

Achtergronden en mogelijkheden tot voorspellen van vruchtrui bij appel en peer

Resultaten van een literatuuronderzoek

Frank Maas

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving

Bloembollen, boomkwekerij & Fruit

april 2010

Rapportnr.

2010-08

© 2010 Wageningen, Stichting Dienst Landbouwkundig Onderzoek (DLO)

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Praktijkonderzoek Plant & Omgeving.

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Rapportnummer 2010-08; € 15,- -

Productschap  Tuinbouw

Projectnummer: 32 610803 00

PT-nummer: 13269

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving

Bloembollen, Boomkwekerij en Fruit

Adres : Lingewal 1, 6668 LA Randwijk

: Postbus 200, 6670 AE Zetten

Tel. : 0488 - 47 37 35

Fax : 0488 - 47 37 17

E-mail : infofruit.ppo@wur.nl

Internet : www.ppo.wur.nl

Inhoudsopgave

pagina

SAMENVATTING.....	5
1 INLEIDING	7
2 VRUCHTZETTING EN VRUCHTRUI	9
2.1 Achtergrondkennis vruchtzetting en vruchtrui	9
2.1.1 Bloemknopvorming.	9
2.1.2 Vruchtzetting, zaadontwikkeling en vruchtrui	9
2.1.3 Vruchtdunning.....	14
2.1.4 Huidige praktijk vruchtdunning	14
3 MODELLEN VRUCHTRUI	15
3.1 Beslissingsondersteunend adviesmodel	15
3.2 Praktisch bruikbare prognosemodellen	15
3.3 Verklarende modellen.....	19
4 CONCLUSIES EN AANBEVELINGEN	21
GERAADPLEEGDE LITERATUUR.....	23

Samenvatting

Een goede vruchtdrachtregulatie is voor fruittelers van essentieel belang om een van jaar tot jaar regelmatige productie van fruit met de gewenste vruchtkwaliteit te verkrijgen.

Een goede bloei, bestuiving en vruchtzetting vormen hiervoor jaarlijks de basis. In de meeste jaren is de initiële zetting vele malen hoger dan de streefproductie. Voor iedere teler is het dan de vraag in hoeverre de uiteindelijke vruchtzetting nog afneemt door natuurlijke vruchtrui tijdens de junirui en of er chemisch of met de hand gedund moet gaan worden. Omdat de mate van natuurlijke rui van jaar tot jaar en van perceel tot perceel sterk kan verschillen, bestaat er een grote behoefte om vroegtijdig te weten welke mate van vruchtrui te verwachten is en of aanvullende vruchtdunning nodig is.

Dit rapport beschrijft de resultaten van een literatuurstudie naar de achtergronden van vruchtzetting en vruchtrui bij appel en peer. Tevens geeft dit rapport een overzicht van modellen die zijn ontwikkeld en in de literatuur zijn beschreven om de mate van vruchtrui, zowel de natuurlijke rui als die volgend op een behandeling met chemische dunmiddelen, te voorspellen. Van de vier beschreven modellen is één model, het koolstof-balans model van Lakso *et al.* (2006), gebaseerd op de aanmaak en het verbruik van assimilaten in de boom. Dit model is echter ontwikkeld om beter te begrijpen hoe de verschillende fysiologische processen betrokken bij de synthese van assimilaten en het verbruik van assimilaten voor de groei en ademhaling in de verschillende onderdelen van de boom samenhangen en uiteindelijk bepalen hoeveel vruchtrui er gaat optreden. Dit model geeft geen nauwkeurige voorspelling over het percentage vruchten dat van de boom zal ruïen. Het geeft slechts een voorspelling of geen, weinig of veel rui te verwachten is op basis van lichtintensiteit, temperatuur na de bloei, geschatte groeikracht en van de bomen en cultivar-gebonden eigenschappen met betrekking tot vruchtrui. Een tweede model van Jones *et al.* (2000) is een beslissingsondersteunend model waarin telers op basis van hun ervaringen met de cultivar, de geschiedenis van dracht en groei van de bomen, de actuele zetting en weerscondities een beslissing kunnen nemen of er chemische dunning nodig is en zo ja, welk middel in welke dosering daarvoor het meest geschikt is. Beide voorgaande modellen zijn gebaseerd op een groot aantal aannames en de nauwkeurigheid ervan hangt dus sterk af van de mate waarin de teler of diens voorlichter in staat is deze juist in te schatten. Naast deze modellen zijn er nog twee modellen beschreven die praktisch toepasbaar lijken te zijn. Beide modellen voorspellen het percentage vruchtrui op basis van verschillen in vruchtgrootte van jonge vruchtjes rondom het moment dat deze gemiddeld een diameter van 10 tot 14 mm hebben bereikt. Het model van Handschack en Naumann (1990) doet deze voorspelling op grond van slechts 1 meting van de diameter van een populatie van ca. 200 vruchtjes, het model van Greene *et al.* (2006) op basis van 2 metingen en de toename van de diktegroei van ongeveer eenzelfde aantal vruchtjes. Dit laatste model claimt met een nauwkeurigheid van bijna 99% de vruchtrui te kunnen voorspellen. Dit laatste model is ook door anderen al getest en goed bruikbaar bevonden. Aanbevolen wordt om in eerste instantie te onderzoeken in hoeverre dit laatste model bruikbaar is voor de voorspelling van vruchtrui en de werking van dunmiddelen bij de belangrijkste appel- en perencultivars die in Nederland worden geteeld.

1 Inleiding

Het reguleren van de vruchtdracht is voor een fruitteler van groot belang. Niet alleen is het nodig om de gewenste vruchtmaat en vruchtkwaliteit te bereiken, maar ook om te voorkomen dat een te hoge dracht de aanleg van bloemknoppen voor het volgende seizoen beperkt en de boom in een beurtjaar komt.

Het zou ideaal zijn als op basis van de hoeveelheid bloemtrossen zou kunnen worden voorspeld welk percentage bloemen uitgroeit tot oogstbare vruchten en welk percentage door natuurlijke rui van de boom valt. Met een dergelijke voorspelling zou een teler in een vroeger stadium weten of en hoeveel vruchtdunning nodig is. Hiermee kan onnodige inzet van chemische middelen worden voorkomen. Omgekeerd kan met een goede voorspelling ook worden vermeden dat er geen of te laat dunmiddelen worden ingezet en er later in de teelt veel arbeid aan handdunnen moet worden besteed. Dit is niet alleen ongewenst vanwege de hoge kosten, maar ook vanwege het feit dat dunnen vanaf 5 tot 6 weken na volle bloei bij veel rassen te laat is om het negatieve effect van een te hoge vruchtdracht op de aanleg van bloemknoppen voor het volgende seizoen te voorkomen.

Er zijn zeer veel artikelen gepubliceerd over de vruchtzetting en vruchtrui bij appels en peren. Voor dit literatuuronderzoek is gebruikt gemaakt van de databases CAB abstracts. Op basis van de zoekopdrachten *['fruit drop' or 'fruit abortion' or 'fruit abscission'] and ('apple' or 'apples' or 'Malus')* en *['fruit drop' or 'fruit abortion' or 'fruit abscission'] and ('pear' or 'pears' or 'Pyrus')* blijken er tussen 1910 en 2010 voor appel 1113 en voor peer 340 artikelen te zijn gepubliceerd over het onderwerp vruchtrui. Het overgrote deel van deze artikelen heeft betrekking op proeven met chemische middelen om vruchtrui te beperken of te stimuleren met als doel de vruchtdracht van de boom en de vruchtkwaliteit te optimaliseren. Slechts een zeer beperkt deel van de artikelen geeft een overzicht van de fysiologische processen en de groeiomstandigheden die een rol spelen bij de totstandkoming van vruchtrui. Dit literatuuroverzicht baseert zich vooral op deze laatste categorie artikelen en op de enkele artikelen die zijn gepubliceerd over modellen ontwikkeld om vruchtrui te voorspellen.

2 Vruchtzetting en vruchtrui

Dit hoofdstuk is onderverdeeld in een overzicht van de in de literatuur beschreven kennis over het proces van vruchtzetting en –rui bij appel en peer en een overzicht van de verschillende modellen die, op basis van deze kennis, zijn ontwikkeld om vruchtzetting en –rui te kunnen voorspellen.

2.1 Achtergrondkennis vruchtzetting en vruchtrui

Bij het realiseren van de door de fruitteiler gewenste vruchtdracht is een aantal processen in de fruitboom betrokken. Deze processen beïnvloeden elkaar wederzijds en bepalen uiteindelijk samen bij een meerjarig gewas als appel of peer de regelmaat van de jaarlijkse productie van de boom.

