

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

**EFFECTO DE LA EDAD DEL FRUTO EN LA INTENSIDAD DE
BROTACIÓN Y FLORACIÓN DEL LIMÓN EUREKA**

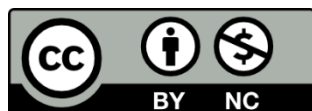
por

Sofía Belén JUNCAL MARTÍNEZ

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2026**

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial**”.



PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing. Agr. (Dra.) Giuliana Gambetta

Codirector/a:

Ing. Agr. (Mag.) Natalia Guimaraes

Tribunal:

Ing. Agr. (Dra.) Giuliana Gambetta

Ing. Agr. (Mag.) Alejandra Borges

Ing. Agr. (Dra.) Ana Paula Mautone

Fecha:

17 de marzo de 2026

Estudiante:

Sofía Belén Juncal Martínez

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no habría sido posible sin el apoyo y acompañamiento de muchas personas a las que quiero agradecer profundamente.

En primer lugar, a mi familia. Gracias, por el amor y el apoyo de siempre. Por ser mi sostén incondicional, por la paciencia en los momentos de estrés y por creer en mí incluso cuando yo dudaba. Sin su compañía y sus palabras de aliento, este camino hubiera sido mucho más difícil.

A Giuliana, por su comprensión, su dedicación, su calidez y por estar a mi lado en cada paso de este proceso. Gracias por su apoyo constante, por escucharme, por su orientación y por ser una fuente de motivación invaluable durante el desarrollo de este trabajo. Este logro también es tuyo.

A mis amigos, los de siempre y los que la facultad me regaló. Gracias por las charlas, los mates compartidos, por estar presente tanto en los buenos momentos como en los de mayor presión, haciendo que el camino universitario fuera una experiencia inolvidable.

Finalmente, mi profundo agradecimiento a las profesoras que me acompañaron en este trayecto. Gracias por su guía, su disposición, su exigencia, y por los aportes que enriquecieron este trabajo. Gracias por compartir su conocimiento con tanta generosidad; su rol fue fundamental para que este trabajo hoy sea una realidad.

Gracias a todos los que, de alguna forma, formaron parte de este logro.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN	3
AGRADECIMIENTOS	4
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	6
RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	10
1 INTRODUCCIÓN.....	12
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	13
2.1 Origen de los cítricos	13
2.2 Citricultura en el Uruguay	13
2.3 Brotación y floración	15
2.3.1 Inducción Floral	16
2.3.2 Diferenciación floral y floración	23
2.3.3 Dominancia apical	24
3 IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	27
3.1 Hipótesis	27
3.2 Objetivos	28
4 METODOLOGÍA.....	29
4.1 Evaluaciones.....	30
4.2 Diseño y análisis estadísticos.....	33
5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	35
5.1 Características de los frutos	35
5.2 Brotación de primavera	39
5.3 Brotación de yemas apicales y laterales en primavera	46
5.3.1 Flores por yema brotada.....	47
5.3.2 Hojas por yema brotada	50
5.4 Brotación de verano-otoño	51
6 SÍNTESIS Y CONCLUSIONES.....	56
7 BIBLIOGRAFÍA.....	57
8 ANEXO.....	69

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1 Tratamientos realizados en el limonero Eureka injertado sobre naranjo Agrio, ciclo productivo 2023-24	29
Tabla 2 Diámetro ecuatorial (Diam) y variables de color evaluadas al momento de la cosecha	38
Tabla 3 Número de flores por yema brotada correspondiente a yemas apicales y laterales, primavera 2023.....	50
Tabla 4 Número de hojas por yema brotada apical y lateral en ramas con y sin frutos.....	51
Tabla 5 Intensidad de brotación y floración registrada en el verano-otoño (diciembre 2023 a abril 2024).....	54
Figura 1 Cronograma del experimento: instalación, evaluación de primavera y evaluación de verano-otoño.....	30
Figura 2 Crecimiento 1 en ramas del tratamiento sin frutos (A) y con frutos de invierno (B).....	31
Figura 3 Ramas del tratamiento sin frutos con crecimiento 1 (primavera 2022) y crecimiento 2 (otoño 2023)	31
Figura 4 Rama del tratamiento sin frutos con crecimiento 1, crecimiento 2 y crecimiento 3	32
Figura 5 Evolución del diámetro ecuatorial de frutos de cosecha de invierno (CFi) y de verano (CFv).....	35
Figura 6 Evolución del color de los frutos de cosecha de invierno (CFi) y de verano (CFv)	37
Figura 7 Brotación de primavera en los cuatro tratamientos evaluados entre octubre y diciembre de 2023	41
Figura 8 Intensidad de brotación y floración (A) y de flores cada 100 nudos brotados (B)	42
Figura 9 Distribución de brotes cada 100 nudos (A) y cada 100 nudos brotados (B)..	45
Figura 10 Yemas apicales y laterales de ramas del tratamiento sin fruto (A) y con fruto (B).....	46
Figura 11 Proporción de las tres primeras yemas brotadas en primavera 2023 en cada tratamiento.....	47
Figura 12 Número de flores por yema brotada en primavera 2023 considerando las tres primeras yemas	48
Figura 13 Número de flores por yema brotada apical (A) y laterales (L2 y L3), primavera 2023	49

Figura 14 Brotación de verano-otoño en ramas SF (A-D), CFi (E-F), CFv (G-H) y CFV-R (I-J).....	53
---	----

RESUMEN

La citricultura es el principal rubro hortofrutícola en Uruguay, con el limón representando el 31 % de la producción nacional. A diferencia de otros cítricos, el limonero genera brotes reproductivos en todas sus brotaciones, permitiendo la coexistencia de frutos en diversas fases y una cosecha de verano adicional a la invernal. La inducción floral en cítricos está regulada por señales endógenas y exógenas. Endógenamente, el fruto ejerce un importante efecto inhibitorio principalmente asociado a las giberelinas, que reprimen la expresión de genes vinculados a la inducción y diferenciación floral. Asimismo, la permanencia del fruto reduce la brotación, restringiendo la formación de nuevas yemas. Los factores exógenos promotores del proceso son las bajas temperaturas y el estrés hídrico. El objetivo del trabajo fue determinar el efecto del estado de desarrollo del fruto del limonero 'Eureka' sobre la brotación y floración de primavera y de verano-otoño. Específicamente, se evaluó la influencia del fruto de cosecha de invierno y de verano en estas brotaciones, así como el efecto de la posición de la yema (apical vs lateral). El experimento se realizó en San José, utilizando una rama como unidad experimental con 30 repeticiones. Se establecieron cuatro tratamientos: (SF) ramas sin frutos, (CFi) ramas con frutos en Fase III en invierno (cosecha invernal), (CFv) ramas con fruto en Fase II en invierno y en Fase III en verano (cosecha de verano) y (CFv-R) ramas con fruto en Fase II en invierno y sin frutos en verano. Se evaluó la brotación (número de brotes y nudos) en primavera y verano-otoño, identificando el tipo de brote y posición de la yema. Los datos se analizaron mediante modelos estadísticos lineales generalizados mixtos. Los resultados demuestran que las ramas SF exhibieron la mayor intensidad de brotación y floración. La presencia de frutos redujo significativamente ambas variables. El tratamiento CFi, con frutos en fase III durante el período inductivo, redujo significativamente la floración y la proporción de brotes reproductivos, y aumentó la proporción de brotes vegetativos. Por otro lado, los tratamientos CFv y CFv-R ejercieron una inhibición más marcada sobre la brotación; no obstante, al considerar los nudos brotados, se registró una proporción intermedia de brotes reproductivos. La brotación de verano-otoño fue muy reducida; la presencia de frutos la suprimió casi completamente, sin brotes en CFv y CFv-R. Solo SF presentó floración en este período, lo que sugiere un efecto inhibitor persistente del fruto de cosecha invernal. En conjunto, los resultados evidencian que la presencia del fruto ejerce un marcado efecto inhibitor sobre la brotación y floración. Este efecto está condicionado por el estado de desarrollo del fruto: los frutos en Fase III del desarrollo durante el invierno se asociaron a una mayor supresión de la floración. Contrariamente, los frutos de cosecha de verano (Fase II en invierno) inhibieron más fuertemente la

brotación de primavera que los de cosecha de invierno (Fase III en invierno). No se encontró un efecto significativo de la posición de la yema sobre la brotación y floración de primavera.

Palabras clave: brotación, floración, inducción floral

ABSTRACT

Citriculture is the main horticultural production in Uruguay, with lemon production accounting for 31 % of the national output. Unlike other citrus species, the lemon tree generates reproductive shoots in all its sprouting flushes, which allows for the coexistence of fruits at various developmental stages and facilitates a summer harvest in addition to the winter one. Floral induction in Citrus is regulated by a complex interaction of endogenous and exogenous signals. Endogenously, the fruit exerts a significant inhibitory effect, primarily associated with gibberellins, which repress the expression of genes linked to floral induction and differentiation. Furthermore, fruit presence in the branch reduces shoot sprouting, thereby restricting the formation of new buds. The main exogenous factors promoting this process are low temperatures and water stress. Given the reflorescent characteristic of the lemon tree, it is essential to elucidate the influence of the fruit's developmental stage on the regulation of flowering intensity during both spring and summer-autumn sprouting. The objective of this study was to determine the effect of the fruit developmental stage of the 'Eureka' lemon tree on spring and summer-autumn sprouting and subsequent flowering. Specifically, the influence of winter-harvest and summer-harvest fruit was evaluated on these flushing events, as well as the effect of bud position (apical vs lateral). The experiment was conducted in a commercial orchard in San José, using one branch as the experimental unit with 30 replicates per treatment. Four treatments were established: (SF) branches without fruit; (CFi) branches with fruit in Stage III during winter (winter harvest); (CFv) branches with fruit in Stage II in winter and Stage III in summer (summer harvest); and (CFv-R) branches with fruit in Stage II in winter and without fruit in summer. Sprouting and flowering (number of shoots and nodes) were evaluated in spring and summer-autumn, and shoot type and bud position on the branch were identified. Data were analysed using generalised linear mixed models. Results demonstrate that SF branches exhibited the highest sprouting and flowering intensity. Fruit presence significantly reduced both variables. The CFi treatment (fruit in Stage III during the inductive period) significantly reduced flowering and the proportion of reproductive shoots, while simultaneously increasing the proportion of vegetative shoots. Conversely, CFv and CFv-R treatments exerted a more marked inhibition on shoot sprouting; however, considering the flushed nodes, an intermediate proportion of reproductive shoots was recorded. Summer-autumn flushing was minimal; fruit presence almost completely suppressed it, with no shoots in CFv and CFv-R. Only SF displayed flowering, suggesting a persistent inhibitory effect of winter-harvest fruit. In summary, fruit presence has a marked inhibitory effect on sprouting and flowering. This effect seems to be conditioned by the fruit's developmental stage: fruits in Stage III during the winter induction period were

associated with the highest flowering suppression. Conversely, summer-harvest fruits (in Stage II in winter) inhibited spring sprouting more strongly than winter-harvest fruits (in Stage III in winter). No significant effect of bud position was found on spring sprouting and flowering.

Keywords: sprouting, flowering, flower induction

1 INTRODUCCIÓN

El limonero (*Citrus x limon*) es una de las especies frutales más importantes en la agricultura mundial, debido a su alta demanda comercial e importancia económica (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], s.f.). En Uruguay, el limón ha adquirido importancia tanto por su destino a la industria, como por su aporte a la diversificación de la oferta de fruta para comercializar en fresco. A pesar de representar un menor porcentaje de superficie cultivada en comparación con naranjas y mandarinas, es una especie con alto potencial productivo (Ackermann, 2023; Oficina de Estadísticas Agropecuarias [DIEA], 2024). El rendimiento, que depende inicialmente de la floración, está influenciado por diversos factores fisiológicos y ambientales. Si bien la relación entre la carga de frutos y la floración siguiente ha sido ampliamente abordada en cítricos como naranjas y mandarinas, en limón aún existe escasa información disponible para entender con más detalle los mecanismos fisiológicos que regulan la productividad. El momento y la intensidad de la floración determinan la cantidad y calidad de los frutos en cada flujo de brotación, lo que influye directamente en la estabilidad de la producción.

La inducción floral es un proceso de la planta que permite la desrepresión de genes involucrados en la floración. Cuando las condiciones externas e internas son favorables, los genes asociados a la inducción floral incrementan su expresión y desencadenan los procesos que posteriormente darán lugar a la diferenciación floral dentro de las yemas, las cuales poseen un carácter potencialmente reproductivo. Una vez culminada esa etapa, brotarán las yemas, una vez cuajadas las flores producidas, darán origen a los frutos. Este proceso puede verse influenciado por la presencia y el estado de desarrollo en que se encuentra el fruto en el árbol durante el período de inducción y diferenciación floral, actuando como inhibidor de la floración, debido principalmente a la acción de hormonas (Agustí et al., 2022). Por lo tanto, comprender los factores fisiológicos que regulan la floración tiene relevancia no solo desde el punto de vista biológico, sino también productivo. En esta tesis se estudió el efecto de la edad del fruto en la intensidad de brotación y floración de primavera y de verano-otoño del limonero Eureka.

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 Origen de los cítricos

Los cítricos son originarios del sudeste asiático, principalmente en lo que en la actualidad corresponde al territorio de China y al norte de la India, con evidencia de su aparición hace unos 8 millones de años (Wu et al., 2018). Estas plantas pertenecen a la familia *Rutaceae* y a la subfamilia *Aurantioideae* (Swingle & Reece, 1967). Las plantas de esta subfamilia se distinguen por producir frutos en forma de baya, conocidos como hesperidios, los cuales provienen de un ovario multicarpelar. Estos frutos contienen pequeñas vesículas de jugo y una corteza gruesa, rica en glándulas que secretan aceites esenciales. Además, muchas especies de esta subfamilia presentan una característica destacable: las semillas poliembriónicas. Estas semillas contienen embriones tanto cigóticos como nucelares, los cuales se desarrollan sin necesidad de fecundación a partir de la nucela. Este proceso, conocido como apomixis, permite que las variaciones genéticas se mantengan y se transmitan a las generaciones futuras (Davies & Albrigo, 1994). Los géneros más importantes desde el punto de vista comercial son, considerando la clasificación de Swingle y Reece (1967), *Citrus*, *Fortunella* y *Poncirus*, destacándose especialmente el primero por su relevancia agronómica (Davies & Albrigo, 1994).

Su evolución ha sido influenciada por mutaciones, hibridaciones y apomixis, lo que ha generado una gran diversidad de especies, muchas de ellas de origen tropical y subtropical. Los cítricos comerciales más relevantes, que incluyen especies como el naranjo dulce, el limón, la lima, el pomelo y el naranjo amargo, han surgido de la recombinación de taxones básicos como el pummelo (*Citrus maxima* (Burm.) Merr.), el cidro (*Citrus medica* L.) y la mandarina (*Citrus reticulata* Bl) (Ollitrault & Navarro, 2012). La propagación de híbridos, mutantes naturales y el mejoramiento genético, tanto inter- como intragénero, han permitido su adaptación a nuevas regiones, muy diferentes a las de su origen, haciendo posible su producción comercial en climas como el de nuestro país.

2.2 Citricultura en el Uruguay

La superficie destinada actualmente a la citricultura es de 13.477 hectáreas, de las cuales el limón representa un 20 % del total, las naranjas un 39 % y las mandarinas un 41 %. Más del 75 % de la producción total de cítricos del Uruguay se concentra en pocos predios productivos; de un total de 413 explotaciones en el país, 18 de escala

grande (200 a más de 400 ha) alcanzan el 72 % de las plantas en producción (DIEA, 2024). La citricultura se localiza en dos zonas de importancia productiva; la zona norte, donde se encuentra la mayor área destinada a este cultivo (91 %), que abarca los departamentos de Salto, Paysandú, Río Negro, Artigas y Rivera, y la zona sur, que incluye los departamentos de San José, Montevideo, Canelones, Colonia, Maldonado, Florida y Soriano, con solo el 9 % del área citrícola. De la superficie total de limón, 2.643 ha, el 67 % se encuentra en la zona norte y el 33 % en el sur, siendo la especie en mayor proporción para esta zona (DIEA, 2025). Esta especie destaca por su alta productividad y también tiene el mayor porcentaje del área regada. Además, un 35 % de las plantas aún no había comenzado a producir en el año 2020, lo que refleja un alto porcentaje de nuevas plantaciones (DIEA, 2021).

Los principales destinos de la producción nacional de cítricos son Estados Unidos, Unión Europea, Brasil, Rusia, entre otros (Ackermann, 2023). El limonero es la especie con menor proporción de fruta exportada para consumo en fresco, siendo muy relevante el destino industrial, que alcanza el 75 % de la producción total de limones según datos aportados por la Oficina de Estadísticas Agropecuarias (DIEA, 2025). Los destinos de producción varían según la especie, tanto las mandarinas como las naranjas son las especies más relevantes como fruta fresca con destino al mercado externo e interno. Para el limón, la situación es distinta: a nivel mundial hay abundancia de oferta y reducción de precios, lo que ha dificultado su colocación, razón por la que muchas empresas han optado por salir de ese negocio, ganando mayor relevancia el destino industrial, lo que ha impulsado también las exportaciones de aceites esenciales. La Unión Europea es el principal destino de este producto, encontrándose también entre los destinos Estados Unidos, Brasil, Reino Unido, Ucrania, entre otros (Ackermann, 2023).

En los últimos años, se ha notado un notable impulso en las ventas de aceites esenciales, especialmente de limón, así como una recuperación en las exportaciones de jugos. En cuanto a los aceites esenciales, Irlanda y Estados Unidos son los principales destinos, mientras que los jugos se comercializan principalmente a Estados Unidos (68 % del valor), la Unión Europea (25 %), Israel y Panamá. En 2023, se destacó el aumento de los precios de exportación de ambos productos (Ackermann, 2023).

El limón Criollo, o tipo Lisbon es la variedad más plantada en el país, con 1.279 ha y una producción de 31.000 t, representando el 61 % de la producción total de limones. Otras variedades importantes son Limoneira 8A, Fino y Génova. El cultivar Eureka representa casi un 2 % de la superficie total de limón, tiene toda su área bajo

riego y un rendimiento promedio de 34 t ha⁻¹ (DIEA, 2021). Esta variedad, originaria de California, se distingue por ser menos vigorosa que el Lisbon, con un crecimiento más disperso y menos espinoso. Es altamente precoz y productiva, y su fruta es similar a la del Lisbon. Una particularidad de esta variedad es su marcada refluorescencia, lo que permite observar diferentes estados de desarrollo del fruto al mismo tiempo. Sin embargo, se debe tener en cuenta su incompatibilidad con el portainjerto Trifolia [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.] y sus híbridos, por esta razón, no se ha difundido ampliamente en nuestro país, dado que el Trifolia es el portainjerto más utilizado en la citricultura nacional. También presenta mayor sensibilidad al frío en comparación con el limonero Lisbon (Carrau, 2005).

2.3 Brotación y floración

Las especies pertenecientes al género *Citrus*, en condiciones subtropicales como las de Uruguay, presentan de una a tres brotaciones en su ciclo anual. El flujo de brotación de primavera es el más importante, ya que es donde se determina la producción. Cuando comienza el cuajado, la brotación se detiene por la competencia de fosas que generan los frutos. Una vez definido el número de frutos que permanecerán en el árbol, se observan otros flujos de brotación en verano y/o otoño, los cuales suelen ser principalmente vegetativos y cuya intensidad depende de la carga de frutos presentes en el árbol. El limonero es una excepción, ya que presenta más de una floración anual, es decir que en cada flujo de brotación puede presentar brotes reproductivos; igualmente la brotación de primavera sigue siendo la más relevante. La brotación de verano-otoño da lugar a una cosecha extemporánea en el verano siguiente. Cada flujo de brotación puede tener una duración de 3-4 semanas, comienza con la brotación de las yemas y finaliza cuando los brotes dejan de extenderse, variando según las condiciones climáticas y las técnicas de manejo empleadas (Gravina, 1999; Spiegel-Roy & Goldschmidt, 1996). La temperatura del suelo resulta determinante para el crecimiento vegetativo, ya que, en condiciones controladas, el número de yemas brotadas a 25 °C es el doble del alcanzado a 15 °C (Khairi & Hall, 1976). En nuestro país, el inicio de la brotación se da a finales de agosto, presentando un adelanto de dos semanas en la zona norte en comparación con la zona sur (Gravina, 1999).

La yema de *Citrus* es una estructura compleja formada por un meristemo apical, protegido por varias escamas. En las axilas de estas escamas, se desarrollan yemas o meristemos accesorios, los cuales pueden generar en un flujo de brotación más de un brote por yema (Gravina, 1999). La intensidad de la brotación de primavera está relacionada con el genotipo; en el limonero, que es una especie con marcada

dominancia apical, es menor. Además, la edad y la posición de la yema influyen en la brotación y floración (Guardiola, 1981, 1997; Guardiola et al., 1982; Hall et al., 1977). La intensidad de la brotación también depende de la carga de fruta de la cosecha anterior, que afecta principalmente a los brotes florales (Agustí, 1986). Para las condiciones del sur de Uruguay, en términos generales, la plena floración (50 % de flores en antesis) ocurre en octubre, entre 4 y 6 semanas después del inicio de la brotación. Además, es común que se presenten dos o tres picos de floración, separados por intervalos de 2 a 4 semanas (Gravina, 1999).

