

Daños diferenciales por heladas en flores y frutos y criterios de selección para la tolerancia a heladas en el almendro

O. Kodad, R. Socias i Company

Unidad de Fruticultura, CITA de Aragón. Apartado 727, Zaragoza, España
rsocias@aragon.es

Resumen

Se ha estudiado el efecto de las heladas del mes de marzo de los años 2003 y 2004 sobre un grupo de selecciones de almendro de distinta época de floración, unas de floración media y otras de floración muy tardía. Aunque los daños por las heladas en el grupo de selecciones de floración media fue mayor que en el de selecciones de floración tardía, dentro de cada grupo de floración hubo una gran variabilidad en los daños en las flores o los pequeños frutos, lo que indica la existencia de diferencias significativas en la resistencia intrínseca de cada genotipo a las heladas. Igualmente se observaron diferencias en el nivel de daños entre los dos años, a pesar de que la temperatura negativa alcanzada fue parecida, por lo que el año, probablemente a causa del estado fisiológico general de la planta, tiene una importancia relevante en su respuesta a la helada. Las selecciones con una elevada densidad floral produjeron un mayor cuajado y por lo tanto un mayor nivel de cosecha, por lo que una elevada densidad floral puede compensar hasta cierto punto el daño por las heladas y muestra su importancia como criterio de selección en un programa de mejora genética del almendro.

Palabras clave: *Prunus amygdalus*, Mejora, Época de floración, Resistencia a heladas, Densidad floral

Summary

Differential frost damages in flowers and fruits and selection criteria for frost tolerance in almond

The effect of frosts during the month of March of 2003 and 2004 on two groups of almond selections of different blooming time has been studied. The first group of selections was of medium blooming time and suffered heavier damages from the frosts than the selections of the second group, of very late blooming time. However, within each group there was a large variability for the damages in flowers or small fruits, showing the existence of significant differences in the intrinsic resistance of each genotype to frost. Differences between the two years were also observed in spite that the negative temperatures during the frost were similar, showing a relevant year effect on the response to the frost, probably due to the general physiological status of the plants. Selections with a high bloom density had a higher fruit set and, thus, a higher crop level. As a result, a high bloom density may compensate at some level the damages produced by frosts and shows its importance as a selection criterion in an almond breeding programme.

Key words: *Prunus amygdalus*, Breeding, Blooming time, Frost resistance, Bloom density

Introducción

Tanto las flores como los pequeños frutos de casi todos los frutales son sensibles a las heladas (Andrews *et al.*, 1983). Por ello los daños

por heladas son un factor limitante en la producción de cualquier especie y condicionan su distribución en las distintas zonas geográficas (Ashworth, 1992). Los aspectos anatómicos, fisiológicos y biológicos de estos

daños son especialmente importantes en los frutales (Rodrigo, 2000) y en el género *Prunus* se detectan por el obscurecimiento del óvulo, la formación de hielo (Saunier, 1960) y el aspecto marrón de los pétalos y los pistilos.

El almendro (*Prunus amygdalus* Batsch) ha sido considerada tradicionalmente como la especie frutal de floración más temprana. Como consecuencia de ello, el cultivo del almendro se ha visto limitado a las regiones con un riesgo de heladas reducido. Sin embargo, su cultivo se ha expandido hacia el interior de muchas zonas de clima mediterráneo, como ocurre en algunas zonas de España, en las que la posibilidad de heladas tempranas y tardías es elevada y coincidente con la floración de muchos cultivares de almendro, por lo que el riesgo de reducir o incluso anular la cosecha es muy alto (Socias i Company *et al.*, 1999). Por ello, la mejora genética ha perseguido la obtención de cultivares de floración tardía. Sin embargo, esta solución no siempre es suficiente para superar los daños de las heladas tardías, por lo que la resistencia intrínseca a las heladas puede considerarse también un objetivo interesante de selección en un programa de mejora (Socias i Company *et al.*, 1998).

El conocimiento que se tiene sobre los umbrales mínimos de temperatura que producen daños irreversibles en las flores y en los frutitos del almendro es muy limitado. Sin embargo, se han descrito las diferencias que

presentan diferentes cultivares frente a las heladas, y se ha llegado a la conclusión que algunos sufren graves pérdidas en su producción a una temperatura de -2,5 °C (Felipe, 1988).

Nuestro objetivo fue evaluar los daños de las heladas tardías en las flores y los frutos de algunas selecciones de almendro y sus consecuencias finales en el cuajado con el fin de establecer los parámetros más importantes en el proceso de evaluación del comportamiento de estas selecciones frente a las heladas.

Materiales y métodos

El estudio se llevó a cabo durante el invierno-primavera de dos años consecutivos, 2003 y 2004, en 34 selecciones autocompatibles avanzadas del programa de mejora genética del CITA de Aragón en Zaragoza (tabla 1). Cada selección estaba representada por un bloque de tres árboles, injertados sobre el patrón híbrido almendro-melocotonero 'Garnem' (Gómez Aparisi *et al.*, 2001). El ensayo recibió los cuidados culturales normales de la zona y riegos periódicos. Estas selecciones se caracterizan por su elevada calidad de fruto (Kodad y Socias i Company, 2002), su época de floración de media a muy tardía (Kodad, 2002; Socias i Company *et al.*, 2003) y su autocompatibilidad (Socias i Company *et al.*, 2003).

Tabla 1. Origen de las selecciones estudiadas
Table 1. Origin of the selections studied

Cruzamiento	Selección
1. Felisia x Bertina	G-1-1, G-1-23, G-1-38, G-1-41, G-1-58, G-1-61, G-1-64, G-2-1, G-2-2, G-2-7, G-2-22, G-2-23, G-2-25, G-2-27, G-3-3, G-3-4, G-3-5, G-3-8, G-3-28, G-4-3, G-4-10, G-5-18, G-5-25, G-6-14, G-6-24, G-6-39, I-3-27
2. A-10-6 x Marcona	H-3-37, H-3-39
3. Guara x Ferragnès	I-1-95, I-2-12
4. Felisia x Moncayo	G-5-2, I-3-65, I-3-67

La situación de esta parcela, en relación a las heladas de primavera, se considera de alto riesgo a causa de la incidencia frecuente de heladas (Felipe, 1988). Los datos térmicos se obtuvieron de la estación meteorológica del CITA, situada en una parcela cercana y dotada de un sistema automático de toma de datos. Las temperaturas negativas durante los dos años de estudio dañaron las flores y los pequeños frutos en los estados fenológicos D y F (Felipe, 1977) según las selecciones, y lo mismo ocurrió en una gran parte de las plantaciones comerciales de las zonas interiores de cultivo del almendro de España, especialmente en 2004.