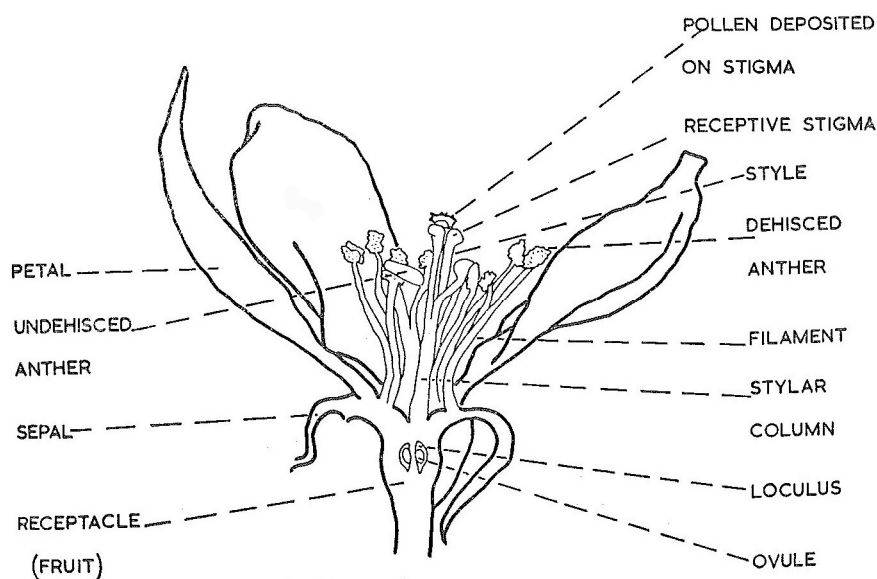
2.1.1 Bloemknopvorming.

Zonder bloei geen vruchten. Bloemknoppen zijn de eerste voorwaarde om vruchten aan een fruitboom te krijgen. De aanleg van bloemknoppen die in jaar X gaan bloeien en vruchten kunnen geven, begint al tijdens de groei van de vruchten in het voorgaande jaar X-1. De vruchtdracht in jaar X-1 is van grote invloed op de hoeveelheid bloemknoppen die wordt aangelegd voor jaar X. Aangetoond is dat niet zozeer het aantal vruchten, maar het aantal vruchten met zaden hiervoor verantwoordelijk is (Chan & Cain, 1967). De zaden die zich ontwikkelen in de vruchten beginnen ongeveer 5 weken na de bloei en het begin van de vruchtgroei gibberellinen te produceren (Luckwill, 1970). Gibberellinen sturen de ontwikkeling van de knoppen die worden gevormd voor het volgende jaar. Boven een bepaalde drempelwaarde zullen bladknoppen worden gevormd en onder deze drempelwaarde bloemknoppen. Het aantal gibberellines en de hoeveelheid ervan verschilt per cultivar (Tu, 2000) en daarmee waarschijnlijk ook de drempelwaarde waarbij een gibberelline remmend werkt op de bloemknopaanleg. De bloemknopaanleg in appel kan worden geremd door toediening van GA3 en GA4+7 (Tromp, 1982). Proeven waarin afzonderlijk GA4 en GA7 werden gebruikt hebben aangetoond dat de remmende werking van GA4+7 op de bloemknopaanleg wordt veroorzaakt door GA7 en dat GA4 zelfs in een aantal gevallen de bloemknopaanleg stimuleert of de remmende werking van andere gibberellinen vermindert (Tu, 2000).

2.1.2 Vruchtzetting, zaadontwikkeling en vruchtrui

Vruchtzetting vereist bij de meeste fruitgewassen bestuiving van de bloemen met vreemd stuifmeel. In de meeste appel- en perencultivars zijn vruchtzetting en vruchtontwikkeling afhankelijk van een bestuiving die leidt tot bevruchting van de eicellen en de ontwikkeling van zaden in het vruchtbeginsel. Echter bij sommige cultivars – waaronder het perenras ‘Conference’ - kan vruchtzetting en vruchtgroei plaatsvinden zonder bestuiving en bevruchting, de zogenaamde parthenocarpe vruchtzetting. Bij vrijwel alle cultivars ontwikkelen vruchten met zaden zich sneller en beter dan vruchten zonder zaden (Keulemans *et al.*, 1996). Bij Anjou peren is door Westwood & Lombard (1968) vastgesteld dat parthenocarpe vruchtzetting beter verloopt na een jaar waarin de boom vruchten met zaden droeg dan na een jaar vruchten zonder zaden. In dit onderzoek constateerden zij ook dat in een drachtjaar met vruchten met zaden deze vruchten een stof produceren die door de gehele boom wordt getransporteerd en dat die stof het mogelijk maakt dat in het volgende jaar parthenocarpe vruchtzetting optreedt. De auteurs hebben aanwijzingen dat het hierbij gaat om door de zaden geproduceerde hormonen zoals auxinen en wellicht ook gibberellinen. Parthenocarpe vruchtzetting is te stimuleren door bomen te bespuiten met gibberellinen tijdens de bloei. In de praktijk wordt hiervan gebruik gemaakt in de perenteelt in jaren waarin de bloemen door nachtvorst beschadigd zijn en geen bevruchting meer kan optreden. Ook in boomgaarden van Conference zonder bestuiverbomen kan door toepassing van gibberellinen een goede vruchtzetting en opbrengst worden verkregen. Ten opzichte van vruchtzetting na kruisbestuiving, bevruchting en zaadontwikkeling hebben parthenocarpe vruchten zonder zaden het nadeel dat ze over het algemeen langer en dunner worden, een vruchtvorm die minder marktwaarde heeft dan kortere vruchten met een grotere diameter en duidelijkere peervorm. Schander (1955) onderzocht de relatie tussen aantal zaden in een vrucht en de ontwikkeling van de vruchtvorm bij appel en peer.

Bij zowel appel als peer vond hij dat vruchten korter en dikker waren als zij meer goed ontwikkelde zaden bevatten. Vooral bij een perenras als 'Conference' kan het verschil in vruchtvorm hierdoor zeer groot zijn. Zonder goed ontwikkelde zaden werd door Schander een lengte/breedte verhouding van 2,8 waargenomen. Bij vruchten waarin zich slechts enkele zaden gedeeltelijk ontwikkelen nam deze verhouding al af tot 1,9 à 1,7 en bij 5 volledig ontwikkelde zaden tot 1,5. Eenzelfde relatie tussen vruchtvorm en zaadontwikkeling werd waargenomen bij 'Conference' en 'Bonne Louis d'Avranches' peren door Marcucci & Visser (1983) en bij 'Abate Fetel' door Sansavini *et al.* (2009).

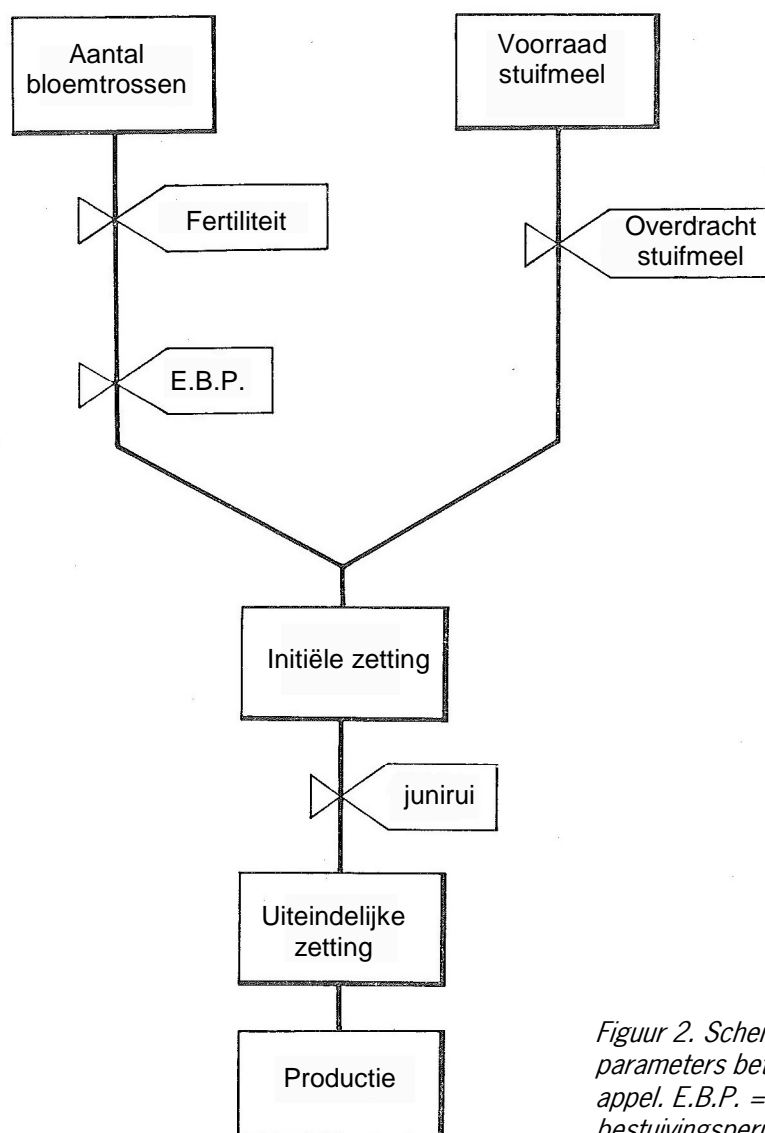


Figuur 1. Schematische weergave overlangse doorsnede appelbloem. Bron: Williams (1970).

