ITEA (2001). Vol. 97V N.° 3, 215-225

AVANCES RECIENTES EN LA AUTOCOMPATIBILIDAD DEL ALMENDRO

R. Socias i Company

Unidad de Fruticultura SIA - DGA, Apartado 727, 50080 Zaragoza, España

RESUMEN

La última década ha contemplado la aparición de la aproximación molecular al estudio de la autoincompatibilidad en el almendro, pero no ha resultado tan eficaz en el estudio de la autocompatibilidad, que sigue sin localizar en el genoma del almendro. El concepto de la autogamia ha surgido como íntimamente ligado a la autocompatibilidad con el fin de obtener un buen comportamiento agronómico de un cultivar autocompatible en plantaciones de un único cultivar en la ausencia de insectos polinizadores. Se han identificado nuevas formas autocompatibles en distintas poblaciones muy distantes, ampliándose así las posibilidades de utilización de otras fuentes de autocompatibilidad en la mejora genética del almendro. Todos estos aspectos se revisan con el fin de incidir en los diferentes programas de mejora que incluyen la autocompatibilidad como objetivo prioritario de sus planteamientos, así como en los nuevos cultivares obtenidos en estos programas. Algunas cuestiones, sin embargo, no han obtenido una respuesta satisfactoria, especialmente la transmisión de la autocompatibilidad en algunos cruzamientos. Por otra parte, la transferencia de algunos cultivares autocompatibles al sector productivo ha sido muy eficiente para la mejora de la producción del almendro.

Palabras clave: Autogamia, Cultivar, Genética, *Prunus amygdalus* Batsch.

SUMMARY

LATEST ADVANCES IN ALMOND SELF-COMPATIBILITY

The last decade has seen the rise of the molecular approach to self-incompatibility in almond, but not so successful with self-compatibility, which remains unmapped in the almond genome. The concept of autogamy has emerged as closely linked to self-compatibility in order to have a good agronomical performance of a self-compatible cultivar in single cultivar orchards in the absence of pollinating insects. New self-compatible forms have been identified among distant almond populations, thus broadening the possibilities of utilization of other sources of self-compatibility in almond breeding. All these aspects are reviewed in order to focus the different breeding programmes aiming to include self-compatibility in almond, as well as to mention the new cultivars released from these programmes. Some questions, however, especially the transmission of self-compatibility in certain crosses, still waite for an adequate answer. On the other side, the transference of some self-compatible cultivars to the growers has been highly successful for the improvement of almond production.

Key words: Autogamy, Cultivar, Genetics, *Prunus amygdalus* Batsch.

Introducción

La autocompatibilidad sigue manteniendo la más alta prioridad entre las características deseables de cualquier cultivar de almendro (*Prunus amygdalus* Batsch) (SOCIAS I COMPANY *et al.*, 1998). La incidencia de la autocompatibilidad queda reflejada en los cambios de los dos mayores capítulos sobre la mejora genética del almendro (KESTER y ASAY, 1975; KESTER y GRADZIEL, 1996): en 1975 la autocompatibilidad era sólo uno entre los aspectos de la floración que aparecían juntos en un total de 15 objetivos modernos de la mejora, mientras que en 1996 se dedicó un énfasis especial a la autocompatibilidad y a los programas de mejora que incluyen esta característica entre sus objetivos. Por consiguiente, considerables esfuerzos se han llevado a cabo para obtener nuevos cultivares autocompatibles así como para entender los mecanismos de la transmisión, la regulación y la identificación precoz de la autocompatibilidad con el fin de acelerar el proceso de mejora. Las herramientas más recientes se han aplicado al análisis genético de esta carácter con el fin de localizarlo en el mapa del genoma del almendro. La última década ha visto muchos avances en la aplicación de la genética molecular en el almendro, pero algunas de las cuestiones emplazadas cuando se revisó la mejora genética del almendo para la autocompatibilidad (SOCIAS I COMPANY, 1990) permanecen todavía sin respuesta, especialmente en relación a la transmisión de la autocompatibilidad. El objetivo de este trabajo es pues la revisión de los avances más recientes en este campo excitante durante la última década, examinar los puntos en los que se necesita un mayor esfuerzo de aproximación, y dar cuenta de la creación de nuevos cultivares, que deben cubrir muchos otros requisitos del ideotipo del almendro además de la autocompatibilidad.