Para evaluar los daños causados por las heladas en las flores y los frutos de estas selecciones, se recogieron muestras de ellos dos días después de la helada en diferentes ramas de todos los árboles, previamente marcadas en todas las orientaciones, se colocaron en bolsas de plástico de polietileno y se llevaron al laboratorio para su examen. Éste se basó en las características morfológicas de las muestras, como el pardeamiento de la base del estilo en las flores y el obscurecimiento del óvulo en los frutos.

Para conocer el efecto de la helada en el cuajado, se contaron todas las yemas de flor en cuatro ramas de cada selección antes de la floración, por lo tanto bastante antes de la helada. El cuajado se evaluó en junio, momento que en el almendro se considera adecuado para realizar la estimación del cuajado final.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el modelo general lineal (PROC GLM) del paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc., 2002), realizando el análisis de varianza del daño por heladas y del cuajado según las selecciones y los años. Las correlaciones entre los caracteres estudiados se determinó por el coeficiente de Pearson

aplicando el procedimiento (PROC COR) del mismo paquete estadístico SAS.

Resultados

En la madrugada del 18 de marzo de 2003 se registró una helada de $-2,5$ °C (figura 1) durante cinco horas, y otra el 26 de marzo de 2004 de $-2,6$ °C (figura 2) durante cuatro horas. Las selecciones se encontraban en estos días en distintos estados fenológicos y se pueden separar en dos grupos (figuras 3 y 4). El primer grupo comprendió 13 selecciones cuya floración ya había terminado, así que la helada afectó a los frutos en desarrollo. El segundo grupo comprendió 21 selecciones que en el día de la helada en 2003 abrían las primeras flores, por lo que este año la helada sólo afectó a yemas y a flores recién abiertas. El comportamiento de ambos grupos fue diferente por lo que se debe examinar por separado.

Selecciones de floración media

El comportamiento de las selecciones fue diferente en los dos años de estudio, básicamente por el diferente estado fenológico en el que se encontraban las yemas y los frutos en el momento de producirse la helada. Por ello, en el año 2004 la media de daños de todas estas selecciones (98,50%) fue significativamente mayor que la del año 2003 (56,41%). En este primer año la helada se produjo entre 7 (G-1-38) y 16 (H-3-37 y H-3-39) días después de la plena floración (figura 3), mientras que en 2004 la helada tuvo lugar entre 10 (G-2-23) y 38 (H-3-37 y H-3-39) días después de la plena floración (figura 4). En cuanto al comportamiento de las selecciones, el análisis de varianza mostró que existen diferencias altamente significativas entre los genotipos estudiados, así como entre los dos años de estudio (tabla 2).

En cuanto al cuajado, el análisis de varianza ha revelado que también existen diferencias altamente significativas entre los genotipos estudiados y los años de estudio (tabla 3). El cuajado medio del año 2003 fue de 11,8%, mientras que el del año 2004 fue sólo del

0,54%. Al analizar los resultados de los cuajados de cada año por separado se vio que en la primavera de 2003 (figura 5) el daño por la helada en los frutitos osciló entre el 20% (G-6-39) y el 77% (H-3-37), lo que produjo una importante reducción del cuajado,

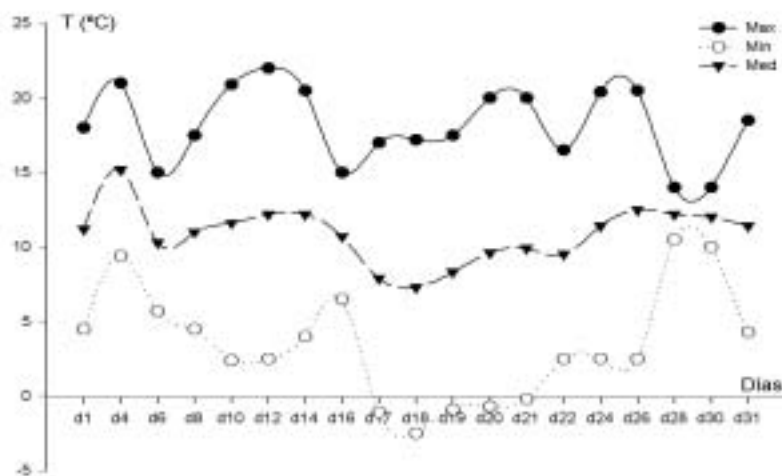


Figura 1. Temperaturas registradas durante la floración del año 2003 (mes de marzo).
Figure 1. Temperatures registered during bloom in the year 2003 (month of March).

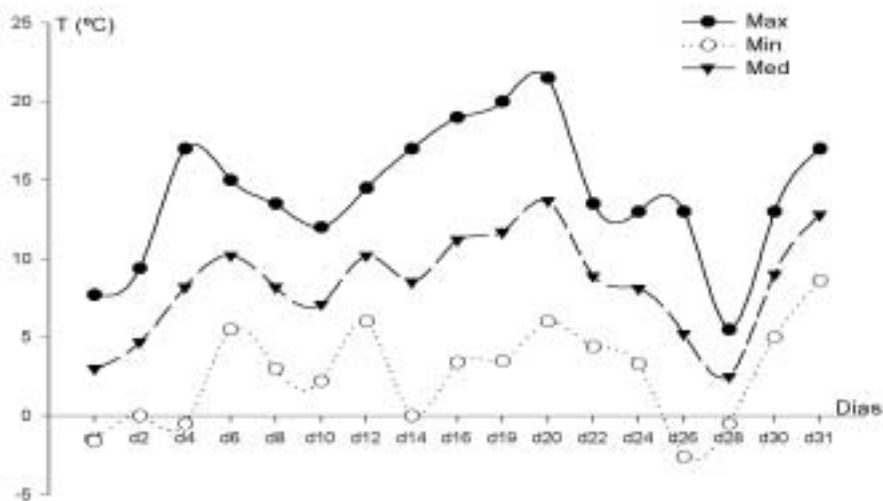


Figura 2. Temperaturas registradas durante la floración del año 2004 (mes de marzo).
Figure 2. Temperatures registered during bloom in the year 2004 (month of March).