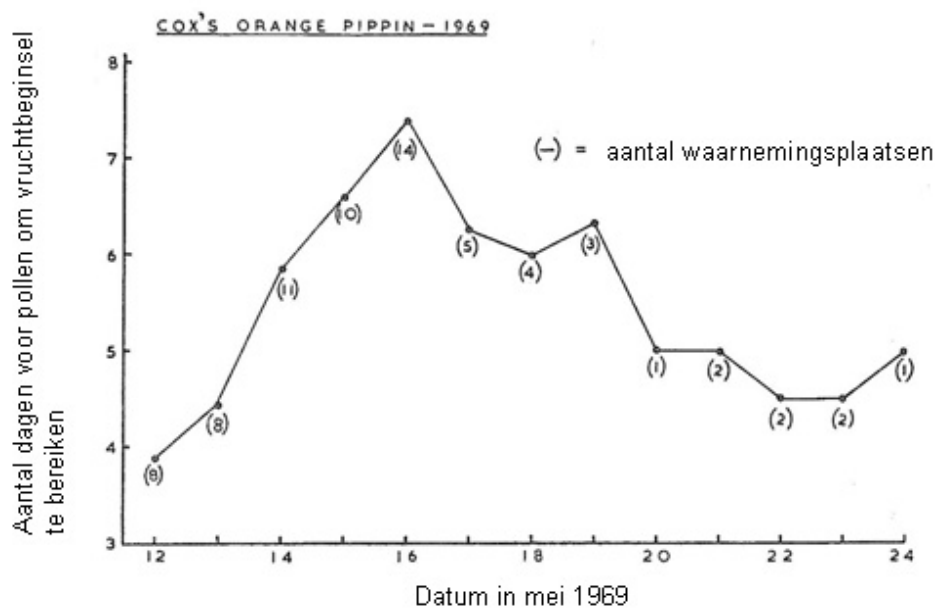
Zaadontwikkeling vindt pas plaats als na de bestuiving het pollen op de stempel van de bloem kiemt en de pollenbuis via de stijl naar het vruchtbeginsel groeit binnen de periode dat de eicel ontvankelijk is voor bevruchting. Het verschil tussen de tijdsduur dat een eicel ontvankelijk is voor bevruchting en de tijdsduur die nodig is voor een stuifmeelkorrel om te kiemen en door de stijl naar de eicel te groeien, wordt aangeduid als de *effectieve bestuivingsperiode*, dat wil zeggen de periode waarin bestuiving kan leiden tot bevruchting. Vindt de bestuiving later plaats dan zal de eicel niet meer bevrucht kunnen worden en vindt er geen zaadontwikkeling plaats. De effectieve bestuivingsperiode is langer als de levensduur van de eicel langer is of de tijd die het pollen nodig heeft om de eicel te bereiken korter is. De levensduur van de eicel kan worden verlengd door bemesting in het voorgaande jaar, waarbij vooral stikstofbemesting van belang is (Williams, 1965). De groeisnelheid van de pollenbuis is hoger bij hogere temperatuur. Jefferies & Brain (1984) hebben bij Cox's Orange Pippin de pollenbuisgroei bij temperaturen tussen 3,5 en 33,5 °C bepaald. De groei verloopt via een S-vormige curve en de snelste groei van de pollenbuis trad op tussen ongeveer 13 en 21 graden. De groeisnelheid van de pollenbuis kan verder worden beïnvloed door borium. Stuifmeelkieming en groei van de pollenbuis verlopen beter in bloemen van bomen met een hoog boriumgehalte in de bloemknoppen als gevolg van een boriummesting na de oogst in de voorgaande herfst (Lee *et al.* 2009). Verder kan ook de aanwezigheid van mentor- of pionierpollen de groei van de pollenbuis versnellen (Visser & Marcucci, 1983). De pollenbuizen van het eigen stuifmeel kunnen verder in de stijl doorgroeien als ze worden begeleid door pollenbuizen van stuifmeel van een andere cultivar, het zogenaamde mentorpollen. De pollenbuizen van het eigen stuifmeel of vreemd stuifmeel kunnen ook sneller groeien als er een eerdere bestuiving heeft plaatsgevonden. Dit eerste stuifmeel wordt pionierstuifmeel genoemd. Opeenvolgende kruisbestuivingen met tussenperiode van één of enkele dagen leiden tot een hogere vrucht- en zaadzetting dan een eenmalige bestuiving (Visser, 1983). De effectieve bestuivingsperiode kan sterk verschillen tussen cultivars. Bij appel varieerde deze periode tussen de 2 en 9 dagen en bij peer tussen 1 en 11 dagen (Sanzol & Herrero, 2001).

Deze waarnemingen illustreren dat het zeer lastig is om alleen op basis van bloeitijdstippen en temperatuur te bepalen of bestuiving ook tot bevruchting leidt en welk deel van de bloemen vruchten met zaden zal opleveren.

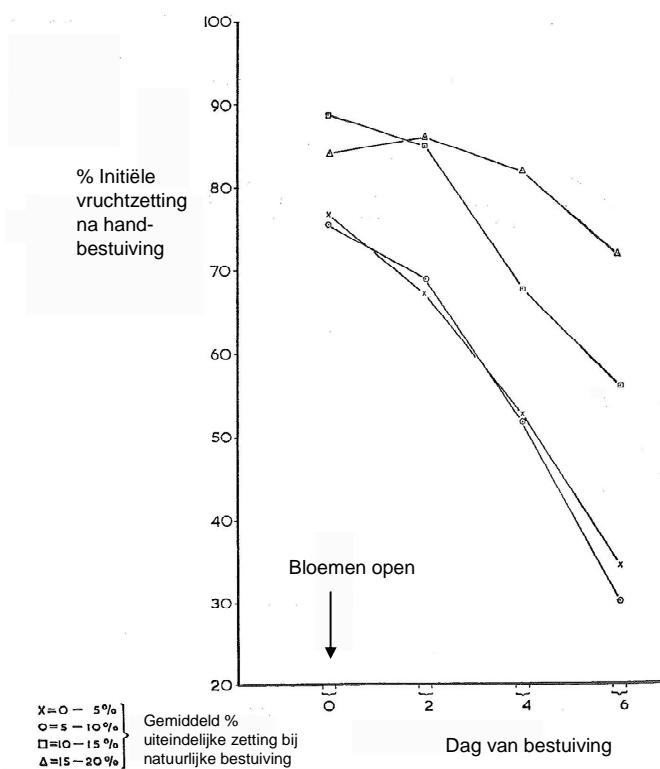
Williams (1970) heeft op basis van waarnemingen in een groot aantal boomgaarden in Engeland een analyse gemaakt van de parameters die een rol spelen bij de vruchtzetting van de appelcultivars 'Cox's Orange Pippin' and 'Bramley's seedling'. Figuur 2 geeft een schematisch overzicht van deze parameters in relatie tot vruchtzetting. Hoewel bestuiving met vreemd pollen een voorwaarde is voor vruchtzetting bij beide cultivars, kon hij geen goed verband vinden tussen de mate van pollenoverdracht en de uiteindelijke vruchtzetting bij de oogst. Wel kon voor 'Cox's Orange Pippin' worden vastgesteld dat bij de boomgaarden met het hoogste aantal geoogste vruchten per 100 bloemtrossen er gemiddeld viermaal meer vreemd stuifmeel op de stempels was terechtgekomen dan bij de boomgaarden met de laagste producties per 100 bloemtrossen. Echter, de verschillen in vruchtzetting tussen boomgaarden met eenzelfde mate van bestuiving waren zeer groot. Zo werd bij een bestuiving met vreemd stuifmeel van ca. 50% van de bloemen een vruchtzetting waargenomen die varieerde tussen 10 en 120 vruchten per 100 bloemtrossen.



Figuur 2. Schematische weergave van parameters betrokken bij vruchtzetting appel. E.B.P. = effectieve bestuivingsperiode. Bron: Williams (1970).



Figuur 3. Berekend aantal dagen tussen openen bloem en bevruchting eicel. Bron: Williams (1970)



Figuur 4. Verband tussen effectieve bestuivingsperiode en algemene boomgaardproductie bij 'Cox's Orange Pippin'. Bron: Williams (1970).

Naast stuifmeeloverdracht zijn er dus andere factoren die bepalend zijn voor de vruchtzetting. De levensduur van de eicel, het tijdstip na opengaan van de bloem waarop bestuiving plaatsvindt en de temperatuur na bestuiving bepalen samen het succes van een bestuiving, oftewel het percentage bestoven bloemen waarin bestuiving ook leidt tot bevruchting van de eicel. Zoals uit figuur 3 is af te leiden kan de dag waarop een bloem opengaat alleen al van grote invloed zijn op het aantal dagen dat nodig is om vanaf het moment van bestuiving een bevruchting te krijgen. Afhankelijk van de weersomstandigheden vanaf opengaan van de bloem varieerde bij 'Cox's Orange Pippin' het aantal dagen dat de stuifmeelbuis nodig had het vruchtbeginsel te bereiken van minder dan 4 dagen voor bloemen geopend op 12 mei tot 7,5 dagen voor bloemen die 4 dagen later open gingen.

