ITEA (2001). Vol. 97V N.° 3, 166-182

LA FERTILIDAD DEL ALMENDRO Y EL PAPEL DE LA AUTOCOMPATIBILIDAD

Angelo Godini

Dipartimento di Scienze delle Produzioni Vegetali, Università di Bari, Italia

RESUMEN

El record mundial de producción de pepita es de 2,0 t/ha y pertenece a la producción californiana en riego. Ya que la pepita es sólo de un 6,6 a un 9,0% del peso fresco total del fruto, una producción de 2,0 t/ha de pepita significa una producción de 10 a 15 veces más elevada, o sea, 20 a 30 t/ha de frutos enteros, dependiendo del cultivar. Con una planificación adecuada del riego, la fertilización y la poda, no debería ser imposible alcanzar estas producciones, ya que objetivos de 30 t de fruta y más son normales con naranjas, manzanas, peras, melocotones, etc.

Considerando la variabilidad en el peso de una pepita de almendra, entre 1,0 g y 1,6 g, dependiendo del cultivar, una producción de 2,0 t/ha de pepita significa 1.250.000-2.500.000 frutos/ha, o sea muchos miles de frutos por árbol. Desde este segundo punto de vista, además del riego, la fertilización y la poda, una polinización efectiva por las abejas adquiere una importancia estratégica. El manejo correcto de las abejas para la polinización se traduce en la optimización del cuajado. Además, la utilización de almendros autocompatibles puede ser realmente de gran ayuda para alcanzar los records mencionados.

Las investigaciones llevadas a cabo en los años 70 y 90 permitieron identificar al menos 30 almendros naturalmente autocompatibles. El denominador común de estos cultivares fue su origen geográfico: Apulia, en la Italia del sur. Se ha supuesto que la autocompatibilidad apareció después de hibridaciones naturales y remotas entre el almendro cultivado y un almendro silvestre de pepita amarga, *Amygdalus webbii* Spach, que se encuentra en la Apulia desde tiempo inmemorial. Por otra parte, la autocompatibilidad se ha introducido artificialmente en el genoma del almendro por medio de la hibridación artificial con el melocotonero y por la inducción de mutaciones.

Varios años de estudio han mostrado que bajo las mismas condiciones ambientales y de cultivo, los almendros autocompatibles, capaces de cuajar frutos con sus propios gametos, son capaces también de producir una cosecha, por árbol y por hectárea, aproximadamente dos veces mayor que los cultivares autoincompatibles más populares. En conclusión, los estudios realizados han demostrado que los cultivares autocompatibles pueden cultivarse en bloques compactos, eliminando la necesidad de polinizadores y así los problemas que derivan de ello. Sin embargo, la obtención de niveles de cosecha agronómicamente interesantes por medio de la autopolinización y la autofecundación es imposible sin la mediación de vectores como los insectos. La acción de los vectores se ha interpretado como fundamental para asegurar el contacto íntimo de los granos de polen con el estigma de la misma flor, entre flores del mismo árbol, o entre flores de diferentes árboles del mismo cultivar.

Palabras clave: Almendro, Compatibilidad, Producción.

SUMMARY
ALMOND FRUITFULNESS AND ROLE OF SELF-FERTILITY

The world record of kernel yield is 2.0 t/ha and belongs to the Californian irrigated almond industry. Since the kernel is only 6.6% to 9.0% of the whole fresh fruit weight, a yield of 2.0 t/ha of kernel means a yield 10 to 15 times higher, i.e. 20 to 30 t/ha of whole fruits, depending on the cultivar. Planning adequately irrigation, fertilization and pruning, reaching the above top yield should not be impossible, since goals of 30 t/ha and more of fruits are common with oranges, apples, pears, peaches, etc.

Considering the variability of the weight of the almond kernel, between 1,0 g and 1,6 g, depending on the cultivar, a yield of 2.0 t/ha of kernel means 1.250.000-2.500,000 fruit/ha, i.e. many thousand fruit/tree. From this second point of view, besides irrigation, fertilization and pruning, strategic importance assumes an effective pollination by honeybees. Correct management of bees for pollination means optimization of fruit set. In addition, the use of self-fertile almonds could really help towards the achievement of the above records.

Investigation carried out throughout the '70s and '90s allowed to identify at least 30 naturally self-fertile almonds. The common denominator of those cultivars was the same geographic origin: Apulia, Southern Italy. It has been supposed that self-fertility appeared following remote and natural hybridization between the cultivated almond and a wild bitter kernel almond living in Apulia from time immemorial: *Amygdalus webbii* Spach. In addition, self-fertility has been artificially introduced into the genome of common almond by means of artificial hybridization with peach and induction of mutation.

Pluriannual studies have shown that under the same environmental and growing conditions almonds which are self-fertile and able to set fruit with their own gametes are also able to set kernel per tree and per hectare about two times larger than the most popular self-sterile almonds. In conclusion, the studies carried out have shown that self-fertile cultivars can be grown in solid blocks, eliminating the need for pollinators and the ensuing problems. However, the achievement of horticulturally interesting yields by self-pollination and self-fertilization is impossible without insect vectors mediation. The action of the vectors has been interpreted as fundamental to assure the intimate contact of pollen grains with the stigma of the same flower, between flowers of the same tree, between flowers of different trees of the same cultivar.

Key words: Almond, Compatibility, Production.

Introducción

Las fuentes californianas señalan que la producción de una plantación adulta de almendro en riego, con una densidad de plantación de entre 250 y 300 árboles por hectárea, puede superar las 2 Tm de pepita por hectárea y año (MOULTON, 1996).

Dada la morfología del fruto, uno puede preguntarse: "en el caso del almendro, ¿qué significa una producción de 2 Tm de pepita por hectárea?" Se puede responder a esta pregunta, sólo aparentemente banal, de dos maneras según se considere el peso o se considere el número de frutos necesarios para dar la mencionada producción de pepita.