Nuevas formas autocompatibles

La revisión de las formas autocompatibles en el almendro (SOCIAS I COMPANY, 1990) mostró que se encuentran limitadas a la orilla septentrional del Mediterráneo central y occidental, probablemente ligadas a la presencia de una especie de almendro silvestre, *P. webbii* (Spach) Vierh. Por consiguiente, no es sorprendente que en la región italiana de la Apulia, donde esta especie silvestre se encuentra en extensas áreas y en la que se han encontrado la mayoría de almendros autocompatibles, la búsqueda de nuevas formas autocompatibles desemboque en su identificación entre los almendros espontáneos. Debido a sus características, especialmente una pepita amarga, probablemente tienen un origen híbrido entre el almendro cultivado y *P. webbii* (GODINI *et al.*, 1992). Además, algunos cultivares tradicionales, quizás no muy bien conocidos y, por ello, no muy bien observados, pueden resultar autocompatibles cuando se estudian con más detenimiento, como ha sucedido con 'Garibaldina' (PALASCIANO y GODINI, 1999).

Si la misma búqueda se llevara a cabo en las otras zonas donde *P. webbi* crece de forma silvestre, como en España central (FELIPE y SOCIAS I COMPANY, 1977), probablemente se podrían identificar nuevas formas. Posiblemente estas formas no serían relevantes para la mejora del almendro a causa de sus características indeseables, como su ramificación espinosa, aunque podrían poseer otros caracteres interesantes, como resistencia a plagas y enfermedades. Sólo en este caso su utilización merecería atención a causa de las precauciones que hay que adoptar al utilizar especies silvestres en los planes de mejora (GRASSELLY, 1977).

Recientemente se han observado algunas nuevas formas autocompatibles de almendro entre selecciones autóctonas de la India

(KUMAR y KUMAR, 2000), previamente seleccionadas entre grupos de plantas de semilla que se encontraban en una situación de escapes de cultivo o incluso silvestre. La autocompatibilidad era muy frecuente en estas formas, probablemente porque se habían seleccionado por su buena productividad, que está estrechamente correlacionada con la autocompatibilidad (GODINI *et al.*, 1977). Sin embargo, no se puede apuntar ninguna hipótesis sobre el origen de la autocompatibilidad de esta población india de almendros. La transmisión desde una especie silvestre de almendro, como se ha sugerido con los almendros de la Apulia, no es posible, ya que la distribucuión de las especies de almendro no se extiende tan al este como la India (BROWICZ y ZOHARY, 1996). No se puede descartar un origen híbrido diferente, ya que distintas especies de melocotonero pueden dar origen también a la autocompatibilidad en el almendro (SOCIAS I COMPANY, 1978). Diferentes melocotoneros silvestre se encuentran en la región india del Himalaya donde crecen estos almendros, así como híbridos naturales entre ellos (KISHORE y RANDHAWA, 1993). Esta posibilidad requiere un examen más detallado, principalmente desde el punto de vista de poder utilizar dos orígenes diferentes de la autocompatibilidad en los planes de mejora del almendro.

Análisis genético

El estudio genético de la autocompatibilidad se ha centrado recientemente en su análisis molecular. Aunque se han publicado interesantes resultados sobre la cartografía de marcadores moleculares en el genoma del almendro, las principales preguntas sobre la transmisión de la autocompatibilidad permanecen sin respuesta y requieren una aproximación más concreta.

Transmisión

El conocimiento de la transmisión de la autocompatibilidad no ha sufrido cambios desde hace una década (SOCIAS I COMPANY, 1990): la autocompatibilidad es dominante sobre la autoincompatibilidad y los cultivares autocompatibles utilizados en los programas de mejora son heterocigóticos. Se han observado desviaciones en algunos cruzamientos, atribuidas a la identidad de los alelos *S*, aunque ello parece que no tiene lugar en todos los cruzamientos en los que intervienen alelos de autoincompatibilidad idénticos (SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1994), por lo que se han sugerido factores como la consanguinidad o la presencia de genes letales o deletéreos para explicar estas desviaciones (SOCIAS I COMPANY, 1990).

Comentarios posteriores sobre la transmisión de la autocompatibilidad (DICENTA *et al.*, 1993; ROVIRA *et al.*, 1998; STYLIANIDIS *et al.*, 1992) confirman estas hipótesis, pero el problema de estas desviaciones inexplicadas permanece sin respuesta. Por consiguiente, una aproximación más detallada se está llevando a cabo para estudiar el comportamiento diferente de las descendencias de los cruzamientos 'Ferragnès' x 'Tuono', 'Ferralise' x 'Tuono' y sus recíprocos (ALONSO y SOCIAS I COMPANY, sin publicar; DUVAL *et al.*, 1999).

