

[DE LA YEMA AL DESARROLLO INICIAL DE LA ACEITUNA]

Descripción de la iniciación floral, floración, cuajado, caída de frutos y endurecimiento del hueso

María Gómez del Campo

Universidad Politécnica de Madrid

Hava Rapoport

Instituto de Agricultura Sostenible, Consejo Superior de Investigaciones Científicas

La cantidad de aceite que produce un olivo depende del número de aceitunas que haya desarrollado y del aceite sintetizado en cada aceituna.

En este artículo se exponen los principales factores que determinan el número definitivo de aceitunas, para ello se revisan los procesos fisiológicos implicados: inducción y diferenciación floral, floración, cuajado y caída de frutos. Desde prácticamente un año y medio antes de la recolección, durante la inducción a flor de las yemas formadas en primavera, ya se empieza a definir el número de aceitunas, y finaliza, si no hay incidencias extraordinarias, cuatro meses antes de recolección.

Iniciación floral

Las flores del olivo se forman en inflorescencias, que se desarrollan a partir de yemas axilares o a veces en el ápice del brote. Durante el crecimiento del brote, en el año anterior a la floración, se forman en cada nudo dos hojas opuestas con una yema en la axila de cada hoja. Las yemas constan de un pequeño eje central con 4-5 pares de primordios foliares. En el momento de formarse, su futuro desarrollo no está definido, pu-

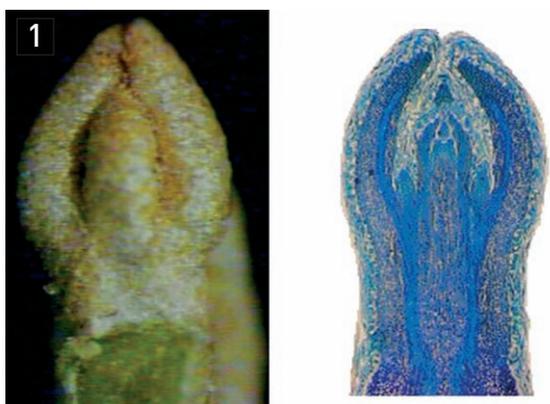


Flores perfectas o hermafroditas. Tienen las partes accesorias (cáliz y corola con 4 pétalos), 2 estambres, y el pistilo con estigma, estilo y ovario.

diendo ser yemas de madera o vegetativas, que darán lugar a un brote, o yemas de flor (**Foto 1**). Cuando es yema de flor se observa en la primavera siguiente que, los primordios foliares detienen su crecimiento y se transforman en brácteas que quedarán debajo de las ramificaciones de la inflorescencia.

A partir de cada yema de flor se desarrolla una inflorescencia, denominada panícula, con 10-40 flores (**Foto 2**).

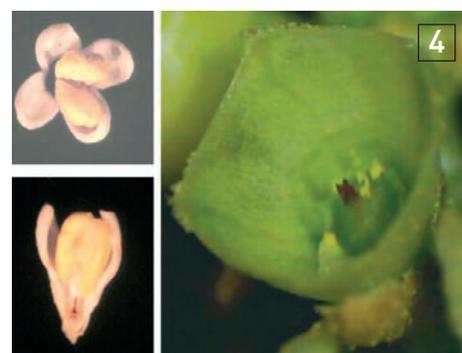
Las flores del olivo son pequeñas, con 4 sépalos unidos formando un cáliz campanulado, 4 pétalos



Yema de olivo entera (izquierda) y cortada longitudinalmente (derecha). En este estado, en que la yema entra en el reposo invernal, no se aprecian diferencias morfológicas entre yemas florales y de madera. En ambas fotos se observan los primordios foliares que van a ser brácteas de la inflorescencia, en el caso de desarrollo floral, u hojas, si su desarrollo es vegetativo.



La inflorescencia paniculada de olivo: un eje central con ramificaciones laterales, que a su vez, pueden ramificarse.