El cálculo del rendimiento en pepita basado en el peso total del fruto

Normalmente, los comerciantes, los productores e incluso los técnicos tienden a considerar al fruto del almendro como una núcula, consistente por lo tanto sólo de dos partes: la cáscara y la pepita. Los datos incluidos en el Cuadro 1 son representativos de una muestra varietal de varios tipos de almendras en relación con el rendimiento al descascarado e indican que el rendimiento, calculado de acuerdo con los dos componentes, cáscara y pepita, puede variar más de 40 puntos, desde 24,6% en 'Marcona' a 66,4% en 'Nonpareil'.

Cuadro 1. Rendimiento en cáscara y en pepita basado en el peso total del fruto de algunos cultivares de almendro conocidos

Table 1. Shelling and kernel output based on the weight of the whole fresh fruit of some popular almond cultivars

1 Cultivar	2 Origen	3 Fruto (g)	4 En cáscara (g)	5 Cáscara (g)	6 Pepita (g)	6:4 Rendimiento al descascarado (%)	6:3 Rendimiento final en pepita (%)
Retsou	Grecia	10,2	1,82	0,81	1,01	55,5	9,9
Ferragnès	Francia	17,4	3,66	2,16	1,50	41,1	8,6
Genco	Italia	16,9	4,03	2,62	1,41	34,7	8,3
Nonpareil	USA	13,5	1,52	0,51	1,01	66,4	7,5
Marcona	España	20,1	5,57	4,20	1,37	24,6	6,8
Media		15,6	3,32	2,06	1,26	44,4	8,2

Fuente: Istituto di Coltivazioni Arboree, Università di Bari (Italia).

Considerando el binomio cáscara-pepita, los datos sobre el esfuerzo productivo indican que la cosecha indicada de 2 Tm de pepita por hectárea significa una producción de sólo 3 a 8 Tm/ha de frutos, o sea, de sólo 10 a 27 kg/árbol. Además, adoptando 'Marcona' como cultivar de referencia, 'Nonpareil' permitiría un ahorro del 63% en la producción necesaria para conseguir una cosecha de 2 Tm/ha de pepita (cuadro 2).

Sin embargo, estamos obligados a señalar que el razonamiento anterior debe considerarse erróneo porque no tiene en cuenta todas las partes componentes de la almendra. De hecho, se debe recordar (GODINI, 1983a) que la almendra es una drupa, compuesta de tres partes y no sólo de dos desde la capa exterior a la interior: una piel fibrosa y generalmente pesada, una cáscara que puede variar en espesor, dureza y peso dependiendo del cultivar y que envuelve y protege la parte más interna y comestible, la pepita (figura 1).

Cuando consideramos la misma muestra varietal y calculamos el peso total del fruto, el rendimiento en pepita calculado de acuerdo con el trinomio piel-cáscara-pepita varía sólo en un pequeño porcentaje, desde un



Figura 1. Fruto y pepita del almendro (izquierda); fruto completo del almendro sobre el árbol (centro); diferentes componentes del fruto del almendro (derecha).

Cuadro 2. Producción en cáscara requerida para una cosecha de 2 Tm de pepita por hectárea (300 árboles/ha)
Table 2. Nut yield required for a crop of 2 tons of kernel per hectare (300 tree/ha)

Cultivar	Origen	Producción en cáscara	
		Tm/ha	Kg/árbol
Nonpareil	USA	3,01	10,1
Retsou	Grecia	3,60	12,0
Ferragnès	Francia	4,88	16,3
Genco	Italia	5,76	19,2
Marcona	España	8,13	27,1
Media		5,08	16,9

Fuente: Istituto di Coltivazioni Arboree, Università di Bari (Italia).

mínimo de 6,8% ('Maecona') a un máximo de 9,9% ('Retsou'). La gran diferencia en términos de descascarado entre 'Marcona' y 'Nonpareil' (más de 40 puntos) se convierte en una diferencia muy pequeña en términos de rendimiento en pepita (menos de 1 punto).

Para conocer el peso necesario de frutos por hectárea o por árbol, es necesario multiplicar la cosecha deseada de pepita por un mínimo de 10 veces ('Retsou', con un fruto pequeño y ligero) hasta un máximo de 15 veces ('Marcona', con un fruto grande y pesado). Ello significa que para obtener 2 Tm/ha de pepita, cualquier plantación con 300 árboles/ha se encuentra forzada a producir de 20 a 30 Tm/ha o de 67 a 98 kg/árbol de frutos completos (cuadro 3).

Es interesante señalar que el esfuerzo productivo calculado de esta manera es más correcto que el anterior y es totalmente independiente del descascarado: los cultivares con los descascarados más alto ('Nonpareil') y más bajo ('Marcona') están obligados a realizar un mayor esfuerzo productivo, el primero para compensar el mayor peso de la piel y el segundo el mayor peso de la cáscara. Por lo tanto, la nivelación de valores es el resultado del llamado "desarrollo compensado de piel y cáscara" (GODINI, 1983b; GODINI *et al.*, 1990). La situación es la misma si consideramos el peso seco en lugar del peso fresco de las diferentes partes del fruto.

Llegados a este punto es natural preguntarse si es cuantitavimante posible alcanzar

Cuadro 3. Frutos requeridos para una cosecha de 2 toneladas de pepita por hectárea (300 árboles/ha)

Table 3. Fresh fruits required for a yield of 2 tons of kernel per hectare (300 tree/ha)

Cultivar	Peso absoluto		Peso relativo (%)
	Tm/ha	Kg/árbol	
Marcona	29,4	98,0	100,0
Nonpareil	26,6	88,7	90,5
Ferragnès	24,0	80,0	81,6
Genco	22,0	73,3	74,8
Retsou	20,0	66,7	68,1
Media	24,4	81,3	–

Fuente: Istituto di Coltivazioni Arboree, Università di Bari (Italia).

el rendimiento propuesto de 20-30 Tm/ha de fruto completo del cual obtener 2 Tm/ha de pepita. Si consideramos los otros frutales comerciales y reflejamos, por ejemplo, la producción por hectárea de naranjas, melocotones, peras, manzanas, etc., la respuesta es: "ciertamente sí", siempre y cuando el almendro pueda disponer de los mismos recursos, en particular el riego, que los otros frutales mencionados.