El análisis de RNasas

La utilización de un electroenfoque de gradiente de pH en desequilibrio y de una tinción apropiada ha permitido la identificación de los alelos *S* de incompatibilidad por primera vez en almendro al nivel molecular (BOŠKOVIĆ *et al.*, 1997) gracias a las ribonucleasas estilares (RNasas). Sin embargo, el alelo para la autocompatibilidad parece que

no codifica para una actividad de ribonucleasa en el almendro. Todas las bandas se han asignado a los distintos alelos *S*, mientras que la presencia de una sola banda se considera un índice de autocompatibilidad (BOŠKOVIĆ *et al.*, 1998). Sin embargo, no se ha encontrado una correspondencia completa entre una única banda de RNasa y la autocompatibilidad (BOŠKOVIĆ *et al.*, 1999), probablemente porque la separación de bandas no es siempre completa y los productos de dos alelos diferentes pueden coincidir en una banda única. Posiblemente esta técnica debe mejorarse para separar mejor las bandas o para hacer visible una segunda banda que se corresponda al alelo S_f, de autocompatibilidad, ya que anteriormente se había sugerido equívocamente una banda correspondiente al mismo (BOŠKOVIĆ *et al.*, 1997).

TAO *et al.* (1997) han realizado otro intento de aproximación con la electroforesis de proteínas estilares y la tinción de la actividad RNasa así como por isoelectroenfoque, pero su estudio se limitó a diferentes alelos de autoincompatibilidad, ya que no se incluyó ningún cultivar autocompatible en su estudio. Esta línea de investigación se ha continuado con la clonación y la caracterización de los cDNAs que codifican para las *S*-RNasas (MA y OLIVEIRA, 2000; USHIJIMA *et al.*, 1998) y la identificación de los genotipos *S* por análisis específico PCR de los alelos (TAMURA *et al.*, 2000). Sin embargo, todas estas aproximaciones interesantes se han limitado a los alelos de autoincompatibilidad y esta técnica todavía no se puede utilizar para la identificación de plantones autocompatibles, como se necesita en un programa de mejora. A pesar de estas limitaciones, esta línea probablemente ofrecerá buenas oportunidades en el futuro, como se ha hecho en el albaricoquero japonés *P. mume* Sieb. et Zucc. (TAO *et al.*, 2000).

Cartografía

Se ha sugerido que la autocompatibilidad en el almendro es alélica al locus *S* de los alelos de autoincompatibilidad, aunque los actuales resultados no han confirmado esta hipótesis (SOCIAS I COMPANY, 1990). Sin embargo, nuestros resultados sobre la transmisión de la autocompatibilidad a través de varios retrocruzamientos con cultivares autoincompatibles pueden ser una evidencia que, como en *Lycopersicon peruvianum*, la mutación que rige la autocompatibilidad puede haber tenido lugar en el locus *S* (RIVERS y BERNATZKY, 1994).

Por consiguiente, los esfuerzos de cartografía se han dirigido hacia la identificación del locus de la autoincompatibilidad porque de momento no se ha podido localizar la autocompatibilidad con los resultados actuales. El primer mapa en el almendro (VIRUEL *et al.*, 1995) sólo consiguió localizar marcadores, sin caracteres agronómicos, aunque se observaron segregaciones distorsionadas que apuntan a un efecto parental en el cruce 'Ferragnès' x 'Tuono', lo que podría relacionarse con las distorsiones observadas en la transmisión de la autocompatibilidad en la descendencia de este cruzamiento El mapa más reciente del almendro (JOOBEUR *et al.*, 2000) todavía se limita sólo a marcadores moleculares, sin información sobre cualquier carácter, tampoco la autocompatibilidad.

La autoincompatibilidad se localizó en el extremo del grupo de ligamiento 6 en el mapa de 'Ferragnès' (BALLESTER *et al.*, 1998) utilizando resultados del estudio de las RNasas. Sin embargo, como sólo se encontró una banda en 'Tuono' y en la descendencia de su cruzamiento, presumiblemente toda autocompatible, no se encontró ninguna segregación de las isozimas de

RNasas con ningún locus del mapa de 'Tuono'. La ausencia de una banda identificadora de S_f en la electroforesis de RNasas y la imposibilidad de localizar su locus puede apuntar a la naturaleza alélica de la autocompatibilidad y la autoincompatibilidad, pudiendo ser la autocompatibilidad el resultado de una deleción en el locus de la autoincomaptibilidad.

No se conoce ningún intento de aplicar el análisis segregante de conjunto (MICHELMORE *et al.*, 1991) a la detección de la autocompatibilidad en el almendro, aunque este camino podría ser extremadamente útil desde un punto de vista práctico en la mejora del almendro porque no se requiere un conocimiento previo del genoma ni el desarrollo de un mapa genético para obteener marcadores ligados a un determinado gen.