Flor imperfecta o masculina con el pistilo reducido, rudimentario o ausente debido al aborto ovárico (aborto pistilar).

blancos soldados en la base y 2 grandes estambres amarillo. Las flores del olivo no presentan nectarios. El pistilo está formado por un ovario bilocular, con 2 óvulos en cada lóculo, del que surge un estilo corto que finaliza en un estigma grande y papiloso. Existen dos tipos de flores: flores perfectas (**Foto 3**) y flores masculinas o imperfectas (**Foto 4**). El origen de las flores masculinas hay que buscarlo en el aborto del pistilo o en la parada en su formación durante las últimas fases del proceso de diferenciación, generalmente un mes antes de floración (Cuevas y col., 1999). Lavee y col. (1996) cuantificaron que entre 26 y 56% de las flores eran masculinas existiendo una gran variabilidad entre variedades y años. El aborto pistilar, en número y porcentaje depende de factores genéticos, condiciones ambientales y nivel de floración.



Desarrollo de la yema axilar (arriba, izquierda) en inflorescencia (Foto de F. Castillo-Llanque).

Para que una yema sea de flor tiene que haber sufrido un proceso de iniciación floral, que determina ese destino. La iniciación floral incluye dos procesos: inducción (predisposición de las yemas a desarrollar estructuras florales, debido a estímulos hormonales), y diferenciación de las estructuras de la inflorescencia y de la flor (que puede ser apreciable al microscopio o a simple vista).

La inducción floral de las yemas se produce la campaña previa a la floración, entre el mes de julio y octubre (Rallo y Cuevas, 2004). Las inflorescencias, por tanto, suelen aparecer sobre madera del año anterior, y sólo en algunas variedades, sobre madera de

2 años. Las yemas más fructíferas son las de la zona central del ramo.

La diferenciación de las estructuras florales se inicia en febrero, coincidiendo con el proceso de brotación. Aunque en algunos casos se aprecia mayor tamaño de las yemas de flor ya en noviembre (Pinney y Polito, 1990; Cuevas y col., 1999), los cambios morfológicos asociados con la diferenciación floral se distinguen visualmente a partir de finales de febrero. La formación de las flores se va completando desde mediados de febrero hasta plena floración (**Foto 5**).

Según algunos autores, parece ser que hay un periodo (desde octubre hasta febrero) de reversibilidad del proceso, en el que yemas inducidas a flor pueden revertir a vegetativas si no pasan suficiente frío o les faltan azúcares o sustancias elaboradas por las hojas (Tombesi, 2003). Las yemas inducidas a flor precisan pasar frío para salir de la latencia invernal (Rallo y Cuevas, 2004) y continuar con el proceso de diferenciación de las estructuras de flor (Lavee, 1996). Dependiendo de las variedades, las necesidades de frío de las yemas de flor son variables, en contra de lo que sucede con las yemas vegetativas que no necesitan frío para brotar (Rallo y Cuevas, 2004). Durante la primavera, la inflorescencia comienza a crecer. La dimensión final de la inflorescencia no se alcanza hasta pocos días antes de floración.

La diferenciación de las estructuras de la flor se produce del exterior al interior: primero los sépalos, luego los pétalos, estambres y finalmente el pistilo. Dentro de una inflorescencia, el tiempo transcurrido desde la diferenciación de la primera hasta la última flor no suele ser superior a 1-2 semanas (Lavee, 1996). Las 8-10 semanas



Ramo fructífero joven justo antes de la floración. En cada nudo hay dos hojas opuestas; las inflorescencias se forman en las axilas de estas hojas.

antes de floración, en las que se forma la inflorescencia y flores, son críticas en el desarrollo de las flores.

Floración y cuajado

La fecha de floración depende de la variedad y de las condiciones climáticas previas a la floración. En un estudio realizado durante 12 años en Córdoba, en 124 variedades, se observó que la duración de la floración osciló entre 8 y 13 días. La fecha media de floración fue el 8 de mayo,

con una variabilidad de 28 días entre años. Sin embargo, la diferencia en la fecha de floración, entre variedades, fue de 14 días, manteniéndose el orden de floración de las variedades en los sucesivos años (Rallo y Cuevas, 2004). La apertura de las flores se produce de forma escalonada en el ramo (**Foto 6**) y en la copa del olivo (Tombesi, 2003).