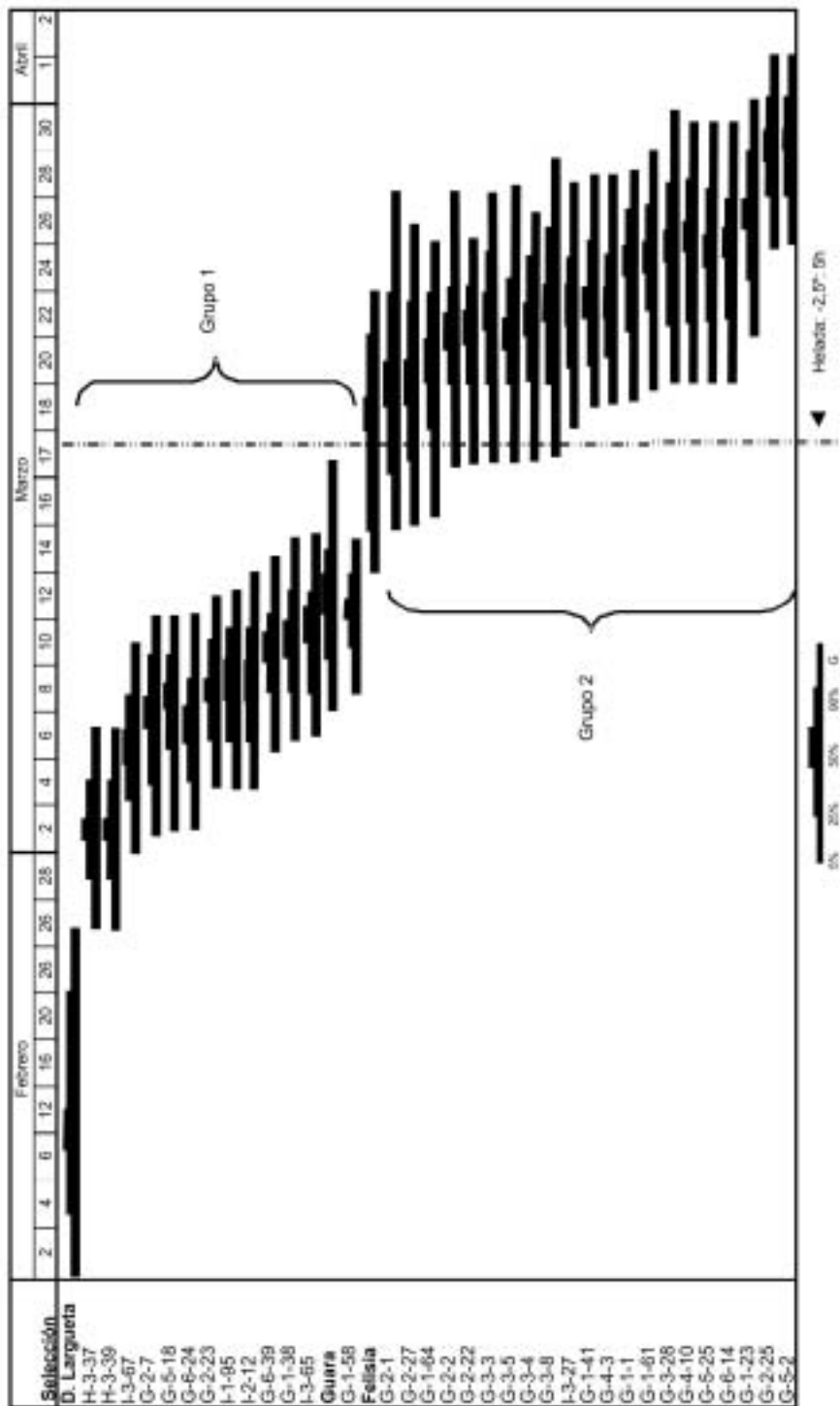


Figura 3. Época de floración de las selecciones estudiadas del año 2003.
 Figure 3. Blooming time of the studied selections in the year 2003.