In dezelfde studie toonde Williams (1970) aan dat de kans op bevruchting afneemt naarmate de tijdsduur tussen het opengaan van de bloem en de bestuiving toeneemt (Figuur 4). De mate waarin deze kans afneemt is minder bij sterkere bloemen met eicellen bevatten die een langere levensduur hebben en daardoor bloemen een hogere kans hebben op vruchtzetting via natuurlijke bestuiving.

Concurrentie om beschikbare assimilaten tussen de vruchten binnen een cluster en tussen een vruchtcluster en de beursscheut en de verdeling van assimilaten tussen wortel en bovengrondse delen van de boom spelen een belangrijke rol bij de totstandkoming van de uiteindelijke vruchtzetting. Factoren die zorgen voor een grotere beschikbaarheid van assimilaten voor de vruchtclusters bevorderen de groei van de vruchten. De productie van assimilaten in de fotosynthese is afhankelijk van de hoeveelheid beschikbaar licht en de mate waarin dit door de boom wordt onderschept. Weinig licht tijdens de beginfase van de vruchtontwikkeling leidt tot een verminderde aanmaak van assimilaten en vergroot de kans op vruchtrui. Uit experimenten met radioactief gemerkt CO₂ kon worden afgeleid dat de groei van vruchtjes en nieuwe scheuten voor het belangrijkste deel afhankelijk is van de actuele fotosynthese en niet van in het vorige seizoen opgeslagen reservesuikers (Hansen, 1971). Proctor & Palmer (1991) onderzochten de rol van het clusterblad en die van de bladeren van de beursscheut op de vruchtzetting en vruchtgroei bij drie appelcultivars. Verwijdering van dit blad tijdens volle bloei en twee weken na volle bloei leidde tot een sterke reductie van de vruchtzetting. Hoe eerder het blad verwijderd werd des te lager de vruchtzetting was. Gezond cluster- en beursscheutblad is daarom een belangrijke voorwaarde voor het verkrijgen van een goede vruchtzetting.

Assimilatenbeschikbaarheid speelt een cruciale rol bij het proces van vruchtrui. Maatregelen die het assimilatentransport naar de wortels van de boom verminderen, zoals het inzagen van de stam of het remmen van de scheutgroei door toepassing van een groeiremstof als Regalis, zorgen dat er meer assimilaten overblijven voor de vruchten en leiden hierdoor tot een vermindering van de vruchtrui. Omgekeerd kan de vruchtrui worden gestimuleerd door de aanmaak van assimilaten te remmen, hetzij door via schaduwdoek de hoeveelheid licht tijdelijk te verminderen (Byers 2002, 2003, Byers *et al.* 1990ab, 1991, Kockerols *et al.* 2010), hetzij door het toedienen van middelen die de fotosynthese remmen (Byers *et al.* 1990b, Köpcke 2005). Twee of drie opeenvolgende dagen beschaduwing, resulterend in 92% vermindering in lichtintensiteit, gaf 83 tot 93 % minder vruchtzetting indien de schaduw werd toegepast vanaf 14, 21 of 28 dagen na volle bloei, maar niet wanneer schaduw werd toegepast 8, 35 of 42 dagen na volle bloei (Byers *et al.* 1991). Zowel de toepassing van chemische fotosyntheseremmers als beschaduwing leidde tot een vermindering van de gehaltes aan suikers en zetmeel en in een lager drogestofgehalte van de appels (Polomski *et al.* 1988).

Ook diverse groeiregulatoren kunnen de vruchtrui stimuleren, over het algemeen omdat ze de onderlinge concurrentie tussen de vruchten van een cluster vergroten waardoor de sterkste vruchten harder gaan groeien ten koste van de zwakkere vruchtjes waardoor deze in groei achterblijven en van de boom ruïen. De mate van vruchtrui is sterker naarmate de temperatuur tijdens de donkerperiode rondom 21 dagen na volle bloei hoger is (Byers, 2002).

Vruchtrui is een abscissieproces waarbij de plantengroeiregulator ethyleen betrokken is. Vruchtjes die gaan ruïen produceren ongeveer 20 dagen na bloei duidelijk meer ethyleen dat vruchtjes die niet gaan ruïen (Dal Cin, 2005). Dit ethyleen is betrokken bij de activatie van genen betrokken bij de vorming van het abscissie-laagje in de vruchtsteel van de vruchtjes die tijdens de junirui van de boom zullen vallen.

2.1.3 Vruchtdunning

Hoewel de vruchtrui de vruchtdracht van de boom op een natuurlijke wijze reguleert, blijkt deze zelfregulatie bij veel van de moderne rassen onvoldoende om het gewenste drachtniveau te bereiken. Aanvullende dunning is dan nodig om de gewenste vruchtmaat en vruchtkwaliteit te bereiken en te voorkomen dat door een te hoge vruchtdracht de bloemknopaanleg voor het volgende seizoen te sterk wordt geremd, waardoor de boom in een beurtjaar komt. Omdat pas na de junirui duidelijk wordt of de vruchtdracht in een bepaald jaar hoger is dan gewenst, lijkt het logisch om ook tot dat moment te wachten met de aanvullende vruchtdunning van de boom. Echter, dunnen na de junirui is bij de meeste rassen te laat om het negatieve effect van teveel vruchten op de bloemknopaanleg voor het volgende seizoen te voorkomen en een beurtjaar te vermijden. Hoe eerder een boom wordt gedund tot het gewenste drachtniveau, des te groter is het positieve effect op de groei van de overige vruchten en de aanleg van bloemknoppen voor het volgende seizoen (Jones *et al.*, 1992).

2.1.4 Huidige praktijk vruchtdunning

In de gangbare teelten wordt bij de dunbehoefte appelfrassen in jaren met een rijke bloei door veel telers al tijdens de bloei begonnen met maatregelen om een te hoge vruchtdracht te vermijden. Het spuiten van de bladmeststof ammoniumthiosulfaat (ATS) is een beproefde methode om bevruchting van bloemen te voorkomen (Maas, 2007). De strategie die hierbij wordt gehanteerd is om een beperkt deel van de bloemen te laten bevruchten en bij de overige bloemen de kieming van stuifmeel en groei van de pollenbuis naar het vruchtbeginsel te vermijden door de stempel en stijl te 'verbranden' met ATS. De toepassingsmogelijkheden van ATS worden vaak echter beperkt door het weer. Bij nat blad kan ATS niet worden toegepast omdat onder die omstandigheden het risico op bladschade te groot is en dit blad essentieel is voor de vruchtzetting en groei van de jonge vruchtjes. Daarnaast komt de timing van de bespuitingen met ATS erg kritisch en is het voor grote bedrijven vrijwel onmogelijk om het hele bedrijf op de goede tijdstippen met ATS te behandelen. Dat speelt vooral in jaren waarin de bloei snel verloopt en er dus weinig tijd zit tussen het opengaan van de hoofdbloem op het meerjarige hout, de overige bloemen van het cluster en de over het algemeen later optredende bloei van het eenjarige hout. Het is dan vaak niet uitvoerbaar om gericht een deel van de bloemen te kunnen behandelen met ATS. Van ATS is niet exact bekend op welk moment het op de bloem gespoten moet worden om bevruchting te voorkomen. Ook is onduidelijk of het middel alleen werkt doordat het de kieming van stuifmeel op de stempels verhindert of dat het ook de groei van de stuifmeelbuis van eenmaal gekiemd stuifmeel in de stijl van bloem nog remt. Voor kalkzwavel, een ander middel dat kan worden gebruikt om vruchtzetting te verminderen, is door Yoder *et al.* (2009) aangetoond dat dit middel in combinatie met visolie de groei van de stuifmeelbuis remt, maar alleen indien het wordt toegepast binnen 48 uur na de bestuiving.

Een tweede moment om chemisch te dunnen is ongeveer 4 weken na volle bloei wanneer de vruchtjes een diameter van 10-12 mm hebben bereikt. In dit stadium is het met verschillende middelen mogelijk de rui van de zwakste vruchten binnen een cluster te bevorderen. De werking van de beschikbare middelen kan echter van jaar tot jaar en van boomgaard tot boomgaard sterk wisselen. Weersomstandigheden, en groeiniveau van de boom zijn factoren die grote invloed hebben op de dunnende werking (Maas, 2006). Wertheim (2000) geeft een overzicht van middelen die zijn onderzocht en gebruikt worden voor vruchtdunning van appels en peren en het werkingsmechanisme van de verschillende middelen.

3 Modellen vruchtrui

Om de noodzaak van dunnen en werking van kostbare chemische dunmiddelen te kunnen voorspellen, is en wordt door verschillende onderzoeksgroepen gewerkt aan modellen die gebruikt kunnen worden om de natuurlijke vruchtdunning (vruchtrui) te kunnen voorspellen of de benodigde dosering van dunmiddelen die nodig is voor het verkrijgen van de gewenste dunning te kunnen berekenen.