La polinización en el olivo es anemófila, esto es, los granos de polen son transportados por el viento. La dispersión de los granos de polen alcanza una gran densidad a distancias del olivo de entre 300 y 1000 m, aunque se llegan a detectar trazas de polen hasta a 10 km. Existe un gran debate sobre la compatibilidad polen-pistilo en olivo, tanto en lo referente a la polinización cruzada como a la autoincompatibilidad. En cuanto a la polini-



Ramo en el que se solapa la floración y cuajado



Desde octubre a febrero las yemas inducidas a flor pueden revertir a vegetativas

zación cruzada se han obtenido distintos resultados con las mismas variedades en zonas diferentes. Esto coincide con las diferencias en el diseño de plantación entre países: en Italia se plantan filas de polinizadores, en España no. Respecto a la autoincompatibilidad del olivo, datos recientes, obtenidos a partir de pruebas de paternidad, parecen demostrar que la autopolinización o autofecundación es casi nula en plantaciones comerciales (Díaz y col., 2006). Esto se contradice con ideas anteriores en que, salvo para el caso de 'Picholin' (Francia) y 'Leccino' (Italia), señaladas como variedades autoestériles, se aceptaba que la mayoría de las variedades eran parcialmente autocompatibles, ya que un adecuado cuajado se alcanza cultivando una única variedad, cuando las condiciones climáticas son óptimas.

Una vez que el grano de polen cae en el estigma, se desarrolla el tubo polínico. Durante 1-3 días el tubo polínico se mueve entre las células del pistilo, hasta alcanzar el saco embrionario, donde se produce la fusión de las células (doble fecundación) dando lugar al endospermo y al cigoto. Para que se

produzca la fecundación, el tubo polínico debe crecer lo suficientemente rápido para alcanzar el saco embrionario cuando todavía es viable. Una vez que el ovario es fecundado se caen los pétalos y el ovario (de color verde claro) queda visible. A los 10 días el frutito adquiere un color verde intenso.

El cuajado indica el estado de transición entre la flor y el fruto en desarrollo (**Foto 7**). Una buena producción se puede alcanzar con un porcentaje de cuajado entre 1-2% en años normales en los que la floración del olivo es masiva (se cifra en 500.000 las flores de un olivo en vaso), y hasta un 10% en años de escasa floración. El porcentaje del cuajado depende del número de inflorescencias por brote y no del tamaño del brote (Lavee, 1996) ni del número de flores masculinas (Lavee y col., 1996). Por tanto, el número total de frutos depende de la longitud del ramo que lo alimenta.

Los factores que afectan al cuajado son una interacción entre la fisiología del olivo (polen viable, polen compatible con la variedad, rápido crecimiento del tubo polínico, saco embrionario viable y crecimiento del fruto) y las condiciones ambientales. Las condiciones climáticas que pueden provocar bajo cuajado son: temperaturas bajas o altas, vientos secos, nieblas y lluvias. Las temperaturas bajas o por encima de 30°C inhiben el crecimiento del tubo polínico. Los vientos secos y temperaturas muy altas

producen la desecación del estigma, la inhibición del crecimiento del tubo polínico, y el aborto del embrión. Las nieblas en la floración provocan apelmazamiento del polen y su caída. Las lluvias provocan caída del polen, lavado de granos de polen del estigma y pérdida de viabilidad del polen.

En cuanto a su origen, los frutos del olivo no sólo provienen del proceso normal de la fecundación y el consiguiente desarrollo. Con frecuencia aparecen frutos de aspecto normal, pero con el hueso vano, es decir, sin semilla. Esta circunstancia tiene como causa el aborto del embrión en los primeros estadios posteriores a la fecundación. El cuajado y crecimiento normal de estos frutos se produce por la formación del endospermo, el crecimiento de la semilla y el desarrollo inicial del embrión antes de su aborto (Rapoport, 2004). Además de los frutos procedentes de la fecundación, a menudo, se desarrollan frutos de menor tamaño, denominados zofairones o azofairones. Son frutos partenocárpicos procedentes de ovarios no fecundados (**Foto 8**).

Caída de flores y frutos recién cuajados

Parece ser, que la caída de frutos es un mecanismo que permite a las plantas seleccionar los mejores frutos para ser madurados, reduciendo el riesgo de perder producción de semillas por el ataque de plagas o enfermedades o por incidencias meteorológicas. Por otro lado, permite adaptar la carga de frutos a las condiciones de cada año, de forma que un año bueno podrá alimentar más frutos reduciendo la caída (Stephenson, 1981).