El cálculo de la producción en pepita basado en el número de frutos

Este segundo método de medir la producción del almendro tiene en cuenta el peso de pepita, al cual es inversamente proporcional. El peso de una pepita es generalmente bajo y el de nuestra muestra varietal representativa oscilaba entre 1,01 g ('Nonpareil', 'Retsou') y 1,5 g ('Ferragnès'). Por lo tanto, el número de frutos/ha necesarios para alcanzar 2 Tm/ha de pepita variaría entre un mínimo de unos 1.300.000 ('Ferragnès', con una pepita pesada) y un máximo de unos 2.000.000 ('Nonpareil' y 'Retsou', con unas pepitas ligeras). Por consiguiente, para una densidad de plantación de 300 árboles/ha, el número de frutos que debe producir cada árbol sería de menos de 5.000 para 'Ferragnès', 'Genco' y 'Marcona' y más de 6.500 para 'Nonpareil' y 'Retsou'.

Uno puede ahora preguntarse si es cuantitativamente posible producir 5.000-6.000 frutos/árbol para conseguir 2 Tm/ha de pepita. Si acudimos a la comparación con los importantes frutales citados antes, la respuesta sería: "no es imposible, pero es ciertamente más difícil".

La mayor dificultad surge de la constatación de la gran cantidad de frutos necesarios para proporcionar 2 Tm/ha de pepita. Con otras especies, como naranjas, peras, manzanas o melocotones, se pueden obtener 20-30 Tm/ha con la producción de algunos cientos de frutos por árbol; en el caso del almendro, 2 Tm/ha de pepita sólo se pueden obtener "convenciendo" a cada árbol para producir varios miles de frutos.

En este punto vale la pena subrayar la diferencia entre los valores incluidos en los cuadros 3 y 4. Aparte de algunas características de la pepita, como el tamaño, la forma y

Cuadro 4. Producción de fruto fresco necesaria para un rendimiento de 2 Tm de pepita por hectárea (300 árboles/ha)
Table 4. Fresh fruits yield required for a yield of 2 tons of kernel per hectare (300 tree/ha)

Cultivar	Número absoluto		Número relativo (%)
	Por ha	Por árbol	
Nonpareil	1.980.000	6.600	100,0
Retsou	1.980.000	6.600	100,0
Marcona	1.459.800	4.866	73,7
Genco	1.428.600	4.762	72,1
Ferragnès	1.333.200	4.444	67,3
Media	1.636.200	5.454	–

Fuente: Istituto di Coltivazioni Arboree, Università di Bari (Italia).

el sabor, comparemos dos cultivares con un 98-100% de pepitas únicas: 'Nonpareil', el cultivar más importante de California, autoincompatible y de cáscara blanda con un rendimiento del 66,4%, y 'Genco', un cultivar autocompatible de la Apulia, con cáscara dura y un rendimiento del 34,7%. Puede decirse que 'Genco' consigue proporcionar la misma cosecha en pepita que 'Nonpareil':

a) Con un 17% de ahorro en la producción total en peso debido al peso reducido del fruto completo, determinando así una demanda reducida de nutrientes (agua y fertilizantes);

b) Con un 28% de ahorro en el número total de frutos debido al mayor peso de la pepita, haciendo así menos dramático el problema de la polinización.

Cuando consideramos el esfuerzo demandado a un almendro para producir la cantidad de frutos necesarios para obtener 2 Tm/ha de pepita, el cuidado con el que se debe llevar a cabo la polinización adquiere una importancia estratégica entre las técnicas de cultivo. Sólo con un abonado correcto, un riego abundante y una poda apropiada se puede inducir a los almendros a producir un mayor número de brotes, y brotes más largos con muchas yemas de flor. Pero todo ello sería infructuoso si no se pone un cuidado atento para convertir el mayor porcentaje posible de flores en frutos por medio de una técnica de polinización óptima.

Polinización y problemas relacionados

Independientemente del cultivar de almendro (KESTER y GRIGGS, 1959), debe recordarse que:

a) El número óptimo de frutos que un almendro puede producir se encuentra entre un 25 y un 40% de las flores, por lo que el número inicial de flores debe ser de 2,5 a 4 veces mayor que el número final de frutos.

b) Para alcanzar un cuajado del 25-40%, se necesita que un porcentaje de flores muy cercano al 100% se polinice eficazmente.

c) En el caso del almendro, la polinización está encomendada a insectos y no al viento.

A lo largo de los últimos 30 años, el nivel creciente de polución ha reducido la pobla-

ción de vectores silvestres por debajo del nivel requerido por las necesidades agrícolas. Por consiguiente, una polinización eficiente debe basarse ahora en la introducción racional de abejas, lo que debe considerarse una práctica de cultivo necesaria para aumentar la productividad hasta los límites máximos (GODINI *et al.*, 1991).

Realmente, las primeras indicaciones de la existencia de cultivares autocompatibles de almendro pueden encontrarse en el período de hace 40 a 65 años (LUTRI, 1935; DE ALMEIDA, 1945; CRESCIMANNO, 1960). Sin embargo, esta información no atrajo seguidores, encerrada en sí misma, y hasta los años 60 el almendro cultivado (*Amygdalus communis* L. = *Prunus amygdalus* Batsch = *Prunus dulcis* Mill.) siguió incluyéndose en el grupo de los frutales con flores hermafroditas y polinizado por abejas regido por una esterilidad gametofítica factorial (EAST y MANGELSDORF, 1925).

Las condiciones para alcanzar un cuajado óptimo con almendros autoincompatibles son las siguientes:

a) Asociar el cultivar básico autoincompatible con uno o más donantes de polen que florezcan lo más simultáneamente posible.

b) Adoptar diseños de plantación apropiados de acuerdo con la importancia agrícola de los polinizadores para mejorar la polinización cruzada.

c) Confiar a las abejas el transporte del polen desde los donantes de polen al cultivar básico y viceversa.

Estas decisiones implican problemas como i) heterogeneidad de la producción de los cultivares asociados, ii) riesgos de un posible desfase de la floración entre cultivares y iii) aumento de los costes de producción debido al alquiler de colmenas.