De vruchtjes die van de boom ruïen blijven op enig moment tussen bloei en rui achter in groei. Vlak voor de rui zijn deze vruchtjes te herkennen aan een verschil in grootte en het geel verkleuren van de vruchtsteel. Er is echter behoefte om dit al een veel vroeger stadium goed te kunnen inschatten. Diverse modellen zijn ontwikkeld en beschreven om te voorspellen welk deel van de vruchten via natuurlijk rui van de boom zal vallen om daarmee zo vroeg mogelijk een inschatting te kunnen maken over de benodigde aanvullende chemische dunning.

De beschreven modellen zijn onder te verdelen in:

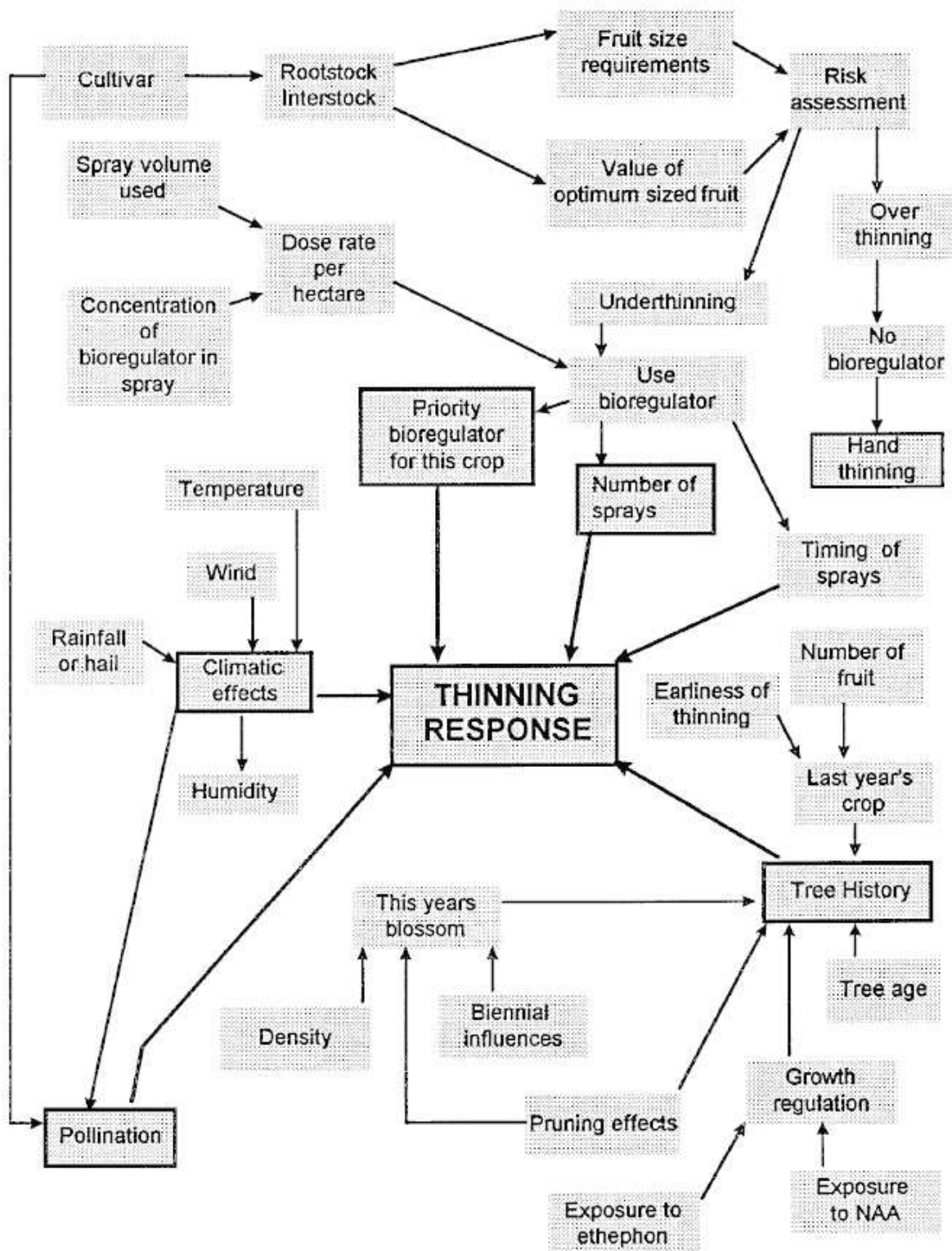
1. beslissingsondersteunde adviesmodellen waarbij kennis van de voorgeschiedenis van de bomen, de teelt- en weerscondities worden gecombineerd met eigenschappen van de cultivar en het actuele weer om de teler te helpen een keuze te maken voor type dunmiddel, te gebruiken dosering en toepassingsmoment.
2. prognosemodellen gebaseerd op vruchtwaarnemingen in de praktijk.
3. verklarende modellen gebaseerd op de fysiologische processen in de boom die betrokken zijn bij vruchtzetting en vruchtrui en de invloed van omgevingsfactoren en teelthandelingen op deze processen.

3.1 Beslissingsondersteunend adviesmodel

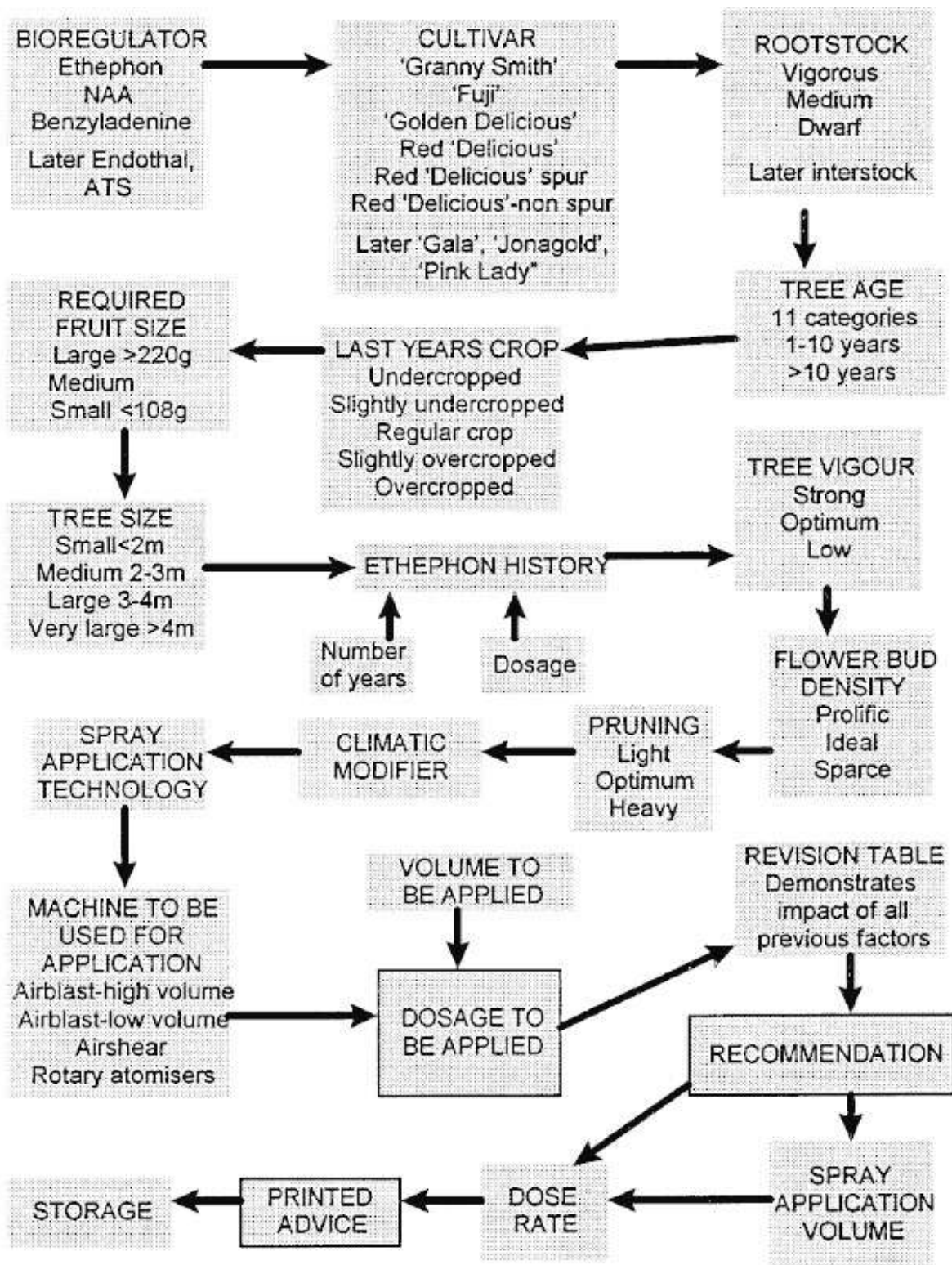
In Australië is door Jones *et al.* (2000) een beslissingsondersteunend model voor chemische vruchtdunning ontwikkeld. Figuur 5 geeft een overzicht van de variabelen die in het model van Jones *et al.* een belangrijke rol spelen bij het tot stand komen van het uiteindelijke dunneffect. Deze figuur laat duidelijk zien dat de dunnende werking van chemische middelen door een groot aantal variabelen wordt beïnvloed. Dit betreft zowel biotische factoren als cultivar, onderstam, groeikracht van de boom, inschatting van de mate van bestuiving, als abiotische factoren zoals temperatuur, luchtvochtigheid en windsnelheid. Figuur 6 geeft het stappenplan weer dat het model doorloopt om tot een advies voor de te gebruiken dosering van een dunmiddel te komen. Het model van Jones *et al.* (2000) is gebaseerd op ervaringen van dunmiddelen onder verschillende omstandigheden en de uitkomst is een 'best practise' advies om het door de teler gewenste drachtniveau en de vruchtmaat te behalen. Beide figuren bevatten ook de processen en factoren die een rol spelen bij de mate van natuurlijke vruchtrui die optreedt bij appel- en perenbomen. Het is geen rekenmodel, maar meer een leidraad om bewust een keuze te kunnen maken voor het te gebruiken middel en de dosering van dit middel.