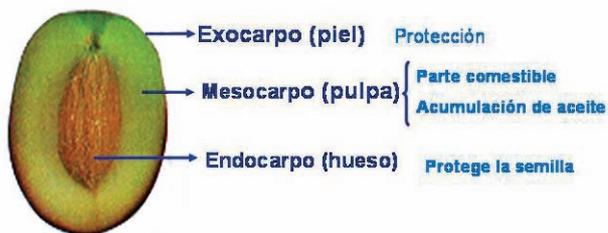
Desde floración hasta, prácticamente, endurecimiento del hueso, en el olivo se produce una caída continua de más del 95% de las flores o frutos pequeños. Al final del proceso, normalmente, sólo sobrevive un fruto por inflorescencia. Este procede de una flor perfecta y no es posible prever qué flor la originará. En otros cultivos se ha observado un mayor cuajado en las flores basales, por estar mejor alimentadas, sin embargo en alguna variedad de olivo fueron las distales (Lavee y col., 1996). Las flores imperfectas son las primeras en caer (Rapoport y Rallo, 1991), posteriormente la polinización y fecundación



Fruto normal de variedad 'Gordal sevillana' con 2 frutos partenocárpicos o zofairones

9

El Fruto del Olivo: Una Drupa



Fruto maduro: tejidos derivados del ovario

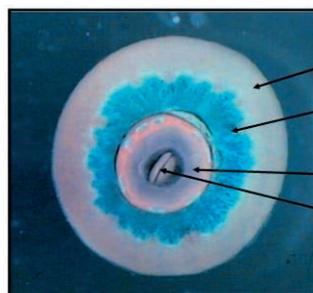
de las primeras flores provoca la caída de otras dentro de la inflorescencia y después entre inflorescencias del ramo. El porcentaje de frutos definitivos respecto al número de flores no depende ni del número de flores, ni del porcentaje de fecundación. En distintos ensayos se ha comprobado que aunque se elimine más del 60% de las flores, ese porcentaje no se ve modificado (Lavee y col., 1996; Rallo y Fernández-Escobar, 1985). Se ha observado que mientras que el porcentaje de flores fecundadas puede llegar al 60%, solo el 4% llegan a frutos maduros (Rallo y Cuevas, 2004).

Las razones por las que se produce dicha caída en el olivo no se conocen bien, sin embargo la competencia por azúcares entre las flores dentro de la misma inflorescencia, parece tener una fuerte influencia (Lavee y col., 1996). Es posible que también intervengan en el proceso hormonas producidas en las flores fecundadas.

La competencia se produce por el abastecimiento de azúcares procedentes, principalmente, de las hojas del propio ramo y, está condicionado por el número de flores y frutos viables que demanden estos recursos. La distancia entre flores/frutos parece jugar un papel importante en la competencia. Se ha observado una inhibición del cuajado si las flores cercanas ya han sido cuajadas o si en inflorescencias cercanas ya hay frutos definitivos (Rallo y Fernández-Escobar, 1985). La competencia entre flores afecta igualmente al desarrollo del pistilo produciendo aborto pistilar (Cuevas y col., 1999). Una excesiva carga de flores, caída de hojas un mes antes de floración o falta de agua y nutrientes durante el desarrollo de las estructuras florales produce aborto pistilar y mayor proporción de flores masculinas. Se ha observado, en otros cultivos, que cuando a un fruto no le llegan suficientes azúcares empieza a sintetizar inhibidores de crecimiento (Stephenson, 1981).

En cuanto a la temporalidad en la caída de los frutos, en otros frutales, cuyos frutos son drupas (cerezo, melocotón, ciruelo, albaricoquero), se observan 3 caídas de frutos. Por ejemplo, en cerezo se produce una primera caída (2-2,5 semanas después de floración) de flores polinizadas, pero no fecundadas. Una semana después se produce la segunda caída de frutos con embriones abortados y la tercera caída (también llamada de Junio) se produce 3 semanas después de la anterior, en la que caen frutos en la que en su mayoría el embrión es más pequeño de lo normal (Thompson, 1996). Por el contrario, en olivo se observa una única caída, pero más larga, desde floración hasta cerca de endurecimiento del hueso.