La floración incluye diversas etapas secuenciales: inducción floral, diferenciación floral, morfogénesis floral y apertura floral o antesis. En los cítricos, la diferenciación floral ocurre al mismo tiempo que la brotación de primavera, o tras la reactivación del crecimiento en cualquier otra estación del año, siempre que haya existido un periodo de condiciones ambientales favorables y una disponibilidad sostenida de nutrientes provenientes de las reservas (Abbott, 1935). El momento y la intensidad de la brotación y la floración están influenciados tanto por factores exógenos (temperatura, agua, radiación, nutrientes, microclima) como por factores endógenos (hormonas, expresión génica, carga de fruta, estado del meristema, vigor) (Blázquez et al., 2011).

2.3.1 Inducción Floral

La inducción floral es el proceso mediante el cual el desarrollo de un meristemo apical o axilar de las ramas captan y procesan estímulos para iniciar el camino reproductivo, como resultado de señales exógenas y endógenas. Durante esta etapa, no ocurren cambios anatómicos visibles en la yema, ya que se trata de un evento fisiológico y molecular. Este evento inicial da paso a una serie de etapas sucesivas que podrá culminar en la diferenciación floral, dependiendo de las condiciones y señales que enfrenten las yemas, seguida por el desarrollo de flores y eventualmente la formación de semillas y frutos (Spiegel-Roy & Goldschmidt, 1996).

La inducción floral se puede definir como el proceso por el cual las yemas reciben la información necesaria, para transformar el meristemo vegetativo en reproductivo, y que dará lugar a la diferenciación de verticilos florales en las yemas y posteriormente a la floración (Davenport, 1990). Se ha propuesto que todas las yemas en *Citrus* tienen la capacidad de ser reproductivas, aunque deben superar ciertas restricciones para poder expresar ese potencial reproductivo (Goldschmidt & Monselise, 1972; Muñoz-Fambuena et al., 2011). Esto ha llevado a conceptualizar la inducción floral en *Citrus* como un proceso de desrepresión de los genes asociados a la floración, como FT, SOC1 y LFY

(Pajon et al., 2017; Shalom et al., 2012). En este sentido, toda yema en *Citrus* puede ser potencialmente floral, pero debe superar sucesivas inhibiciones antes de manifestar su capacidad reproductiva. El tipo de brote que se genera depende tanto de las condiciones ambientales como de la respuesta genética de la planta a estas condiciones (Agustí et al., 2022; Goldberg-Moeller et al., 2013).

Krajewski y Rabe (1995) utilizan el concepto de "evocación" para referirse a los procesos tempranos que ocurren después de la inducción en el ápice meristemático. Estos procesos están marcados por modificaciones a nivel proteico, las cuales son fundamentales para el posterior inicio de la formación del primordio foliar. El proceso comienza en las hojas, donde se produce una señal; de esta forma, la proteína *Flowering locus T* (FT), es transportada al meristemo a través del floema, donde interactúa con otros factores de transcripción para activar genes responsables de la transición floral (Corbesier et al., 2007). La inducción floral se divide en dos fases: una fase reversible, en la que, el meristemo se encuentra en un estado de transición, si las condiciones que regulan el proceso cambian, la iniciación floral se suprime y la yema sigue un desarrollo vegetativo; y una fase irreversible, en la que, una vez superados ciertos umbrales fisiológicos y moleculares, a pesar de que ocurran cambios en las condiciones, el proceso de inducción floral continúa y lleva a la iniciación floral (Andrés & Coupland, 2012; Urbina, 2002).

Los factores ambientales, como la temperatura y el déficit hídrico, constituyen los principales reguladores de la floración en cítricos. En climas subtropicales o templados como el de nuestro país, las temperaturas por debajo de 15 °C activan la expresión del gen *CiFT*, homólogo del gen *Flowering locus T* (FT) en *Arabidopsis* (*Arabidopsis thaliana*) (Muñoz-Fambuena et al., 2012; Nishikawa et al., 2007, 2009). Adicionalmente, se ha establecido una correlación positiva entre la duración del período de frío y el número de flores que se generan (Bennici et al., 2021; Lovatt et al., 1988). En condiciones tropicales, donde no existen periodos fríos, el estrés hídrico es el principal factor que regula la inducción floral, activando también la expresión del gen *CiFT* (Chica & Albrigo, 2013). Posteriormente, el restablecimiento de las condiciones hídricas activa los genes que promueven la identidad floral del meristemo (Li et al., 2017).

La integración de señales internas y ambientales regula los cambios que determinan el destino del meristema. En *Arabidopsis*, el FT se expresa en las hojas como respuesta a días largos. Una vez sintetizada esta proteína, se transporta a través del floema hacia el meristema apical del tallo, donde ejerce su función inductora

(Corbesier et al., 2007). En el meristema, la proteína FT se une a la proteína Flowering locus D (FD). La interacción de FT y FD da lugar a un complejo heterodimérico funcional (Wigge et al., 2005). Este complejo FD/FT activa la transcripción de genes de la floración, entre ellos *Suppressor of overexpression of constans* (SOC1) y *Apetala 1* (AP1) involucrados en la iniciación floral. SOC 1 estimula la expresión de *Leafy* (LFY), otro regulador clave del proceso. Los genes LFY y AP1 se relacionan con la identidad floral del meristemo, promueven la formación de primordios florales y aseguran el desarrollo de los órganos reproductivos (Blázquez et al., 2011). Este modelo molecular, enfocado en especies anuales como *Arabidopsis*, también ha sido documentado en especies leñosas perennes, como los cítricos. En cítricos, las bajas temperaturas y/o déficit hídrico estimulan la expresión de genes homólogos a FT, como *CiFT3* (Agustí et al., 2022). La proteína CiFT3 es transportada hacia el meristemo, donde forma un complejo funcional con CsFD, homólogo de FD. Este complejo regula la expresión de *CsSOC1*, *CsAP1* y *CsLFY*, siguiendo una vía de señalización homóloga a la descrita en *Arabidopsis* (Muñoz-Fambuena et al., 2019).

Una de las formas en que la planta responde a los diversos tipos de estrés asociados a la inducción floral es a través de variaciones en la dinámica de las giberelinas, hormonas vinculadas a la inhibición de la inducción floral. El estrés causado por déficit de agua o por temperaturas bajas genera una disminución en la actividad de las raíces, lo que reduce la producción de giberelinas en las raíces y su transporte hacia la parte aérea de la planta, favoreciendo así la inducción floral y expresión del gen *CiFT* (Davenport, 1990; Nishikawa et al., 2007; Spiegel-Roy & Goldschmidt, 1996).

El principal factor endógeno que controla la floración en los cítricos es la presencia de frutos en el árbol, siendo las giberelinas sintetizadas por estos, el grupo hormonal más fuertemente asociado a la inhibición de la floración (Agustí, 2012; Davenport, 1990; Muñoz-Fambuena et al., 2011, 2012). La cantidad de frutos presentes en el árbol influye directa e indirectamente en el número de yemas que seguirán un camino reproductivo. De manera indirecta, la presencia de frutos en el árbol reduce o inhibe la intensidad de las brotaciones de verano y otoño, por lo que se reduce el número de nuevas yemas, las cuales tienen mayor capacidad de inducirse en comparación con las formadas en la primavera previa (Verreynne & Lovatt, 2009). Además, la presencia del fruto altera la distribución de los tipos de brotes que se van a formar, favoreciendo la formación de yemas vegetativas en lugar de yemas reproductivas. Como resultado, los brotes reproductivos sin hojas, como las inflorescencias y flores solitarias,

disminuyen considerablemente, al igual que los brotes reproductivos mixtos (Agustí, 1980; Guardiola et al., 1982; Martínez-Fuentes et al., 2010).

Posteriormente, cuando llega el otoño, los frutos que se encuentran en la etapa final del desarrollo (fase III), iniciando el cambio de color, inhiben de forma directa el proceso de inducción floral de las yemas, efecto que es independiente de la especie y de las condiciones ambientales (Martínez-Fuentes et al., 2010). Se ha observado en naranja 'Washington' navel (W. navel), que, durante la maduración de frutos, específicamente durante el cambio de color, los niveles de giberelinas GA₁ y GA₄ disminuyen en el flavedo, pero aumentan en la corteza del tallo. Esto sugiere que existe un traslado de giberelinas desde el fruto hacia las ramas durante el periodo inductivo (Gambetta et al., 2012).

La alta carga de frutos inhibe la inducción floral al suprimir la expresión de los genes *CiFT* y *SOC1*, afectando negativamente la floración (Muñoz-Fambuena et al., 2011). La expresión del gen *CiFT* permanece baja y constante durante el periodo de inducción floral en brotes con frutos, mientras que, en brotes sin frutos, la expresión de *CiFT* aumenta significativamente en hojas y yemas. Como consecuencia, debido al efecto del fruto, la expresión de los genes *AP1* y *LFY* también se ve considerablemente reducida en las yemas, y a su vez, se estimula la expresión de los genes inhibidores *Terminal Flower 1 (TFL1)* y *Flowering locus C. (FLC)*, tanto en las yemas como en las hojas, genes encargados de mantener el meristemo vegetativo (Muñoz-Fambuena et al., 2012). En cítricos como la naranja 'Valencia' (*C. sinensis*) se ha observado que, durante el periodo inductivo, la presencia de frutos eleva los niveles de sustancias tipo giberelinas GA₁-GA₃ y GA₄-GA₁₉ en los pedicelos, lo cual se correlaciona negativamente con la floración subsiguiente (Plummer et al., 1989). También en la mandarina 'Satsuma' se ha encontrado que los altos niveles de GA₁₊₃ en las hojas, están negativamente correlacionados con la floración futura (Koshita et al., 1999). A nivel productivo, se ha demostrado que la aplicación de GA₃ realizada en otoño-invierno reduce la floración posterior (Gravina et al., 1997). Esto puede explicarse porque, la aplicación de GA₃ en plantas con baja carga de frutos, reduce la expresión del gen *CiFT* durante el periodo inductivo, así como de los genes *LFY* y *AP1*. Esto reafirma el rol de las giberelinas como inhibidoras de la inducción y diferenciación floral en *Citrus*, generando un efecto similar al causado por la presencia de frutos (Goldberg-Moeller et al., 2013; Goldschmidt & Monselise, 1972; Muñoz-Fambuena et al., 2012).

El momento de cosecha también es un factor que influye en la inducción floral, ya que un retraso en la cosecha extiende el periodo de permanencia del fruto en el árbol,

incrementando su efecto negativo sobre la floración, tanto de manera global como localizada. Este efecto implica que una carga media de frutos puede afectar la floración siguiente si se retrasa su cosecha, lo que ha sido evidenciado en el tanger 'Ortanique' (*C. sinensis* x *C. reticulata*), donde un solo fruto cada 100 nudos inhibió la floración tras un retraso de 45 días en la cosecha, mientras que más de tres frutos en la misma proporción fueron suficientes para reducir la floración, independientemente del momento de la cosecha (Gravina et al., 2004).

El papel del ácido abscísico (ABA) en la inducción floral de los cítricos sigue siendo un tema controversial, ya que los estudios realizados hasta la fecha han mostrado resultados contradictorios (Gravina, 2014). En condiciones de estrés hídrico, que favorecen la floración, se ha observado que los niveles de ABA en las hojas aumentan y este aumento coincide con una mayor expresión del gen *CiFT*, relacionado con la floración. Esto indica que el ABA podría desempeñar un papel en la regulación de la floración bajo condiciones de estrés (Chica & Albrigo, 2013; Endo et al., 2018; Gómez-Cadenas et al., 2000; Koshita & Takahara, 2004). Okuda (2000) reportó que en la variedad alternante 'Aoshima', los árboles sin frutos presentaban mayores concentraciones de ABA en las hojas que aquellos con frutos. En mandarina Satsuma, los niveles endógenos de ABA en los brotes aumentaron durante la inducción floral promovida por bajas temperaturas, en paralelo con la expresión de *CiFT3*, y la aplicación exógena de ABA provocó una acumulación transitoria de *CiFT3*, correlacionada con la intensidad de floración observada (Endo et al., 2018). De manera similar, en limón, el déficit hídrico incrementa los niveles del ABA y la expresión del gen *FT*, indicando que esta hormona podría actuar como mediador al vincular las señales de estrés hídrico y la activación de la transición floral (Li et al., 2017). Sin embargo, en un estudio realizado en mandarina Satsuma, no se encontraron diferencias significativas en los niveles de ABA en las hojas de ramas con o sin frutos durante el periodo inductivo (Koshita et al. 1999). Por otro lado, el mismo autor demuestra que el anillado de ramas (corte de la corteza para interrumpir el flujo de nutrientes por el floema), aumenta las concentraciones de ABA en las hojas y aumenta la floración en la primavera siguiente. No existen evidencias concluyentes sobre el papel exacto de esta hormona en la inducción floral de los cítricos, pero podría estar asociada con la floración (Gravina, 2014).

Por otra parte, Shalom et al. (2014), sugieren que el ABA podría ser transportado desde los frutos hacia las yemas, ya que las yemas de los árboles con frutos presentan mayores niveles de ABA que las de los árboles sin frutos. Sin embargo, la síntesis de

ABA, es mayor en las yemas de árboles sin frutos, lo que indica que el ABA no se produce localmente en las yemas en árboles con frutos, sino que proviene de una fuente externa, probablemente de los frutos. Esto puede estar reflejando el estrés impuesto por la presencia del fruto en el brote, o por la sobrecarga de frutos en el árbol (Muñoz-Fambuena, Mesejo, Agustí et al., 2013; Muñoz-Fambuena, Mesejo, Reig et al., 2013). También se reportó que la concentración de ABA y su isómero t-ABA en las hojas, tallos y yemas de los árboles con frutos era significativamente mayor, lo que sugiere que el ABA está asociado con la inhibición de la floración debido al estrés causado por la sobrecarga de frutos (Shalom et al., 2014). Este hallazgo coincide con García-Luis et al. (1986), quienes encontraron que la aplicación de ABA en las yemas de mandarina Satsuma redujo tanto la brotación como la floración, indicando un efecto inhibitorio de esta hormona.

Las auxinas, particularmente el ácido indolacético (AIA) y las citoquininas (CK), también se han asociado con la regulación de la inducción floral en cítricos (Haim et al., 2021; Muday & DeLong, 2001; Sanyal & Bangerth, 1998). El AIA se transporta de forma polar desde los órganos en desarrollo hacia el tallo, estableciendo señales que mantienen la dominancia apical y determinan la distribución del crecimiento. En cítricos, la presencia del fruto intensifica este transporte polar de auxinas y reduce la liberación de AIA en las yemas cercanas, lo que podría estar inhibiendo la floración; al eliminar el fruto, este transporte disminuye y se liberan las yemas, favoreciendo la inducción floral (Haim et al., 2021; Shalom et al., 2014). Estos resultados concuerdan con la hipótesis de Bangerth (2006), quien propuso que el flujo descendiente de auxinas desde el fruto restringe la competencia de las yemas por recursos y limita su transición al estado reproductivo.

Por otro lado, las CK, producidas mayormente en las raíces y transportadas hacia los brotes, actúan como señales promotoras de la actividad meristemática y de la transición floral (Corbesier et al., 2003; Hegele et al., 2006; Kinet et al., 1993; Sanyal & Bangerth, 1998). En *Arabidopsis* se ha demostrado un aumento significativo de las CK tanto en hojas como en el meristemo apical durante la floración (Corbesier et al., 2003). En cítricos, se han observado fluctuaciones de CK endógenas relacionado tanto al estado juvenil como adulto de las plantas (Hendry et al., 1982), así como diferencias entre las yemas vegetativas y florales (Lifeng et al., 1987). En condiciones *in vitro*, las yemas laterales de limonero pueden inducir la floración bajo regímenes que favorecen cambios en los niveles de CK, al suplementar CK y sacarosa a temperaturas inductivas (Tisserat et al., 1990). Además, se ha estudiado que la aplicación exógena de

reguladores que incrementan el efecto citoquinínico se ha utilizado como estrategia para estimular la inducción floral en especies tropicales y subtropicales (Hegele et al., 2006). Las auxinas y las CK actúan de manera antagónica en el control de la activación y el destino de las yemas. Mientras que el AIA reprime el desarrollo y la activación de yemas laterales, las CK contrarrestan este efecto, promoviendo su crecimiento y transición al estado reproductivo (Shimizu-Sato et al., 2009). En cítricos, una señal auxínica intensa reduce la capacidad de las yemas para inducirse, pero el aumento de CK puede mitigar este efecto, restaurando la capacidad inductiva; sin embargo, niveles muy excesivos de CK favorecen el desarrollo de brotes vegetativos (Corbesier et al., 2003; Haim et al., 2021; Muday & DeLong, 2001).

En conjunto, las giberelinas, auxinas y citoquininas integran señales ambientales y endógenas en un balance hormonal, que posiblemente determine de manera cuantitativa la capacidad de las yemas para inducir la floración (Agustí et al., 2022).

Los aspectos nutricionales no han sido directamente asociados a la inducción floral de yemas. Sin embargo, aunque las reservas de carbohidratos acumuladas en el árbol no tienen un efecto directo sobre la inducción floral, podrían influir en ella de manera cuantitativa. Es probable que estas reservas proporcionen la energía necesaria para la diferenciación de las yemas florales (Martínez-Fuentes et al., 2010; Monerri et al., 2011; Spiegel-Roy & Goldschmidt, 1996). Por ejemplo, en el caso de la naranja Salustiana, durante el período de inducción floral no se encuentran diferencias significativas en la acumulación de carbohidratos en las hojas en los años de alta y baja carga de frutos, que resultaron respectivamente en baja y alta intensidad de floración. Esto reafirma que los carbohidratos no juegan un papel fundamental en la inducción floral de los cítricos (Monerri et al., 2011). Aunque no se considera a los carbohidratos como factores desencadenantes de la inducción floral, existe consenso en que los árboles cítricos requieren un nivel mínimo de azúcares para que ocurra la diferenciación floral y la floración.

La acumulación de almidón en las raíces de los cítricos disminuye considerablemente en años con alta carga de frutos, lo que afecta el funcionamiento del sistema radicular y reduce los niveles de nutrientes como nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K) en las hojas. Sin embargo, no se ha logrado controlar la carga en aquellos árboles que tienden a la alternancia productiva, mediante aplicaciones con las cuales se intenta mantener los niveles adecuados de nutrientes, lo que indica que estos nutrientes no serían un factor principal en el proceso de inducción floral (Gravina, 2014).

En cuanto al N, si bien se ha citado como un nutriente asociado a la promoción de la floración, tampoco se ha encontrado una relación clara. En ramas con frutos, no se observa una disminución notable de nitratos ($\text{NO}_3\text{-N}$) en las hojas cuando los frutos comienzan a cambiar de color. Por otro lado, en ramas sin frutos, los niveles de formas reducidas de nitrógeno, como el amoníaco o el amonio, tienden a aumentar. Esta variación en el nitrógeno podría ser más bien una señal metabólica y no una regulación directa de la nutrición (Martínez-Fuentes et al., 2010). Además, aunque la aplicación de urea foliar en árboles con bajo contenido de nitrógeno muestra un efecto positivo sobre la floración, en árboles con suficiente nitrógeno no se observa un aumento en la floración con el mismo tratamiento (Lovatt et al., 1988).

2.3.2 Diferenciación floral y floración

La diferenciación de la yema floral en los cítricos implica transformaciones morfológicas y anatómicas significativas en el meristema. Estas modificaciones comienzan con el ensanchamiento y el aplanamiento del domo del meristema apical, que inicialmente tiene una forma cónica, un proceso que coincide con la iniciación de los primordios de los sépalos. Es un proceso que se desarrolla en una secuencia acrópeta; inicialmente se forman los verticilos externos, como los sépalos y pétalos, seguidos por los estambres y carpelos. Sin embargo, durante la fase inicial, después de la inducción floral y antes de la brotación, no se observan cambios visibles en las yemas y meristemas de los cítricos. Según Lord y Eckard (1985), las primeras alteraciones microscópicas en los meristemas de la naranja *W. navel* ocurren cuando se produce el hinchamiento de las yemas, en el mes de enero en el hemisferio norte, aunque estos cambios solo se perciben a nivel microscópico cuando comienza la extensión del brote. Además, los mismos autores hallaron que este proceso es reversible si se aplica ácido giberélico (GA_3) hasta la etapa en la que se forman los primordios de los sépalos. Finalmente, con la antesis de las primeras flores se inicia la floración (Lord & Eckard, 1985).