Para superar problemas, riesgos y mayores costes de la autoincompatibilidad, varios programas de mejora se iniciaron en California en los años 50 para introducir la autocompatibilidad en el germoplasma local de almendro (WEINBAUM, 1985). El principal objetivo era la obtención de cultivares capaces de suministrar cosechas agronómicamente interesantes con su cultivo en bloques compactos sin la mediación de abejas (KESTER y ASAY, 1975). Para ello se inició la hibridación entre el almendro (autoincompatible) y el melocotonero (autocompatible), llegándose al desarrollo de 'LeGrand' (KESTER y ASAY, 1975).

Los almendros autocompatibles naturales

Con relación al cultivo del almendro en el Mediterráneo, durante la primera mitad de los años 70 en Tunisia, Francia e Italia, varios investigadores iniciaron independientemente estudios en la biología floral del almendro que condujo a la identificación de algunos cultivares de almendro naturalmente autocompatibles.

Los estudios realizados en Tunisia llevaron al descubrimiento de un cultivar de almendro autocompatible con el nombre italiano de 'Mazzetto' (JAOUANI, 1973, en: GRASSELLY y OLIVIER, 1976). Se confirmó después que 'Mazzetto' era un sinónimo para el cultivar de la Apulia 'Tuono', introducido en Tunisia a través de Libia entre las dos guerras mundiales (GRASSELLY y CROSSA RAYNAUD, 1980).

En 1972 en Francia, el descubrimiento accidental que el cultivar de la Apulia 'Filippo Ceo' era capaz de cuajar frutos con su autopolinización, convenció a los investigadores

Cuadro 5. Orden cronológico del descubrimiento de almendros de la Apulia naturalmente autocompatibles

Table 5. Chronological order of the finding of naturally self-fertile Apulian almonds

Cultivar	Fuente
1 Tuono (Sin. Mazzetto)	JAOUANI, 1973; GODINI, 1975; GRASSELLY y OLIVIER, 1976
2 Falsa barese	GODINI, 1975
3 Ferrante	" "
4 Filippo Ceo	GODINI, 1975; GRASSELLY y OLIVIER, 1976
5 Genco	GRASSELLY y OLIVIER, 1976; GODINI, 1977
6 Patalina	GODINI, 1977
7 Sannicandro	" "
8 Scorza verde	" "
9 Antonio De Vito	REINA, GIORGIO y GODINI, 1986
10 Bianchi	" " " "
11 Calò	" " " "
12 Dicoladonato	" " " "
13 Gargano	" " " "
14 Irene Lanzolla	" " " "
15 Laterza	" " " "
16 Montenegro	" " " "
17 Pepparudda	" " " "
18 Pignatelli	" " " "
19 Piscalze	" " " "
20 Rachelecchia	" " " "
21 Salvella	" " " "
22 Torre	" " " "
23 Ventura	" " " "
24 Viapiano n 1	" " " "
25 Viapiano n 2	" " " "
26 Andria (amarga)	GODINI, DE PALMA y PALASCIANO, 1992a
27 Cicerchia (amarga)	" " " "
28 Gaetanuccia (amarga)	" " " "
29 Padula di Ruvo (amarga)	" " " "
30 Garibaldina	PALASCIANO y GODINI, 1999

franceses a extender este conocimiento a otros cultivares de la Apulia; estos estudios condujeron a la identificación de otros dos cultivares definitivamente autocompatibes: 'Genco' y 'Tuono' (GRASSELLY y OLIVIER, 1976).

En relación con la identificación de cultivares autocompatibles de almendro en Italia, al principio de los años 70 nuestra atención en la Apulia fue atraída por la observación que:

a) En la mayoría de cultivares, una floración abundante generalmente era seguida por cuajados muy bajos, independientemente de la época de floración y de las condiciones climáticas en este momento.

b) Bajo las mismas condiciones ambientales y de cultivo, algunos cultivares eran excepciones ya que eran capaces de floraciones y producciones abundantes y constantes (GODINI, 1974).

Entre los años 40 y 60, los investigadores de la Apulia habían observado este mismo fenómeno y concluyeron, sin demostrarlo, que la productividad baja y errática indicada en a) debería atribuirse a la susceptibilidad de flores y frutos a condiciones atmosféricas desfavorables (niebla, heladas tardías y lluvia) y a enfermedades; estos mismos autores también dedujeron, aunque sin demostrarlo, que la productividad elevada y constante de los cultivares en b) era debida a la resistencia de flores y frutos a estos mismos factores climáticos y patológicos (CARRANTE, 1968; CICCARONE, 1974; FANELLI, 1939; D'AMATI, 1966; GIOVANARDI-PANTANELLI, 1940; PASTORE, 1932, 1954; ZITO, 1966; VIVARELLÍ, 1933).

Al no estar convencidos de la exactitud de la ecuación "producción alta y constante = resistencia de flores y frutos a condiciones climáticas adversas y a enfermedades", en 1974 decidimos ampliar el estudio del comportamiento biológico de estos cultivares.

Los primeros resultados con muestras de 30 cultivares se publicaron en 1975 y evidenciaron que los siguientes cultivares de la Apulia con una producción alta y constante eran también autocompatibles: 'Falsa barese', 'Ferrante', 'Filippo Ceo' y 'Tuono' (GODINI, 1975). La continuación de esta investigación durante dos años más permitieron añadir a este grupo autocompatible otros cuatro cultivares de la Apulia con producción elevada y constante: 'Genco', 'Patalina', 'Sannicandro' y 'Scorza verde' (GODINI, 1977a). Por lo tanto afirmábamos que la producción constante y consistente de algunos cultivares de la Apulia no debía atribuirse a la resistencia de flores y frutos a condiciones climáticas adversas, sino a la capacidad de cuajado después de la autopolinización/autofecundación.

Consideramos también que los mecanismos de transporte del polen en el almendro eran totalmente desconocidos por los cultivadores de la Apulia, así como el papel estratégico desempeñado por las abejas en este proceso. Por lo tanto concluimos que la producción baja y errática de los cultivares autoincompatibles estaba influida por la escasez de cultivares donantes de polen y todavía más por la escasez de la polinización cruzada debida a la población insuficiente de vectores silvestres, a los que se había confiado sin saberlo los cultivadores locales la tarea de la polinización del almendro en la Apulia.