Rapoport y Rallo en 1991 realizaron un detallado estudio de las flores o frutos que iban cayendo después de floración



10

Fruto de 2 meses cortado por la mitad transversalmente. Se aprecian los tejidos del fruto y la semilla con embrión en su interior

y, constataron que las distintas caídas observadas en otros frutales, se producen en el olivo de forma solapada:

- La mayor caída de flores imperfectas se produjo ocho días después de floración (ddf) pero continúa 15 ddf.
- La mayor caída de flores perfectas y frutos fue 13-15 ddf. Empezó 10 ddf hasta 25 ddf.
- La mayor caída de frutos se produjo entre 15-21 ddf. Se observaron 2 picos. En el primer pico caen frutos cuajados y no cuajados. El segundo pico coincide con el crecimiento exponencial del fruto.

serrat
trituradoras

bioptima
visitenos
Bioptima '08

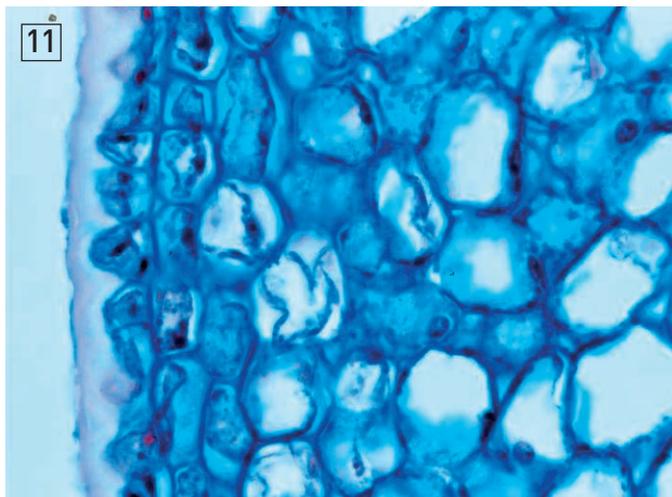
diseñando el futuro

BIOMASS 500

OLI JUNIOR

Río Cinca, 12 - 22510 Binaced (Huesca) Tel: 974 42 62 00 / Fax: 974 42 70 64

info@serrat.es / www.serrat.es



11
Corte histológico de la piel (izquierda) con su cutícula gruesa (color rosa pálido) y parte de la pulpa (derecha) de una aceituna de 2 meses. Las células de la pulpa o mesocarpo tienen una gran capacidad de crecimiento, y son el lugar donde se va a almacenar el aceite.

Desarrollo de la aceituna

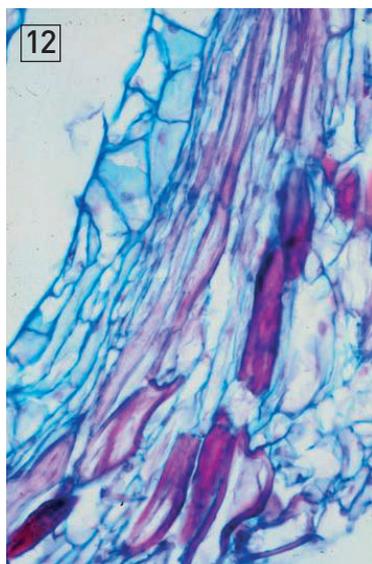
Durante las cuatro primeras semanas, después del cuajado, se produce un periodo intenso de multiplicación y expansión celular (Manrique y col., 1999). A partir de ese momento se empiezan a diferenciar en la aceituna las células de los tres tejidos del fruto: el exocarpo (piel), mesocarpo (pulpa) y endocarpo (hueso). Estos tejidos tienen su origen en la pared del ovario y en su interior se encuentra la semilla (Fotos 9 y 10).

crecimiento de los espacios celulares (Rallo-Morillo, 1994; Manrique y col., 1999). La segunda y última parada de crecimiento (Fase IV) coincide con el pintado de la aceituna y descomposición de las membranas de las células de la pulpa.

La piel de la aceituna está formada por células epidérmicas monoestratificadas, cubiertas por una cutícula gruesa que forma una capa, impermeable y protectora, sobre la superficie del fruto. Debajo de la piel se encuentran las células parenquimáticas de la pulpa. Son células de tamaño relativamente uniforme, grandes, con un gran protoplasma, y una pared celular poco diferenciada que permite y favorece los procesos de división y expansión celular (Foto 11).