Aspectos fisiológicos y morfológicos

La parte comercial del almendro es una semilla, por lo que la polinización y la fertilización del óvulo son de una importancia crucial para obtener una cosecha aceptable. Por ello se ha dedicado desde hace tiempo una atención especial a los procesos de polinización, crecimiento de los tubos polínicos y desarrollo del óvulo, tanto en los cultivares autocompatibles como en los autoincompatibles.

La autocompatibilidad no puede considerarse sólo un carácter genético, sino que debe ser también una propiedad agronómica de un determinado cultivar para que pueda dar una cosecha comercial en plantaciones de un solo cultivar y en la ausencia de insectos polinizadores. Por ello, la evaluación de la autocompatibilidad en el almendro requiere, en primer lugar, un crecimiento similar de los tubos polínicos tanto después de una autopolinización como de una polinización cruzada con polen compatible; en segundo lugar, este buen crecimiento de los tubos polínicos debe resultar en cuajados similares después de los dos tipos de polinización; en tercer lugar, estos cuajados deben alcanzar el nivel de una cosecha comercial; y en cuarto lugar, estos cuajados deben conseguirse por autogamia (DICENTA *et al.*, 1999; SOCIAS I COMPANY, 1995).

El crecimiento de los tubos polínicos a través del estilo ha confirmado repetidas veces la autocompatibilidad de muchos cultivares (BEN NJIMA y SOCIAS I COMPANY, 1995; SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1992). Sin embargo, la progresión de los tubos polínicos a lo largo del obturador hacia el micropilo se ha observado sólo en 'Lauranne' sin compararlo con un cultivar autoincompatible (COUSIN y EL MAATOUI, 1998), aunque no se deberían esperar diferencias si después se obtienen cuajados similares. Sin embargo, aunque no se observaron diferencias en el crecimiento de los tubos polínicos en 'Tuono', hubo un retraso en la fertilización después de la autopolinización (OUKABLI *et al.*, 2000). Este retraso refuerza la importancia de una polinización temprana para conseguir un período efectivo de polinización largo, que por otra parte se aseguraría por una autogamia efectiva que permita un contacto temprano de las anteras y el estigma.

El nivel de la cantidad de polen sobre el estigma de un cultivar compatible puede influir en el nivel de la cosecha y en la calidad del fruto (TORRE GROSSA *et al.*, 1994). Como consecuencia de ello, una morfología de la flor que permita un contacto cercano entre el estigma y las anteras y así un buen depósito de polen sobre el estigma (BERNAD y SOCIAS I COMPANY, 1995; GODINI *et al.*, 1992) podría ser el requisito primordial para

una autogamia completa de un cultivar autocompatible (GODINI *et al.*, 1994; SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1992; VARGAS *et al.*, 1998).

Las flores del almendro muestran grandes variaciones en la longitud del pistilo y en la posición de los estambres, siendo preferible una longitud de pistilo que sea intermedia entre la de los estambres. Como en algunos cultivares el estilo puede estar curvado en su parte superior, en algunos casos los estigmas se pueden polinizar por anteras colocadas justo por debajo de su nivel (SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1993).

Programas de mejora y obtención de cultivares

El aspecto de los programas de mejora del almendro ha cambiado durante la última década. Algunos programas se han relantizado mientras que otros han aparecido con una fuerza emergente en relación a la autocompatibilidad. Recientemente no se han publicado muchos comentarios sobre el programa tunecino o el griego (STYLIANIDIS *et al.*, 1992).

En Italia, el programa del Istituto Sperimentale per la Frutticoltura no ha ofrecido muchos resultados últimamente y la muerte de Francesco Monastra en 1997 puede haber reducido las actividades sobre el almendro. El programa de la Universidad de Bari, sin embargo, está en el camino de dar algunos resultados porque 11 selecciones ya se encuentran en fase de evaluación final (PALASCIANO *et al.*, 1998). En este programa se han utilizado diferentes cultivares autocompatibles de la Apulia con el cultivar francés 'Ferragnès'.