Hipótesis en relación con la aparición de la autocompatibilidad en el almendro cultivado

La investigación realizada casi simultáneamente en Francia, Italia y Tunisia permitió la identificación de un grupo de cultivares naturalmente autocompatibles que tienen en común el origen geográfico, la Apulia. Era normal preguntarse por qué la autocompatibilidad se encontraba sólo en el germoplasma del almendro nativo de la Apulia.

En Francia se formuló la hipótesis que el origen de la autocompatibilidad se debía a una mutación natural y remota del alelo S (incompatibilidad) al alelo S_f (autocompatibilidad). Este alelo probablemente se seleccionó en el pasado y se propagó inconscientemente por los agricultores de la Apulia por injerto hasta la actualidad (GRASSELLY y OLIVIER, 1976).

Sin embargo, en nuestra opinión, esta hipótesis no concuerda con el número elevado de cultivares autocompatibles y sus orígenes a lo ancho del territorio de la Apulia. Al contrario, formulamos una hipótesis diferente según la cual la autocompatibilidad se adquirió por el almendro después de una hibridación natural y remota con *Amygdalus webbii* Spach, un almendro silvestre de pepitas amargas (GODINI, 1979).

Las bases para nuestra hipótesis eran:

1. El descubrimiento de un gran número de almendros autocompatibles en la Apulia.

2. La autocompatibilidad de *A. webbii* (GRASSELLY, 1976; FELIPE y SOCIAS I COMPANY, 1977).

3. El hecho que la existencia de *A. webbii* en la Apulia no fuera conocida por Grasselly y Olivier (GRASSELLY, 1977; GRASSELLY y OLIVIER, 1977).

Además, si nuestra hipótesis estaba bien fundamentada, afirmábamos que no sería imposible identificar nuevos almendros autocompatibles en las zonas de la Apulia cerca de aquéllas en las que se extiende naturalmente *A. webbii*. Por lo tanto, exploraciones adicionales nos llevaron en los años 80 a descubrir un tercer grupo de 17 cultivares y/o biotipos de almendro autocompatibles (REINA *et al.*, 1986); a finales de los años 80, se encontró un cuarto grupo de cuatro almendros autocompatibles de pepita amarga (GODINI *et al.*, 1992a). Finalmente, el último almendro autocompatible, 'Garibaldina', el trigésimo, se encontró y describió en 1999 (PALASCIANO y GODINI, 1999).

Por ahora, nuestra hipótesis sobre la conexión entre *A. webbii* y *A. communis* en relación con la aparición de la autocompatibilidad en el genoma del almendro cultivado parece ser adoptado por los científicos de todo el mundo (SOCIAS I COMPANY, 1992; KESTER, 1993, comunicación personal). Como confirmación de la relación entre las dos especies, también postulábamos la posibilidad de que los cuatro almendros autocompatibles de pepita amarga podrían constituir un eslabón intermedio en la larga secuencia con *A. webbii* y *A. communis* en los extremos.

Además de esta vía natural, la autocompatibilidad también se ha introducido artificialmente en el genotipo del almendro i) por medio de programas de mejora iniciados en los Estados Unidos con el melocotonero, y ii) por la inducción de mutaciones. Con este último método, se obtuvo en Italia el cultivar 'Supernova', un mutante de floración tardía y autocompatible del cultivar 'Fascionello' (MONASTRA *et al.*, 1987).

Muy recientemente, se ha encontrado la autocompatibilidad de 16 entre 18 cultivares y selecciones de almendro supuestamente nativos de la India en vías de estudio (KUMAR y KUMAR, 2000). Todos los genotipos autocompatibles dieron cuajados altos o muy altos tanto con embolsado como con autopolinización manual. Los autores no han dado explicaciones sobre la vía presumible de aparición de este importante carácter biológico en el germoplasma local del almendro.

La facilidad de la transmisión de la autocompatibilidad por cruzamientos (SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1977; GRASSELLY y CROSSA RAYNAUD, 1980) ha animado intensos programas de mejora para este carácter, especialmente en Francia y España. Como productos de estos programas, numerosos nuevos cultivares autocompatibles, todos con germoplasma autocompatible de la Apulia en su ascendencia, se han ofrecido durante los pasados quince años como se ve en el cuadro 6.

Cuadro 6. Lista de cultivares autocompatibles de almendro obtenidos en programas de mejora específicos: país de origen, genealogía, referencias
Table 6. List of self-fertile almond cultivars issued from specific breeding programs: country of origin, genealogy, references

Cultivar	País	Parentales	Referencia
Lauranne	Francia	Ferragnès x Tuono	GRASSELLY *et al.*, 1992
Steliette	Francia	Ferragnès x Tuono	GRASSELLY *et al.*, 1992
Aylés	España	Tuono (polinización libre)	FELIPE y SOCIAS I COMPANY, 1988
Guara	España	Al menos un padre de la Apulia	FELIPE y SOCIAS I COMPANY, 1988
Moncayo	España	T. de la Verdière x Tuono	FELIPE y SOCIAS I COMPANY, 1988
Blanquerna	España	Genco (polinización libre)	SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1999
Cambra	España	Tuono x Ferragnès	SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1999
Felisia	España	Titan x Tuono	SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1999
Antoñeta	España	Ferragnès x Tuono	EGEA *et al.*, 2000
Marta	España	Ferragnès x Tuono	EGEA *et al.*, 2000

En los programas europeos de mejora genética del almendro para el carácter específico de la autocompatibilidad, se ha utilizado casi exclusivamente 'Tuono' como parental a pesar de algunos defectos. Ello puede explicarse por el hecho de que, cuando la actividad de mejora empezó en Francia y España, 'Tuono' era, si no el único cultivar, sí el más conocido y el mejor considerado de los pocos cultivares autocompatibles de la Apulia presentes entonces en estos dos países.