Los meristemas pueden seguir tres posibles caminos de desarrollo: (1) permanecer latentes (sin brotar), o brotar, dando lugar a (2) brotes vegetativos (con crecimiento indeterminado), o (3) brotes florales (con crecimiento determinado) o brote mixto (con crecimiento indeterminado). El destino que siga un meristemo depende de los factores ambientales y de la expresión de ciertos genes que influyen directamente en su desarrollo. Para que el meristemo se diferencie en una flor es necesaria la expresión de los genes florales *LFY* y *AP1* (Busch et al., 1999; Ng & Yanofsky, 2001; Peña et al., 2001; Wagner et al., 1999). El gen *Terminal Flower 1* (*TFL 1*) actúa en la

yema como represor de esos genes, y el gen *Centroradialis* (*CEN*), va a mantener indeterminado el meristemo, o que su destino sea vegetativo (Mohamed et al., 2010; Pnueli et al., 1998). La represión del gen *LEF*, provoca que tampoco se exprese *AP1* en el meristemo, lo que ocasiona que el meristemo siga un camino vegetativo; asimismo, se genera una acumulación de giberelinas, hormonas inhibidoras de la floración (Yamaguchi et al., 2014).

En cítricos el tipo de brote puede clasificarse dependiendo de la presencia de hojas y flores que contenga. Brotes únicamente reproductivos sin hojas, se denominan solitarios o inflorescencias si presentan una a múltiples flores. Los brotes que contienen flores y hojas, pueden clasificarse en brotes terminales, si contienen una única flor en posición apical, o en brotes mixtos, si contienen dos o más flores y hojas. Por último, los brotes que únicamente contienen hojas se denominan vegetativos (Gravina, 2014). La cantidad final de flores y hojas que presentan los brotes depende tanto de la cantidad de primordios que se originen en la yema como de la posibilidad de desarrollarse o abscisionar previo a formarse completamente (Agustí, Mesejo & Reig, 2020).

La distribución relativa de los diferentes tipos de brotes depende de la regulación interna de los niveles hormonales y de las reservas de carbohidratos en la planta (Agustí, 1986). La velocidad de desarrollo de las flores está influenciada tanto por la temperatura del aire como por la ubicación de la flor dentro de la inflorescencia y la presencia de hojas. Las flores situadas en posición apical tienen una mayor dominancia sobre las flores basales, lo que provoca que estas florezcan antes. En cambio, la presencia de hojas retrasa su brotación (Lord & Eckard, 1985). Los brotes mixtos, tienden a brotar más tarde, por lo que se desarrollan a temperaturas más altas, lo que favorece el crecimiento de ovarios más grandes y aumenta las probabilidades de que estos cuajen (Lovatt et al., 1984).

2.3.3 Dominancia apical

La yema apical limita el crecimiento de las yemas laterales, lo que se traduce en una menor formación de brotes laterales. Este proceso está regulado por un mecanismo complejo, señales químicas que afectan el equilibrio hormonal, involucrando tanto su síntesis como su transporte, y aspectos nutricionales. La inhibición de la brotación en yemas laterales se debe principalmente a los altos niveles de auxinas (AIA) en la yema apical, junto con un contenido limitado de sacarosa, que se acumula en dicha yema (Mason et al., 2014). Al eliminar la yema apical, las yemas axilares van a tener mayor probabilidad de brotar, porque se reduce la concentración de AIA en el tallo, y a su vez

favorece un mayor contenido de sacarosa. La reducción del AIA disminuye la concentración de estrigolactonas (SL), hormonas que estimulan la expresión del gen represor de la brotación *Branched1* (*BRC1*) y aumenta la concentración de citoquininas en las yemas axilares, estimulando la división celular y promoviendo la salida de la latencia de las yemas (Aguilar-Martínez et al., 2007; Dun et al., 2012; Müller & Leyser, 2011). El crecimiento continuo del primordio del brote axilar se mantendrá incluso si se restablecen los niveles de AIA y sacarosa en el tallo, siempre que los niveles de giberelinas, que son estimulados por el AIA, continúen promoviendo el alargamiento del primordio y el transporte de auxina desde la yema, lo que genera un equilibrio necesario para el crecimiento del brote (Cao et al., 2023; Moreno, 2023).

Un factor determinante de la brotación y floración de los cítricos es la edad y posición de las yemas. Se ha observado que las yemas más jóvenes y apicales presentan una mayor capacidad para brotar y florecer en comparación con las yemas que se encuentran en crecimientos más viejos o en posición basal (Guardiola et al., 1982); en los árboles la floración se concentra predominantemente en la parte externa de la copa. Estudios más recientes confirman esta tendencia al demostrar que la madera más joven brotó y floreció más. Asimismo, se evidenció mayor brotación y floración en los nudos situados más cerca del ápice (Blasco Moncho, 2023). Desde el punto de vista hormonal, el AIA presenta una concentración más alta en el floema de los entrenudos más cercanos a la base. Esta auxina, transportada de manera polar desde la yema apical, reduce la expresión del gen *Pin-Formed 1* (*PIN1*) en las yemas basales. Dicho gen codifica una proteína encargada del transporte polar de AIA y, por lo tanto, de su redistribución local. Cuando el gen *PIN1* se encuentra reprimido, las yemas no pueden liberar AIA de forma eficiente, permanecen suprimidas y ven limitada su capacidad tanto para brotar como para florecer (Blasco Moncho, 2023). Aunque independientemente de su posición en la rama, todas las hojas producen la señal de inducción, es decir, se da la expresión del gen *FT* por igual, no todas las yemas responden del mismo modo. De hecho, solo aquellas que logren producir la señal del gen *LFY*, gen relacionado con la diferenciación floral, continuarán el proceso hacia la formación de flores. Este hallazgo sugiere que en cítricos el transporte polar de AIA desde las yemas apicales actúa como un mecanismo inhibidor de la diferenciación floral en las yemas basales, aunque se haya recibido la señal de inducción desde la hoja (Blasco Moncho, 2023). Estos resultados coinciden con lo reportado por Marzal et al. (2025), quienes demostraron que, en condiciones de dominancia apical o de fruto, las yemas basales permanecen suprimidas por la inhibición de genes relacionados con la división celular (*CYCB2*), la biosíntesis de auxina (*YUCCA4*, *TRN2*) y su transporte (*PIN3*), lo que impide la activación de *LFY*.

incluso cuando está presente la señal inductora de *FT*. Además, es de destacar que en los críticos la diferenciación floral de las yemas laterales no se inicia durante el crecimiento estacional hasta que la yema terminal del brote ha completado su diferenciación floral (Abbott, 1935; Nir et al., 1972).

3 IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Uno de los principales desafíos en la citricultura es comprender en qué medida los frutos en desarrollo inhiben la brotación y la floración en las estaciones subsiguientes. A pesar de los avances en la comprensión de los mecanismos que regulan la inducción floral en cítricos, la mayoría de los estudios se han realizado en mandarinas y naranjas. Sin embargo, el limón presenta floración en todos sus flujos de brotación (primavera, verano y otoño) y, por lo tanto, además de la producción de invierno, presenta una cosecha extemporánea en primavera-verano, condición que ha sido escasamente abordada. No existe información publicada acerca del efecto diferencial que tienen los frutos de cosecha de invierno y los de verano sobre la brotación y floración de los distintos flujos de brotación.

En este contexto, surge la necesidad de determinar si los frutos de cosecha de invierno y los de cosecha de verano afectan de manera similar o diferente a las yemas que brotan en la primavera y en el verano-otoño. Por otro lado, como se desconoce si las yemas florales que brotan en el período de verano-otoño fueron inducidas previamente en otoño-invierno y permanecieron latentes debido a la dominancia apical de la especie, o si la inducción floral ocurre en un período más cercano a la brotación de verano-otoño, también es necesario conocer si la posición de las yemas (apical vs lateral) puede influir significativamente en su capacidad de brotar y florecer. Comprender esta relación es fundamental para desarrollar estrategias que permitan optimizar el manejo agronómico y maximizar la eficiencia de producción. En este trabajo se analizó el efecto que tiene la edad del fruto en la inhibición de la brotación y floración del limonero Eureka, altamente refluorescente, en el flujo de brotación de primavera y de verano-otoño.

3.1 Hipótesis

- Los frutos de limón de cosecha de invierno, que se encuentran en fase III del desarrollo durante el período inductivo (invierno), inhiben más fuertemente la floración de primavera que los frutos de cosecha de verano.
- Los frutos de limón de cosecha de verano inhiben más fuertemente la brotación de primavera que aquellos de cosecha de invierno.
- Los frutos de cosecha de verano inhiben más fuertemente la brotación y floración de verano-otoño que aquellos de cosecha de invierno.
- La yema apical presenta mayor brotación y floración que las yemas laterales.

3.2 Objetivos

El objetivo general del trabajo fue determinar el efecto del estado de desarrollo del fruto del limonero Eureka en las brotaciones y floraciones de primavera y de verano-otoño.

Los objetivos específicos fueron:

- Determinar el efecto del fruto de cosecha de invierno y del fruto de cosecha de verano sobre la brotación y floración de primavera
- Determinar el efecto del fruto de cosecha de invierno y del fruto de cosecha de verano sobre la brotación y floración de verano – otoño
- Determinar el efecto de la posición de la yema (apical o lateral) sobre la brotación y floración de primavera y de verano-otoño.

4 METODOLOGÍA

El experimento se realizó en árboles de limón de la variedad Eureka [*Citrus limon* (L.) *Burm. f. var limon*], injertados sobre naranjo Agrio [*Citrus x aurantium* L. *var aurantium*], ubicados en el departamento de San José, (34°38'46.7"S 56°43'41.6"W). La instalación del experimento se realizó entre el 10 y 11 de abril del año 2023 en 34 árboles localizados en dos filas contiguas del monte. Se seleccionaron 30 ramas sin frutos, 30 ramas con frutos de 56 mm de diámetro en promedio (50-70 mm) y 60 ramas con frutos de 44 mm de diámetro en promedio (40-50 mm), con el objetivo de que los frutos se encontraran, respectivamente en fase III y en fase II durante el periodo inductivo (invierno). Adicionalmente, para el muestreo de frutos se marcaron en 4 filas contiguas 150 ramas con frutos de 50-70 mm y 360 ramas con frutos de 40-50 mm. En todos los casos, las ramas presentaron entre 10 y 13 nudos, y las ramas con frutos tenían entre 1 y 2 frutos, promediando 1,2 frutos por rama.

Se establecieron 4 tratamientos: (SF) ramas sin frutos, (CFi) ramas con frutos en fase III en invierno, (CFv) ramas con frutos en fase II en invierno y en fase III en verano y (CFv-R) ramas con frutos en fase II en invierno y sin frutos en verano (Tabla 1). Las ramas del tratamiento CFi se cosecharon el 11/09/2023. La mitad de las ramas con frutos en fase II en invierno y fase III en verano, se cosecharon el 19/12/2023, previo a la brotación de verano, constituyendo el tratamiento con frutos de cosecha de verano removidos (CFv-R), y la otra mitad se cosechó el 31/01/2024, dando lugar al tratamiento CFv.

Tabla 1

Tratamientos realizados en el limonero Eureka injertado sobre naranjo Agrio, ciclo productivo 2023-24

Tratamientos	Identificación
Ramas sin frutos	SF
Ramas con frutos en fase III en invierno	CFi
Ramas con frutos en fase II en invierno y en fase III en verano	CFv
Ramas con frutos en fase II en invierno y sin frutos en verano	CFv-R.

4.1 Evaluaciones

En todos los tratamientos se evaluó la brotación y floración de primavera, verano y otoño en las 30 ramas seleccionadas. La brotación de primavera se determinó cada 20-30 días, entre el 12/10/2023 y el 19/12/2023, y la de verano-otoño entre el 27/12/2023 y el 19/04/2024 (Figura 1). En la evaluación de la brotación de primavera se consideraron los nudos generados en la primavera anterior (crecimiento 1) (Figura 2) y en aquellas ramas que presentaron brotación de verano-otoño, también se cuantificaron los nudos generados en dicha estación (crecimiento 2), (Figura 3). En la evaluación de la brotación de verano-otoño se cuantificaron además los nudos generados en la primavera siguiente (crecimiento 3), (Figura 4). En cada nudo se cuantificaron el número y tipo de brotes y su constitución (número de hojas y flores presentes). En cada rama evaluada se identificaron la yema apical y las yemas laterales; a la yema apical se le asignó el número 1, continuando con la numeración creciente hacia la base de la rama.

Figura 1

Cronograma del experimento: instalación, evaluación de primavera y evaluación de verano-otoño

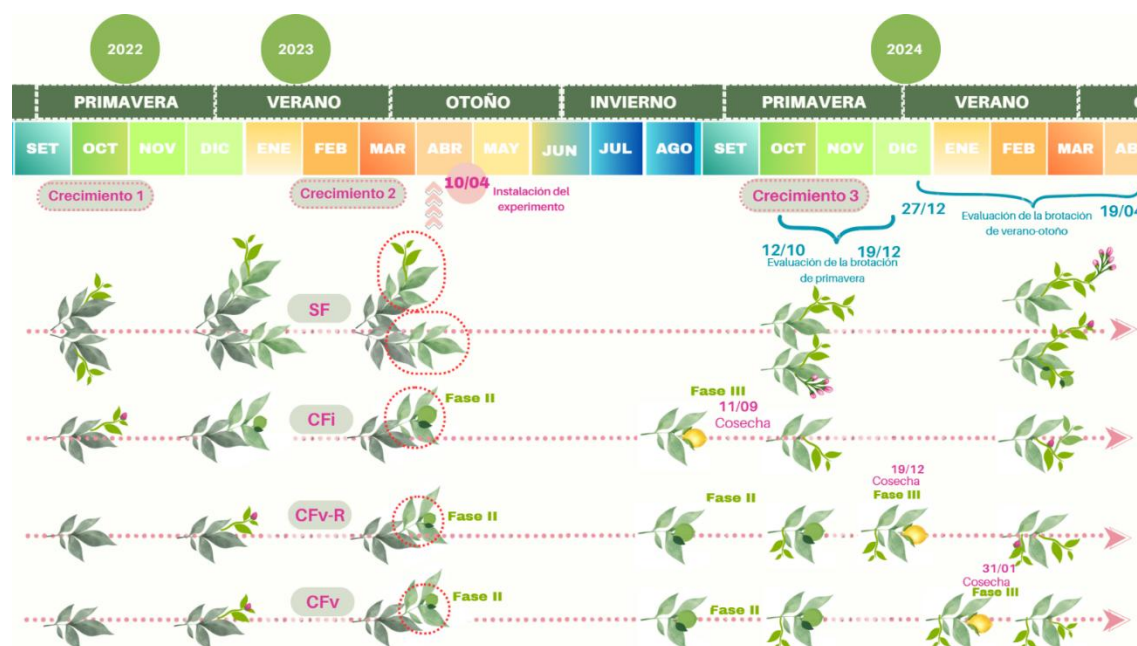
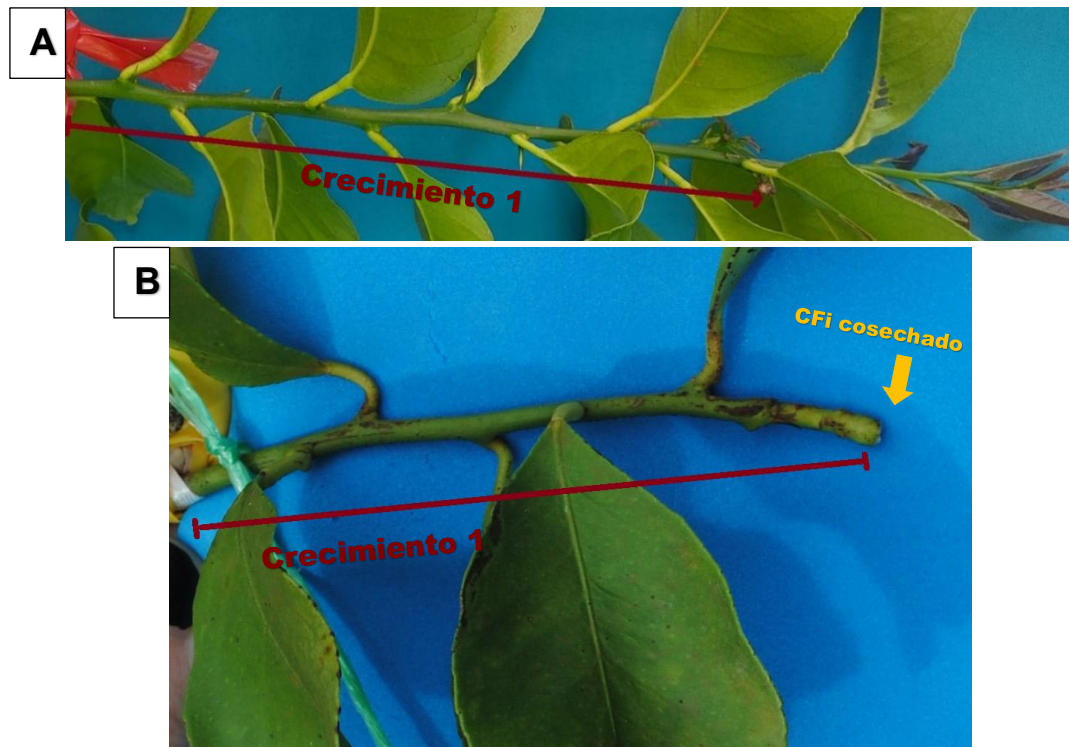


Figura 2

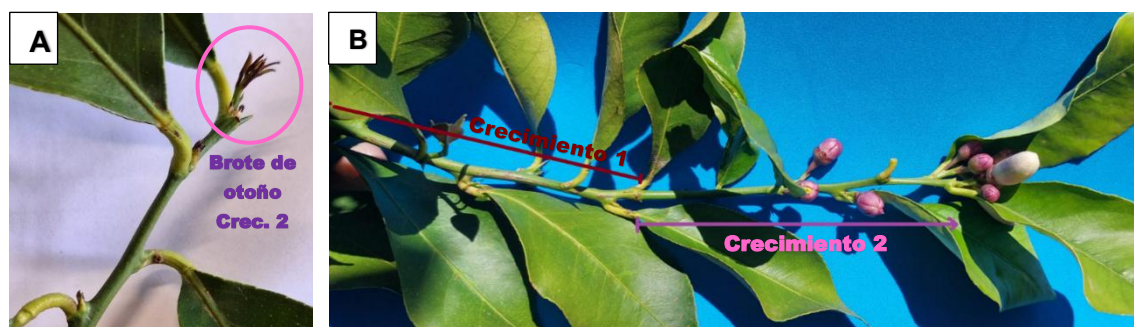
Crecimiento 1 en ramas del tratamiento sin frutos (A) y con frutos de invierno (B)



Nota. El crecimiento 1 corresponde a la primavera 2022 y el registro se hizo en la primavera 2023.

Figura 3

Ramas del tratamiento sin frutos con crecimiento 1 (primavera 2022) y crecimiento 2 (otoño 2023)



Nota. (A) Crecimiento 1 (primavera 2022) sobre el que se generó un brote de otoño (crecimiento 2), observado en el otoño 2023. (B) Crecimiento 1 (primavera 2022) y crecimiento 2 (otoño 2023), sobre los que se generaron nuevos brotes en la primavera 2023, observado en la primavera 2023.

Figura 4

Rama del tratamiento sin frutos con crecimiento 1, crecimiento 2 y crecimiento 3



Nota. Crecimiento 1 (primavera 2022) sobre el que se generó un brote en el otoño 2023 (crecimiento 2), y sobre este último se evidencian dos brotes generados en la primavera 2023 (crecimiento 3), rama observada en el verano 2023.

Para cada tratamiento se determinó la intensidad de floración (flores cada 100 nudos y flores cada 100 nudos brotados) y de brotación (brotes cada 100 nudos), y la intensidad de cada tipo de brotes (vegetativos, reproductivos y mixtos cada 100 nudos y cada 100 nudos brotados). Adicionalmente, para las yemas apicales y laterales correspondientes a cada tratamiento, se calculó la proporción de nudos brotados, el número de brotes por nudo, el número de flores y el número de hojas. También se calculó la proporción de cada tipo de brote ubicado en yemas apicales y laterales. En los tratamientos con presencia de fruto, se consideró yema apical, aquella ubicada inmediatamente después del pedúnculo, y yema lateral, a la segunda y tercera en posición consecutiva respecto a la primera.

En los tratamientos que presentaban frutos (CFi, CFv y CFv-R), en los meses de abril, mayo, junio, julio, agosto, octubre, diciembre y enero se muestrearon 30 ramas por tratamiento para evaluar el diámetro y el color de los frutos. El diámetro se determinó en la zona ecuatorial del fruto con un calibre digital (Truper). El color se determinó con un colorímetro digital (PCE-TCR 200), realizando dos mediciones en la zona ecuatorial de cada fruto. Se utilizó el sistema CIELab, que describe el color mediante tres coordenadas: L*, que representa la luminosidad en una escala de 0 (negro) a 100

(blanco), a^* que indica la posición en el eje verde - rojo, con valores negativos hacia el verde y positivos hacia el rojo, y b^* , que expresa la ubicación en el eje azul - amarillo, con valores negativos hacia el azul y positivos hacia el amarillo. A partir de estas variables se calculó el croma ($C = \sqrt{a^2 + b^2}$), que expresa la intensidad o saturación de color, y el ángulo Hue ($Hue^\circ = \arctan(b/a)$), que indica el tono o matiz (Pathare et al., 2013) y el índice de color para cítricos ($ICC = (1000 \times a^*) / (L^* \times b^*)$), el cual permite integrar las variables cromáticas en un único valor para evaluar objetivamente la matriz externa del fruto (Jiménez-Cuesta et al., 1981).