El prometedor programa francés ha dado resultados interesantes. Así, en 1990 se registraron dos nuevos cultivares autocompatibles (GRASSELLY *et al.*, 1992), 'Lauranne' y 'Steliette', aunque de momento parece que el primero se planta más que 'Steliette' (DUVAL y GRASSELLY, 1994). Ambos cultivares proceden del cruzamiento 'Ferragnès' x 'Tuono', pero posteriormente se ha dirigido en este programa a otros orígenes de la autocompatibilidad, incluyendo especies silvestres (GRASSELLY *et al.*, 1992). Aunque el programa francés se ha ralentizado después de la jubilación de Charles Grasselly, todavía es productivo y recientemente se ha registrado un nuevo cultivar autocompatible, 'Mandaline' (DUVAL, 1999), que procede del cruzamiento 'Ferralise' x 'Tuono', así que ha heredado la autocompatibilidad del mismo cultivar que las obtenciones de la mayoría de los otros programas (SOCIAS I COMPANY, 1990).

En España, el programa del IRTA en Mas Bové ha introducido la autocompatibilidad como objetivo en sus cruzamientos más recientes, incluyendo su evaluación en las nuevas descendencias (ROVIRA *et al.*, 1998) así como la autogamia (VARGAS *et al.*, 1998). Como resultado de su reciente introducción en el programa, todavía no se han registrado cultivares autocompatibles en el mismo, aunque son previsibles en un futuro próximo. Otros cultivares italianos además de 'Tuono' así como cultivares y selecciones franceses derivadas de 'Tuono' se han utilizado como parental autocompatible en este programa.

También en España, el programa del CEBAS (Murcia) recalcó la autocompatibilidad como un objetivo prioritario desde el principio. Como resultado del programa se han registrado cinco cultivares autocompatibles: 'Antoñeta', 'Teresa', 'Almenara' (las tres 'Tuono' x 'Ferragnès'), 'Marta' ('Ferragnès' x

'Tuono') y 'Marita' ('Genco' x 'Ferragnès') (GARCÍA *et al.*, 1996). Sin embargo, sólo dos de ellas, 'Antoñeta' y 'Marta', se han comercializado para su plantación (EGEA *et al.*, 1999). De nuevo 'Tuono', así como 'Ferragnès', han sido cruzados repetidamente en este programa, que actualmente prosigue y del cual se esperan nuevos avances.

Nuestro programa de Zaragoza fue el primero que obtuvo en 1987 nuevos cultivares autocompatibles procedentes de un programa de cruzamientos. El trabajo de mejora ha proseguido y tres nuevos cultivares autocompatibles se han registrado en 1997 (SOCIAS I COMPANY y FELIPE, 1999), 'Blanquerna' ('Genco' OP), 'Cambra' ('Tuono' x 'Ferragnès') y 'Felisia' ('Titan' x 'Tuono'), caracterizados por el diferente aspecto de sus pepitas por lo que se adaptan a diferentes posibilidades comerciales así como por sus diferentes épocas de floración, siendo 'Felisia' el cultivar de floración más tardía registrado de momento (SOCIAS I COMPANY *et al.*, 1999).

Australia ha aparecido con un nuevo programa en la mejora del almendro. Empezó en 1997 y la autocompatibilidad es uno de los objetivos de los nuevos cultivares (BERTOZZI *et al.*, 1998). Es un programa nuevo con mucha fuerza, pero todavía deben pasar algunos años antes de que pueda ofrecer resultados.

El importante programa de la Universidad de California ha dado una atención intermitente a la autocompatibilidad y realmente los primeros intentos de obtener cultivares autocompatibles se llevaron a cabo en California (KESTER, 1970). También los mejoradores privados han intentado la obtención de cultivares autocompatibles, como 'Le Grand', cuyo comportamiento no es completamente satisfactorio en su autocompatibilidad (WEINBAUM, 1985). Esta línea de mejora se ha acentuado últimamente (GRADZIEL y KESTER, 1998), principalmente por el medio clásico de transferir la autocompatibility desde otra especie, incluyendo tanto especies del tipo melocotonero (*P. persica* (L.) Batsch y *P. mira* Koehne) como del tipo almendro (*P. webbii*, *P. fenzliana* Fritsch y *P. argentea* (Lam.) Rehd.). La utilización de estas otras especies, que normalmente tienen pepitas amargas, acentúa la importancia de cultivares homocigóticos para la pepita dulce para evitar la presencia de plantas con pepita amarga en las descendencias del plan de mejora (LEDBETTER y PYNTEA, 2000). Actualmente se realizan ensayos de campo para la evaluación de las selecciones avanzadas, pero de momento no se han registrado nuevos cultivares. El mejor comportamiento de las selecciones derivadas de *P. webbii* puede estar relacionado con la hipótesis de la transferencia de la autocompatibilidad desde *P. webbii* a los almendros autocompatibles de la Apulia (GODINI, 1979). Sólo el mejorador privado C.F. Zaiger ha registrado 'Garden Princess' como cultivar autocompatible (GRADZIEL, 2000), siendo una planta procedente de la autopolinización de un híbrido melocotonero x almendro. Como sólo se dispone de una descripción succinta de este nuevo cultivar, su origen híbrido permite ofrecer dudas acerca de su comportamiento agronómico.