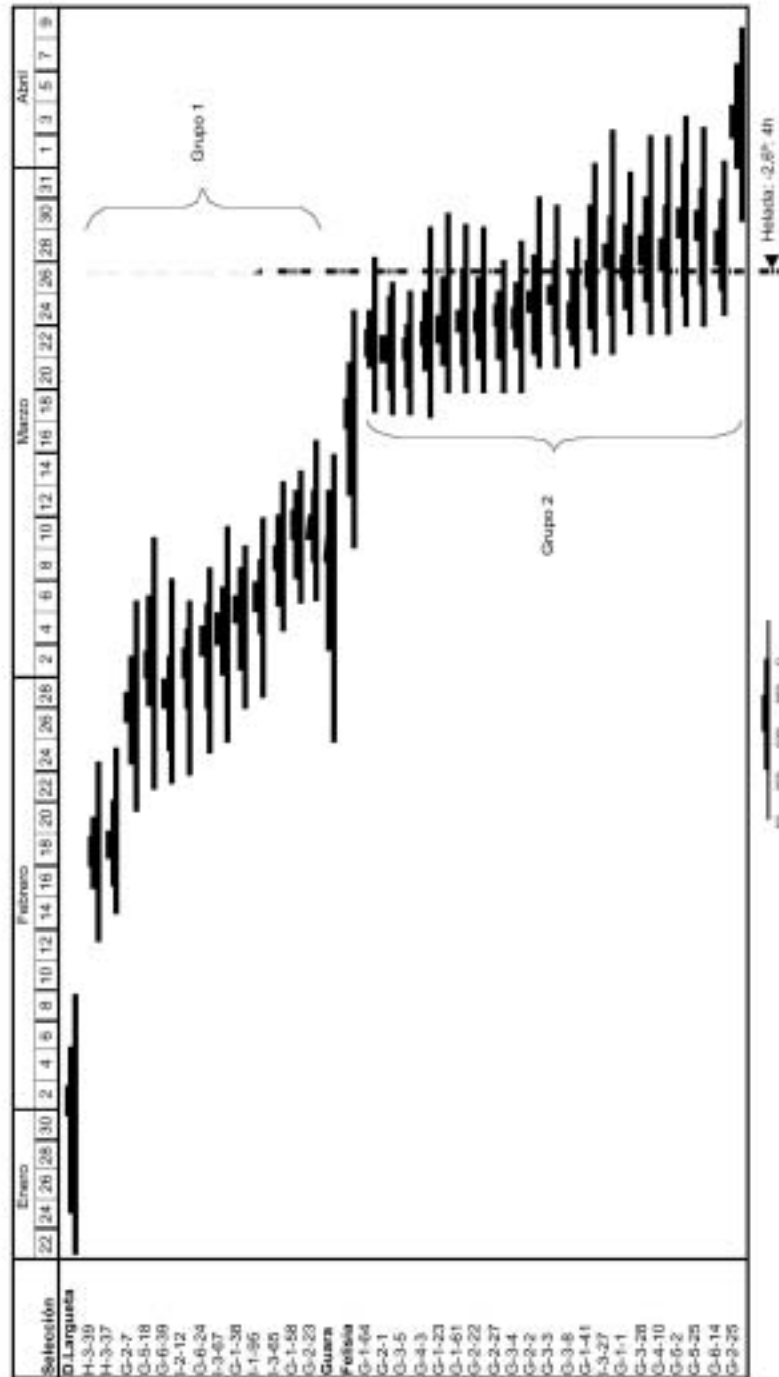


Figura 4. Época de floración de las selecciones estudiadas del año 2004.
 Figure 4. Blooming time of the studied selections in the year 2004.

Tabla 2. Análisis de varianza de las flores heladas en las selecciones de época de floración media
 Table 2. Analysis of variance of the frosted flowers in the selections of medium blooming time

Fuente	GL	Cuadrado medio	Valor de F
Selección	12	424,47	102,66***
Año	1	22.974,01	5.556,51***
Selección - año	12	323,31	78,20***
Residual	26	4,13	

Tabla 3. Análisis de varianza del cuajado obtenido en las selecciones de floración media
 Table 3. Analysis of variance of fruit set in the selections of medium blooming time

Fuente	GL	Cuadrado medio	Valor de F
Selección	12	348,59	27,85***
Año	1	3.300,41	263,67***
Selección - año	12	306,71	24,50***
Residual	78	12,51	

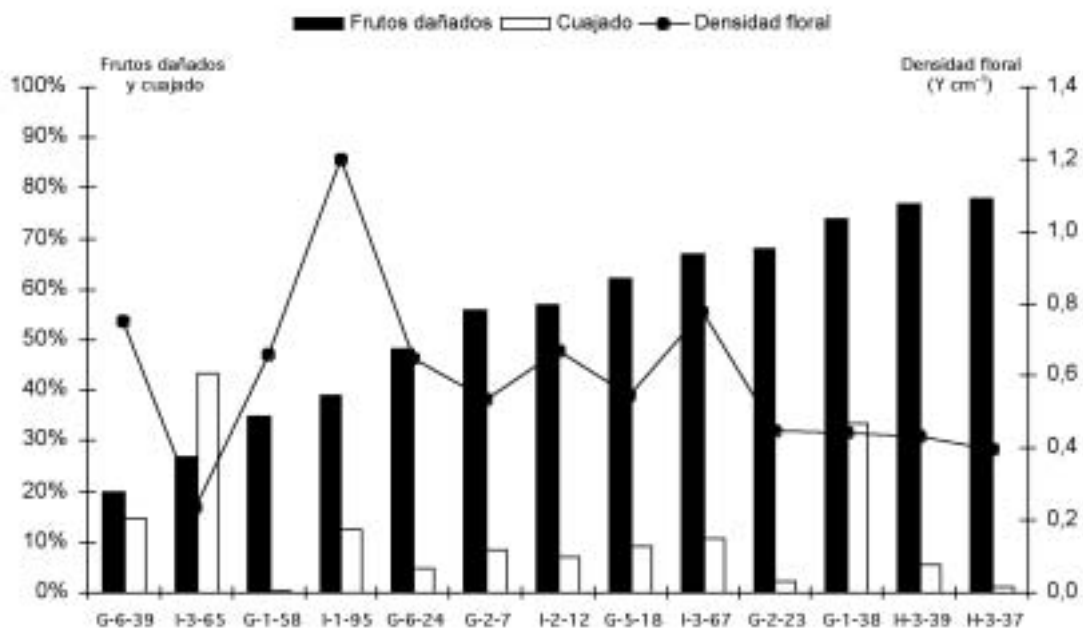


Figura 5. Porcentaje de frutos dañados, densidad floral y cuajado de las selecciones del grupo de floración media en 2003.

Figure 5. Percentage of damaged fruits, bloom density and fruit set in the selections of medium blooming time in 2003.

que fue prácticamente nulo en algunas selecciones (G-1-58 y H-3-37) y claramente insuficiente desde el punto de vista económico en otras (G-2-23, G-2-7, G-5-18, G-6-24 y H-3-39). Algunas selecciones mostraron un cuajado intermedio, aunque no aceptable agrónomicamente (G-6-39, I-1-95 e I-2-12), y sólo las selecciones G-1-38 e I-3-65 mostraron un cuajado normal, equiparable a un nivel comercial (Kester y Griggs, 1959). Ello explica la elevada correlación negativa (-0,65) entre el porcentaje de frutos dañados y el cuajado (tabla 4).

En la primavera del año 2004 el daño de la helada en los frutitos fue superior al 95% y produjo la anulación del cuajado en todas las selecciones de este grupo (figura 6). Destacó el comportamiento de las selecciones G-1-38 e I-3-65, en las que se habían obtenido cuajados comercialmente aceptables en el año 2003 y nulos en el 2004, mientras que en el resto de las selecciones el cuajado fue insuficiente o nulo en los dos años de estudio (figura 6).

Estas selecciones presentan una densidad floral de media a elevada (Kodad y Socias i Company, 2005), por lo que una cantidad

elevada de yemas o de flores puede compensar los daños por helada y la reducción del cuajado (figuras 5 y 6). En el año 2003 se encontró una correlación positiva significativa (tabla 4) entre el porcentaje de frutos dañados y la densidad floral (0,64), mostrando que el efecto de las heladas es mayor en las selecciones con una elevada densidad floral. Sin embargo la correlación entre la densidad floral y el cuajado fue significativamente positiva (0,54, $P < 0,05$), por lo que el elevado potencial de una selección para producir flores puede compensar los daños por heladas y, junto con una buena resistencia intrínseca a las mismas, puede mantener el cuajado en niveles comercialmente aceptables como en el caso de G-1-38. Aunque con cuajados muy inferiores, las mismas correlaciones se observaron en 2004 (tabla 4).