4.2 Diseño y análisis estadísticos

Se realizó un diseño de parcelas al azar, utilizando una rama como unidad experimental y entre 30 y 40 repeticiones por tratamiento (SF, CFi, CFv, CFv-R). Adicionalmente, con el fin de determinar el efecto de la posición de la yema en la brotación, se incluyó un segundo factor de interés, correspondiente a la posición de la yema (apical y lateral).

Las variables continuas que presentaron distribución normal (diámetro ecuatorial del fruto y las variables de color L, a, b, C, Hue e ICC) se analizaron con modelos lineales generales. Las variables que no presentaron distribución normal (intensidad de brotación, intensidad de floración, intensidad de diferentes tipos de botes) se analizaron con modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), asumiendo distribución Poisson para los conteos y, en los casos en que se detectó sobredispersión, distribución binomial negativa. Los efectos fijos del modelo se evaluaron mediante análisis de varianza o devianza (generalización del ANAVA para los GLMM) y las comparaciones múltiples de medias se realizaron mediante la prueba de Tukey ($p < 0,05$). Los datos se expresan como media $\pm$ error estándar.

En el análisis específico de yemas apicales y laterales (yemas 2 y 3 después de la apical) se registró para cada nudo, la proporción de nudos brotados, el número de brotes por nudo, el número de flores y el número de hojas producidas. Primero se ajustó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) que incluía la condición (con y sin riego; ya que al momento del registro se notaron problemas con la cinta de riego en algunos de los árboles evaluados), los tratamientos, la posición de la yema y todas las interacciones como efectos fijos, mientras que el árbol se consideró como efecto aleatorio. Dado que la condición y sus interacciones no resultaron estadísticamente significativas, se optó por un modelo más sencillo, en el cual se incluyeron como efectos fijos el tratamiento, la posición de la yema y su interacción, y como efecto aleatorio el

árbol, para contemplar la variabilidad intrínseca entre individuos. La proporción de nudos brotados se ajustó a un modelo mixto con distribución binomial, mientras que los brotes y flores por nudo brotado se analizaron con modelos de distribución Poisson, lo que supone para esos datos que la varianza sea aproximadamente igual a la media (equidispersión). En el caso de las hojas por nudo brotado se detectó sobredispersión (varianza era mayor a la media). Se evaluaron distintas alternativas para corregirla y la única que logró convergencia fue el modelo quasi-Poisson, que mantiene la misma estructura de media y el enlace logarítmico que con el modelo Poisson, pero incorpora un parámetro de dispersión $\phi > 1$, que evita la subestimación de los errores estándar y, por tanto, inferencias poco confiables (Di Rienzo et al., 2017). Dado que en los tratamientos CFv y CFv-R la brotación fue muy baja, prácticamente 0, por lo que no había datos suficientes para incorporarlos al modelo, el análisis se realizó únicamente en los tratamientos CFI y SF.

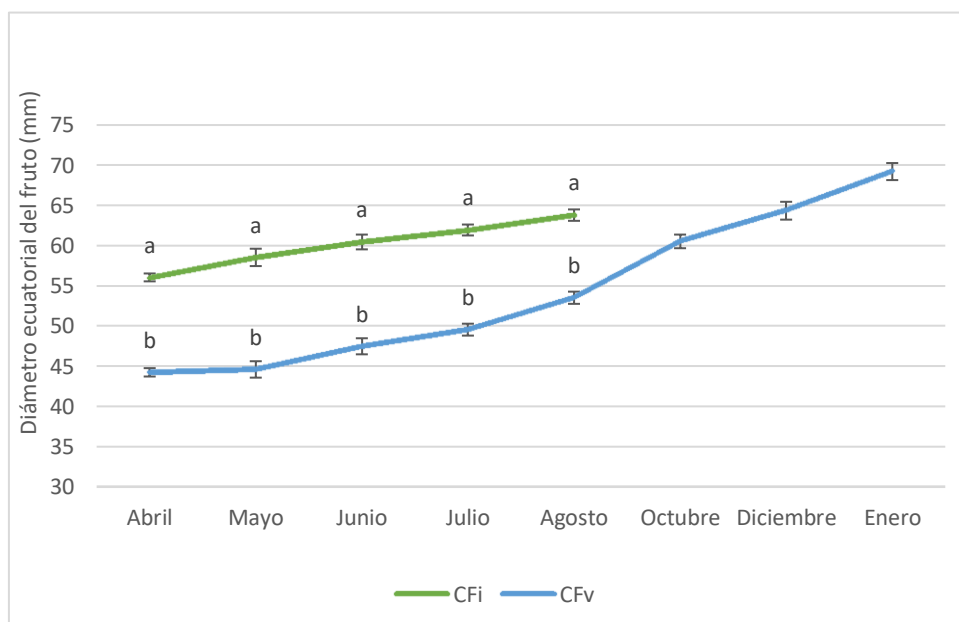
5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Características de los frutos

Los frutos de cosecha de invierno presentaron un diámetro ecuatorial significativamente mayor al de los frutos de cosecha de verano, durante el periodo evaluado (Figura 5). Esto se corresponde con la etapa del ciclo en la que se encontraba cada uno, los primeros, correspondientes a la brotación de primavera, y los segundos, a la brotación del verano siguiente. Los frutos de cosecha de invierno, presentaron todos los meses una coloración significativamente más avanzada que los de cosecha de verano, tal como se demuestra para todas las variables de color (Figura 6 A-D).

Figura 5

Evolución del diámetro ecuatorial de frutos de cosecha de invierno (CFi) y de verano (CFv)



Nota. Ciclo productivo 2023-24, los datos representan la media $\pm$ error estándar. Letras diferentes en cada fecha indican diferencias estadísticamente significativas (Tukey, $p \leq 0,05$).

Durante la maduración, la clorofila de la cáscara se degrada y aumenta la acumulación de carotenoides, que son los principales pigmentos responsables de la coloración de los frutos cítricos (Wang et al., 2018). La disminución del color verde, determinada por el incremento de la variable a^* , que cambió de negativo a positivo, indica que los frutos de ambos tratamientos se vuelven menos verdes a medida que avanza la maduración. Sin embargo, el viraje de color se dio más temprano en los frutos

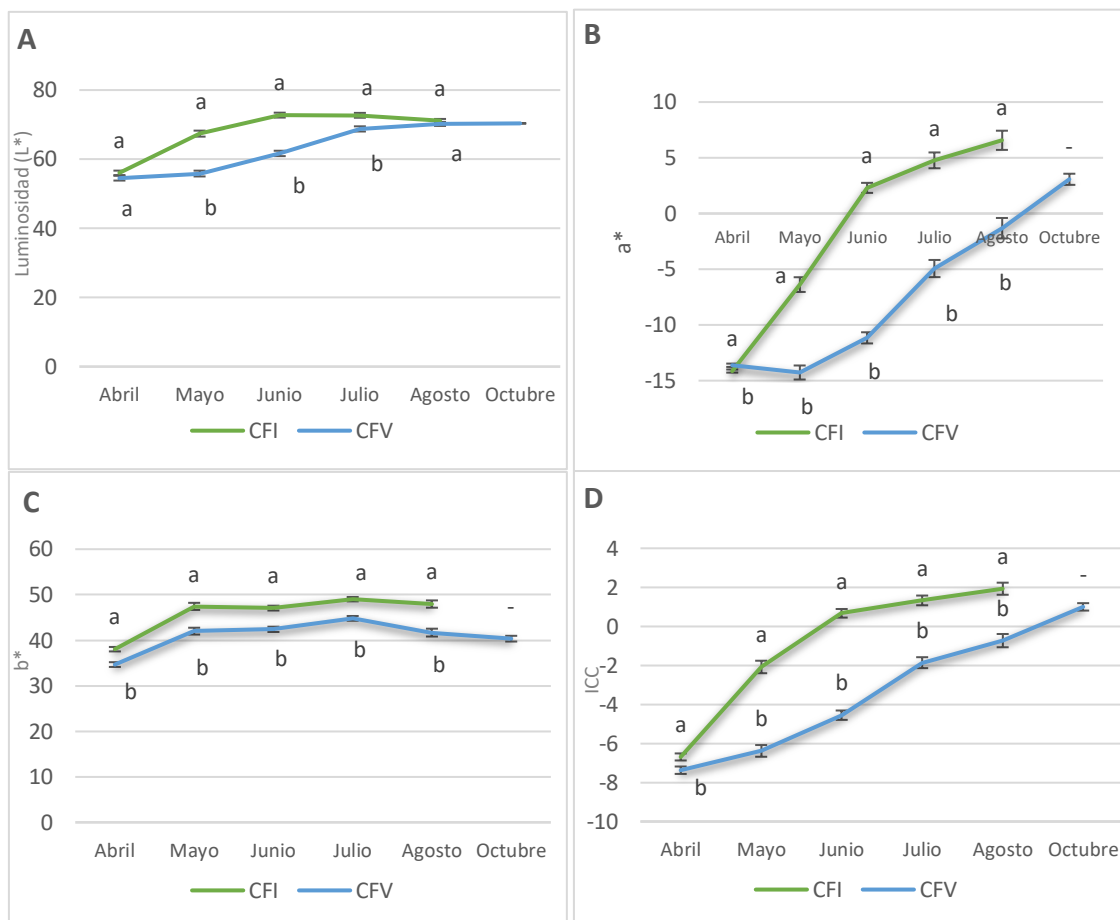
del tratamiento CFi que en los de CFv (Figura 6 B). A su vez, se registró el incremento del color amarillo, representado por el aumento de la variable b^* (Figura 6 C).

La transición de tono verde a amarillo suele comenzar cuando la temperatura mínima desciende a unos 10,5 °C, y los días comienzan a acortarse, lo que provoca una pérdida progresiva de la clorofila (Manera et al. 2012). Eso se reflejó en los valores registrados en las diferentes variables de color evaluadas en los frutos de ambos tratamientos, pero en mayor medida en los del tratamiento CFi, que se encontraban en una etapa más avanzada del crecimiento. Los frutos de ambos tratamientos incrementaron su luminosidad (L^*) con la maduración (Figura 6 A). En los frutos de cosecha de invierno, este aumento continuó hasta julio y luego se mantuvo alto; los frutos de cosecha de verano presentaron valores más bajos, pero el L^* continuó aumentando hasta agosto, donde no se observaron diferencias significativas con respecto a los frutos de cosecha de invierno. Sin embargo, al considerar la variable b^* , los frutos del tratamiento CFi presentaron diferencias significativas todos los meses, desarrollando tonos amarillos más intensos que los del tratamiento CFv (Figura 6 C).

El ICC involucra las variables L^* , a^* , b^* para describir la calidad visual y se correlaciona fuertemente con la madurez (Cubero et al., 2016). En el experimento, el ICC pasó de negativo a positivo al madurar (Figura 6 D), debido al cambio en la variable a^* y estuvo sincronizado con el aumento de las variables L y b . Los valores de Croma/Saturación y ángulo Hue confirman estos resultados (Anexo, Figuras A1 y A2).

Figura 6

Evolución del color de los frutos de cosecha de invierno (CFi) y de verano (CFv)



Nota. (A) Variable L^* , (B) variable a^* , (C) variable b^* y (D) variable índice de color para cítricos (ICC), determinadas con colorímetro digital (sistema CIELab) durante el periodo de abril a octubre. Letras diferentes en cada fecha indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para cada mes (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar.

Al momento de la cosecha, el tamaño de los frutos de invierno y los que fueron cosechados previo a la brotación de verano (CFv-R) no presentaron diferencias significativas. Por el contrario, los frutos de cosecha de verano (CFv), que permanecieron un mes y medio más en el árbol, presentaron un tamaño significativamente mayor que los de los otros dos tratamientos (Tabla 2). En cuanto a las variables de color evaluadas, el valor de a^* fue significativamente mayor en los frutos del tratamiento CFi, seguido de los del CFv-R, y alcanzó el menor valor en los de CFv. El valor de b^* también fue más alto para los frutos del tratamiento CFi, disminuyendo significativamente en los otros dos tratamientos. Estos resultados indican una mayor pérdida del tono verde por degradación de clorofilas y una coloración más amarilla en los frutos de cosecha de invierno. Como consecuencia, el croma (C), que representa la

saturación del color, el ICC, fueron mayores en los frutos del CFi y el Hue fue menor, con diferencias significativas entre los tres tratamientos, indicando diferencias en el color que alcanzaron los frutos al momento de la cosecha.

Tabla 2

Diámetro ecuatorial (Diam) y variables de color evaluadas al momento de la cosecha

Trat	Diam (mm)	Color					
		L	A	B	C	Hue	ICC
CFi	63,79±1,00b	71,11±0,35a	6,57±0,34a	47,95±0,60a	48,42±0,61a	82,21±0,51c	1,93±0,13a
CFv-R	64,34±0,92b	69,89±0,32a	3,12±0,31b	36,25±0,55b	36,42±0,56b	85,28±0,47b	1,20±0,12b
CFv	69,22±1,55a	69,96±0,55a	1,11±0,52c	36,23±0,93b	36,37±0,94b	88,49±0,79a	0,37±0,21c

Nota. Los frutos de cosecha de invierno (CFi) fueron cosechados en setiembre (11/09/2023), los frutos de cosecha de verano removidos (CFv-R), al inicio del verano, en diciembre (19/12/2023) y los de cosecha de verano (CFv), en enero (31/01/2024). Letras diferentes para cada variable evaluada indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar.

En términos generales, los frutos de cosecha de invierno adquirieron un color más intenso, saturado, menos verde y más amarillo que los de cosecha de verano. Los frutos del tratamiento CFv presentaron una evolución más lenta y progresiva en el tiempo y lograron menor color que los del tratamiento CFi. Esto es debido al momento de maduración de cada uno, ya que las temperaturas bajas estimulan el cambio de color. Este proceso está muy relacionado con el equilibrio hormonal entre las giberelinas (GA), el ácido abscísico (ABA) y el etileno. Las GAs son exportadas desde el flavedo de los frutos y actúan inhibiendo el cambio de color; su presencia prolongada mantiene el estado verde mediante la promoción de la síntesis de clorofila y la inhibición de su degradación. Por el contrario, los niveles de ABA se incrementan durante la maduración externa del fruto, favoreciendo el desverdizado, actuando en las rutas de expresión génica relacionadas con la maduración del fruto (Gambetta, 2009; Rodrigo et al., 2013). El ABA también podría actuar aumentando la sensibilidad al etileno, es decir, que actuarían de forma coordinada en la promoción del viraje de color, mientras que las GAs y el AIA parecen tener un efecto inhibitor (Rodrigo et al., 2013). Este cambio hormonal en el fruto puede afectar las yemas próximas. Se ha demostrado que los frutos en desarrollo, especialmente los que aún no han completado su maduración externa, siguen siendo una fuente activa de GAs, que pueden ser transportadas a través del floema hacia las yemas cercanas, inhibiendo la inducción floral (Muñoz-Fambuena et al., 2012).

5.2 Brotación de primavera

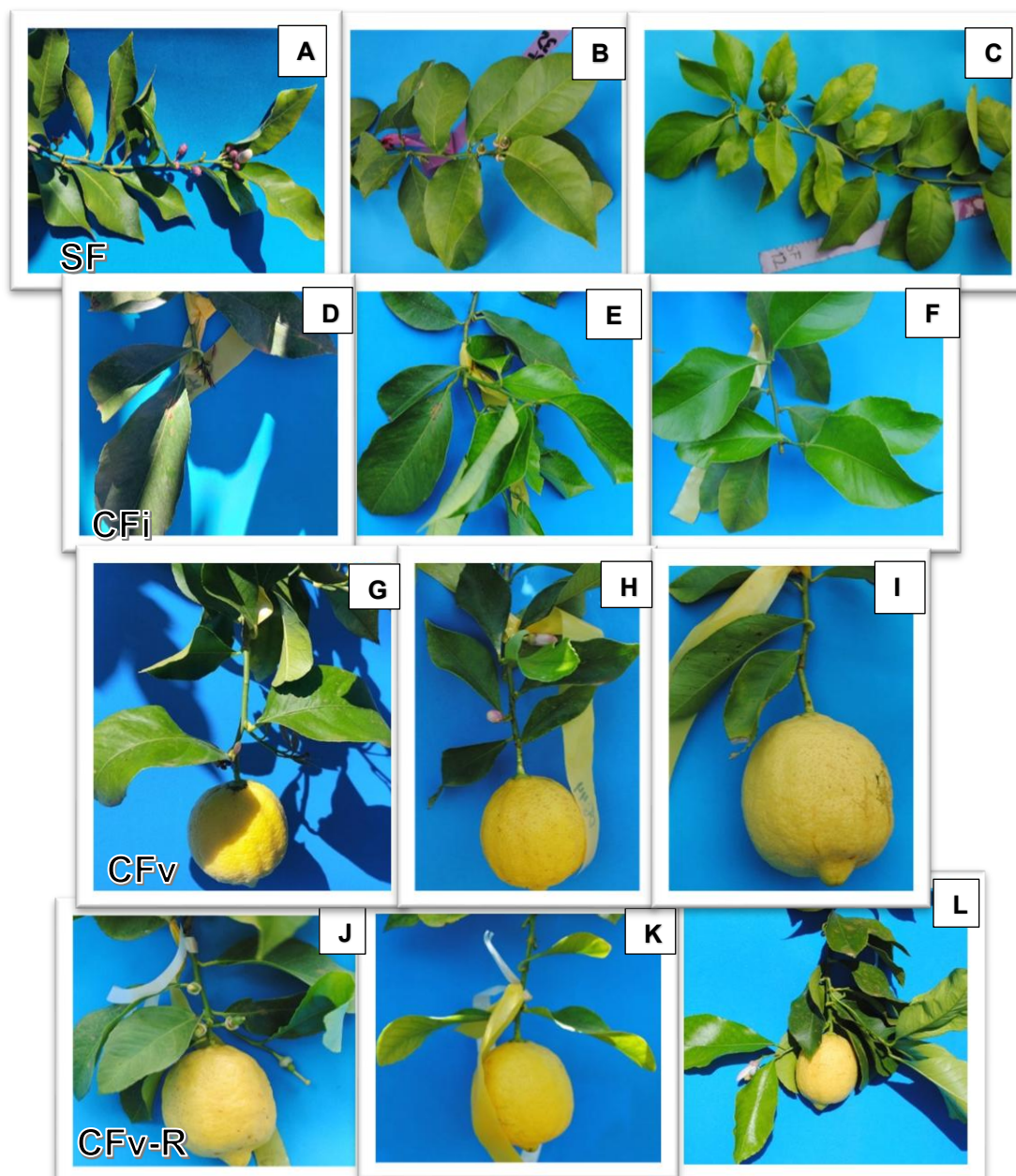
La brotación de primavera (Figura 7), generada sobre el crecimiento de la primavera anterior (crecimiento 1) se presenta en las Figuras 8 y 9. Considerando que las ramas que presentaron brotación de otoño (crecimiento 2) fueron muy pocas en los tratamientos SF y CFi, y no hubo brotes de otoño en las ramas de los tratamientos CFv-R y CFv, la mayoría de los nudos evaluados corresponde a la primavera anterior. La diferencia entre la brotación sobre el crecimiento de la primavera anterior y sobre la suma de ambos (crecimiento de primavera anterior + crecimiento de otoño) fue mínima. Debido a la alta frecuencia de valores iguales a cero en las distintas variables medidas sobre el crecimiento 2, no se pudo realizar análisis estadístico para comparar la brotación sobre este crecimiento. Por este motivo, la información correspondiente a la brotación y floración registrada sobre el crecimiento 2 se presenta en el Anexo (Tablas A1 y A2).

Las ramas con frutos (CFi, CFv-R y CFv-) mostraron una menor intensidad de brotación y floración (cada 100 nudos) que las ramas sin frutos (SF) (Figura 8A). La reducción de la brotación fue significativamente mayor en las ramas con frutos de cosecha de verano, que permanecieron durante toda la brotación (CFv y CFv-R), que en aquellas que tuvieron fruto durante el invierno, pero se cosechó previo a la brotación de primavera (CFi). Los resultados evidencian el efecto directo de paradormición que ejercen los frutos sobre las yemas durante la primavera (tratamientos CFv y CFv-R), (Martínez-Fuentes et al., 2010). Aunque los frutos de cosecha de invierno (CFi) también afectaron de forma negativa la brotación, el impacto fue menor que en los tratamientos CFv-R y CFv. Para el caso del tratamiento CFi, la presencia del fruto hasta 1-2 meses antes de la brotación podría haber reducido la capacidad de almacenar reservas para la brotación, dado que, de acuerdo a Monerri et al. (2011), la menor disponibilidad de carbohidratos y nutrientes minerales en las estructuras vegetativas podría limitar la activación de las yemas, incluso cuando el fruto ya no está presente. La floración también fue significativamente mayor en el tratamiento sin frutos (SF) que en los tratamientos con frutos de invierno y de verano (Figura 8A). Esto puede atribuirse a un balance hormonal durante el período de inducción floral, con predominio de las GAs, interviniendo también el ABA, CK y auxinas (Agustí et al., 2022; Bangerth, 2006). Asimismo, a nivel molecular, la presencia de frutos reduce la expresión de genes involucrados en la inducción floral, como *CiFT* y en la diferenciación floral, como *LEAFY* y *AP1* (Muñoz-Fambuena et al., 2011, 2012).