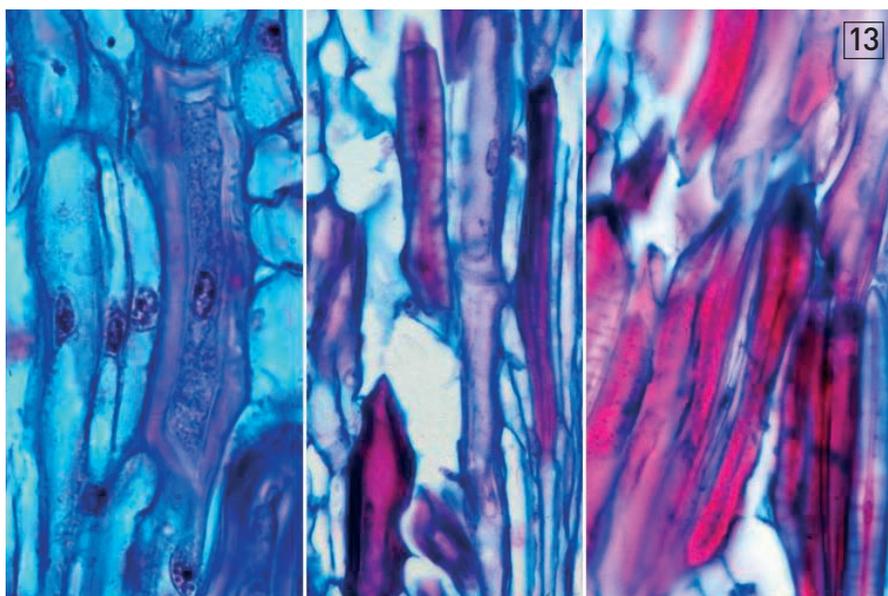
La pulpa es el tejido de mayor interés económico por ser donde se realiza la formación y almacenamiento de aceite, y el tejido que se consume en el caso de aceitunas de mesa. El 35-40% del crecimiento de la pulpa ocurre en los primeros dos meses después de floración, mientras que a partir de esos dos meses se produce el 65% de su crecimiento y casi la totalidad del almacenamiento de aceite (Manrique y col., 1999).

En el interior de la pulpa, y separado de ella por una zona de haces vasculares que luego formarán los surcos fibrovasculares del hueso, se encuentra el hueso. Las células del hueso lignificado son esclereidas, producidas por la deposición de una gruesa pared se-



12
Interior del endocarpo de una aceituna unas semanas después de floración. Las células alargadas están en el proceso de esclerificación. Las más interiores constituyen la pared interna del endocarpo.

A partir del cuajado, el crecimiento de la aceituna transcurre en cuatro fases. En la Fase I de crecimiento exponencial se produce división y multiplicación celular, incrementándose tanto el tamaño del hueso como de la pulpa. En la Fase II tiene lugar el endurecimiento del hueso, y en condiciones tradicionales sin riego puede coincidir con una primera parada de crecimiento del fruto. En ese momento se produce la solidificación del endospermo y el desarrollo del embrión. En la Fase III el crecimiento exponencial se debe principalmente a la expansión de las células de la pulpa acompañado por la acumulación de ácidos grasos en ellas, y al in-



13
Fases secuenciales (de izquierda a derecha) de esclerificación de la zona interior del endocarpo compuesta por células alargadas en sentido tangencial.

Hay bastante variabilidad en las fechas en las que se produce la caída. Se han observado diferencias varietales en la pauta de caída de frutos, sin embargo, en todas ellas la principal caída de frutos coincide con el crecimiento del fruto (Rallo y Fernández-Escobar, 1985).

El final de caída de frutos coincide aproximadamente con el endurecimiento del hueso (Rallo y Cuevas, 2004) y con el periodo de rápido crecimiento del embrión (Rapoport, 2004).

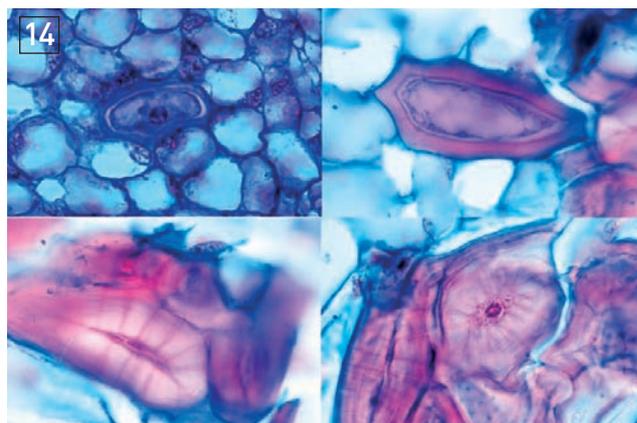
cundaria lignificada que termina por ocupar la totalidad del espacio celular y desplazar al citoplasma (Fotos 12 y 13). Mientras que el crecimiento de las células de la pulpa supone el incremento del tamaño de las vacuolas y el almacenamiento de aceite, en las del hueso se produce una acumulación de ligninas depositadas como capas de la pared secundaria.



