZI N., HERZANO Y., SCHAFFER A.A., MONSELISE S.P., 1985. *A role for carbohydrate levels in the control of flowering in Citrus*. Scientia Hort. 26: 159-166.
- GOLDSCHMIDT E.E., TAMIM M., GOREN R., 1997. *Gibberellins and flowering in Citrus and other fruit trees: a critical analysis*. Acta Hort. 463: 201-208.
- GOLDSCHMIDT E.E., SAMACH A., 2004. *Aspects of flowering in fruit trees*. Acta Hort 653: 23-27.
- GOMEZ-CADENAS A., MEHOUACHI J., TADEO F.R., PRIMO-MILLO E., TALON M., 2000. *Hormonal regulation of fruitlet abscission induced by carbohydrate shortage in Citrus*. Planta 210: 636-643.
- GREENE W.D., 1993. *Effects of GA₄ and GA₇ on flower bud formation and russet development on apple*. J.Hort.Sci. 68: 171-176.
- HARPER J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London.
- HEDDEN P., HOAD G.V., GASKIN P., LEWIS M.J., GREEN J.R., FURBER M., MANDER L.N., 1993. *Kaurenoids and gibberellins, including the newly characterized gibberellin A₈₈, in developing apple seeds*. Phytochem. 32: 231-237.
- HILGEMAN R.H., DUNLAP J.A., SHARPLESS G.C., 1967. *Effect of time of harvest of 'Valencia' oranges on leaf carbohydrate content and subsequent set of fruit*. Pro.Amer.Soc.Hort.Sci. 90: 111-116; 239: 341-344.
- HOAD G.V., 1978. *The role of seed derived hormones in the control of flowering in apple*. Acta Hort. 80: 93-103.
- IWASAKI T., OWADA A., 1960. *Studies on the control of alternate bearing. II. The effect of environmental conditions during winter on the number of flowers and growth of shoots*. J.Hort.Assn.Japan 29: 37-46.
- JONES W.W., EMBLETON T.W., STEINACKER M.L., CREE C.B., 1964. *The effect of time of fruit harvest on fruiting and carbohydrate supply in the Valencia orange*. Proc.Amer.Soc.Hort.Sci. 84: 152-157.
- KOCH K.E., 1996. *Carbohydrate modulated gene expression in plants*. Annu.Rev.Plant Pysiol.Plant Mol.Bio. 47: 509-540.
- LALONDE R.G., ROITBERG B.D., 1992. *On the evolution of masting behavior in trees: predation or weather?* The American Naturalist. 139: 1293-1304.
- LAVEE S., 1996. *Biology and physiology of the olive*. In: World Olive Encyclopaedia, Plaza and Janes Editores, Barcelona: 61-105.
- LAVEE S., 1989. *Involvement of plant growth regulators and endogenous growth substances in the control of alternate bearing*. Acta Hort. 239: 311-322.
- LAVEE S., HARSHMESH H., AVIDAN N., 1986. *Phenolic acids-possible involvement in regulating growth and alternate fruiting in olive trees*. Acta Hort. 179: 317-328.
- LI C.Y., WEISS D., GOLDSCHMIDT E.E., 2003a. *Effects of carbohydrate starvation on gene expression in citrus root*. Planta. 213: 11-20.
- LI C.Y., WEISS D., GOLDSCHMIDT E.E., 2003b. *Girdling affects carbohydrate-related gene expression in leaves, bark and roots of alternate-bearing citrus trees*. Ann.Bot. 92: 137-143.
- LOONEY N.E., PHARIS R.P., NOMA M., 1985. *Promotion of flowering in apple trees with gibberellin A₄ and C-3 epi-gibberellin A₄*. Planta.165: 292-294.
- LUCKWILL L.C., 1970. *The control of growth and fruitfulness of apple trees*. In: Luckwill, L.C. and C.V.Cutting (Eds.). The physiology of tree crops. Academic Press. New York: 237-250.
- MARRA F.P., BARONE E., MOTISI A., SIDARI M., CARUSO T., 1998. *Dry matter accumulation and carbohydrate content within branches of fruiting and deblossomed pistachio (Pistacia vera L.) trees*. Acta Hort. 470: 331-339.
- MONSELISE S.P., GOLDSCHMIDT E.E., 1982. *Alternate bearing in fruit trees*. Hort. Rev. 4: 128-173.

- NEILSEN J.C., DENNIS F.G.JR., 1998. *Effects of seed number, fruit removal, bourse shoot length and crop density on flowering in 'Spencer Seedless' apple*. Acta Hort. 527: 137-146.
- NZIMA M.D.S., MARTIN G.C., NISHIJIMA C., 1997a. *Leaf development, dry matter accumulation, and distribution within branches of alternate-bearing 'Kerman' pistachio trees*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 122: 31-37.
- NZIMA M.D.S., MARTIN G.C., NISHIJIMA C., 1997b. *Seasonal development, dry matter accumulation, and distribution within branches of alternate-bearing 'Kerman' pistachio trees*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 122: 31-37.
- PHARIS R.P., KING R.W., 1985. *Gibberellins and reproductive development in seed plants*. Ann. Rev. PlantPhysiol. 36: 517-568.
- PLUMMER J.A., MULLINS M.G., VINE J.J., 1989. *The role of endogenous hormones in shoot emergence and abscission in alternate bearing Valencia orange trees*. Acta Hort.
- PRISTA T.S., VOYIATZIS D.G., 2004. *Seasonal changes in polyamine content of vegetative reproductive olive organs in relation to floral initiation, anthesis, and fruit development*. Aust. J. Agri. Research. 55: 1039-1046.
- PROCOPIOU J., EL-GAZZAR A.M., 1972. *Severe pruning overcomes alternate bearing of mandarin trees in Rhodes*. HortScience. 7: 124.
- ROSECRANCE R.C., WEINBAUM S.A., BROWN P.H., 1998. *Alternate bearing affects nitrogen, phosphorus, potassium and starch storage pools in mature pistachio trees*. Ann.Bot. 82: 463-470.
- SILVERTOWN J.W., 1980. *The evolutionary ecology of mast seeding in trees*. Biological journal of the Linnean Society 14; 235-250.
- SMITH P., 1976. *Collapse of 'Murcott' tangerine trees*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 101: 23-25.
- STEPHAN M., BANGERTH F., SCHNEIDER G., 1999. *Quantification of endogenous gibberellins in exudates from fruits of Malus domestica*. Plant Growth Regulation. 28: 55-58.
- STEVENSON M.T., SHACKEL K.A., 1998. *Alternate bearing in pistachio as a masting phenomenon: construction cost of reproduction versus vegetative growth and storage*. Acta Hort. 470: 341-348.
- STILES W.C., 1999. *Effects of nutritional factors on regular cropping of apple*. HortTechnology 9: 328-331.
- STOPAR M., GREGOR A., BARI F., 2000. *Apple fruitlet abscission is influenced by assimilate supply*. Acta Hort 527:169-176.
- STUTTE C.W., MARTIN G.C., 1986a. *Effect of killing seed on return bloom of olive*. Scient.Hortic. 29: 107-113.
- STUTTE C.W., MARTIN G.C., 1986b. *Effect of light intensity and carbohydrate reserves on flowering in olive*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111: 27-31.
- WOOD D.W., 1989 *Pecan production responds to root carbohydrates and rootstock*. J. Amer. Soc. Hort. Sci 114: 223-228.