La idea que la autocompatibilidad en el almendro pudiera de alguna manera depender de la morfología de la flor se propuso en las investigaciones realizadas con 'Truoito' (sin. 'Tuono') en Grecia (VASILAKAKIS y PORLINGIS, 1984) y con 'LeGrand' en los Estados Unidos (WEINBAUM *et al.*, 1986). Estos autores proponían que eran capaces de percibir la posibilidad de autopolinización y autofecundación en el contacto entre las anteras y el estigma de la misma flor. Un estudio enfocado a este aspecto particular llevado a cabo con 15 cultivares autocompatibles y con un número igual de cultivares autoincompatibles (cuadro 7), nos permitió

Cuadro 7. Longitud del pistilo y distancia estigma/antera (media de 15 almendros autocompatibles y 15 autoincompatibles)
Table 7. Pistil lentgh and stigma/anther distance (average of 15 self-fertile and 15 self-sterile almonds)

Cultivar	Longitud del pistilo (mm)	Distancia estigma/antera (mm)
Autocompatible	16,54a	0,95a
Autoincompatible	16,18b	-0,30b

Fuente: de PALMA y GODINI, 1994.

excluir la existencia de cualquier relación entre la morfología floral y el comportamiento biológico de un cultivar de almendro (DE PALMA y GODINI, 1994).

La mejora del almendro para objetivos específicos en el área Mediterránea no sólo incluía la autocompatibilidad. De hecho, la obtención de descendencias de floración tardía era el hito principal del programa llevado a cabo en España por el IRTA, Reus (Tarragona): el cultivar de la Apulia autoincompatible y de floración tardía 'Cristomorto' se utilizó como parental y se obtuvieron los cultivares 'Francolí', 'Glorieta' y 'Masbovera' (VARGAS GARCIA y ROMERO, 1994). Se puede concluir que todos los mejoradores europeos del almendro tienen en alta consideración dos cultivares que pertenecen al germoplasma nativo de la Apulia: 'Cristomorto' para floración tardía y 'Tuono' para autocompatibilidad.

La importancia agronómica de la autocompatibilidad en el almendro cultivado

Los investigadores de Estados Unidos creen que para que un cultivar autocompatible de almendro sea de interés agronómico debe ser capaz de producir, en bloques compactos, con su propio polen y sin la costosa mediación de las abejas, tanto como produciría un cultivar autoincompatible con la utilización de variedades polinizadoras y con el transporte de polen confiado a las abejas. En otras palabras, para ser comercialmente interesante, un cultivar autocompatible de almendro debería poseer una autonomía productiva elevada, y tales resultados no se han obtenido todavía en California, como ha demostrado el escaso éxito de 'LeGrand'.

Considerando la floración generalmente temprana de la especie y las condiciones climáticas a menudo desfavorables para una polinización cruzada eficaz durante este período importante y delicado, los investigadores franceses, españoles e italianos han atribuído una gran importancia a la autocompatibilidad del almendro. Como se ha visto en el apartado anterior, en Europa empezó una profunda tendencia con el fin de:

1. Cultivar con preferencia cultivares autocompatibles;

2. Utilizar cultivares autocompatibles en los programas de mejora para transferir la autocompatibilidad al genoma de los populares cultivares locales autoincompatibles.

En la zona Mediterránea, la importancia agronómica de la autocompatibilidad en el almendro se ha demostrado experimentalmente.

Un primer estudio (cuadro 8) comprende la comparación plurianual del cuajado después de la polinización libre entre 9 cultivares autocompatibles de la Apulia, 9 autoincompatibles de la Apulia y 9 autoincompatibles extranjeros. Esta comparación aseguró la capacidad de los cultivares autocompatibles de conseguir cuajados medios poco inferiores al doble de los cuajados de los autoincompatibles (GODINI *et al.*, 1992b).

En un segundo estudio realizado con ocho cultivares autocompatibles de la Apulia (cuadro 9), se compararon los cuajados inducidos por la polinización libre o la manual del 100% de las flores (GODINI *et al.*, 1992c). La autopolinización manual produjo un cuajado medio (42,1%) significativamente superior al obtenido por el movimiento de las ramas por el viento (10,4%).

La capacidad de los almendros autocompatibles de producir cuajados similares des-

Cuadro 8. Almendros autocompatibles y autoincompatibles: cuajado (%) después de la polinización libre por vectores silvestres más abejas (1989 y 1990) y sólo por vectores silvestres (1991)

Table 8. Self- fertile and self- sterile almonds: fruit set (%) following open pollination by wild vectors plus honey bees (1989 and 1990) and by wild vectors only (1991)

Cultivar		Año			
	Nº	1989	1990	1991	Media
		Cuajado (%)			
A. Autocompatibles de la Apulia	9	42,3	38,4	30,6	37,1a
B. Autoincompatibles de la Apulia	9	23,5	25,6	7,8	19,0b
C. Autoincompatibles extranjeros	9	26,5	27,0	5,6	19,7b
Relación A:B		1,8	1,5	3,9	1,9
Relación A:C		1,6	1,4	5,5	1,9
Relación B:C		0,9	0,9	1,4	1,0

Fuente: GODINI, DE PALMA y PALASCIANO, 1992.

Cuadro 9. Cuajado de 8 almendros autocompatibles de la Apulia después de autopolinización manual o libre

Table 9. Fruit set of hand and unassisted self-pollinated flowers of 8 self-fertile Apulian almonds

Cultivar	Cuajado (%) después de autopolinización		Nivel de significación
	Manual	Libre	
Sannicandro	40,0	8,7	**
Scorza verde	44,4	19,1	**
Ferrante	14,3	2,8	NS
Filippo Ceo	46,5	8,5	**
Patalina	28,0	2,3	**
Tuono	33,5	18,0	*
Calò	67,0	18,7	**
Genco	62,5	4,8	**
Media	42,1	10,4	**

NS, (*), (**) No significante o significante a P = 0,05 o 0,01, respectivamente.
Fuente: GODINI, DE PALMA y PALASCIANO, 1992.

pués de su polinización manual con su propio polen o con un polen extraño se demostró con un ensayo llevado a cabo con 4 cultivares de la Apulia (cuadro 10). Después de la polinización efectiva del 100% de las flores, se obtuvieron cuajados superiores al nivel óptimo, independientemente del tipo de polen (GODINI *et al.*, 1994).

Finalmente (cuadro 11), al final de la comparación de 11 años en secano, la producción acumulada de pepita de cuatro cultivares autocompatibles de la Apulia fue casi el doble que la obtenida en un número igual de cultivares autoincompatibles (GODINI y PALASCIANO, 1997).