Con respecto a la floración cada 100 nudos brotados (Figura 8B), las ramas SF presentaron significativamente mayores valores que las ramas CFi y CFv. Por otro lado, las ramas CFv-R, no se diferenciaron significativamente de las ramas SF ni de las CFv, pero tuvieron mayor intensidad de floración que ramas CFi. Aunque CFv y CFv-R no presentaron diferencias significativas entre ellos, el tratamiento CFv-R mostró una tendencia a una mayor floración cada 100 nudos brotados. La diferencia en el número de flores por nudo brotado registrada entre estos tratamientos no sería un efecto esperable, ya que en la primavera ambos se encontraban en la misma situación, porque aún no se había removido el fruto de verano en CFv-R. Dicho resultado sería esperable, si previo a la evaluación se hubiera retirado el fruto en ese tratamiento, ya que la cosecha temprana permite que los nudos brotados presenten mayor proporción de flores. Esto fue observado en el tangor 'Ortanique', donde la remoción temprana del fruto liberó parcialmente la inducción floral reprimida (Gravina et al., 2004).

Figura 7

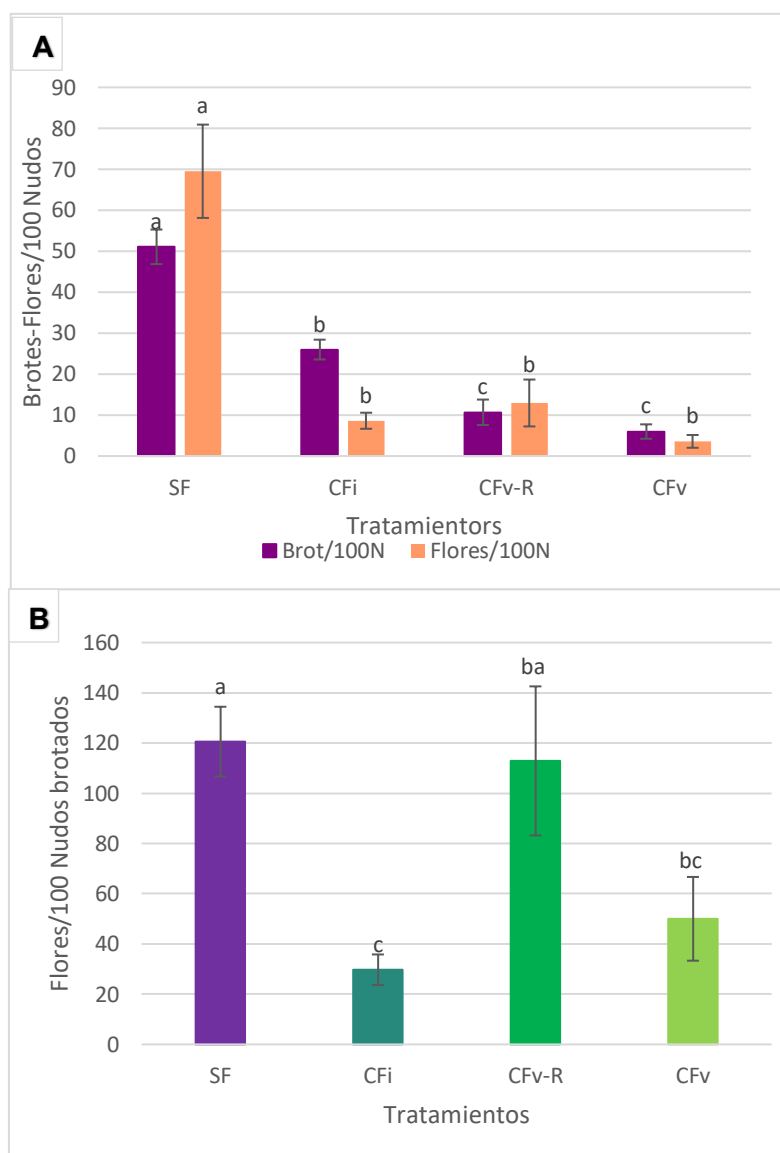
Brotación de primavera en los cuatro tratamientos evaluados entre octubre y diciembre de 2023



Nota. (A, B, C) tratamiento sin frutos (SF), (D, E, F) tratamiento con frutos de invierno (CFi), (G, H, I) tratamiento con frutos de verano (CFv) y (J, K, L) con frutos de verano a remover (CFv-R).

Figura 8

Intensidad de brotación y floración (A) y de flores cada 100 nudos brotados (B)



Nota. Datos registrados en la primavera 2023 sobre el crecimiento 1 (primavera 2022) en ramas sin frutos (SF), con frutos de invierno (CFi), con frutos de verano (CFv) y con frutos de verano a remover previo a la brotación de verano (CFv-R). Letras diferentes para cada variable indican diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar.

Los resultados de brotación de primavera reflejan claramente el impacto del fruto sobre el comportamiento de las yemas, tanto en términos de capacidad de emitir brotes como de su destino morfológico. El marcado contraste entre las ramas con y sin frutos pone en evidencia el rol inhibitor del fruto sobre la brotación de primavera. Los tratamientos con fruto de cosecha de verano (CFv y CFv-R) mostraron una reducción significativa de la brotación, resultado consistente con el efecto de paradormición, en

donde el fruto en desarrollo provoca una dominancia sobre las yemas cercanas, bloqueando su activación. Con respecto a la floración, si bien en términos generales la presencia de frutos redujo la intensidad de floración, la floración por nudo brotado tendió a ser más fuertemente inhibida por los frutos cosechados en invierno, es decir, por aquellos que se encontraban en la fase III de crecimiento durante el período inductivo.

En Figura 9 se presentan los brotes reproductivos sin hojas (flores solitarias + inflorescencias), los reproductivos mixtos (brotes terminales + mixtos) y los vegetativos (brotes únicamente con hojas), analizados cada 100 nudos (brotes/100N), y cada 100 nudos brotados (brotes/100N brotados) generados sobre el crecimiento 1 (primavera 2022). Similar a los resultados de intensidad de brotación y floración, la intensidad por tipo de brote evidencia el impacto que ejerce el fruto y el período en que este permanece en la rama sobre el destino reproductivo o vegetativo de las yemas.

Con respecto a los tipos de brotes cada 100 nudos, las ramas SF presentaron la mayor cantidad de brotes reproductivos, superando significativamente a las del resto de los tratamientos. Por otro lado, las ramas de los tratamientos SF y CFi presentaron significativamente mayor intensidad de brotes vegetativos que las ramas con frutos de verano. Para el caso del número de brotes mixtos cada 100 nudos, el tratamiento SF presentó mayor intensidad que el tratamiento CFv y los tratamientos con CFi y CFV-R presentaron valores intermedios (Figura 9A). Al analizar los brotes reproductivos sin hojas cada 100 nudos brotados, se mantuvieron las diferencias significativas entre los tratamientos SF y CFi, y los tratamientos CFv y CFv-R presentaron valores intermedios. En contraste con la medición cada 100 nudos, donde los tratamientos SF y CFi presentaron significativamente mayor intensidad de brotes vegetativos sin diferencias estadísticas entre ambos, al considerar el número de brotes vegetativos de los nudos brotados, es decir, al quitar el efecto de la paradormición de yemas, el tratamiento CFi generó significativamente más brotes vegetativos por nudo brotado que el SF. En el caso de los brotes mixtos cada 100 nudos brotados, no hubo diferencias significativas para ninguno de los tratamientos.

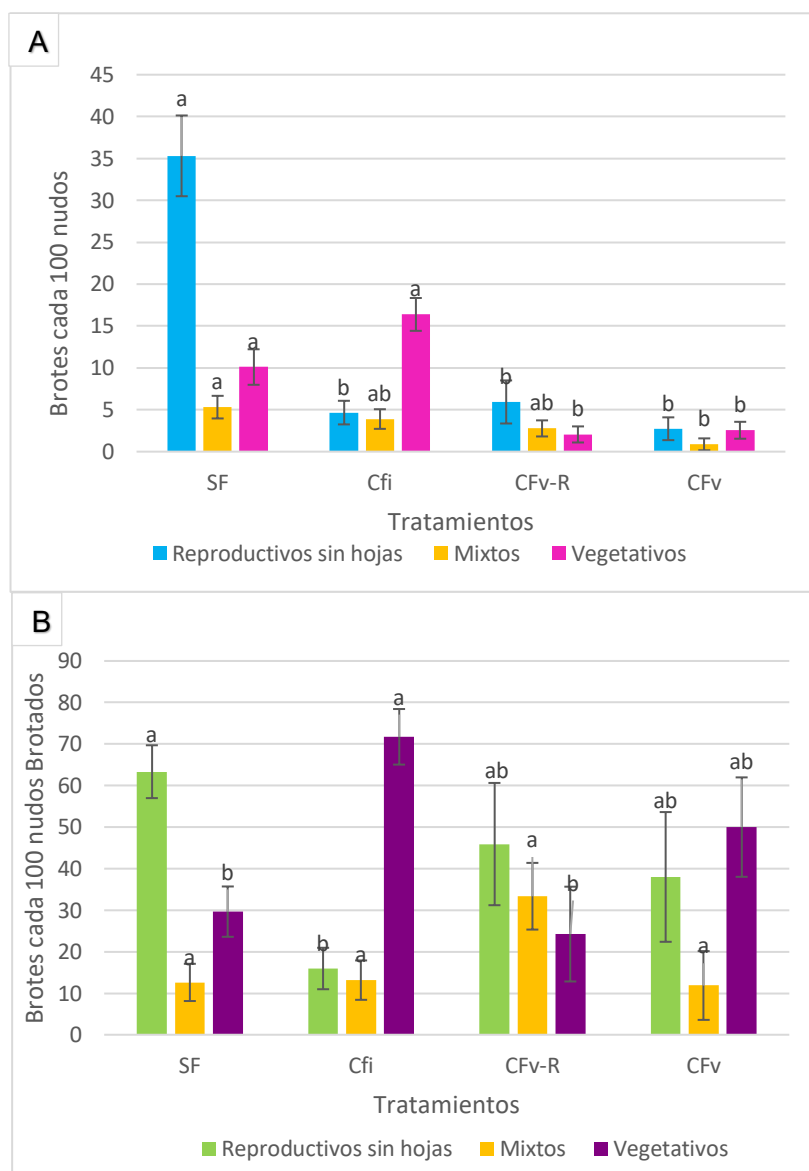
De las pocas ramas que tenían crecimiento 2, en las ramas sin frutos, los resultados son similares a lo que ocurrió en el crecimiento 1. Por el contrario, las ramas con frutos de cosecha de invierno solo presentaron brotes reproductivos y vegetativos (50 % cada uno de ellos). Tabla A2.

En términos generales, en ausencia de una fosa altamente demandante por recursos y de señales inhibitoras como las que emite el fruto, las yemas tienen mayor

probabilidad de activarse y diferenciarse hacia estructuras reproductivas. La presencia del fruto en diferentes momentos fenológicos generó un leve efecto diferencial sobre la intensidad de floración por nudo brotado, posiblemente debido a la combinación entre la alta demanda de recursos para la maduración y la emisión de hormonas durante las etapas de desarrollo del fruto. Los frutos de cosecha de invierno, que estaban en fase III durante el periodo inductivo (CFi), tendieron a disminuir la intensidad de floración cada cien nudos brotados en mayor medida que los frutos que se encontraban en fase II (CFv y CFv-R) durante ese periodo. Esto sugiere que el fruto en un estado más avanzado de su desarrollo (fase III) durante el invierno, tiende a tener un efecto inhibitor mayor en la inducción floral que los frutos que se encontraban en un estado de desarrollo más joven (fase II) durante el invierno. La inducción floral es promovida por las bajas temperaturas del otoño-invierno, meses antes de la brotación, periodo en el cual el fruto de cosecha de invierno aún permanecía en el árbol, ya que fue retirado un mes antes de la evaluación de la brotación, y podría haber contribuido al transporte de GAs y AUX a la yema (Gambetta et al., 2012; Gravina, 1999; Martínez-Fuentes et al., 2010). Por otro lado, la presencia de frutos durante el periodo inductivo no solo inhibe la brotación general, sino que además desvía o tiene una tendencia a generar una brotación más vegetativa (Agustí, 1980; Guardiola et al., 1982).

Figura 9

Distribución de brotes cada 100 nudos (A) y cada 100 nudos brotados (B)



Nota. Datos registrados en la primavera 2023 sobre el crecimiento 1 (primavera 2022), en ramas sin frutos (SF), frutos de cosecha de invierno (CFi), con frutos de cosecha de verano (CFv) y con frutos de cosecha de verano a remover previo a la brotación de verano (CFv-R). Letras diferentes para cada variable indican diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar.

5.3 Brotación de yemas apicales y laterales en primavera

En la Figura 10 se identifican las yemas apicales (1) y laterales (2 y 3) para una rama sin fruto y para una rama con fruto. En la Figura 11 se presenta la proporción de yemas brotadas por tratamiento, que fue el único efecto significativo del análisis, dado que la interacción de la posición de la yema con el tratamiento no fue significativa y tampoco hubo efecto de la localización de la yema. La proporción de yemas brotadas fue mayor en los tratamientos SF y CFi, tratamientos que no presentaban frutos al momento de la brotación de primavera. Por el contrario, la brotación fue muy baja en los CFv y CFv-R, que aún tenían sus frutos presentes. Tal como se mencionó al describir los resultados de la brotación general de primavera (5.2.), la presencia del fruto inhibió la brotación por paradormición, actuando como una fosa altamente demandante de recursos y emitiendo señales inhibitorias. En la mayoría de los casos se observó un solo brote por nudo.

Figura 10

Yemas apicales y laterales de ramas del tratamiento sin fruto (A) y con fruto (B)

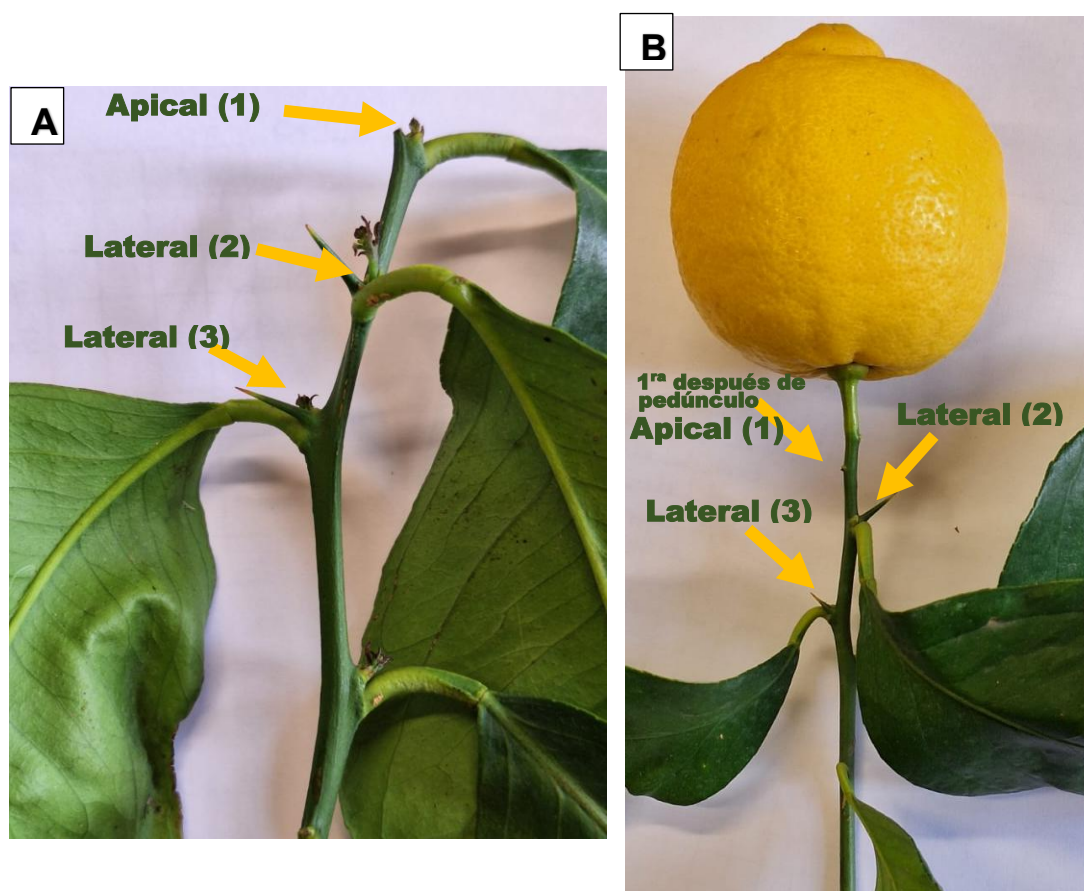
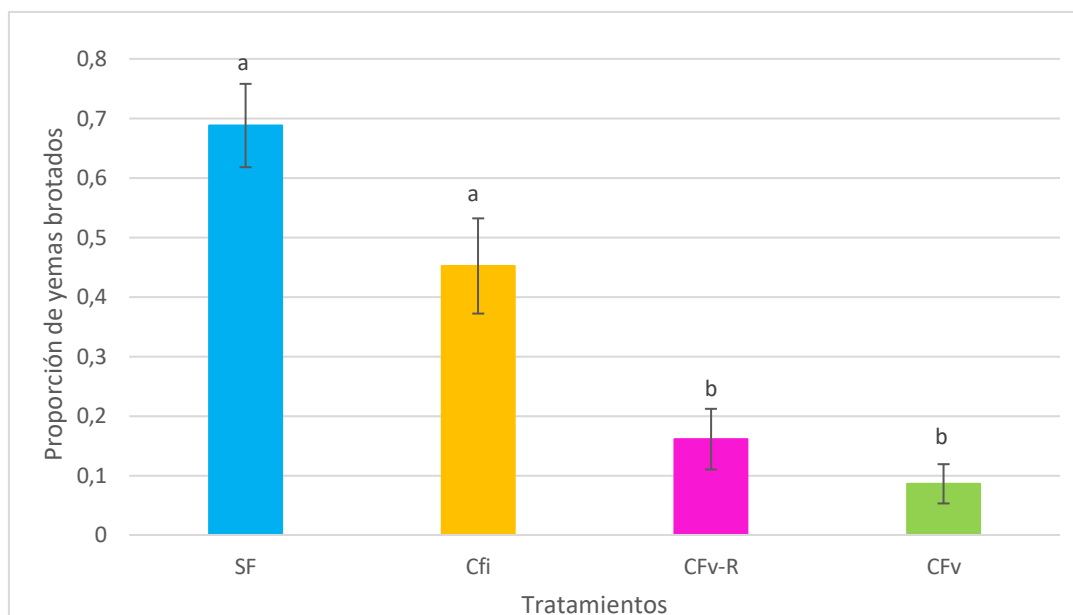


Figura 11

Proporción de las tres primeras yemas brotadas en primavera 2023 en cada tratamiento



Nota. Ramas sin frutos (SF), con frutos de cosecha de invierno (Cfi), con frutos de cosecha de verano (CFv) y con frutos de cosecha de verano a remover previo a la brotación de verano (CFv-R). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (SF, Cfi, CFv-R, CFv) (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar. No fue significativo ($p > 0,05$) el efecto de la interacción tratamiento $\times$ posición de la yema, ni la posición de la yema.

Dado que no hubo efecto de la posición de la yema en su capacidad de brotar, no se puede afirmar que, en las condiciones del experimento, se evidencie dominancia apical en estas ramas, como mencionan Guardiola et al. (1982) y Blasco Moncho (2023) en sus trabajos. La dominancia apical se relaciona con el transporte de auxinas desde la yema apical hacia la zona basal del tallo, lo que suprime la brotación de las yemas laterales, que interaccionan con otras hormonas como por ejemplo las CK. En este sentido, se ha reportado que las auxinas reducen la síntesis y el transporte de CK hacia las yemas, limitando su capacidad de activarse (Müller et al., 2015; Shimizu-Sato & Mori, 2001).