El final de caída de frutos coincide con el endurecimiento del hueso

Descripción del endurecimiento del hueso

La esclerificación de las células del endocarpo es responsable del endurecimiento del hueso (Fotos 14 y 15). Durante el proceso de esclerificación se depositan capas sucesivas de pared celular secundaria de lignina y otras sustancias parecidas, hasta tal grado, que el interior de la célula y la parte viva (citoplasma, etc) desaparecen. Por tanto, la esclerificación es un proceso más amplio que la lignificación. En el hueso se distinguen tres zonas: zona principal con células isodiamétricas, regulares o algo alargadas que ocupan casi todo el tejido, zona interior con células alargadas en dirección tangencial y, por debajo de ésta, en el interior del hueso, aparece un estrato de pequeñas células, que es la pared interna, bordeando el lóculo en donde está la semilla. En floración existe en el ovario un anillo de haces vasculares, que marcan la separación entre el hueso y la pulpa. Después del cuajado los haces aumentan en tamaño y desarrollan muchas conexiones entre sí, con el fin de importar agua y sustancias para formar el fruto. Este anillo de haces vasculares va creciendo, con-



Esclereidas de la zona principal del endocarpo en diferentes fases de diferenciación.

firiendo al hueso una estructura característica de la variedad con mayor o menor rugosidad, debido a los surcos fibrovasculares que se forman alrededor de estos haces vasculares (Rapoport, 2004).

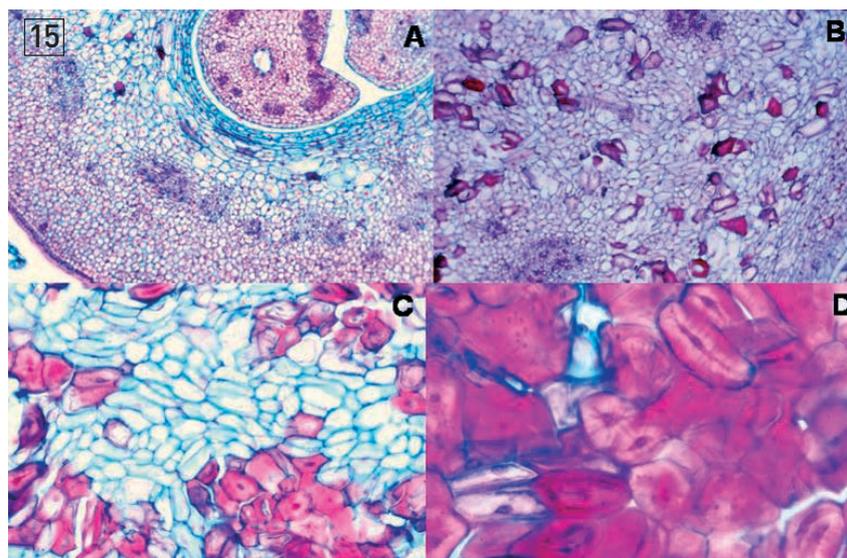
El endurecimiento del hueso se produce de forma gradual y heterogénea, iniciándose en la zona principal exterior (Rallo-Morillo, 1994). Es un proceso complejo debido, por un lado, a que las diferentes células lo inician y realizan de forma individual y, por otro, a que durante los primeros meses, el crecimiento del hueso y su esclerificación coinciden, con el primero diluyendo el efecto del segundo. Las primeras esclereidas se diferencian durante la primera semana después de floración, pero son pocas, a medida que va creciendo el hueso aumentan

en número y proporción, así como su grado de lignificación. Se ha observado un cambio en la pauta de esclerificación, de dispersa a masiva, a partir de seis semanas desde floración (Foto 15). En la pulpa aparecen algunas células individuales igualmente esclerificadas, como las del hueso, en zonas centrales y cercanas al hueso (Rallo-Morillo, 1994).

Una vez que una célula ha empezado el proceso de esclerificación, pierde su capacidad de división y expansión celular.