Cuadro 10. Cuajado después de la polinización manual (autopolinización y polinización cruzada) del 100% de las flores de 4 cultivares autocompatibles de la Apulia
Table 10. Fruit set by hand self – and cross– pollination of 100% flowers of 4 Apulian self-fertile almonds

Cultivar	Cuajado (%) después de polinización manual	
	Autopolinización	Polinización cruzada
Calò	31,8	37,8
Filippo Ceo	50,7	51,3
Genco	38,9	46,4
Tuono	30,6	31,0
Media	38,0	41,6

Fuente: GODINI, DE PALMA y PALASCIANO, 1994.

Cuadro 11. Producción acumulada relativa de pepita de almendros autocompatibles y autoincompatibles a lo largo de 11 años (1984/94)
Table 11. Kernel cumulative relative yield by self-fertile and self-sterile almonds throughout eleven years (1984/94)

Comportamiento biológico	Cultivar	Producción relativa acumulada (%)
Autocompatible	Falsa barese	136
	Genco	178
	Scorza verde	175
	Tuono	146
Autoincompatible	Cristomorto	104
	Ferragnès*	100
	Mission	89
	Nonpareil	50
Autocompatible	*Media*	*185*
Autoincompatible		*100*

(*) 'Ferragnès', cultivar de referencia.
Fuente: GODINI y PALASCIANO, 1997, revisado.

Conclusiones

El cuajado óptimo en el almendro puede definirse entre el 25 y el 40%, dependiendo de la densidad floral del cultivar. El movimiento de las ramas florales por el viento resultó incapaz de asegurar una polinización suficiente para alcanzar un cuajado óptimo; en efecto, la autopolinización libre produjo cuajados cercanos al 10% y, por lo tanto, insatisfactorios desde el punto de vista agronómico. Sin embargo, un cuajado del 10% significa también varios cientos de frutos por árbol: quizás un número suficiente para obtener una cosecha satisfactoria en el caso de los otros frutales de hueso, de pepita o cítricos, pero no en el caso del almendro, en el cual se necesitan varios miles de frutos por árbol.

En nuestros estudios, la imitación de la actividad de las abejas por la polinización manual ha producido cuajados incluso superiores a los niveles óptimos. Este hecho sugiere que la función de las abejas y de los otros vectores silvestres no es en general sólo la del transporte del polen, sino también la de ejercer un efecto de restregar o, en cualquier caso, de proporcionar un íntimo contacto entre los granos de polen y las papilas del estigma, favoreciendo así la retención y la germinación de los granos. Los estudios realizados han demostrado que los almendros autocompatibles de la Apulia pueden cultivarse en bloques compactos sin la necesidad de la polinización cruzada, siempre y cuando se disponga de adecuados vectores que aseguren la óptima autopolinización/autofecundación dentro de la misma flor, entre flores diferentes del mismo árbol, o diferentes árboles del mismo cultivar.

Bibliografía

ALMEIDA C.R.M. de. 1945. Âcerca de improductividade na amendoeira. An. Ist. Sup. Agron. Lisboa 15: 1-186.

CARRANTE V. 1968. Aspetti nuovi della mandorlicoltura. Bari Econ. 6-8.

CICCARONE A. 1974. Prima che l'ultimo mandorlo sia abbattuto. G. Agric. 15/9.

CRESCIMANNO F.G. 1960. Ricerche sulla biologia fiorale di alcune cultivar di mandorlo premici coltivate in Sicilia. Riv. Ortoflorofrutt. Ital. 44(1/2): 13-22.

D'AMATI N. 1966. Aspetti della mandorlicoltura pugliese. Agricoltura 4.

EAST E.M., MANGELSDORF A. 1925. A new interpretation of the hereditary behavior of self-sterile plants. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 11(2): 166-171.

EGEA J., DICENTA F., BERENGUER T., GARCÍA J.E. 2000. Antoñeta and Marta almonds. HortScience 35 (7): 1358-1359.

FANELLI L. 1939. Varietà pugliesi di mandorle. Ed. Favia. Bari-Roma.

FELIPE A., SOCIAS I COMPANY R. 1977. Prima segnalazione di un mandorlo selvatico, probabilmente *Amygdalus webbii*, in Spagna. III Coll. GREMPA. Bari, 3-7 Octubre, 145-148.

FELIPE A., SOCIAS I COMPANY R. 1988. Trois variétés autocompatibles d'amandier provenant d'un programme de sélection ed d'amélioration. VII Coll. GREMPA, Rap. EUR 11557: 123-130.

GIOVANARDI-PANTANELLI E. 1940. La data di fioritura del mandorlo in rapporto all'andamento meteorico. Stab. Tip. Ved. Trizio. Bari.

GODINI A. 1974. Mandorlicoltura alla deriva: proposti rimedi agronomici. Circ. Inf. Soc. Ortic. Ital. 3.

GODINI A. 1975. Il mandorlo in Puglia: panorama della situazione varietale. Notiz. Ortoflorofruttic. 6.

GODINI A. 1977a. Un quadriennio di ricerche sulle cause della improduttività dei mandorleti baresi. III Coll. GREMPA, Bari, 3-7 Octubre, 67-86.

GODINI A. 1977b. Contributo alla conoscenza delle cultivar di mandorlo (*P. amygdalus* Batsch) della Puglia: 2) Un quadriennio di ricerche sull'autocom-

patibilità. III Coll. GREMPA, Bari, 3-7 Octubre, 203-217.

GODINI A. 1979. Ipotesi sulla comparsa dell'autocompatibilità nel mandorlo. Riv. Sci. Tecn. Agrar. 19(2-3): 3-10.

GODINI A. 1983a. Hull, shell and kernel relationships in almond fresh fruits. V Coll. GREMPA, Options Méditerr. CIHEAM/IAMZ 84/II: 53-56.

GODINI A. 1983b. The influence of the fresh pericarp on the kernel production in almond. V Coll. GREMPA, Options Méditerr. CIHEAM/IAMZ 84/II: 57-61.