Conclusión

Aunque limitada a un número reducido de programas, la mejora del almendro se puede considerar extremadamente activa y está dando un nuevo aspecto al cultivo del almendro a pesar de que los cambios en cualquier especie frutícola son lentos. Las últimas

herramientas genéticas (marcadores moleculares, cartografía...) se han aplicado al almendro, aunque no todavía desde un punto de vista práctico (SOCIAS I COMPANY, 1998). Algunas cuestiones sobre la transmisión de la autocompatibilidad permanecen sin una respuesta y requieren una atención más concreta.

El análisis de las RNasas estilares está ayudando a identificar los alelos *S* y puede ser útil para diseñar los cruzamientos en el proceso de mejora para aumentar la posibilidad de obtener plantas autocompatibles (BATLLE *et al.*, 1998; DICENTA *et al.*, 1993). Sin embargo, este diseño probablemente sólo se podrá aplicar en unos pocos casos porque los parentales se deben elegir por otras características, especialmente agronómicas, más que por la presencia de determinados alelos de autoincompatibilidad. También la idea de crear plantas homocigóticas S_f, que darían sólo descendientes autocompatibles cuando se utilizaran como parentales (BATLLE *et al.*, 1999) puede ser cuestionable porque todavía no se han identificado plantas homocigóticas S_f, probablemente debido a la naturaleza de la mutación para la autocompatibilidad, que puede ser una delección, cuestionando por ello la viabilidad de estas plantas. Además, si estas plantas se pudieran obtener, su utilidad como parental en un programa de mejora podría no ser siempre recomendable, ya que probablemente la utilización de buenos parentales, aunque heterocigóticos, pueda ofrecer mejores oportunidades de selección en la descendencia si se aplican criterios de selección apropiados.

La presencia de plantaciones de un único cultivar con las primeras obtenciones de los programas de mejora, como 'Guara' y 'Lauranne', muestra que el cambio del cultivo del almendro hacia plantaciones de un solo cultivar para resolver algunos de los problemas de polinización y de cultivo ya se ha iniciado y que va a continuar con los cultivares ya registrados o que se puedan obtener en un plazo breve en los diferentes programas de mejora (SOCIAS I COMPANY, 1999). Aunque los cambios en una especie frutal son lentos, en el almendro la evidencia muestra que la transferencia de los cultivares autocompatibles hacia el sector productivo ha sido enormemente eficaz y previsiblemente continuará para mejorar el cultivo del almendro.

Agradecimientos

Revisión realizada en el proyecto AGF 98-0211-C03-01 (CICYT). Se agradecen los comentarios de A.J. Felipe e I. Hormaza.

Bibliografía

BALLESTER J., BOŠKOVIĆ R., BATLLE I., ARÚS P., VARGAS F.J., VICENTE M.C. DE. 1998. Location of the self-incompatibility gene on the almond linkage map. Plant Breed. 117: 69-72.

BATLLE I., BALLESTER J., BOŠKOVIĆ R., ROMERO M.A., TOBUTT K.R., VARGAS. F.J. 1997. Use of stylar ribonucleases in almond breeding to design crosses and select self-compatible seedlings. Nucis 6: 12-14.

BATLLE I., TANRIVER E., LAKHAL H., ROMERO M.A., VARGAS F.J. 1999. Use of stylar ribonucleases in almond breeding. XI Coll. GREMPA. Sanliurfa. 1-4 Septiembre 1999. 24.

BEN NJIMA N., SOCIAS I COMPANY R. 1995. Characterization of some self-compatible almonds. I. Pollen tube growth. HortScience 30: 318-320.

BERNAD D., SOCIAS I COMPANY R. 1995. Characterization of some self-compatible almonds. II. Flower phenology and morphology. HortScience 30: 321-324.

BERTOZZI T., BENNETT C., SEDGLEY M. 1998. Almond improvement in Australia. Nucis 7: 10-11.

BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., BATLLE I., DUVAL H. 1997. Correlation of ribonuclease zymograms and incom-

patibility genotypes in almond. Euphytica 97: 167-176.

BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., DUVAL H., ROVIRA M., ROMERO M., BATLLE I., DICENTA F. 1998. Inheritance of stylar ribonucleases in two almond progenies and their correlation with self-compatibility. Acta Hort. 470: 118-122.