El proceso de endurecimiento está condicionado por factores genéticos y condiciones de cultivo. Se han observado diferencias cualitativas, entre variedades, en las pautas iniciales de esclerificación (Rallo-Morillo, 1994) y variabilidad en el número de días desde floración hasta endurecimiento del hueso. También estudios preliminares en la variedad 'Picual' indican diferencias en el crecimiento del hueso, el endurecimiento del hueso y la interacción entre estos dos procesos debidos al régimen de riego.

Los estudios fisiológicos en el olivo, señalan que la fecundación y principio del desarrollo del óvulo como semilla desencadena el crecimiento de los frutos (Rallo y Fernández-Escobar, 1985; Rapoport y Rallo, 1991). Se intuye que el endurecimiento del hue-



Diferentes grados de esclerificación del endocarpo durante su desarrollo. A.- Aparición de las primeras esclereidas en todo el endocarpo en la primera semana después de floración. B.- Distribución dispersa de esclereidas en la zona principal. C.- Esclerificación más intensiva en la zona principal, distribución en grupos. D.- Esclerificación de todas las células de la zona principal del endocarpo.

so en frutos normales está relacionado e integrado con el desarrollo de la semilla y embrión, lo que también puede ser una fuente de diferencias entre variedades, en donde se ha demostrado diferencias en el crecimiento del embrión y semilla (Rapoport, 2004).

Agradecimientos

Los autores agradecen a Alfonso Ruiz Tapiador la revisión final del documento y a Ester García-Cuevas y Franco Castillo-Llanque la ayuda con las imágenes. Este trabajo ha sido financiado en parte por el proyecto AGL2005-00930/AGR del Ministerio Español de Educación y Ciencia.

Bibliografía

Cuevas J, K Pinney y VS Polito. 1999. Flower differentiation, pistil development and pistil abortion in olive (*Olea europaea* L. 'Manzanillo'). *Acta Horticulturae* (ISHS) 474:293-296.

Díaz A, A Martín, P Rallo, D Barranco y R Rosa. 2006. Self-incompatibility of 'Arbequina and 'Picual' olive assessed by SSR markers. *Journal of the*

American Society for Horticultural Science 131:250-255.

Lavee S. 1996 Biología y fisiología del olivo. En: *Enciclopedia mundial del olivo*. Consejo Oleícola Internacional. Madrid.

Lavee S, L Rallo, HF Rapoport y A Troncoso. 1996. The floral biology of the olive: effect of flower number, type and ditribution on fruitset. *Scientia Horticulturae* 66 (3-4): 149-158.

Manrique T, HF Rapoport, J Castro y M Pastor. 1999. Mesocarp cell division and expansion in the growth of olive fruits. *Acta Horticulturae* (ISHS) 474:301-304.

Pinney K y VS Polito. 1990. Flower initiation in 'Manzanillo' olive. *Acta Horticulturae* (ISHS) 286:203-206.

Rallo L y J Cuevas. 2004. Fructificación y producción. En: *El Cultivo del Olivo*. Eds. Barranco D, R Fernández-Escobar y L Rallo. Mundi-Prensa y Junta de Andalucía. Madrid.

Rallo L y R Fernández-Escobar. 1985. Influence of cultivar and flower thinning within the inflorescence on competition among olive fruit. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 110 (2): 303-308.

Rallo-Morillo P. 1994. El papel de los procesos celulares en el crecimiento del fruto en cinco cultivares de olivo (*Olea europaea* L.). Trabajo Fin de Carrera. Universidad de Córdoba.

Rapoport HF. 2004. Botánica y morfología. En: *El Cultivo del Olivo*. Eds. Barranco D, R Fernández-Escobar y L Rallo. Mundi-Prensa y Junta de Andalucía. Madrid.

Rapoport HF y L Rallo. 1991. Post-anthesis flower and fruit abscission in Manzanillo olive. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 116 (4): 720-723.

Stephenson AG. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.

Thompson M. 1996. Flowering, pollination and fruit set. En: *Cherries: crop physiology, production and uses*. Eds. AD Webster y NE Looney. CAB. Oxon. Gran Bretaña.

Tombesi A. 2003. Biologia florale e di fruttificazioni. En: *Olea. Trattato di olivicoltura*. Ed. P Fiorino. Edagricole. Bologna. Italia. •



Olivar en seto en floración