GODINI A., PALASCIANO M. 1998. Growth and yield of four self-fruitful and four self-unfruitful almonds onto three rootstocks: a thirteen year study. Acta Hortic. 470: 200-207.

GODINI A., DE PALMA L., PALASCIANO M. 1992. The ratio "sun dried kernel/whole fresh fruit" in almond: comparison among three groups of cultivar with shelling below 30%, between 40-50% and above 60%. VIII Coll. GREMPA, Rap. EUR 14081: 189-192.

GODINI A., DE PALMA L., PALASCIANO M. 1992a. Sur l'autocompatibilité de quelques cultivars amers parmi la population d'amandiers des Pouilles. VIII Coll. GREMPA, Rap. EUR 14081: 19-25.

GODINI A., DE PALMA L., PALASCIANO M. 1992b. Allegagione e produzione da libera impollinazione in cultivar autofertili ed autosterili di mandorlo. Congresso Germoplasma Frutticolo. Salvaguardia e Valorizzazione delle Risorse Genetiche. Alghero, 21-25 Septiembre 1992.

GODINI A., DE PALMA L., PALASCIANO M. 1992c. Role of self-pollination and reciprocal stigma/anthers position on fruit set of eight self-compatible almonds. HortScience 27: 887-889.

GODINI A., DI PALMA L., PALASCIANO M. 1994. Self-fertile almonds and fruit set by optimized self- and cross-pollination. Acta Hortic. 373: 157-160.

GODINI A., DE PALMA L., PALASCIANO M. MONACO R. 1991. Quantificazione dell'efficacia della api sull'allegagione del mandorlo. Frutticoltura, 4.

GRASSELLY C. 1977. Considerazioni sulle caratteristiche di alcune specie selvatiche di mandorlo e sulle loro possibilità di utilizzazione in programmi di miglioramento genetico. III Coll. GREMPA, Bari, 3-7 Octubre, 135-144.

GRASSELLY C., CROSSA RAYNAUD P. 1980. L'amandier. G.P. Maisonneuve et Larose, Paris. XII + 446 pp.

GRASSELLY C., OLIVIER G. 1976. Mise in évidence de quelques types autocompatibles parmi les cultivars d'amandier (*P. amygdalus* Batsch) de la population des Pouilles. Ann.Amélior. Plant. 26(1): 107-113.

GRASSELLY C., OLIVIER G., NIBOUCHA A. 1992. Le caractère "autocompatibilité" de l'amandier dans le programme de l'I.N.R.A. VIII Coll. GREMPA, Rap. EUR 14081: 9-17.

JAOUANI A. 1973. Etude de l'autocompatibilité de la varieté "Mazzetto". Activ. Lab. Arboric. Fruit., INRAT (En: Grasselly y Olivier, 1976).

KESTER D.E., ASAY R. 1975. Almonds. En: J.Janick y J.N.Moore (Ed.). Advances in fruit breeding. Purdue Univ. Press, West Lafayette (IN), pp. 387-419.

KESTER D.E., GRIGGS W.H. 1959. Fruit setting in the almond: the effect of cross-pollinating various percentages of flowers. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 74: 206-213.

KUMAR K., KUMAR U. 2000. Evidence of self-compatibility in indigenous almond (*Prunus dulcis* (Miller) D.A.Webb.) selections from India. J. Amer. Pomol. Soc. 54(2): 68-71.

LUTRI I. 1935. Indagini sull'autosterilità e sull'autofertilità del mandorlo. Ital. Agric. 72(2): 139-155.

MONASTRA F., DELLA STRADA G., FIDEGHELLI C., QUARTA R. 1987. Mandorlo "Supernova". Agricoltura e Ricerca.

MOULTON K.S. 1996. Marketing. En: Almond production manual. Univ. Calif. Publ. 3364, pp. 3-8.

PALASCIANO M., GODINI A. 1999. Garibaldina, an old and interesting self-fruitful Apulian almond. XI Coll. GREMPA, Sanliurfa, 1-4 Septiembre, 89.

PALMA (DE) L., GODINI A. 1994. Stigma/anthers spatial relationship in self-fertile and self-sterile almonds. Acta Hortic. 373: 161-165.

PASTORE R. 1932. Contributo allo studio del mandorlo in terra di Bari. Ed. G.Favia, Bari.

PASTORE R. 1954. La coltivazione del mandorlo. Ed Vallecchi, Firenze.

REINA A., GIORGIO V., GODINI A. 1986. Cultivar autocompatibili nella popolazione pugliese di mandorlo. Frutticoltura 48(12): 61-63.

SOCIAS I COMPANY R. 1992. Où sommes nous dans l'amélioration génétique pour l'amandier? VIII Coll. GREMPA. Rap. EUR 14081: 27-48.

SOCIAS I COMPANY R., FELIPE A. 1977. Ereditabilità dell'autocompatibilità nel mandorlo. III Coll. GREMPA. Bari, 3-7 Octubre. 221-223.

SOCIAS I COMPANY R., FELIPE A.J. 1999. Recent advances in breeding for autogamy in almond. XI Coll. GREMPA Meeting. Sanliurfa. 1-4 Septiembre. 11.

TUFTS W.P. 1919. Almond pollination. Calif. Agric. Sta. Bull., 306. 32 pp.

VARGAS GARCIA F.J., ROMERO ROMERO M.A. 1994. Masbovera. Glorieta and Francolí, three new almond varieties from IRTA. Acta Hortic. 373: 75-80.

VASILAKAKIS M.D., PORLINGIS I.C. 1984. Self-compatibility in "Truoito" almond and effect of temperature on selfed and crossed pollen tube growth. Hort Science. 19: 659-661.

VIVARELLI L. 1933. Il Mandorlo. R.E.D.A., Roma.

WEINBAUM S.A. 1985. Role of natural self-pollination in self fruitfulness of almond. Scientia Hortic. 27(3/4): 295-302.

WEINBAUM S.A., POLITO V.S., KESTER D.E. 1986. Pollen retention following natural self pollination in peach, almond and peach x almond hybrids. Euphytica 35: 193-200.

ZITO F. 1966. Aspetti e problemi della mandorlicoltura italiana. Agricoltura, 4.