Selecciones de floración tardía

En el año 2003 la helada sólo produjo daños en 10 de las 21 selecciones de este grupo, que ya habían iniciado su floración (figura 3). Los daños de yemas y flores (figura 7) oscilaron entre el 2% (G-2-2) y el 47% (G-3-5), en general inferiores a los daños observados en

Tabla 4. Correlaciones entre los caracteres estudiados en los años 2003 (línea superior) y 2004 (línea inferior)

Table 4. Correlations between the studied traits during the years 2003 (upper line) and 2004 (lower line)

Variable	Densidad floral		Cuajado
	Selecciones de floración media	Selecciones de floración tardía	
Densidad floral	-		
Cuajado	0,54	0,50	-
	0,38	0,42	
Daño en flores	0,42		-0,40
	0,66		-0,32
Daño en frutos	0,64		-0,72
	0,61		-0,78

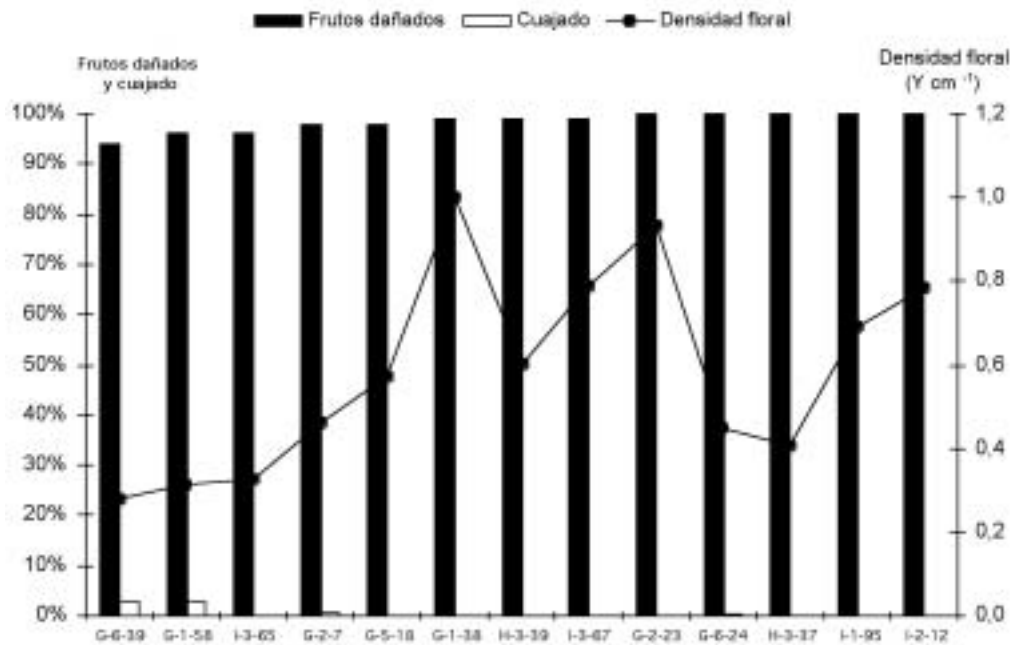


Figura 6. Porcentaje de frutos dañados, densidad floral y cuajado de las selecciones del grupo de floración media en 2004.

Figure 6. Percentage of damaged fruits, bloom density and fruit set in the selections of medium blooming time in 2004.

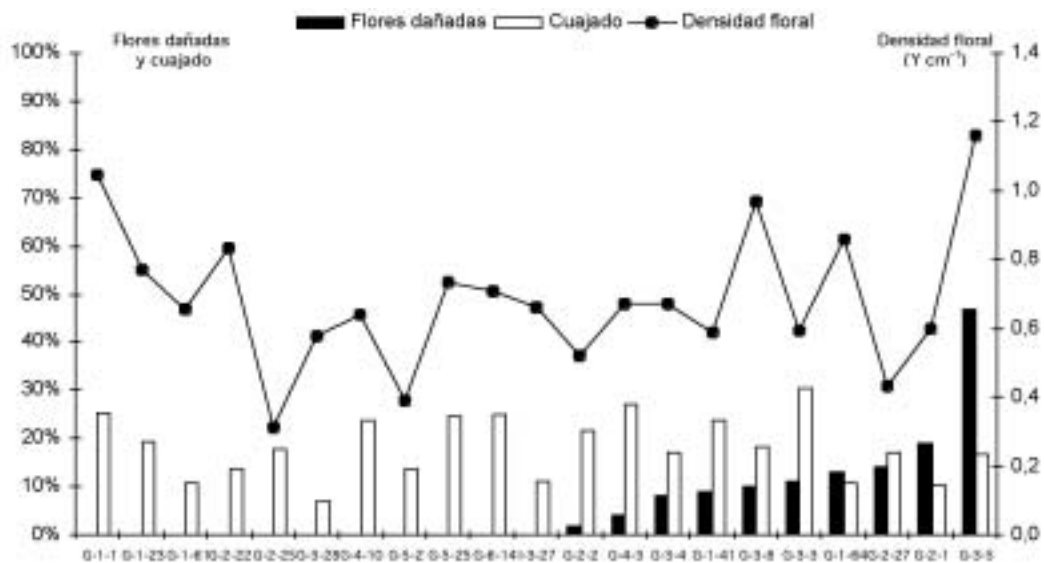


Figura 7. Porcentaje de flores dañadas, densidad floral y cuajado de las selecciones del grupo de floración tardía en 2003.

Figure 7. Percentage of damaged flowers, bloom density and fruit set in the selections of late blooming time in 2003.