3.2 Praktisch bruikbare prognosemodellen

Een praktisch bruikbaar model moet met zo min mogelijk tijdrovende of anderszins kostbare waarnemingen een betrouwbare uitkomst opleveren. De hoeveelheid factoren die een rol spelen bij de vruchtzetting, het verschil in cultivargevoeligheid voor deze factoren en het feit dat de relaties tussen de meeste van deze factoren en vruchtrui niet of onvoldoende zijn gekwantificeerd, maakt het ontwikkelen van een rekenmodel dat accuraat de vruchtrui of de werking van een dunmiddel voorspelt extreem lastig, zo niet onmogelijk. Per cultivar zullen veel deelprocessen moeten worden gekwantificeerd evenals hun onderlinge afhankelijkheid. Dit vereist erg veel detailonderzoek en het effect van een aantal factoren op processen in de boom betrokken bij het vruchtruiproces zal nog altijd moeten worden geschat.



Figuur 5. Conceptueel model voor processen betrokken bij vruchtdunning. (Bron: Jones et al. 2000)



Figuur 6. Beslissingondersteunend dunmodel (Bron: Jones et al. 2000).

In de literatuur zijn vier modellen beschreven voor het voorspellen van de junirui bij appels. Het door Brain & Landsberg (1981) beschreven model is een mathematisch model dat niet direct bruikbaar is in de dagelijkse praktijk van de fruitteiler. Het model voorspelt de vruchtrui op basis van het aantal zaden dat een vrucht bevat en de hoeveelheid stress (gebrek aan assimilaten of water) die de boom ervaart. Om het aantal vruchten met zaden te voorspellen hebben Brain & Landsberg (1981) een bestuivingsmodel ontwikkeld dat de kans op bevruchting en zaadzetting voorspelt op basis van de effectieve bestuivingsperiode, levensduur van de eicellen in het vruchtbeginsel, frequentie insectenbezoek en kans dat insecten geschikt stuifmeel overbrengen. Dit model berust derhalve op een groot aantal aannames en inschattingen die voor een teler moeilijk te maken zijn en die in de praktijk vaak zullen leiden tot een niet realistische voorspelling van de te verwachten vruchtrui. Een tweetal in de literatuur beschreven prognosemodellen zijn meer ontwikkeld vanuit het oogpunt van praktische toepasbaarheid. Deze modellen zijn gebaseerd op het concurrentiemodel voor assimilaten, waarbij de sterkste vruchtjes het winnen van de zwakkere en waarbij de rui verder nog wordt gestimuleerd door een sterke vegetatieve groei van de boom. De modellen gaan er daarom vanuit dat vruchtrui te voorspellen is op basis van groeiverschillen binnen de populatie vruchtjes aan een boom. Zonder alle onderliggende fysiologische processen te kennen en te hoeven kwantificeren, wordt het onderlinge verschil in vruchtgroei in deze modellen gebruikt als een integrale maat voor al deze processen.

Handsack (Handsack & Naumann, 1990; Handsack, 1997) heeft een prognosemodel ontwikkeld dat de vruchtrui voorspelt op basis van het verschil in vruchtgrootte tussen de vruchtjes van een aantal clusters op het moment dat de gemiddelde vruchtdiameter 12 tot 13 mm bedraagt. Door bij 30 tot 50 clusters op zowel het eenjarig als het meerjarig hout de diameter van alle vruchtjes te bepalen en per 1 mm maatklasse vanaf < 8 mm tot en met > 18 mm het aantal vruchtjes te turven, kan het percentage vruchtrui worden berekend. Figuur 7 toont een voorbeeld van een ingevulde registratiekaart waarmee de prognose van het percentage vruchtrui wordt berekend. In dit voorbeeld is de maatklasse 13 mm met 45 vruchtjes de meest voorkomende maatklasse. In de maatklassen groter dan 13 mm werden in totaal 40 vruchtjes geteld. Volgens de berekening van Handsack (1997) levert deze telling de prognose van 30,9% rui op.

Registratiekaart		Vruchtdiameterwaarnemingen (mm)											50 vruchtclusters			
Bedrijf:		Datum:		Cultivar:		Waarnemer:										
Prognose Junirui																
	<8 mm	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	>18 mm			
	###	###	###	###	###	###	###	###	###	###	###	###				
	###	###	###	###		###	###	###	###							
	###	###	###			###	###	###	I							
	###	I	###			###	###	###								
	###		###				###	###								
							###									
							###									
							###									
subtotaal	25	16	20	10	5	20	45	23	11	3	3	0	0			
	N totaal											181				
	te vroeg					schatting rui mogelijk						te laat				
	subtotaal > meestvoorkomende maatklasse x 2 =											80				
	aantal meestvoorkomende klasse =											45				
												totaal	125			
PROGNOSE % RUI =		30.9 %														

Figuur 7. Voorbeeld van een ingevulde registratiekaart waarin van 50 clusters de diameter van alle vruchtjes is bepaald en per maat het aantal vruchtjes is geturfd (naar voorbeeld van Handsack, 1997).

Van Bruchem *et al.* (1998) hebben de betrouwbaarheid van het model van Handsack in 1998 onderzocht voor 'Elstar' appels. Hiertoe hebben zij op 14 verschillende 'Elstar' percelen de door het model voorspellende vruchtrui vergeleken met de werkelijk optredende vruchtrui.

De conclusie van dit onderzoek was dat het model van Handschack niet geschikt was om de vruchtrui bij Elstar te voorspellen. Dit betekent dat een eenmalige meting van de vruchtdiameter van een groot aantal vruchten op het moment dat de gemiddelde vruchtdiameter ca. 12 mm is, onvoldoende is om de vruchtrui te kunnen voorspellen. Van Bruchem *et al.* (1998) hebben een alternatief model ontwikkeld dat beter is staat lijkt de vruchtrui bij Elstar te voorspellen, maar waarvoor een veel groter aantal waarnemingen in de boomgaard moet worden uitgevoerd. Voor hun model moeten de volgende waarnemingen worden gedaan op het moment dat de vruchten gemiddeld een diameter van 12 mm hebben: zaden per vrucht, lengte beursscheut, vruchten per cluster, beursscheuten per cluster, aantal beursscheuten per vrucht, overige scheuten per cluster, totale lengte beursscheuten per cluster, totale lengte beursscheuten per vrucht. Afhankelijk van het gemiddeld aantal zaden per vrucht kan dan voor boomgaarden met minder dan 0,9 zaden, 0,9 to 1,8 zaden en meer dan 1,8 zaden per vrucht via specifieke formules de vruchtrui worden berekend. Deze formules zijn gebaseerd op via lineaire regressie berekende coëfficiëntiefactoren voor een aantal van de bovengenoemde waarnemingen aan scheutgroei en vruchtdracht. Door het grote aantal verschillende waarnemingen dat moet worden uitgevoerd om deze berekening te kunnen maken is de praktische toepasbaarheid van dit model gering. Ook is niet bekend of het model in andere jaren of bij andere apperassen ook een betrouwbare voorspellingen van de vruchtrui heeft gegeven. Krusse (1999) dacht dat met een goede gebruiksaanwijzing telers bereid zouden zijn bovengenoemde waarnemingen uit te voeren waarop dan de voorlichting met behulp van dit model een ruivoorspelling zou geven. Onduidelijk is waarom er sinds 1999 geen resultaten meer zijn gepubliceerd die aantonen dat het model van Bruchem *et al.* (1998) met succes door fruitteler wordt gebruikt, hetgeen doet vermoeden dat het voor een teler toch te bewerkelijk is om alle waarnemingen uit te voeren die nodig zijn om met het model de mate van vruchtrui te voorspellen.