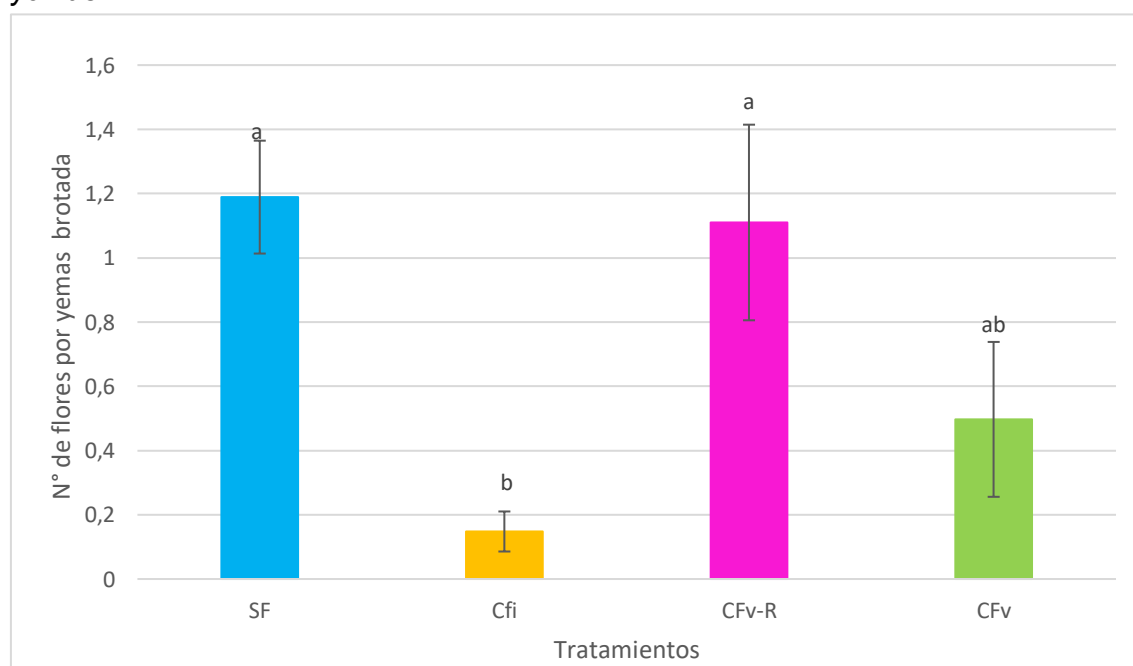
5.3.1 Flores por yema brotada

Con respecto a la variable flores por yema brotada, se encontró efecto del tratamiento y de la posición de la yema, pero no fue significativa la interacción entre ambos. En la Figura 12 se presentan las flores por yema brotada para cada tratamiento. Al igual que los resultados de la brotación general de primavera (5.2.), el tratamiento

CFi fue el que presentó el menor número de flores por yema, diferenciándose significativamente del tratamiento SF. Los tratamientos con frutos de verano, que se encontraban en fase II durante el invierno, presentaron valores intermedios, sin diferenciarse del tratamiento SF (Figura 12). A pesar de que el efecto de posición de la yema fue significativo, la prueba de Tukey ($p > 0,05$) no detectó diferencias estadísticas entre las medias marginales para estas tres primeras yemas de la rama, (apical, $0,344 \pm 0,119$, lateral 2, $0,607 \pm 0,185$ y lateral 3, $0,833 \pm 0,212$). Considerando esto, se presenta la comparación de medias de cada factor dentro de la posición de la yema y del tratamiento. A nivel de posición se observó que, la yema apical (1) y lateral 3 de las ramas CFi, presentaron significativamente menor número de flores que las de las ramas SF (Figura 13). Las yemas de los tratamientos CFv-R y CFv presentaron valores intermedios, sin diferenciarse de los valores obtenidos en las ramas del tratamiento SF. En el caso de las yemas laterales 2, no se encontraron diferencias entre tratamientos en la cantidad de flores por yema brotada (Figura 13).

Figura 12

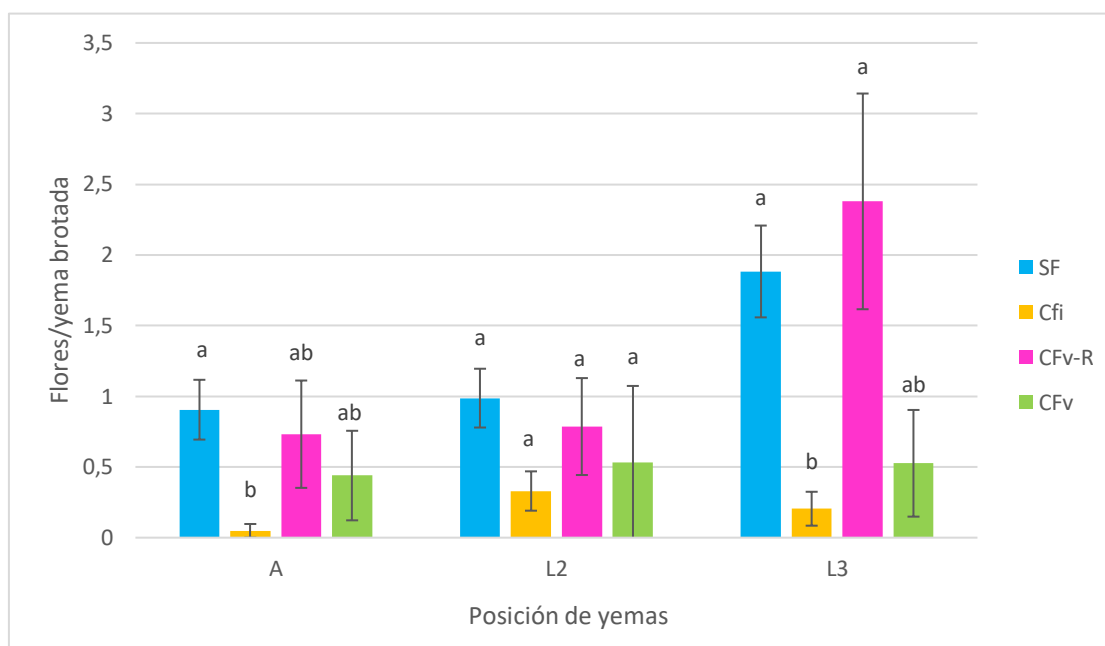
Número de flores por yema brotada en primavera 2023 considerando las tres primeras yemas



Nota. Ramas sin frutos (SF), con frutos de cosecha de invierno (CFi), con frutos de cosecha de verano (CFv) y con frutos de cosecha de verano a remover previo a la brotación de verano (CFv-R). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (SF, CFi, CFv-R, CFv), (Tukey $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar.

Figura 13

Número de flores por yema brotada apical (A) y laterales (L2 y L3), primavera 2023



Nota. Ramas sin frutos (SF), con frutos de cosecha de invierno (Cfi), con frutos de cosecha de verano (CFv) y con frutos de cosecha de verano a remover previo a la brotación de verano (CFv-R). Letras diferentes para cada posición de yemas, apical (A), lateral 2 (L2) y lateral 3 (L3), indican diferencias significativas entre tratamientos (SF, Cfi, CFv-R, CFv), (Tukey $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar.

A nivel de tratamiento, en ramas SF se encontraron diferencias significativas según la localización de la yema (Tabla 3). En este caso, la tercera yema presentó la mayor intensidad de floración, con el doble de flores respecto a las otras dos yemas (apical 1 y lateral 2). Esto sugiere que en este experimento, la yema lateral 3 en el tratamiento SF, tendría un mayor potencial reproductivo, lo que podría indicar que no estuvo expuesta a señales descendientes desde la yema apical, relacionadas con la redistribución de recursos y señales hormonales (Blasco Moncho, 2023; Marzal et al., 2025; Mason et al., 2014). Otra explicación podría ser que el limón Eureka podría tener una dominancia apical menos marcada, por lo que no se encontró un efecto inhibitorio de la yema apical sobre las dos laterales inmediatas. Por el contrario, en los tratamientos donde hubo un fruto durante el invierno, o sí este se encontraba presente durante la evaluación de primavera, la posición de la yema no mostró diferencia significativa en la floración.

Tabla 3

Número de flores por yema brotada correspondiente a yemas apicales y laterales, primavera 2023

Posición	SF	CFi	CFv-R	CFv
Apical (1)	0,91 ± 0,21 b	0,05 ± 0,05 a	0,73 ± 0,38 a	0,44 ± 0,32 a
Lateral (2)	0,98 ± 0,21 b	0,33 ± 0,14 a	0,79 ± 0,34 a	0,53 ± 0,54 a
Lateral (3)	1,88 ± 0,32 a	0,20 ± 0,12 a	2,38 ± 0,76 a	0,53 ± 0,38 a

Nota. Ramas sin frutos (SF), con frutos de cosecha de invierno (CFi), con frutos de cosecha de verano (CFv) y con frutos de cosecha de verano a remover previo a la brotación de verano (CFv-R). Letras diferentes para un mismo tratamiento indican diferencias significativas en la posición de la yema (Tukey $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar por posición y por tratamiento. La interacción tratamiento $\times$ posición de la yema no fue significativa ($p > 0,05$), pero dadas las diferencias encontradas a la interna de cada tratamiento, se presentan por separado.

5.3.2 Hojas por yema brotada

El número de hojas por yema brotada se analizó solamente para las ramas SF y CFi, que fueron los únicos tratamientos que generaron un número suficiente de brotes con hojas como para ajustar un modelo estadístico (Tabla 4). Para los tratamientos con frutos de verano (CFv y CFv-R), en los que la brotación de primavera fue extremadamente baja, no se pudo ajustar un modelo estadístico para su análisis. Al igual que para el caso de las flores, el número de hojas por yema brotada estuvo influenciado tanto por el tratamiento como por la posición de la yema, pero la interacción entre ambos no fue significativa. El número de hojas por yema brotada fue significativamente mayor en las del tratamiento CFi ($4,70 \pm 0,544$ a) que en las del tratamiento SF ($2,96 \pm 0,354$ b). Por otro lado, la yema apical presentó significativamente mayor número de hojas ($4,79 \pm 0,59$) que la yema lateral 3 ($2,78 \pm 0,48$), mientras que la yema lateral 2 presentó un valor intermedio ($3,90 \pm 0,52$), sin diferencias significativas con ninguna de ellas. Sin embargo, en las ramas CFi, no se alcanzó significancia estadística en esta variable (Tabla 4).

Tabla 4*Número de hojas por yema brotada apical y lateral en ramas con y sin frutos*

Posición	SF	CFi
Apical (1)	4,38 ± 0,77 a	5,24 ± 0,90 a
Lateral (2)	2,86 ± 0,57 ab	5,32 ± 0,96 a
Lateral (3)	2,07 ± 0,50 b	3,73 ± 0,90 a

Nota. Ramas sin frutos (SF) y con frutos de cosecha de invierno (CFi). Letras diferentes para un mismo tratamiento indican diferencias significativas en la posición de la yema (Tukey $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar por posición y por tratamiento. La interacción tratamiento $\times$ posición de la yema no fue significativa ($p > 0,05$), pero dadas las diferencias encontradas a la interna de cada tratamiento, se presentan por separado.

Los resultados del número de flores y de hojas generadas en cada yema, teniendo en cuenta tanto los tratamientos, como la localización de la yema en la rama, muestran una vez más el efecto inhibitorio de la presencia del fruto al momento de la inducción floral (invierno), sobre la floración, tal como se discutió anteriormente (Agustí, Mesejo, Muñoz-Fambuena et al., 2020; Agustí, Mesejo & Reig, 2020; Agustí et al., 2022; Muñoz-Fambuena et al., 2011). Por otro lado, los resultados sugieren un menor efecto represor de los frutos que se encuentran en fase II durante el invierno.

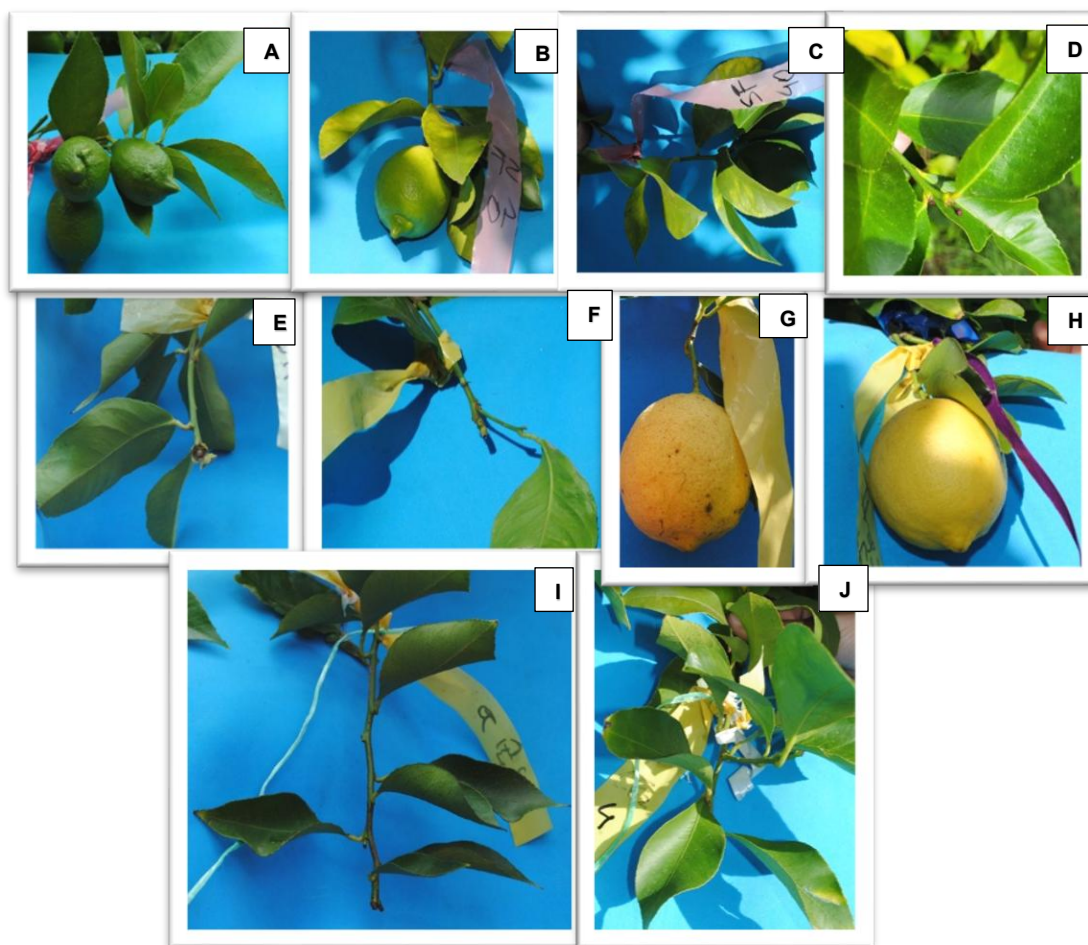
5.4 Brotación de verano-otoño

La brotación de verano y otoño de 2023-2024 fue extremadamente baja en los tratamientos SF y CFi, y no hubo brotación en los tratamientos CFv y CFv-R (Figura 14). Por este motivo, la información correspondiente a esta brotación y floración solo se presenta de forma descriptiva, ya que no fue posible realizar un análisis estadístico con los pocos datos obtenidos (Tabla 5). El experimento se realizó en el tercer año consecutivo de sequía del país. Si bien el cuadro contaba con riego localizado, es altamente probable que el sistema no pudiera cubrir las necesidades hídricas del cultivo. Para el caso del tratamiento CFv, la ausencia total de brotaciones se puede atribuir además al efecto de paradormición ejercido por el fruto en su etapa final de desarrollo (fase III). Con este resultado, no fue posible comprobar si yemas que hubieran sido inducidas durante el invierno debido al menor efecto inhibitorio de los frutos en fase II, que hubieran quedado latentes en la primavera, hubieran podido brotar en el verano-otoño.

En el caso del tratamiento SF, se observaron brotes en todos los crecimientos (crecimientos 1, 2 y 3), aunque la floración ocurrió exclusivamente en el crecimiento 1 (primavera 2022). Por el contrario, en el tratamiento CFi, que solo presentó brotes vegetativos, la brotación se concentró principalmente en el crecimiento 3 (primavera 2023), es decir, en el crecimiento más nuevo, aunque también se registraron algunos brotes sobre el crecimiento 1. Es posible considerar que el efecto inhibitor del fruto, cosechado un mes antes del inicio de la brotación de primavera, haya afectado, además de la inducción floral, la capacidad de diferenciar estructuras reproductivas en ciclos posteriores. La ausencia de floración en estas ramas refuerza la hipótesis de que la inducción floral de las yemas ocurrió en el invierno previo y éstas permanecen latentes hasta su brotación, tal como se ha planteado en cítricos desde los trabajos de Abbott (1935) y Nir et al. (1972). El efecto inhibitorio observado puede explicarse por el transporte de giberelinas y auxinas desde los frutos en desarrollo, que mantienen suprimidas las yemas por la inhibición de genes y, por lo tanto, la diferenciación floral no va a ocurrir en las yemas laterales (Blasco Moncho, 2023; Marzal et al., 2025). Al considerar la brotación total (sobre todos los crecimientos), el CFi presentó una brotación similar al tratamiento SF en el número de brotes cada 100 nudos, fundamentalmente debido a los brotes generados en el crecimiento más joven. Recientemente se han realizado avances en cuanto a la regulación epigenética del fruto sobre la inducción floral de los cítricos (Agustí, Mesejo, Muñoz-Fambuena, et al., 2020; Mesejo et al., 2021). En este sentido, en yemas de ramas con frutos se ha reportado el estímulo de crecimiento vegetativo, que permite una respuesta positiva a la inducción floral en el próximo período inductivo. Asimismo, la baja brotación generada puede estar influenciada por la demanda de asimilados, debido a la competencia de fosas, es decir aquellos frutitos generados en el flujo de brotación anterior (Palmer et al., 1997).

Figura 14

Brotación de verano-otoño en ramas SF (A-D), CFi (E-F), CFv (G-H) y CFV-R (I-J)



Nota. La brotación de verano-otoño se determinó entre diciembre de 2023 y abril de 2024. En las imágenes A y B los frutos presentes corresponden a la brotación de primavera 2023, en G y H corresponden a la brotación de verano-otoño 2023.

Tabla 5

Intensidad de brotación y floración registrada en el verano-otoño (diciembre 2023 a abril 2024)

Tratamiento	Brotos/ 100 nudos	Flores/ 100 nudos	Flores/ 100 nudos brotados	Número de ramas
Crecimiento 1				
SF	0,26 ±0,26	0,26±0,26	100	38
CFi	0,16±0,16	0,00±0,00	0,00±0,00	31
CFv-R	0,00± 0,00	0,00± 0,00	-	27
CFv	0,00±0,00	0,00± 0,00	-	38
Crecimiento 2				
SF	1,59±0,77	0,00±0,00	0,0±0,00	9
CFi	0,00±0,00	0,00±0,00	-	3
CFv-R	-	-	-	
CFv	-	-	-	
Crecimiento 1+2				
SF	0.45±0.32	0,26±0,26	50,0±11,47	38
CFi	0,16±0,16	0,00±0,00	0,00±0,00	31
CFv-R	0,00±0,00	0,00±0,00	-	27
CFv	0,00±0,00	0,00±0,00	-	38
Crecimiento 3				
SF	0,14±0,14	0,00±0,00	0,0±0,00	38
CFi	0,54±0,54	0,00±0,00	0,00±0,00	31
CFv	0,00±0,00	0,00±0,00	-	7
CFv-R	0,00±0,00	0,00±0,00	-	9
Crecimiento 1+2+3				
SF	0,31±0,17	0,11±0,11	33,33±9,67	38
CFi	0,29±0,22	0,00±0,00	0,00±0,00	31
CFv	0,00±0,00	0,00±0,00	-	27
CFv-R	0,00±0,00	0,00±0,00	-	38

Nota. Datos registrados sobre el crecimiento 1 (primavera 2022), sobre el crecimiento 2 (otoño 2023), sobre el nuevo crecimiento de la primave 2023 (crecimiento 3) y sobre los tres crecimientos, en ramas de los tratamientos sin frutos (SF), con frutos de invierno (CFi), con frutos de verano (CFv) y con frutos de verano removidos previo a la brotación de verano (CFv-R). Al no disponerse de datos suficientes para ajustar un modelo (GLMM), las medias ± error estándar se presentan solo de manera descriptiva, sin indicar significancia estadística.

Con respecto al tipo de brotes, en las ramas con frutos solo hubo brotes vegetativos y en las ramas sin frutos, los reducidos brotes reproductivos sin hojas se presentaron en el crecimiento de la primavera de 2022 y los brotes vegetativos, en los dos crecimientos más jóvenes (otoño y primavera de 2023). Por otro lado, no se observaron brotes de tipo mixto en ninguno de los tratamientos (Tabla A3).

La remoción del fruto en una etapa temprana reduce la expresión de *CcMADS19*, represor floral homólogo al *FCL* de *Arabidopsis*, acompañada por marcas epigenéticas que activan ese gen en la hoja, la que a su vez reprime la expresión de *CiFT3*, permitiendo a algunas yemas escapar de esa inhibición y que las yemas axilares puedan brotar y florecer en flujos de brotación siguientes. Igualmente, la reversión requiere la brotación de nuevas yemas que han silenciado epigenéticamente el gen *CcMADS19*, es decir, no basta con quitar los frutos, para que el árbol recupere su capacidad de florecer, porque antes deben generarse brotes nuevos, cuyas yemas no tengan activo el mecanismo represor. Esto indica que los frutos involucran mecanismos epigenéticos estables, no señales hormonales transitorias, sino que activan cambios en la regulación del ADN de las células de las hojas y las yemas, que permanecen en el tiempo, aunque la señal hormonal ya no esté (Mesejo et al., 2021). Esto explicaría la razón por la cual las yemas del tratamiento CFi no produjeron brotes reproductivos en el verano-otoño. Los nuevos brotes vegetativos, cuyas yemas no tienen ese mecanismo represor, podrán dar flores luego del próximo período inductivo. Estos flujos de brotación, en periodos posteriores al de primavera, son importantes, ya que permiten la formación de yemas que tienen mayor potencial para ser inducidas y florecer en la próxima primavera, tal como ha sido demostrado en el mandarino Prixie (Verreynne & Lovatt, 2009).