Tabla 5. Análisis de varianza del cuajado obtenido en las selecciones de floración tardía
 Table 5. Analysis of variance for fruit set in the selections of late blooming time

Fuente	GL	Flores dañadas	Cuajado
Selección	20	461,38***	315,29***
Año	1	2.170,58***	931,26***
Selección - año	20	340,95***	66,68*
Residual	126	1,51	45,91

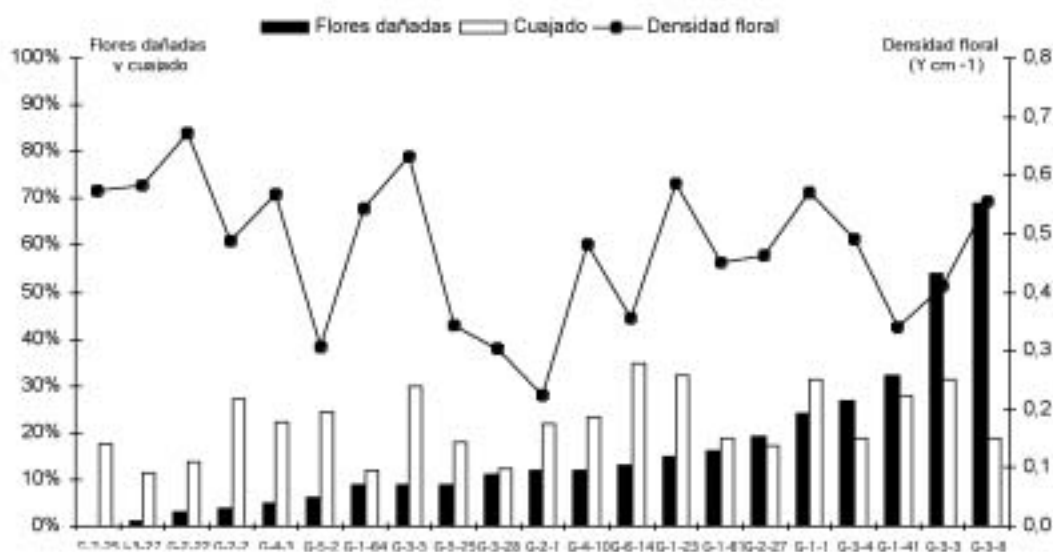


Figura 8. Porcentaje de flores dañadas, densidad floral y cuajado de las selecciones del grupo de floración tardía en 2004.

Figure 8. Percentage of damaged flowers, bloom density and fruit set in the selections of late blooming time in 2004.

los frutos de las selecciones del grupo anterior. Sin embargo, en el año 2004 todas las selecciones de este grupo sufrieron los daños de la helada, con la excepción de la selección G-2-25. Los daños de yemas y flores oscilaron entre el 3% (I-3-27) y el 68% (G-3-8). El análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas entre los genotipos estudiados y los años de estudio para el cuajado (tabla 5). Los cuajados oscilaron en el año

2003 entre el 7,14% (G-3-28) y el 30,49% (G-3-3), mientras que en el 2004 entre el 11,69% (G-1-64) y el 35,77% (G-6-14). El cuajado medio de todas las selecciones en el 2003 (23,24%,) fue significativamente superior ($P < 0,05$) al del 2004 (18,52%).

En general el cuajado disminuyó al aumentar la proporción de flores dañadas, lo que explica la correlación negativa significativa entre el cuajado y el porcentaje de flores

dañadas (tabla 4). Puede reseñarse que la selección G-3-5, a pesar de mostrar el mayor porcentaje de flores dañadas en 2004, mostró un cuajado medio (figura 8), lo que puede deberse a su elevada densidad floral, que pudo compensar la pérdida de flores y así mantener un cuajado medio.

Discusión

Daños causados por las heladas

Las diferencias significativas observadas entre los genotipos de los dos grupos de floración en cuanto a los daños producidos por las heladas reflejan que la respuesta a las mismas, independientemente de su relación con el estado fenológico, depende del genotipo, como ya se ha descrito anteriormente (Büyükyilmaz y Kester, 1976; Felipe, 1988), por lo que estas diferencias, observadas en selecciones que se encontraban para cada grupo en un parecido estado fenológico, se deben probablemente a una resistencia diferencial de las mismas. Los daños por heladas sobre los órganos reproductivos no sólo dependen del cultivar (Felipe, 1988; Proebsting y Mills, 1978a; Westwood, 1993), sino también de la intensidad y duración de la baja temperatura (Mazur, 1969). Efectivamente, se han observado diferencias en las pérdidas de cosecha entre diferentes cultivares de almendro con temperaturas críticas diferentes (Felipe, 1988). Además, las temperaturas críticas no sólo varían según el estado fenológico, sino también según el cultivar (Proebsting y Mills, 1978a) e incluso dentro del árbol (Westwood, 1993). Ello puede explicar que la selección G-1-38, que sufrió un daño ligero con una helada de $-2,5^{\circ}\text{C}$ en 2003 sufrió gravemente con una helada de $-2,6^{\circ}\text{C}$ en 2004.

El daño en flores de las selecciones del grupo de floración tardía fue menor que el

daño en frutos de las selecciones del grupo de floración media, lo que confirma que el daño por heladas está relacionado con el estado de desarrollo de la yema (Simons y Doll, 1976, Westwood, 1993). Las selecciones del grupo de floración tardía se encontraban en los estados precoces de floración, C, D y muy poco E (Felipe, 1977) cuando ocurrió la helada, mientras que las de floración media presentaban ya pequeños frutos en desarrollo, considerado el estado más vulnerable a las heladas (Proebsting y Mills, 1978b) mientras que las yemas cerradas son más resistentes que las flores abiertas y los pequeños frutos (Andrews *et al.*, 1983). La pérdida de la resistencia a heladas a lo largo del tiempo es un fenómeno complejo del que muchos aspectos permanecen oscuros (Thomashow, 1999). Sin embargo, cuando al final del invierno las yemas empiezan a hincharse al acercarse a la floración, la capacidad de sobreenfriamiento se pierde progresivamente (Andrews *et al.*, 1983) y con ello la resistencia al frío (Ashworth y Wisniewsky, 1991; Sedgley, 1990; Weiser, 1970). Ello explicaría las diferencias en la magnitud del daño por heladas entre los dos grupos de floración.

La variación en la respuesta de los dos grupos de selecciones a las heladas de un año a otro indica que existen otros factores que condicionan la resistencia de los órganos de fructificación del almendro a las heladas de primavera. En otras especies se ha comprobado que el estado nutricional de la planta y las condiciones ambientales modifican la tolerancia de las plantas a las bajas temperaturas (Flinn y Ashworth, 1995; McNamara y Pellet, 2000; Proebsting, 1963). En relación con ello, se debe tener en cuenta que las condiciones climáticas durante el verano de 2003 fueron extremas en comparación con las del verano de 2002, lo que afectó considerablemente el estado hídrico de las selecciones estudiadas (Kodad *et al.*, 2004). Ello

pudo afectar negativamente a la acumulación de nutrientes, sobre todo de los componentes crioprotectores, como los carbohidratos solubles o las proteínas (Levitt, 1980; Guy, 1990), ya que en el almendro el proceso de iniciación y diferenciación de las yemas de flor del año siguiente tiene lugar durante el verano (Lamp *et al.*, 2001). La elevada significación de la interacción genotipo - año en los dos casos de análisis (tablas 2 y 3) se debe probablemente no sólo a la variación de la magnitud de las diferencias entre los genotipos estudiados sino también al cambio en el nivel de respuesta de los genotipos a las heladas.