BOŠKOVIĆ R., TOBUTT K.R., DUVAL H., BATLLE I., DICENTA F., VARGAS F.J. 1999. A stylar ribonuclease assay to detect self-compatible seedlings in almond progenies. Theor. Appl. Genet. 99: 800-810.

COUSIN M., EL MAATOUI M. 1998. Female reproductive organs in self-compatible almond (*Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb) Lauranne and fertilization patterns. Scientia Hort. 72: 287-297.

DICENTA F., GARCÍA J.E. 1993. Inheritance of self-compatibility in almond. Heredity 70: 313-317.

DICENTA F., ORTEGA E., CANOVAS J.A., EGEA J. 1999. Self-pollination versus cross-pollination of six self-compatible almond cultivars: pollen tube growth and fruit set. XI Coll. GREMPA, Sanliurfa, 1-4 Septiembre 1999, 100.

DUVAL H. 1999. 'Mandaline', a new French almond variety. Nucis 8: 36.

DUVAL H., BOUTARD A., FAUROBERT M. 1999. Analysis of stylar ribonucleases (S-RNases) in an almond progeny of 'Ferralise' x 'Tuono'. XI Coll. GREMPA, Sanliurfa, 1-4 Septiembre 1999, 14.

DUVAL H., GRASSELLY C. 1994. Behaviour of some self-fertile almond selections in the southeast of France. Acta Hort. 373: 69-74.

EGEA J., DICENTA F., BERENGUER T. 1999. Antoñeta y Marta: dos nuevas variedades de almendro autocompatibles y de floración tardía. Frutic. Prof. 104: 48-53.

FELIPE A.J., SOCIAS I COMPANY R. 1977. Un amandier sauvage, probablement *A. webbii*, non encore mentionné en Espagne. III Coll. GREMPA, Bari, 3-7-Octubre 1977, 78-79.

GARCÍA J.E., DICENTA F., BERENGUER T., EGEA J. 1996. New self-compatible late flowering almond cultivars obtained in CEBAS-CSIC, Murcia. Nucis 5: 23-24.

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

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

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

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

GRADZIEL T.M. 2000. Almond. In: Register of new fruit and nut varieties. List 40. HortScience 35: 812.

GRADZIEL T.M., KESTER D.E. 1998. Breeding for self-fertility in California almond cultivars. Acta Hort. 470: 109-117.

GRASSELLY C. 1977. Réflexions sur les caractéristiques des espèces sauvages d'amandier et sur leur utilisation dans des programmes d'amélioration génétique. III Coll. GREMPA, Bari, 3-7-Octubre 1977, 70-77.

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

JOOBEUR T., PERIAM N., VICENTE M.C. DE, KING G.J., ARÚS, P. 2000. Development of a second generation linkage map for almond using RAPD and SSR markers. Genome 43: 649-655.

KESTER D.E. 1970. Transfer of self-fertility from peach (*Prunus persica* L.) to almond (*Prunus amygdalus* Batsch). West. Sec. Amer. Soc. Hort. Sci., Berkeley (Abstract).

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

KESTER D.E., GRADZIEL T. 1996. Almonds. En: J. Janick y J.N. Moore (eds.): Fruit breeding, vol 3. John Wiley & Sons, New York, pp. 1-97.

KISHORE D.K., RANDHAWA S.S. 1993. Wild germplasm of temperate fruits. En: K.L. Chadha y O.P. Pareek (Ed.): Advances in Horticulture, vol 1 - Fruit Crops Part 1. Mahotra Publ. House, New Delhi, India, pp. 227-241.

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.

LEDBETTER C.A., PYNTEA M.A. 2000. The significance of kernel bitterness in the context of breeding almonds for self-compatibility. J. Genet. Breed. 54: 221-225.

MA R.C., OLIVEIRA M.M. 2000. The RNase PD2 gene of almond (*Prunus dulcis*) represents an evolutinary distinct class of S-like RNase genes. Mol. Gen. Genet. 263: 925-933.

MICHELMORE R.W., PARAN I., KESSELI R.V. 1991. Identification of markers linked to disease resistance genes in specific regions using segregating populations. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 88: 9828-9832.

OUKABLI A., LANSARI A., WALLALI D.L., ABOUSALIM A., EGEA J., MICHAUX-FERRIERE N. 2000. Self and cross pollination effects on pollen tube growth and fertilization in self-compatible almond *Prunus dulcis* 'Tuono'. J. Hort. Sci. Biotechnol. 75: 739-744.