Greene (2008) heeft op basis van het verschil in groeisnelheid tussen vruchtjes binnen en tussen clusters een model ontwikkeld waarmee zowel de natuurlijke rui als de werking van dunmiddelen kan worden voorspeld ongeveer 7 dagen na toediening van het dunmiddel. Zijn methodiek berust op het met een tussenruimte van ca. 7 dagen meten van de toename in diameter van alle vruchtjes van 15 clusters per boom en 7 bomen per behandeling. De eerste meting kan worden gedaan vanaf het moment dat de gemiddelde vruchtdiameter ongeveer 6 à 7 mm bedraagt. Per vruchtje wordt de toename in diameter berekend. Volgens het model zullen die vruchtjes van de boom ruien die een diktegroei van 50% of minder vertonen ten opzichte van de snelst groeiende vrucht aan de boom. Volgens Greene geeft deze methode een bijna 99% betrouwbare voorspelling van de vruchtrui. McArtney & Obermiller (2009) hebben het model van Greene getest op 'Gala' appelbomen en vonden een goede overeenstemming tussen het voorspelde en waargenomen percentage vruchtrui.

3.3 Verklarende modellen

In de verklarende modellen ligt de nadruk op het zo nauwkeurig mogelijk in kaart brengen van de fysiologische processen en factoren die een rol spelen bij het vruchtruiproces en het kwantificeren van de onderlinge relaties tussen deze factoren en processen.

Hoewel de uiteindelijke vruchtrui van een boom wordt bepaald door een samenspel van een zeer groot aantal processen in de boom, zijn er een beperkt aantal factoren die van doorslaggevend belang zijn:

1. bestuiving, bevruchting en zaadontwikkeling
2. assimilatenbeschikbaarheid
3. assimilatenverdeling

Het door Lakso *et al.* (2006ab, 2007) ontwikkelde koolstof-balans model verklaart vruchtrui vanuit de beschikbaarheid van assimilaten en de verdeling van deze assimilaten naar de afzonderlijke vruchten en andere delen van de plant die voor hun groei en ontwikkeling afhankelijk zijn van assimilaten. De aanzuigende werking (sink strength) van een vrucht ten opzichte van andere vruchten en andere delen van de boom is van groot belang.

Bij veel appel- en perencultivars is bevruchting en zaadontwikkeling een voorwaarde voor vruchtzetting en vallen vruchtbeginsels al kort na de bloei van de boom als er geen zaadontwikkeling plaatsvindt. Bij deze cultivars is dus een succesvolle bestuiving nodig, een tijdige bestuiving met stuifmeel van een geschikt ras zodat het stuifmeel kiemt en de pollenbuis de eicel bereikt in de periode dat deze ontvankelijk is voor bevruchting. Assimilatenbeschikbaarheid wordt bepaald door de aanmaak en de verdeling tussen verschillende delen van een plant en wordt in eerste instantie bepaald door de fotosynthese. De fotosynthesesnelheid is op zijn beurt weer afhankelijk van de hoeveelheid licht die een boom kan opvangen en dus van het bladoppervlak en de bladkwaliteit. Hoewel meerjarige houtige gewassen als een appel- of perenboom in het voorjaar voor hun groei deels gebruik kunnen maken van reservesuikers opgeslagen in de overblijvende delen van de boom gedurende het vorige seizoen, is uit experimenten met radioactief gemerkt CO₂ gebleken dat de vruchtgroei direct na bloei voor het grootste deel afhankelijk is van nieuw aangemaakte assimilaten (Hansen, 1971). Weinig licht gedurende de eerste weken na bloei leidt tot een lage productie van assimilaten en kan de vruchtrui aanzienlijk versterken. Ongeveer 20 dagen na volle bloei, als de vruchtjes ongeveer 12 mm in diameter zijn, veroorzaakt een gebrek aan licht de sterkste vruchtrui (Byers, 2003).

Binnen een cluster met vruchten is er sprake van concurrentie tussen de eerst bevruchte bloemen en de later geopende en bevruchte bloemen of niet bevruchte bloemen. Daarnaast is er ook concurrentie van de beursscheut die in de eerste fase van zijn ontwikkeling ook meer assimilaten verbruikt voor zijn groei dan er door het zich ontwikkelende blad worden gemaakt. Groeikrachtige bomen die in het voorjaar veel nieuwe scheuten vormen vertonen hierdoor meer rui dan zwakgroeiende bomen (Maas, 2006). Teelmaatregelen die de scheutgroei remmen, zoals toepassing van de groeiremmer Regalis, wortelsnoei of het inzagen van de stam, verminderen daarentegen de vruchtrui.

Het model van Lakso *et al.* (2006ab, 2007) berekent op basis van de lichtintensiteit en temperatuur de balans tussen assimilatenproductie via de fotosynthese en het verbruik door de boom voor groei en ademhaling. Bij een tekort tijdens de eerste weken na bloei is een sterkere vruchtrui en een sterkere dunnende werking van dunmiddelen te verwachten dan bij een overschot aan assimilaten. Bij warm weer en weinig licht door bewolking is assimilatenverbruik hoog en fotosynthese laag en zal meer rui optreden dan bij koel zonnig weer. Het model bevat echter veel aannames rondom fotosynthese, verbruik en verdeling van assimilaten naar de verschillende delen van de boom. Het is dan ook niet bedoeld en geschikt om exacte voorspellingen te doen over de te verwachte percentage vruchtrui of dunnende werking van een dunmiddel. Het doel van het model is om inzicht te krijgen in de wijze waarop de verschillende processen in de boom in onderlinge samenhang bepalen hoeveel assimilaten er voor de vruchtgroei overblijven en de mate van rui bepalen. De complexiteit van de interacties tussen processen als bloei-intensiteit, bloemkwaliteit, initiële vruchtzetting, bestuiving en bevruchting, bladoppervlak, scheutgroei, verschil in gevoeligheid en reactie tussen cultivars op veranderingen in temperatuur en lichtintensiteit, maakt het onwaarschijnlijk dat een dergelijk model ooit met een grote nauwkeurigheid de mate van rui of werking van een dunmiddel kan berekenen of voorspellen.

4 Conclusies en aanbevelingen

De aanleiding van deze literatuurstudie was de wens van de Nederlandse fruittelers om de beschikking te krijgen over een model waarmee zij de mate van natuurlijke rui en de noodzaak tot aanvullende vruchtdunning zouden kunnen voorspellen. Het hierboven beschreven literatuuronderzoek is uitgevoerd om antwoord te geven op de vraag in hoeverre reeds ontwikkelde modellen bruikbaar zijn voor de in Nederland geteelde appel- en perencultivars of op welke onderdelen aanpassing nodig is om ze te kunnen gebruiken.

De in dit rapport beschreven literatuur en modellen laten overduidelijk zien dat vruchtrui een proces dat de resultante is van een groot aantal ontwikkelingsprocessen in de boom en de invloed van omgevingsfactoren hierop. De complexiteit van de relaties tussen al deze processen en de grote verschillen in gevoeligheid voor vruchtrui tussen cultivars maakt het zeer moeilijk om een eenvoudig en praktische toepasbaar model te maken dat met een hoge betrouwbaarheid de vruchtrui van verschillende cultivars kan voorspellen. De tot dusver in de literatuur beschreven modellen (Brain en Landberg, 1981; Van Bruchem *et al.*, 1998; Lakso *et al.*, 2006ab, 2007) vereisen een te groot aantal aannames of waarnemingen om tot een betrouwbare voorspelling van de vruchtrui te komen. Op basis van ervaring over een groot aantal jaren is het mogelijk om met behulp van deze kennis een 'best practice' voorspelling te doen over de te verwachten vruchtrui, de noodzaak tot aanvullende dunning en werking van chemische dunmiddelen. Een model gebaseerd op fotosynthese en verdeling van assimilaten in relatie tot weersomstandigheden en de historie van de boom is nuttig om inzicht te krijgen in de relatieve bijdrage van de verschillende processen die een rol spelen bij vruchtrui, maar zal vanwege de vele aannames en een groot aantal niet voldoende te kwantificeren processen niet op eenvoudige en praktische toepasbare manier tot een precieze schatting van de vruchtrui leiden. Vooralsnog lijkt daarom het model van Greene (2008) het meest bruikbaar voor het voorspellen van natuurlijke vruchtrui en de effectiviteit van chemische dunmiddelen, omdat dit model zonder exact te hoeven bepalen welk deel van de vruchten zaden bevat, een betrouwbare schatting kan maken van de te verwachten vruchtrui. De kracht van dit model is dat het uitgaat van waarneembare verschillen in vruchtgroei die een resultante zijn van alle bovengenoemde processen. Immers, de groei van een individuele vrucht hangt af van de hoeveelheid assimilaten die hij weet te importeren in concurrentie met naburige vruchten, scheuten en andere delen van de boom die assimilaten nodig hebben om te kunnen groeien en voor hun ademhaling. De meerwaarde van de methode van Greene ten opzichte van die van Handschack is dat hij het verschil in groei, de toename in vruchtdiameter, over een korte periode gebruikt en niet de verschillen in vruchtdiameter op één bepaald moment.