Cuajado

Se ha observado que en el almendro el cuajado depende de la entidad biológica de cada genotipo (Socias i Company y Felipe, 1987; Socias i Company *et al.*, 2004), lo que puede explicar en parte las diferencias significativas entre las selecciones estudiadas en este caso. Las diferencias significativas entre los cuajados de los dos años reflejan la gran variabilidad de este carácter según las condiciones ambientales del año (Socias i Company *et al.*, 2004). Además, este carácter parece estar relacionado con la densidad floral de cada genotipo (Socias i Company, 1988). Sin embargo, estos factores no explican los cuajados bajos o en algunos casos nulos obtenidos en los dos años del estudio y que han sido muy inferiores a los observados en la mayoría de los genotipos en años anteriores (datos no publicados). Por ello, se consideró que los daños causados por las heladas en los dos grupos de floración redujeron considerablemente o anularon el nivel del cuajado y por consiguiente la cosecha en la población estudiada, como ya se ha comprobado en otros cultivares (Felipe, 1988).

La incidencia de las heladas de la primavera de 2004 fue especialmente negativa en casi

todas las zonas de cultivo del almendro a pesar de la implantación de cultivares de floración tardía, alcanzando una cosecha de sólo el 20% de una cosecha media (Confederación de Cooperativas Agrarias de España, datos no publicados). Por ello parece conveniente introducir la tolerancia a las heladas independientemente de la fecha de floración en un programa de mejora genética del almendro como criterio de selección y evaluación, ya que este carácter parece ser parcialmente heredable (Büyükyilmaz y Kester, 1976; Felipe, 1988).

Por otra parte, se observó que las selecciones que poseen una elevada densidad floral mostraron cuajados de medios a aceptables. La presencia de una elevada densidad floral permite aumentar las posibilidades de supervivencia de algunas yemas de flor después de una helada, asegurando así una cosecha aceptable en tales condiciones. Sin embargo, no está bien establecida la relación existente entre la densidad floral y el nivel de cuajado de los cultivares del almendro (Socias i Company *et al.*, 2004). Los cultivares californianos, especialmente 'NonPareil', presentan valores de densidad floral inferiores en comparación con cultivares tradicionales españoles como 'Marcona' o con nuevas obtenciones del CITA como 'Guara' (Socias i Company, 1988), aunque el cuajado que se obtiene en ambos casos se considera económicamente aceptable (Socias i Company *et al.*, 2004). Estas discrepancias probablemente son debidas al hecho de que en California los riesgos de heladas son menores y por ello se han adaptado cultivares con una densidad floral baja o media, posiblemente para paliar los problemas relacionados con la calidad de flor (Socias i Company y Felipe, 1994), mientras que en el caso de los programas de mejora en España, especialmente el del CITA de Zaragoza, se haya optado por una elevada densidad floral para asegurar una cosecha regular a lo

largo de los años debido a la frecuencia de las heladas de primavera. Las mismas hipótesis se han expuesto para explicar la elevada densidad floral de algunas variedades de melocotonero americanas y canadienses (Okie y Werner, 1996; Werner *et al.*, 1988) y húngaras (Szabó *et al.*, 1998). En el almendro este carácter presenta una gran variabilidad entre los genotipos (Bernad y Socias i Company, 1998; Kodad y Socias i Company, 2005; Socias i Company, 1988) y está bajo control genético (Sarvisé y Socias i Company, 2005). Todo ello permite emprender una selección indirecta para la tolerancia a las heladas mediante la selección de nuevo material con una elevada densidad floral.

Por otra parte, los días siguientes a las heladas son muy fríos en la mayoría de casos, lo que afecta negativamente a la movilidad de los agentes polinizadores. Por ello las flores de cultivares autógamos pueden autofecundarse sin necesidad de su intervención y así asegurar una cosecha adecuada independientemente de las condiciones climáticas (Socias i Company, 1978; Socias i Company y Felipe, 1992), al contrario de los cultivares autoincompatibles.

Por lo tanto, en un programa de mejora del almendro se pueden desarrollar varias estrategias para aumentar la resistencia a las heladas tardías, tanto por la selección de genotipos que presenten una resistencia intrínseca a las heladas como por una selección indirecta para este carácter mediante genotipos de floración tardía, autógamos y con elevada densidad floral. Sin embargo, los datos obtenidos no son suficientes para explicar el efecto concreto del daño de las heladas en el cuajado, porque en el almendro el cuajado depende de diversos factores, incluyendo otras condiciones climáticas (como lluvia y viento), la actividad de las abejas entre cultivares intercompatibles de floración simultánea, o la capacidad de autogamia natural en cultivares autocompatibles (Socias i Company y Felipe,

1992). La gran variabilidad de respuestas a las heladas observadas en estas selecciones muestra que incluso con este nivel de helada se pueden conseguir cuajados de hasta el 25-40%, considerados más que aceptables económicamente para una cosecha comercial (Kester y Griggs, 1959). Estas observaciones permiten considerar que se puede emprender una selección eficaz para la resistencia a heladas en el almendro con el objetivo de obtener cultivares adaptados a las duras condiciones climáticas de muchas regiones de cultivo del almendro en climas continentales, y así conseguir la sostenibilidad de este cultivo en estas condiciones.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el programa de investigación CICYT AGL2001-1054-C03-02. O. Kodad agradece la financiación, en forma de beca predoctoral, al Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA). Se agradece la ayuda técnica de J. Búbal y O. Frontera.

Bibliografía

- Andrews PK, Proebsting EL, Gross DC, 1983. Differential thermal analysis and freezing injury of deacclimating peach and sweet cherry tissues. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108: 755-759.
- Ashworth EN, 1992. Formation and spread of ice in plant tissues. *Hort. Rev.* 13: 215-255.
- Ashworth EN, Wisniewsky ME, 1991. Response of fruit tree tissues to freezing temperatures. *HortScience* 26: 501-504.
- Bernad D, Socias i Company R, 1998. Bud density and shoot morphology of some self-compatible almond selections. *Acta Hort.* 470: 273-279.