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

PALASCIANO M., LOGOLUSO V., GODINI A., CARIELLO F. 1998. Evaluation of self-compatible offspring of almond hybrids 'Ferragnès' x 'Falsa barese', 'Ferragnès' x 'Genco' and 'Ferragnès' x 'Tuono'. Cah. Options Méditerr. 33: 151-155.

RIVERS B.A., BERNATZKY R. 1994. Protein expression of a self-compatible allele from *Lycopersicon peruvianum*: introgression and behavior in a self-incompatible background. Sex. Plant Reprod. 7: 357-362.

ROVIRA M., CLAVÉ J., ROMERO M., SANTOS J., VARGAS F.J. 1998. Self-compatibility in almond progenies. Acta Hort. 470: 66-71.

SOCIAS I COMPANY R. 1990. Breeding self-compatible almonds. Plant Breed. Rev. 8: 313-338.

SOCIAS I COMPANY R. 1995. Self-compatibility in almond: always a new deal. Nucis 3: 3-5.

SOCIAS I COMPANY R. 1998. Fruit tree genetics at a turning point: the almond example. Theor. Appl. Genet. 98: 588-601.

SOCIAS I COMPANY R. 1999. Situación actual del cultivo del almendro en España. Vida Rural 96: 56-60.

SOCIAS I COMPANY R., FELIPE A.J. 1992. Self-compatibility and autogamy in 'Guara' almond. J. Hort. Sci. 67: 313-317.

SOCIAS I COMPANY R., FELIPE A.J. 1993. La autogamia. Un nuevo reto en el almendro. HortoFruticultura 4(11): 59-62.

SOCIAS I COMPANY R., FELIPE A.J. 1994. Cross-incompatibility of 'Ferragnès' and 'Ferralise': implications for self-compatibility transmission in almond. Acta Hort. 373: 153-156.

SOCIAS I COMPANY R., FELIPE A.J. 1999. 'Blanquerna', 'Cambra' y 'Felisia'. Tres nuevos cultivares autógamos de almendro. Inf. Técn. Econ. Agrar. 95V: 111-117.

SOCIAS I COMPANY R., FELIPE, A.J., GÓMEZ APARISI J. 1999. A major gene for flowering time in almond. Plant Breed. 118: 443-448.

SOCIAS I COMPANY R., FELIPE A.J., GÓMEZ APARISI J., GARCÍA J.E., DICENTA F. 1998. The ideotype concept in almond. Acta Hort., 470: 51-56.

STYLIANIDIS D.C., ISAAKIDIS A.M., MICHAELIDIS Z.S. 1992. Studies on the inheritance of self-compatibility and other characters in F1 hybrids of Truoito x Ferragnès. Rap. EUR 14081: 51-65.

TAMURA M., USHIJIMA K., SASSA H., HIRANO H., TAO R., GRADZIEL T.M., DANDEKAR A.M. 2000. Identification of self-incompatibility genotypes of almond by allele-specific PCR analysis. Theor. Appl. Genet. 101: 344-349.

TAO R., HABU T., YAMANE H., SUGIURA A., IWAMOTO K. 2000. Molecular markers for self-compatibility in Japanese apricot (*Prunus mume*). HortScience 35: 1121-1123.

TAO R., YAMANE H., SASSA H., MORI H., GRADZIEL T.M., DANDEKAR A.M., SUGIURA, A. 1997. Identification of stylar RNases associated with gametophytic self-incompatibility in almond (*Prunus dulcis*). Plant Cell Physiol. 38: 304-311.

TORRE GROSSA J.P., VAISSIÈRE B.E., RODET G., BOTELLA L., COUSIN M. 1994. Besoins en pollinisation de la variété d'amandier auto-compatible "Lauranne". Acta Hort. 373: 145-152.

USHIJIMA K., SASSA H., TAO R., YAMANE H., DANDEKAR A.M., GRADZIEL T.M., HIRANO H. 1998. Cloning and characterization of cDNAs encoding S-RNases from almond (*Prunus dulcis*): primary structural features and sequence diversity of the S-RNases in Rosaceae. Mol. Gen. Genet. 260: 261-268.

VARGAS F.J., CLAVÉ J., ROMERO M., BATLLE I., ROVIRA M. 1998. Autogamy studies on almond progenies. Acta Hort. 470: 74-81.

VIRUEL M.A., MESSEGUER R., VICENTE M.C. DE, GARCÍA-MAS J., PUIGDOMÈNECH P., VARGAS F.J., ARÚS P. 1995. A linkage map with RFLP and isozyme markers for almond. Theor. Appl. Genet. 91: 964-971.

WEINBAUM S.A. 1985. Role of natural self-pollination in self-fruitfulness in almond. Scientia Hort. 27: 295-302.