Vanwege de eenvoud van toepassing en gebleken toepasbaarheid bij diverse appelcultivars in de Verenigde Staten, verdient aanbeveling om in navolging van McArtney (2009) het model van Greene te testen op bruikbaarheid voor het voorspellen van de vruchtrui en werkzaamheid van dunmiddelen bij de in Nederland geteelde appel- en perencultivars.

Geraadpleegde literatuur

- Brain P. and Landsberg J.J. (1981). Pollination, initial fruit set and fruit drop in apples: analysis using mathematical models. *Journal of Horticultural Sciences* 56: 41-54.
- Byers R.E. (2002). Influence of temperature and darkness on apple fruit abscission and chemical thinning. *Journal of Fruit Tree Production* 3: 41-53.
- Byers, R.E. (2003). Flower and fruit thinning and vegetative:fruiting balance. In: *Apples: Botany, Production and Uses*, D.C. Ferree and I.J. Warrington (eds.), pp. 409-436, CAB International, Oxford.
- Byers R.E., Barden J.A., and Carbaugh D.H. (1990a). Thinning of spur 'Delicious' apples by shade, terbacil, carbaryl, and ethephon. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 115: 9-13.
- Byers R.E., Barden J.A., Polomski R.F., Young R.W. and Carbaugh D.H. (1990b). Apple thinning by photosynthetic inhibition. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 115: 14-19.
- Byers, R.E., Carbaugh D.H., Presley C.N. and Wolf T.K. (1991). The influence of low light levels on apple fruit abscission. *Journal of Horticultural Science* 66: 1-17.
- Chan B.G. and Cain J.C. (1967). The effect of seed formation on subsequent flowering in apple. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 91: 63-68.
- Dal Cin V., Danesin M., Boschetti A., Dorigoni A. and Ramina A. (2005). Ethylene biosynthesis and perception in apple fruitlet abscission (*Malus domestica* L. Borck). *Journal of Experimental Botany* 56:2995-3005.
- Goldschmidt E.E. and A. N. Lakso. 2005. Fruit tree models: scope and limitations. In: *Information and Communication Technology (ICT) Development and Adoption: Perspectives of Technological Innovation*, (E. Gelb, A. Offer, eds.), European Federation for Information Technologies in Agriculture, Food and the Environment (web only).
- Greene D., Lakso L. and Robinson T. (2006). Development and testing of a model to rapidly predict apple thinner response. http://www.pgrsa.org/2006_Proceedings/papers/030.pdf (24-10-2010).
- Greene D. (2008). A Growers Guide to Predicting the Response to a Chemical Thinner Application. <http://www.umass.edu/fruitadvisor/2008/predictthinprocedure.pdf> (24-02-2010)
- Handsack M. (1997). Fruchtfall beim Apfel. Prognosemodell. *Obstbau* 6: 286-290.
- Handsack M. and Naumann U. (1990). Die Prognose des Finalfruchtansatzes bei Apfel als Bestandteil des Verfahrens zur chemischen Fruchtausdünnung. *Arch. Gartenbau* 38(4): 259-268.
- Hansen P. (1971). ¹⁴C –studies on apple trees. VII. The early seasonal growth in leaves, flowers and shoots as dependent upon current photosynthates and existing reserves. *Physiologia Plantarum* 25: 469-473.
- Jefferies C.J. and Brain P. (1984). A mathematical model of pollen-tube penetration in apple styles. *Planta* 160: 52-58.
- Jones K. M., Bound S. A., Koen T. B. and Oakford M. J. (1992). Effect of timing of hand thinning on the cropping potential of Red Fuji apple trees. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 32: 417-420.
- Jones K. M., Bound S. A., Oakford M.J. and Gillard P. (2000). Modelling thinning of pome fruits. *Plant Growth Regulation* 31: 75-84.
- Keulemans J., Brusseele A., Eyssen R., Vercammen J. and van Daele G. (1996). Fruit weight in Apple as influenced by seed number and pollinizer. *Acta Hort.* 423: 201-210.
- Kockerols K., Widmer A., Göllies M. and Bravin E. (2010). Behangsregulierung durch Beschattung bei Apfelbäumen. *Schweizerische Zeitschrift für Obst- und Weinbau* 149(4): 8-11.
- Köpcke D. (2005). Praktische, physiologische und betriebswirtschaftliche Aspekte zur Fruchtausdünnung mit Metamitron bei Apfelbäumen (*Malus domestica* Borkh.). Dissertation Universität Hannover. *Mitteilungen des Obstbauversuchsringes des Alten Landes*. Beiheft Nr. 9.
- Kruyssen J. (1999). Junirui bij Elstar is te voorspellen. *Fruitteelt* 89(16): 26.
- Lakso A.N., Greene D.W. and Palmer J.W. (2006a). Improvements on an apple carbon balance model. *Acta Horticulturae* 707: 57-61.
- Lakso A.N., Robinson T.L. and Greene D.W. (2006b). Integration of environment, physiology and fruit abscission via carbon balance modeling. Implications for understanding growth regulator responses. *Acta Horticulturae* 727: 321-325

- Lakso A.N., Robinson T.L. and Greene D.W. (2007). Using an apple tree carbohydrate model to understand thinning responses to weather and chemical thinners. *New York Fruit Quarterly* 15(3): 17-19.
- Lee S.-H., Kim W.-O. and Han T.-H. (2009). Effects of post-harvest foliar boron and calcium applications on subsequent season's pollen germination and pollen tube growth of pear (*Pyrus pyrifolia*). *Scientia Horticulturae* 122: 77-82.
- Luckwill, L.C. (1970). The control of growth and fruitfulness of apple trees. In : *Physiology of Tree Crops* (Luckwill L.C., Cutting C.V. , eds.), Academic Press, London, pp. 237-254.
- Maas F. (2006). Thinning 'Elstar' apple with benzyladenine. *Acta Horticulturae* 727: 415-422.
- Maas F.M. (2007). Thinning strategies for 'Elstar' apples - Experiences with ammonium thiosulphate, calcium hydroxide and benzyladenine. *Erwerbs-Obstbau* 49 (3): 101 - 105.
- Marcucci M.C. and Visser T. (1983). Histological and anatomical characteristics of parthenocarpic and normal pear fruits. *Scientia Horticulturae* 19: 311-319.
- McArtney S and Obermiller JD. Evaluation of a model for predicting the response of apples to chemical thinners. Poster 11th International symposium on plant bioregulators in fruit production, Bologna 2009. *Acta Horticulturae* (in druk).
- Polomski R.F., Barden J.A., Byers R.E. and Wolf D.A. (1988). Apple fruit nonstructural carbohydrates and abscission as influenced by shade and terbacil. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113: 506-511.
- Proctor J.T.A. and Palmer J.W. (1991). The role of spur and bourse leaves of three apple cultivars on fruit set and growth and calcium content. *Journal of Horticultural Science* 66: 275-282.
- Sansavini S., Ancarani V., Dondini L. (2009). Impianti monovarietalia a produzione partenocarpica: possono fruttificare senza impollinatori? *Frutticoltura* 9: 14-21.
- Sanzol J. and Herrero M. (2001). The "effective pollination period" in fruit trees. *Scientia Horticulturae* 90:1-17.
- Schander H. (1955). Über die Veränderlichkeit der Fruchgestalt bei der Birnensorte 'Conference'. *Mitteilungen des Obstbauversuchsrings des Alten Landes* 9: 271-277.
- Tromp J. (1982). Flower-bud formation in apple as affected by various gibberellins. *J. Hort. Sci.* 57: 277-282.
- Tu, Y. (2000). Endogenous gibberellins in developing apple seeds in relation to alternate bearing. PhD Thesis, Purdue University, USA.
- Van Bruchem J., Drabbels S., Goeree, A. en Muijen W. (1998). Junirui bij het appelras Elstar. Stageverslag HAS Den Bosch.
- Visser T. (1983). The role of pioneer pollen in compatible and incompatible pollinations of apple and pear. *Acta Horticulturae* 139: 51-57.
- Visser T. and Marcucci M. (1983). Pollen and pollination experiments. IX. The pioneer pollen effect in apple and pear related to the interval between pollinations and the temperature. *Euphytica* 32: 703-709.
- Wertheim S.J. (2000). Developments in chemical thinning of apple and pear. *Plant Growth Regulation* 31: 85-100.
- Westwood M.N. and Lombard P.B. (1968). Effect of seeded fruits and foliar-applied auxin on seedless fruit set of pear the following year. *HortScience* 3: 168-169.
- Williams R.R. (1965). Effect of summer nitrogen applications on quality of apple blossom. *Journal of Horticultural Science* 40: 31-41.
- Williams R.R. (1970). An analysis of fruit-set determinants in 1969. In: *Towards regulated cropping. A report of recent fruit-set experiments in British Orchards.* Williams R.R. and Wilson D. (eds), Grower books, London, 61 pp.
- Yoder K., Yuan R., Combs L., Byers R., McFerson J. and Schmidt T. (2009). Effects of temperature and the combination liquid lime sulphur and fish oil on pollen germination, pollen tube growth, and fruit set in apples. *HortScience* 44: 1277-1283.