- Büyükyılmaz M, Kester DE, 1976. Comparative hardiness of flower buds and blossoms of some almond genotypes in relation to time of bloom and leafing. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101: 344-347.
- Felipe AJ, 1977. Almendro. Estados fenológicos. *Inf. Técn. Econ. Agrar.* 27: 8-9.
- Felipe AJ, 1988. Observaciones sobre comportamiento frente a heladas tardías en almendro. *Rap. EUR 11557*: 123-130.
- Flinn CL, Ashworth EN, 1995. The relationship between carbohydrates and flower bud hardiness among three *Forsythia* taxa. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120: 607-613.
- Gómez Aparisi J, Carrera M, Felipe AJ, Socias i Company R, 2001. 'Garnem', 'Monegro' y 'Felinem': nuevos patrones híbridos almendro _ melocotonero resistentes a nematodos y de hoja para frutales de hueso. *Inf. Técn. Econ. Agrar.* 97V(3): 282-288.
- Guy CL, 1990. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 109: 375-380.
- Kester DE, Griggs WH, 1959. Fruit setting in almond: the effect of cross-pollinating various percentages of flowers. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 74: 214-219.
- Kodad O, 2002. Caractérisation agronomique, organoleptique et moléculaire des nouvelles sélections autocompatibles et à floraison tardive de l'amandier (*Prunus amygdalus*). Tesis MS, IAMZ, 56 pp.
- Kodad O, Socias i Company R, 2002. La composición química de la almendra como criterio de calidad. V Jornadas de Experimentación en Fruticultura SECH, Lleida, Noviembre 2002.
- Kodad O, Socias i Company R, 2005. Bud density and growing habit as selection criteria in almond. *Options Méditerran.* Ser. A 63: 93-100.
- Kodad O, Gómez Aparisi J, Socias i Company R, 2004. Recuperación diferencial del déficit hídrico en selecciones de almendro. *Actas Hort.* 43: 113-118.
- Lamp BM, Connell JH, Duncan RA, Viveros M, Polito VS, 2001. Almond flower development: floral initiation and organogenesis. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 126: 689-696.
- Levitt J, 1980. Response of plants to environmental stresses. Vol 1. Chilling, freezing and high temperature stresses. 2nd ed. New York. Academic Press. 497 pp.
- Mazur P, 1969. Freezing injury in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 20: 419-448.
- McNamara S, Pellett H, 2000. Cold hardiness of *Phellodendron sachalinense* Friedr. Schmidt seedlings increase with age. *Hortscience* 35: 304-305.
- Okie WR, Werner DJ, 1996. Genetic influence on flower bud density in peach and nectarine exceeds that of environment. *HortScience* 31: 1010-1012.
- Proebsting EL, 1963. The role of air temperatures and bud development in determining hardiness of dormant Elberta peach fruit buds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 83: 259-269.
- Proebsting EL, Mills HH, 1978a. A synoptic analysis of peach and cherry flower bud hardiness. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103: 842-845.
- Proebsting EL, Mills HH, 1978b. Low temperature resistance of developing flower buds of six deciduous fruit species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103: 192-198.
- Rodrigo J, 2000. Spring frosts in deciduous fruit trees- morphological damage and flower hardiness. *Scientia Hort.* 85: 155-173.
- Sarvisé R, Socias i Company R, 2005. Variability and heritability of bud density and branching habit in almond. *Acta Hort.* 663: 401-404.
- SAS Institute, 2000. SAS/STAT user's guide. SAS institute, Carey, NC, USA.
- Saunier R, 1960. La lutte contre les gelées printanières chez les arbres fruitiers (I). *Pomol. Fr.* 2: 5-12.
- Sedgley M, 1990. Flowering of deciduous perennial fruit crops. *Hort Rev.* 12: 223-264.

- Simons RK, Doll CC, 1976. Morphological and anatomical response of apples to a late spring frost in relation to stage of fruit development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101: 315-320.
- Socias i Company R, 1978. La autocompatibilidad en la mejora del almendro. I Congr. Int. Almendra y Avellana, Reus, 25-28 octubre 1976, pp. 513-522.
- Socias i Company R, 1988. La densité florale comme critère variétale chez l'amandier. *Rap. EUR 11557*: 145-148.
- Socias i Company R, Felipe AJ, 1987. Pollen tube growth and fruit set in a self-compatible almond selection. *HortScience* 22: 113-116.
- Socias i Company R, Felipe AJ, 1992. Self-compatibility and autogamy in 'Guara' almond. *J. Hort. Sci.* 67: 313-317.
- Socias i Company R, Felipe AJ, 1994. Flower quality and fruit quality in almond: conflicting objectives? En: H. Schmidt y M. Kellerhals (eds): *Progress in Temperate Fruit Breeding*. Kluwer Academic Publishers. pp. 245-248.
- Socias i Company R, Felipe AJ, Gómez Aparisi J, García JE, Dicenta F, 1998. The ideotype concept in almond. *Acta Hort.* 470: 51-56.
- Socias i Company R, Felipe AJ, Gómez-Aparisi J, 1999. A major gene for flowering time in almond. *Plant Breed.* 118: 443-448.
- Socias i Company R, Felipe AJ, Gómez Aparisi J, 2003. Almond bloom in a changing climate. *J. Amer. Pomol. Soc.* 57: 89-92.
- Socias i Company R, Alonso JM, Gómez Aparisi J, 2004. Fruit set and productivity in almond as related to self-compatibility, flower morphology and bud density. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 79: 754-758.
- Szabó Z, Nyéki J, Szél I, Pedryc A, Szalay A, 1998. Low temperature injury in peach and nectarine cultivars. *Acta Hort.* 465: 339-404.
- Thomashow MF, 1999. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanism. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 571-599.
- Weiser CJ, 1970. Cold resistance and injury in woody plants. *Science* 169: 1269-1277.
- Werner DJ, Mowrey B.D., Chaparro J.X. 1988. Variability in flower bud number among peach and nectarine clones. *HortScience* 23: 578-580.
- Westwood MN, 1993. *Temperate-zone pomology: physiology and culture*. Timber Press, Portland.
- (Aceptado para publicación el 18 de octubre de 2005).