6 SÍNTESIS Y CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que la presencia del fruto en la rama constituye un factor determinante en la regulación de la brotación y floración del limonero Eureka en los distintos flujos de crecimiento. El estado de desarrollo del fruto en el período en que ocurre la inducción floral condiciona fuertemente la expresión reproductiva del árbol. Por otro lado, la permanencia prolongada del fruto en el árbol se asocia a una menor brotación. Estas observaciones aportan elementos para comprender mejor los mecanismos fisiológicos involucrados en la regulación de la floración y en base a eso interpretar las hipótesis planteadas.

A continuación, se presentan las principales conclusiones del trabajo:

- Se confirma la hipótesis de que los frutos de cosecha de invierno, que están en una fase avanzada de su desarrollo (fase III) en el invierno, ejercen una inhibición más intensa sobre la floración de la primavera que los frutos de cosecha de verano, que están en un estado de desarrollo más joven (fase II) durante ese periodo.
- Se confirma la hipótesis de que los frutos de cosecha de verano, presentes en el árbol durante la primavera, inhiben más fuertemente la brotación de primavera que los de cosecha de invierno.
- Con respecto a la hipótesis sobre la posición de la yema en la brotación y floración de primavera, se comprobó que la presencia del fruto tiene un efecto inhibitorio independiente de la localización de esta en la rama.
- En las tres primeras yemas de la rama no se detectó un efecto de la posición en la brotación de primavera, pero la yema apical presentó mayor número de hojas que las dos siguientes. Con respecto a la floración, en el tratamiento SF la yema lateral 3 presentó mayor número de flores que las dos siguientes, mientras que en los demás tratamientos no se detectaron diferencias significativas entre ellas.
- Debido a la baja brotación de verano-otoño no se pudo confirmar si los frutos de cosecha de verano inhiben más fuertemente la brotación y floración de verano-otoño que aquellos de cosecha de invierno.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Abbott, C. E. (1935). Blossom-bud differentiation in citrus trees. *American Journal of Botany*, 22(4), 476-485. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1935.tb05036.x>
- Ackermann, M. N. (2023). Fruticultura: Situación y perspectivas de la citricultura y los frutales de hoja caduca. En *Anuario OPYPA 2023*. MGAP. <https://descargas.mgap.gub.uy/OPYPA/Anuarios/Anuarioopypa2023/CP/12/CP12web/C12Fruticulturaycitricultura.pdf>
- Aguilar-Martínez, J. A., Poza-Carrión, C., & Cubas, P. (2007). Arabidopsis BRANCHED1 acts as an integrator of branching signals within axillary buds. *The Plant Cell*, 19(2), 458-472. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.048934>
- Agustí, M. (1980). *Biología y control de la floración en el género Citrus* [Disertación doctoral]. Universitat Politècnica de València.
- Agustí, M. (1986). Estímulo del desarrollo vegetativo en los agrios. *Agrícola Vergel*, 60, 642-644.
- Agustí, M. (2012). *Citricultura*. (2ª ed.). Mundi-Prensa.
- Agustí, M., Mesejo, C., Muñoz-Fambuena, N., Vera-Sirera, F., de Lucas, M., Martínez-Fuentes, A., Reig, C., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E., & Blázquez, M. A. (2020). Fruit-dependent epigenetic regulation of flowering in *Citrus*. *New Phytologist*, 225(1), 376-384. <https://doi.org/10.1111/nph.16044>
- Agustí, M., Mesejo, C., & Reig, C. (2020). *Citricultura* (3ª ed.). Mundi-Prensa.
- Agustí, M., Reig, C., Martínez-Fuentes, A., & Mesejo, C. (2022). Advances in Citrus Flowering: A review. *Frontiers in Plant Science*, 13, Artículo e868831. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.868831>
- Andrés, F., & Coupland, G. (2012). The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nature Reviews Genetics*, 13(9), 627-639. <https://doi.org/10.1038/nrg3291>
- Bangerth, F. K. (2006). Flower induction in perennial fruit trees: Still an enigma? *Acta Horticulturae*, (727), 177-196. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.727.20>

- Bennici, S., Las Casas, G., Distefano, G., Gentile, A., Lana, G., Di Guardo, M., Nicolosi, E., La Malfa, S., & Continella, A. (2021). Rootstock affects floral induction in citrus engaging the expression of the *FLOWERING LOCUS T* (*CiFT*). *Agriculture*, 11(2), Artículo e140.
<https://doi.org/10.3390/agriculture11020140>
- Blasco Moncho, C. (2023). *La acción de las auxinas en la brotación y floración de los cítricos* [Tesis de maestría, Universitat Politècnica de València]. RiuNet.
<https://riunet.upv.es/handle/10251/198234>
- Blázquez, M. A., Piñeiro, M., & Valverde, F. (2011). Bases moleculares de la floración. *Investigación y Ciencia*, 416, 29-36
- Busch, M., Bomblies, K., & Weigel, D. (1999). Activation of a floral homeotic gene in *Arabidopsis*. *Science*, 285(5427), 585–587.
<https://doi.org/10.1126/science.285.5427.585>
- Cao, D., Chabikwa, T., Barbier, F., Dun, E. A., Fichtner, F., Dong, L., Kerr, S. C., & Beveridge, C. A. (2023). Auxin-independent effects of apical dominance induce changes in phytohormones correlated with bud outgrowth. *Plant Physiology*, 192(2), 1420-1434. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad034>
- Carrau, F. (2005). *Variedades de maduración intermedia: Módulos de caracterización*. INIA.
- Chica, E. J., & Albrigo, L. G. (2013). Expression of flower promoting genes in sweet orange during floral inductive water deficits. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 138(2), 88-94. <https://doi.org/10.21273/JASHS.138.2.88>
- Corbesier, L., Prinsen, E., Jacquemard, A., Lejeune, P., van Onckelen, H. V., Perilleux, C., & Bernier, G. (2003). Cytokinin levels in leaves, leaf exudate and shoot apical meristem of *Arabidopsis thaliana* during floral transition. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2511-2517. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg276>
- Corbesier, L., Vincent, C., Jang, S. H., Fornara, F., Fan, Q. Z., Searle, I., Giakountis, A., Farrona, S., Gissot, L., Turnbull, C., & Coupland, G. (2007). FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science*, 316(5827), 1030-1033.
<https://doi.org/10.1126/science.1141752>

- Cubero, S., Albert, F., García Fernández-Pacheco, D., Prats-Montalbán, J. M., Blasco, J., & Aleixos, N. (2016). Estimación del índice de color de los cítricos utilizando dispositivos móviles. En R. Albadía Sánchez, C. Rocamora Osorio, & H. M. Puerto Molina (Coords.), *VIII Congreso Ibérico de Agroingeniería: Retos de la nueva agricultura mediterránea* (pp. 926-935). ReDivia.
- Davenport, T. L. (1990). Citrus flowering. En J. Janick (Ed.), *Horticultural Reviews* (pp. 349-408). Timber Press. <https://doi.org/10.1002/9781118060858.ch8>
- Davies, F., & Albrigo, L. (1994). *Cítricos*. Acribia.
- Di Rienzo, J. A., Macchiavelli, R., & Casanoves, F. (2017). *Modelos lineales generalizados mixtos: Aplicaciones en InfoStat*. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/8691>
- Dun, E. A., de Saint Germain, A., Rameau, C., & Beveridge, C. A. (2012). Antagonistic action of strigolactone and cytokinin in bud outgrowth control. *Plant Physiology*, 158(1), 487-498. <https://doi.org/10.1104/pp.111.186783>
- Endo, T., Shimada, T., Nakata, Y., Fujii, H., Matsumoto, H., Nakajima, N., Ikoma, Y., & Omura, M. (2018). Absciscic acid affects expression of citrus *FT* homologs upon floral induction by low temperature in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.). *Tree Physiology*, 38(5), 755-771. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx145>
- Gambetta, G., Martínez-Fuentes, A., Bentancur, O., Mesejo, C., Reig, C., Gravina, A., & Agustí, M. (2012). Hormonal and nutritional changes in the flavedo regulating rind color development in sweet orange [*Citrus sinensis* (L.) Obs.]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31, 273-282. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9237-5>
- Gambetta, M. G. (2009). *Control endógeno y exógeno de la maduración externa de los frutos cítricos* [Disertación doctoral, Universitat Politècnica de València]. RiuNet. <https://doi.org/10.4995/Thesis/10251/7584>
- García-Luis, A., Almela, V., Monerri, C., Agustí, M., & Guardiola, J. L. (1986). Inhibition of flowering in vivo by existing fruits and applied growth regulators in *Citrus unshiu*. *Physiologia Plantarum*, 66(3), 515-520. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1986.tb05960.x>

- Goldberg-Moeller, R., Shalom, L., Shlizerman, L., Samuels, S., Zur, N., Ophir, R., Blumwald, E., & Sadka, A. (2013). Effects of gibberellin treatment during flowering induction period on global gene expression and the transcription of flowering-control genes in Citrus buds. *Plant Science*, 198, 46-57.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.09.012>
- Goldschmidt, E. E., & Monselise, S. P. (1972). *Hormonal control on flowering in citrus and some other Woody perennials*. En D. J. Carr (Ed.), *Plant growth substances* (pp. 758-766). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-65406-0_99
- Gómez-Cadenas, A., Mehouchi, 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. <https://doi.org/10.1007/s004250050054>
- Gravina, A. (1999). *Ciclo fenológico-reproductivo en citrus: Bases fisiológicas y manejo*. Universidad de la República.
- Gravina, A. (2014). *Fisiología de citrus*. Universidad de la República.
- Gravina, A., Arbiza, H., Arias, M., & Ronca, F. (1997). Estudio de la floración en el tangor 'Ellendale' (*Citrus sinensis* L.Osb. x *C. reticulata* Bl.) y su relación con el cuajado de frutos y productividad. *Agrociencia (Uruguay)*, 1, 55-59.
<https://doi.org/10.31285/AGRO.01.1084>
- Gravina, A., Arbiza, H., Telias, A., Benzano, F., D'Oliveira Flores, V., Casanova, S., & Gambetta, G. (2004). Harvest date effect on fruit quality and return bloom in three citrus cultivars. En M. El-Otmani & A. Ait-Oubahou (Eds.), *Proceedings of the 10th International Citrus Congress* (Vol. 1, pp. 284-290). ISC.
- Guardiola J. L., Monerri, C., & Agustí, M. (1982). The inhibitory effect of gibberellic acid on flowering in citrus. *Physiologia Plantarum*, 55(2), 136-142.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1982.tb02276.x>
- Guardiola, J. L. (1981). Flower initiation and development in Citrus. En K. Matsumoto (Ed.), *Proceedings of the 4th International Citrus Congress* (pp. 242-246). ISC.
- Guardiola, J. L. (1997). Overview of flower bud induction, flowering and fruit set. En S. Futch & W. Kender (Eds.), *Citrus flowering and fruiting* (pp. 5-21). Citrus Research and Education Center.

- Haim, D., Shalom, L., Simhon, Y., Shlizerman, L., Kamara, I., Morozov, M., Albacete, A., Rivero, R. M., & Sadka, A. (2021). Alternate bearing in fruit trees: Fruit presence induces polar auxin transport in citrus and olive stem and represses IAA release from the bud. *Journal of Experimental Botany*, 72(7), 2450-2462. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa590>
- Hall, A., Khairi, M., & Asbell, C. (1977). Air and soil temperature effects on flowering of citrus. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 102(3), 261-263. <https://doi.org/10.21273/JASHS.102.3.261>
- Hegele, M., Bangerth, F., Naphrom, D., Sruamsiri, P., & Manochai, P. (2006). Control of flower induction in tropical/subtropical fruit trees by phytohormones using the example of longan and mango. *Acta Horticulturae*, (727), 217-226. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.727.24>
- Hendry, N. S., Van Staden, J., & Allan, P. (1982). Cytokinins in citrus: II: Fluctuations during growth in juvenile and adult plants. *Scientia Horticulturae*, 17(3), 247-256. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(82\)90047-4](https://doi.org/10.1016/0304-4238(82)90047-4)
- Jiménez-Cuesta, M., Cuquerella, J., & Martínez-Jávega, J. M. (1981). Determination of a color index for citrus fruit degreening. En K. Matsumoto (Ed.), *Proceedings of the 4th International Citrus Congress* (Vol. 2, pp. 750-753). ISC.
- Khairi, M. M., & Hall, A. E. (1976). Effects of air and soil temperatures on vegetative growth of citrus. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 101(4), 337-341. <https://doi.org/10.21273/JASHS.101.4.337>
- Kinet, J. M., Lejeune, P., & Bernier, G. (1993). Shoot-root interaction during floral transition: A possible role of cytokinins. *Environmental and Experimental Botany*, 33(4), 459-469. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(93\)90019-C](https://doi.org/10.1016/0098-8472(93)90019-C)
- Koshita, Y., & Takahara, T. (2004). Effect of water stress on flower-bud formation and plant hormone content of satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.). *Scientia Horticulturae*, 99(3-4), 301-307. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(03\)00113-4](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(03)00113-4)
- Koshita, Y., Takahara, T., Ogata, T., & Goto, A. (1999). Involvement of endogenous plant hormones (IAA, ABA, GAs) in leaves and flower bud formation of satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.). *Scientia Horticulturae*, 79(3-4), 185-194. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(98\)00209-X](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00209-X)

- Krajewski, A., & Rabe, E. (1995). Citrus flowering: A critical evaluation. *Journal of Horticultural Science*, 70(3), 357-374.
<https://doi.org/10.1080/14620316.1995.11515306>
- Li, J.-X., Hou, X.-J., Zhu, J., Zhou, J.-J., Huang, H.-B., Yue, J.-Q., Gao, J.-Y., Du, Y.-X., Hu, C.-X., Hu, C.-G. & Zhang, J.-Z. (2017). Identification of genes associated with lemon floral transition and flower development during floral inductive water deficits: A hypothetical model. *Frontiers in Plant Science*, 8, Artículo e1013.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01013>
- Lifeng, L., Zuoliang, J., & Senli, K. (1987). Fluctuation of endogenous cytokinin levels during the formation processes of floral and vegetative buds in mandarin (*Citrus reticulata* cv. Da Hong Gan). *Journal of South China Agricultural University*, 7, 11-16.
- Lord, E. M., & Eckard, K. J. (1985). Shoot development in *Citrus sinensis* L. (Washington Navel Orange): Floral and inflorescence ontogeny. *Botanical Gazette*, 146(3), 320-326. <https://www.jstor.org/stable/2474536>
- Lovatt, C. J., Streeter, S. M., Minter, T. C., O'Connell, N. V., Flaherty, D. L., Freeman, M. W., & Goodell, P. B. (1984). Phenology of flowering in *Citrus sinensis* (L.) Osbeck, cv. 'Washington' navel orange. En H. W. S. Montenegro & C. S. Moreira (Eds.), *Proceedings of 5th International Citrus Congress* (Vol. 1, pp. 186-190). ISC.
- Lovatt, C. J., Zheng, Y., & Hake, K. (1988). A new look at the Kraus-Kraybill hypothesis and flowering in Citrus. En R. Goren, K. Mendel & N. Goren (Eds.), *Citriculture: Proceedings of the Sixth International Citrus Congress* (Vol. 1, pp. 475-483). ISC.
- Manera, F. J., Brotons, J. M., Conesa, A., & Porras, I. (2012). Influence of temperature on the beginning of degreening in lemon peel. *Scientia Horticulturae*, 145, 34-38. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.07.021>
- Martínez-Fuentes, A., Mesejo, C., Reig, C., & Agustí, M. (2010). Timing of the inhibitory effect of fruit on return bloom of 'Valencia' sweet orange (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 90(11), 1936-1943.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.4038>

- Marzal, A., Cervera, A., Blasco, C., Martínez-Fuentes, A., Reig, C., Lo Bianco, R., Mesejo, C., & Agustí, M. (2025). Influence of stem and bud auxin levels on bud release and flower meristem formation in citrus. *Plant Science*, 354, Artículo e112438. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112438>
- Mason, M. G., Ross, J. J., Babst, B. A., Wienclaw, B. N., & Beveridge, C. A. (2014). Sugar demand, not auxin, is the initial regulator of apical dominance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(16), 6092-6097. <https://doi.org/10.1073/pnas.1322045111>
- Mesejo, C., Marzal, A., Martínez-Fuentes, A., Reig, C., de Lucas, M., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E., Blázquez, M. A., & Agustí, M. (2021). Reversion of fruit-dependent inhibition of flowering in citrus requires sprouting of buds with epigenetically silenced *CcMADS19*. *New Phytologist*, 233(1), 526-533. <https://doi.org/10.1111/nph.17681>
- Mohamed, R., Wang, C. T., Ma, C., Shevchenko, O., Dye, S. J., Puzey, J. R., Etherington, E., Sheng, X., Meilan, R., Strauss, S. H., & Brunner, A. M. (2010). Populus CEN/TFL1 regulates first onset of flowering, axillary meristem identity and dormancy release in Populus. *The Plant Journal*, 62(4), 674-688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2010.04185.x>
- Monerri, C., Fortunato-Almeida, A., Molina, R. V., Nebauer, S. G., García-Luis, A., & Guardiola, J. L. (2011). Relation of carbohydrate reserves with the forthcoming crop, flower formation and photosynthetic rate, in the alternate bearing 'Salustiana' sweet orange (*Citrus sinensis* L.). *Scientia Horticulturae*, 129(1), 71-78. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.03.009>
- Moreno, S. R. (2023). The bud awakens: Interplay among hormones and sugar controls bud release. *Plant Physiology*, 192(2), 703-704. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad165>
- Muday, G. K., & DeLong, A. (2001). Polar auxin transport: Controlling where and how much. *Trends in Plant Science*, 6(11), 535-542. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02101-X](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02101-X)
- Müller, D., & Leyser, O. (2011). Auxin, cytokinin and the control of shoot branching. *Annals of Botany*, 107(7), 1203-1212. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr069>

- Müller, D., Waldie, T., Miyawaki, K., To, J. P., Melnyk, C. W., Kieber, J. J., Kakimoto, T., & Leyser, O. (2015). Cytokinin is required for escape but not release from auxin mediated apical dominance. *The Plant Journal*, 82(5), 874-886.
<https://doi.org/10.1111/tpj.12862>
- Muñoz-Fambuena, N., Mesejo, C., Agustí, M., Tárraga, S., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E., & González-Mas, M. C. (2013). Proteomic analysis of 'Moncada' mandarin leaves with contrasting fruit load. *Plant Physiology and Biochemistry*, 62, 95-106. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.020>
- Muñoz-Fambuena, N., Mesejo, C., González-Mas, M. C., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E., & Agustí, M. (2011). Fruit regulates seasonal expression of flowering genes in alternate-bearing 'Moncada' mandarin. *Annals of Botany*, 110(3), 511-519.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcr164>
- Muñoz-Fambuena, N., Mesejo, C., González-Mas, M. C., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E., & Agustí, M. (2012). Gibberellic acid reduces flowering intensity in sweet orange [*Citrus sinensis* (L.), Osbeck] by repressing *CiFT* gene expression. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31(4), 529-536.
<https://doi.org/10.1007/s00344-012-9263-y>
- Muñoz-Fambuena, N., Mesejo, C., Reig, C., Agustí, M., Tárraga, S., Lisón, P., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E., González-Mas, M. C. (2013). Proteomic study of 'Moncada' mandarin buds from on- versus off-crop trees. *Plant Physiology and Biochemistry*, 73, 41-55. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.08.008>
- Muñoz-Fambuena, N., Nicolás-Almansa, M., Martínez-Fuentes, A., Reig, C., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E., Mesejo, C., & Agustí, M. (2019). Genetic inhibition of flowering differs between juvenile and adult Citrus trees. *Annals of Botany*, 123(3), 483-490. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy179>
- Ng, M. & Yanofsky, M. F. (2001). Activation of the Arabidopsis B class homeotic genes by APETALA1. *The Plant Cell*, 13(4), 739-753.
<https://doi.org/10.1105/tpc.13.4.739>
- Nir, I., Goren, R., & Leshem, B. (1972). Effects of water stress, gibberellic acid and 2-chloroethyltrimethylammonium chloride (CCC) on flower differentiation in 'Eureka' lemon trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 97(6), 774-778. <https://doi.org/10.21273/JASHS.97.6.774>

- Nishikawa, F., Endo, T., Shimada, T., Fujii, H., Shimizu, T., & Omura, M. (2009). Differences in seasonal expression of flowering genes between deciduous trifoliate orange and evergreen Satsuma mandarin. *Tree Physiology*, 29(7), 921-926. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp021>
- Nishikawa, F., Endo, T., Shimada, T., Fujii, H., Shimizu, T., Omura, M., & Ikoma, Y. (2007). Increased *CiFT* abundance in the stem correlates with floral induction by low temperature in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.). *Journal of Experimental Botany*, 58(14), 3915-3927. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm246>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2021). *Encuesta citrícola "primavera 2020"*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2021-02/2020PUBLICACION%20CITRICOLA%20PRIM%20.pdf>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2024). *Encuesta citrícola "primavera 2023"*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2024-02/2023PUBLICACION%20CITRICOLA%20PRIM.pdf>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2025). *Resultados de la encuesta citrícola "primavera 2024"*. MGAP. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Comunicado%20Prensa%20Citr%C3%ADcola%20Primavera%202024_0.pdf
- Okuda, H. (2000). A comparison of IAA and ABA levels in leaves and roots of two citrus cultivars with different degrees of alternate bearing. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 75(3), 355-359. <https://doi.org/10.1080/14620316.2000.11511250>
- Ollitrault, P., & Navarro, L. (2012). Citrus. En M. L. Breeding & D. H. Byrne (Eds.), *Fruit Breeding: Handbook of Plant Breeding* (Vol. 8, pp. 623-662). Springer.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (s.f.). *Citrus*. [https://www.fao.org/markets-and-trade/commodities-overview/food-and-agriculture-market-analysis-\(FAMA\)/citrus/es](https://www.fao.org/markets-and-trade/commodities-overview/food-and-agriculture-market-analysis-(FAMA)/citrus/es)

- Pajon, M., Febres, V. J., & Moore, G. A. (2017). Expression patterns of flowering genes in leaves of 'Pineapple' sweet orange [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] and pummelo (*Citrus grandis* Osbeck). *BMC Plant Biology*, 17, Artículo e146. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1094-3>
- Palmer, J. W., Giuliani, R., & Adams, H. M. (1997). Effect of crop load on fruiting and leaf photosynthesis of 'Braeburn'/M. 26 apple trees. *Tree Physiology*, 17(11), 741-746. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.11.741>
- Pathare, P. B., Opara, U. L., & Al-Said, F. A. J. (2013). Colour measurement and analysis in fresh and processed food: A review. *Food and Bioprocess Technology*, 6(1), 36-60. <https://doi.org/10.1007/s11947-012-0867-9>
- Peña, L., Martín-Trillo, M., Juárez, J., Pina, J. A., Navarro, L., & Martínez-Zapater, J. M. (2001). Constitutive expression of *Arabidopsis* *LEAFY* or *APETALA1* genes in citrus reduces their generation time. *Nature Biotechnology*, 19(3), 263-267. <https://doi.org/10.1038/85719>
- Plummer, J. A., Mullins, M. G., Vine, J. H., & Pharis, R. P. (1989). The role of endogenous hormones in shoot emergence and abscission in alternate bearing 'Valencia' orange trees. *Acta Horticulturae*, (239), 341-344. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1989.239.53>
- Pnueli, L., Carmel-Goren, L., Hareven, D., Gutfinger, T., Alvarez, J., Ganai, M., Zamir, D., & Lifschitz, E. (1998). The SELF-PRUNING gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1*. *Development*, 125(11), 1979-1989. <https://doi.org/10.1242/dev.125.11.1979>
- Rodrigo, M. J., Alquézar, B., Alós, E., Lado, J., & Zacarías, L. (2013). Biochemical bases and molecular regulation of pigmentation in the peel of citrus fruit. *Scientia Horticulturae* 163, 46-62. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.08.014>
- Sanyal, D., & Bangerth, F. (1998). Stress induced ethylene evolution and its possible relationship to auxin-transport, cytokinin levels, and flower bud induction in shoots of apple seedlings and bearing apple trees. *Plant Growth Regulation*, 24, 127-134. <https://doi.org/10.1023/A:1005948918382>

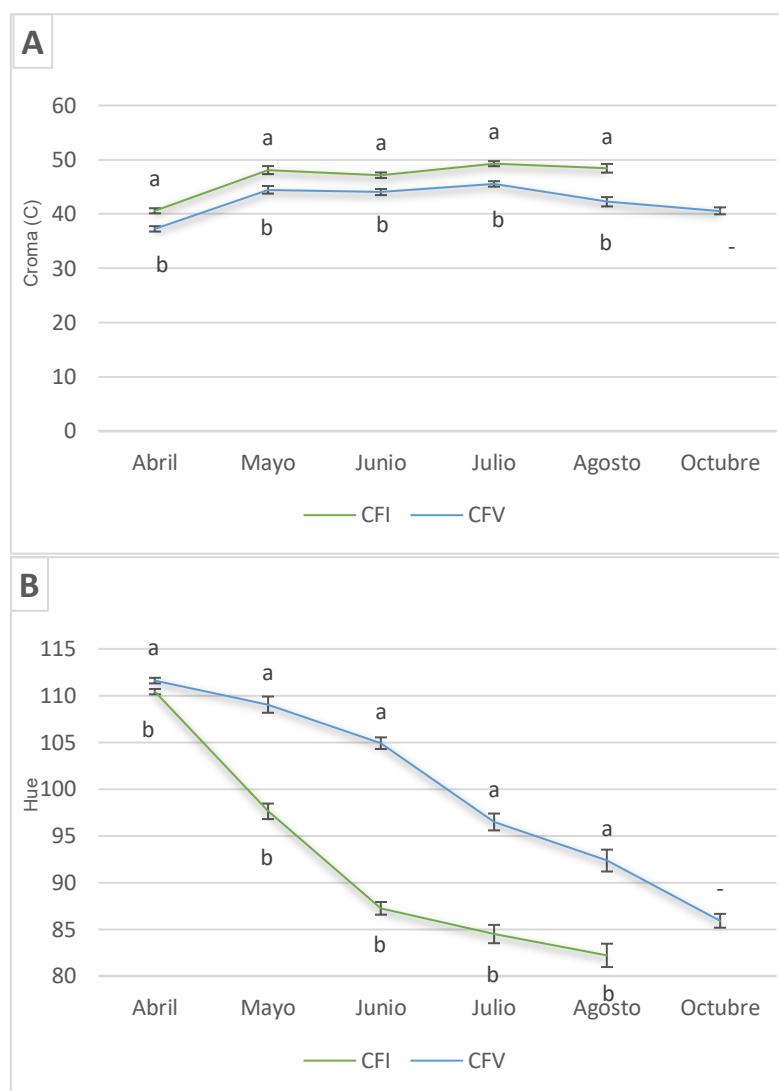
- Shalom, L., Samuels, S., Zur, N., Shlizerman, L., Doron-Faigenboim, A., Blumwald, E., & Sadka, A. (2014). Fruit load induces changes in global gene expression and in abscisic acid (ABA) and indole acetic acid (IAA) homeostasis in citrus buds. *Journal of Experimental Botany*, 65(12), 3029-3044.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eru148>
- Shalom, L., Samuels, S., Zur, N., Shlizerman, L., Zemach, H., Weissberg, M., Ophir, R., Blumwald, E., & Sadka, A. (2012). Alternate bearing in citrus: Changes in the expression of flowering control genes and in global gene expression in ON-versus OFF-crop Trees. *PLoS ONE*, 7(10), Artículo e46930.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046930>
- Shimizu-Sato, S., & Mori, H. (2001). Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiology*, 127(4), 1405-1413. <https://doi.org/10.1104/pp.010841>
- Shimizu-Sato, S., Tanaka, M., & Mori, H. (2009). Auxin–cytokinin interactions in the control of shoot branching. *Plant Molecular Biology*, 69, 429-435.
<https://doi.org/10.1007/s11103-008-9416-3>
- Spiegel-Roy, P., & Goldschmidt, E. (1996). *Biology of Citrus*. Cambridge University Press.
- Swingle W. T., & Reece, P. C. (1967). The botany of Citrus and its wild relatives. En W. Reuther, H. J. Webber, & D. L. Batchelor (Eds.). *The Citrus Industry* (pp. 190-430). University of California.
- Tisserat, B., Galletta, P. D., & Jones, D. (1990). In vitro flowering from *Citrus limon* lateral buds. *Journal of Plant Physiology*, 136(1), 56-60.
[https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81615-9](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81615-9)
- Urbina, V. (2002). *La fructificación de los frutales*. Paperkite.
<https://repositori.udl.cat/bitstream/10459.1/47020/1/006356.pdf>
- Verreyne, J. S., & Lovatt, C. J. (2009). The effect of crop load on budbreak influences return Bloom in alternate bearing 'Pixie' mandarin. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 134(3), 299-307.
<https://doi.org/10.21273/JASHS.134.3.299>
- Wagner, D., Sablowski, R. W. M., & Meyerowitz, E. M. (1999). Transcriptional activation of *APETALA1* by *LEAFY*. *Science*, 285(5427), 582-584.
<https://doi.org/10.1126/science.285.5427.582>

- Wang, C., Bendle, J. A., Zhang, H., Yang, Y., Liu, D., Huang, J., Cui, J., & Xie, S. (2018). Holocene temperature and hydrological changes reconstructed by bacterial 3-hydroxy fatty acids in a stalagmite from central China. *Quaternary Science Reviews*, 192, 97-105. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.05.030>
- Wigge, P. A., Kim, M. C., Jaeger, K. E., Busch, W., Schmid, M., Lohmann, J. U., & Weigel, D. (2005). Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*, 309(5737), 1056-1059. <https://doi.org/10.1126/science.1114358>
- Wu, G. A., Terol, J., Ibáñez, V., López-García, A., Pérez-Román, E., Borredá, C., Domingo, C., Tadeo, F. R., Carbonell-Caballero, J., Alonso, R., Curk, F., Du, D., Ollitrault, P., Roose, M. L., Dopazo, J., Gmitter, F. G., Rokhsar, D. S., & Talon, M. (2018). Genomics of the origin and evolution of *Citrus*. *Nature*, 554, 311-316. <https://doi.org/10.1038/nature25447>
- Yamaguchi, N., Winter, C. M., Wu, M. F., Kanno, Y., Yamaguchi, A., Seo, M., & Wagner, D. (2014). Gibberellin acts positively then negatively to control onset of flower formation in *Arabidopsis*. *Science*, 344(6184), 638-641. <https://doi.org/10.1126/science.1250498>

8 ANEXO

Figura A1

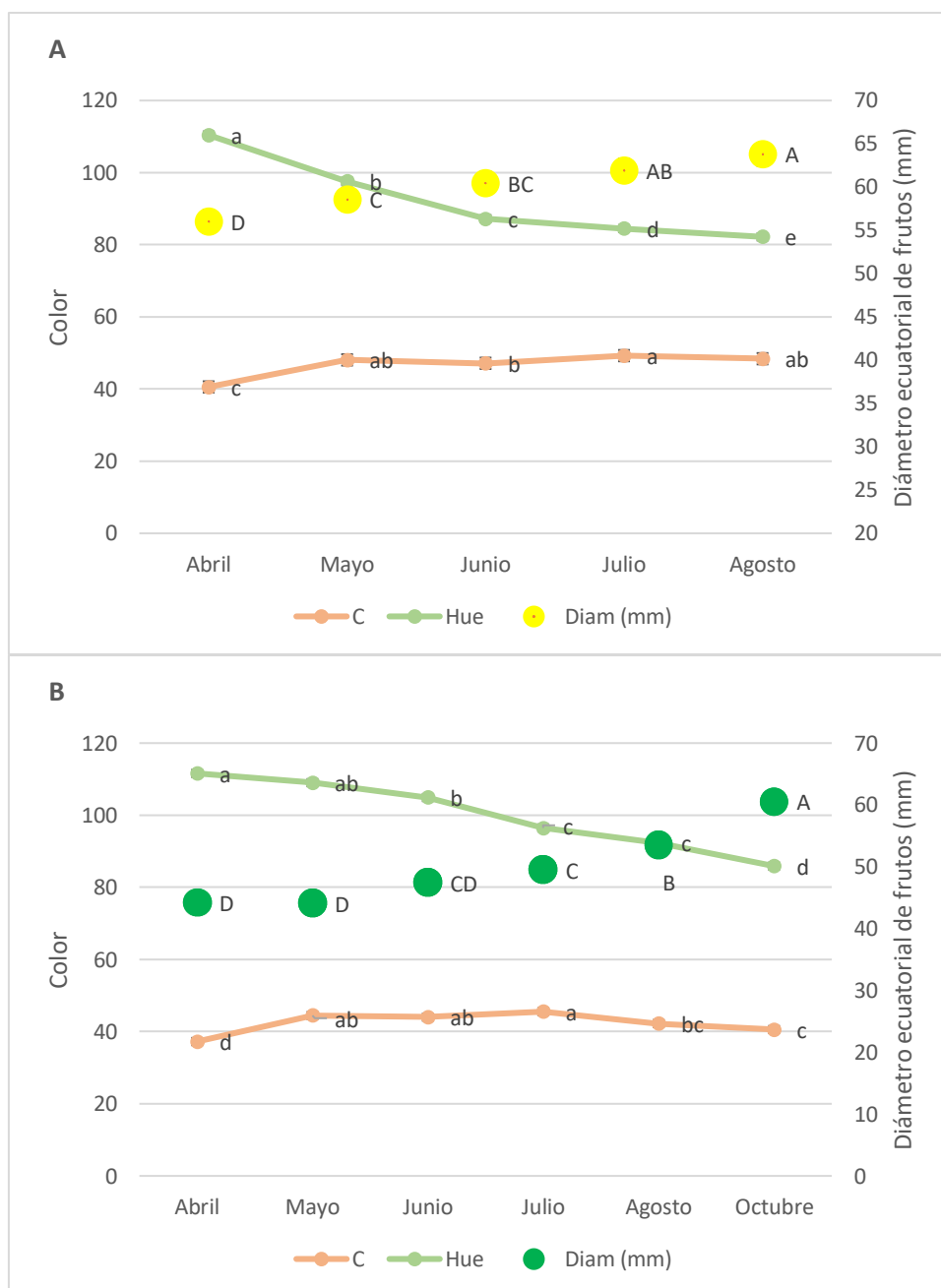
Evolución del color de los frutos: (A) variable Croma y (B) variable Ángulo Hue



Nota. Variables de color determinadas con colorímetro digital (sistema CIELab) en frutos de cosecha de invierno (CFi) y de verano (CFv) durante el periodo de abril a octubre. Letras diferentes en cada fecha indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para cada mes (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos representan la media $\pm$ error estándar.

Figura A2

Evolución del diámetro y color de frutos de cosecha de invierno (A) y verano (B)



Nota. Color de frutos determinado con colorímetro digital (sistema CIELab) a través de las variables croma (C) y ángulo Hue. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre fechas para cada variable (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos representan la media por fecha para cada variable.

Tabla A1

Intensidad de brotación y floración determinada en la primavera 2023, sobre crecimiento 1 y 2

Tratamientos	Brotes/ 100 nudos		Flores/ 100 nudos		Flores / 100 nudos brotados		Número de ramas
Crecimientos 1							
SF	51,07±4,22	a	69,52±11,39	a	120,54±13,90	a	39
CFi	25,99±2,42	b	8,62±1,96	b	29,73±6,09	c	35
CFv-R	10,68±3,11	c	12,95±5,72	b	112,88±29,67	ba	29
CFv	5,98±1,76	c	3,58±1,56	b	50,00±16,67	bc	30
Crecimiento 2*							
SF	51,70±4,44		71,87±9,20		136,14±2,10		9
CFi	8,33±2,44		4,17±1,22		50,00±1,22		3
CFv-R	-		-		-		
CFv	-		-		-		
Crecimiento 1+2							
SF	53,43±3,94	a	73,31±10,76	a	129,23±14,09	a	39
CFi	25,92±2,34	b	8,62±1,96	b	29,73±6,09	c	35
CFv-R	10,48±3,11	c	12,95±5,72	b	112,87±29,67	ba	29
CFv	5,92±1,72	c	3,58±1,56	b	45,00±15,72	bc	30

Nota. Ramas sin frutos (SF), con frutos de invierno (CFi), con frutos de verano (CFv) y con frutos de verano a remover previo a la brotación de verano (CFv-R). Letras diferentes para cada variable indican diferencias significativas entre tratamientos para un mismo crecimiento (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos corresponden a la media $\pm$ error estándar. (*) Al no disponer de datos suficientes para ajustar un modelo (GLMM), las medias $\pm$ error estándar se presentan solo de manera descriptiva, sin indicar significancia estadística.

Tabla A2

Intensidad de brotación según tipo de brote correspondientes a la brotación de primavera 2023

Trat	Brotes reproductivos sin hojas (S + I)		Brotes mixtos (M + T)		Brotes vegetativos		n*
	Brotes/100 nudos	Brotes / 100 nudos brotados	Brotes/ 100 nudos	Brotes/ 100 nudos brotados	Brotes/ 100 nudos	Brotes/ 100 nudos brotados	
Crecimiento 1							
SF	35,31±4,82a	63,34±6,36ª	5,31±1,35a	12,60±4,48a	10,10±2,12a	29,64±6,06b	39
CFi	4,66±1,41b	15,95±4,99b	3,89±1,17ab	13,15±4,74a	16,38±1,96a	71,74±6,49a	35
CFv-R	5,93±2,57b	45,91±14,72ab	2,77±0,96ab	33,35±8,03a	2,05±0,96b	24,24±11,41b	29
CFv	2,73±1,36b	38,00±15,62ab	0,87±0,71b	11,86±8,28a	2,55±1,01b	50,00±11,97ab	30
Crecimiento 2**							
SF	38,99±5,45	71,03±1,19	3,61±2,10	9,26±5,88	9,10±3,02	26,85±6,80	9
CFi	4,17±1,22	50,00	0,00±0,00	0,00±0,00	4,17±1,22	50,00	3
CFv-R	-	-	-	-	-	-	
CFv	-	-	-	-	-	-	
Crecimiento 1+2							
SF	37,35±4,69a	66,13±6,13a	5,36±1,33a	11,09±2,68a	10,36±2,09a	29,27±6,03b	39
CFi	4,67±1,41b	15,95±4,99b	3,87±1,17ab	13,78±4,17a	16,19±1,94a	71,74±6,46a	35
CFv-R	5,93±2,57b	45,91±14,72ab	2,77±0,96ab	35,15±11,29a	2,04±0,96b	24,24±11,36b	29
CFv	2,73±1,36b	38,00±15,62ab	0,87±0,71b	7,00±5,17a	2,53±1,00b	50,00±11,91ab	30

Nota. Datos registrados sobre crecimiento 1 y crecimiento 2. en ramas sin frutos (SF), con frutos de cosecha de invierno (CFi), con frutos de cosecha de verano (CFv) y con frutos de cosecha de verano a remover previo a la brotación de verano (CFv-R). Letras diferentes para cada variable evaluada indican diferencias significativas entre tratamientos para un mismo crecimiento (Tukey, $p \leq 0,05$). Los datos corresponden a la media $\pm$ error estándar. (*) n: número de ramas. (**) Al no disponer de datos suficientes para ajustar un modelo (GLMM), las medias $\pm$ error estándar se presentan solo de manera descriptiva, sin indicar significancia estadística.

Tabla A3

Distribución de brotes por crecimiento y por tratamiento determinados en la brotación de verano-otoño 2023-2024

Trat	Brotes reproductivos sin hojas (S + I)		Brotes mixtos (M + T)		Brotes vegetativos		n*
	Brotes/ 100 nudos	Brotes / 100 nudos brotados	Brotes/ 100 nudos	Brotes/ 100 nudos brotados	Brotes/ 100 nudos	Brotes/ 100 nudos brotados	
Crecimiento 1							
SF	0,26±0,26	100	0,00±0,00	0,00	0,00±0,00	0,0	38
CFi	0,00±0,00	0,0	0,00±0,00	0,00	0,16±0,16	100	31
CFv- R	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	27
CFv	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	38
Crecimiento 2							
SF	0,00±0,00	0,0	0,00±0,00	0,0	1,59±0,77	100	9
CFi	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	3
CFv- R	-	-	-	-	-	-	
CFv	-	-	-	-	-	-	
Crecimiento 1+2							
SF	0,26±0,26	50,0±11,47	0,00±0,00	0,0	0,19±0,19	50,0±11,47	38
CFi	0,00±0,00	0,0	0,00±0,00	0,0	0,16±0,16	100	31
CFv- R	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	27
CFv	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	38
Crecimiento 3							
SF	0,00±0,00	0,0	0,00±0,00	0,0	0,14±0,14	100	38
CFi	0,00±0,00	0,0	0,00±0,00	0,0	0,54±0,53	100	31
CFv- R	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	7
CFv	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	0,00±0,00	-	9
Crecimiento 1+2+3							
SF	0,11±0,11	33,33±9,37	0,00±0,00	0,00	0,19±0,14	66,66±9,37	38
CFi	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00	0,29±0,22	100	31
CFv- R	0,00±0,00		0,00±0,00		0,00±0,00		27
CFv	0,00±0,00		0,00±0,00		0,00±0,00		38

Nota. Datos registrados sobre el crecimiento 1 (primavera 2022), crecimiento 2 (otoño 2023) y crecimientos 3 (primavera 2023), en ramas sin frutos (SF), con frutos de cosecha de invierno (CFi), con frutos de cosecha de verano (CFv) y con frutos de cosecha de verano removidos el 19/12/2023, previo a la brotación de verano (CFv-R). Al no disponer de datos suficientes para ajustar un modelo (GLMM), las medias ± error estándar se presentan solo de manera descriptiva, sin indicar significancia estadística. (*) n: número de ramas.