

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

ZAKLJUČNA NALOGA

DOMESTIKACIJA MANDLJA (*Prunus amygdalus* Batsch,
sin. *P. dulcis* (Miller) D.A. Webb) IN PREGLED
LASTNOSTI PRI IZBRANIH SORTAH

URŠKA POBEGA

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

Zaključna naloga

**Domestikacija mandlja (*Prunus amygdalus* Batsch, sin. *P. dulcis*
(Miller) D.A. Webb) in pregled lastnosti pri izbranih sortah**
(Almond (*Prunus amygdalus* Batsch, syn. *P. dulcis* (Miller) D.A. Webb)
domestication and the review of characteristics of selected cultivars)

Ime in priimek: Urška Pobega

Študijski program: Biodiverziteta

Mentor: doc. dr. Matjaž Hladnik

Somentorica: viš. pred. dr. Alenka Baruca Arbeiter

Koper, september 2019

Ključna dokumentacijska informacija

Ime in PRIIMEK: Urška POBEGA

Naslov zaključne naloge: Domestikacija mandlja (*Prunus amygdalus* Batsch, sin. *P. dulcis* (Miller) D.A. Webb) in pregled lastnosti pri izbranih sortah

Kraj: Koper

Leto: 2019

Število listov: 41

Število slik: 11

Število tabel: 2

Število referenc: 33

Mentor: doc. dr. Matjaž Hladnik

Somentorica: viš. pred. dr. Alenka Baruca Arbeiter

Ključne besede: mandelj, domestikacija, *Prunus amygdalus*, *Prunus dulcis*, divji sorodniki, gojene sorte

Izvleček:

Mandelj (*Prunus amygdalus* Batsch, sin. *P. dulcis* (Miller) D.A. Webb) zaradi vsestranske uporabe že tisočletja pridelujejo v Sredozemlju. V zaključni nalogi sta predstavljeni domestikacija in izvor mandlja ter njegovo širjenje po svetu. Podrobno so predstavljene bližnje sorodne vrste, njihov vpliv na razvoj ter genetsko raznovrstnost mandlja. Razširjenost divjih vrst je bistvenega pomena pri ugotavljanju izvora. Pri razumevanju procesa domestikacije je bilo ključnega pomena tudi razumevanje dedovanja grenkega okusa. Opisani so izzivi, s katerimi se srečujejo pridelovalci ter aktivnosti na področju razvoja novih sort. Poznavanje divjih sorodnih vrst je še posebno pomembno za ohranjanje raznolikosti in žlahtnjenja novih sort mandlja.

Key words documentation

Name and SURNAME: Urška POBEGA

Title of the final project paper: Almond (*Prunus amygdalus* Batsch, syn. *P. dulcis* (Miller) D.A. Webb) domestication and the review of characteristics of selected cultivars

Place: Koper

Year: 2019

Number of pages: 41

Number of figures: 11

Number of tables: 2

Number of references: 33

Mentor: Assist. Prof. Matjaž Hladnik, PhD

Co-Mentor: Sen. Lect. Alenka Baruca Arbeiter, PhD

Keywords: almond, domestication, *Prunus amygdalus*, *Prunus dulcis*, wild relatives, cultivars

Abstract:

Almonds (*Prunus amygdalus* Batsch, syn. *P. dulcis* (Miller) D.A. Webb) have been produced in the Mediterranean for thousands of years due to their versatile use. The final project paper presents the domestication and the origin of almond and its spread around the world. We presented in detail its close relatives, their influence on the origin and genetic diversity of almond. The distribution of wild species was essential in determining origin. We explained the inheritance of bitter taste, the understanding of which was crucial in the process of domestication. We described the challenges that growers face and activities in the field of developing new varieties. Knowledge about wild species is particularly important for maintaining diversity and improving almond varieties.

ZAHVALA

Zahvaljujem se mentorju doc. dr. Matjažu Hladniku in somentorici viš. pred. dr. Alenki Baruca Arbeiter za strokovno pomoč in za čas, ki sta si ga vzela zame.

Zahvaljujem se družini in prijateljem, ki so mi ves čas stali ob strani in pomagali na tej študijski poti.

KAZALO VSEBINE

1	UVOD.....	1
2	DOMESTIKACIJA RASTLIN	2
2.1	Raziskovanje izvora in širjenja gojenih rastlin.....	3
2.1.1	Proučevanje arheoloških ostankov	3
2.1.2	Proučevanje rastlinskega materiala	3
2.1.2.1	Uporaba mikrosatelitov	4
2.1.3	Radiometrično datiranje z ogljikovim izotopom ^{14}C	4
3	BOTANIČNA KLASIFIKACIJA MANDLJA	5
4	BIOLOŠKE ZNAČILNOSTI MANDLJA	6
4.1	Morfologija.....	6
4.2	Cvetenje in razmnoževanje.....	7
4.3	Zgradba ploda	7
4.4	Hranilna vrednost	8
4.4.1	Lipidi in maščobne kisline.....	8
4.4.2	Beljakovine in aminokisline	9
4.4.3	Ogljikovi hidrati in vlaknine.....	9
4.4.4	Antioksidanti	9
4.4.4.1	Vitamini.....	9
4.4.4.2	Biofenoli.....	10
4.4.5	Minerali	10
4.5	Grenek okus.....	11
5	IZVOR IN DOMESTIKACIJA MANDLJA.....	11
5.1	Fenotipske spremembe kot posledica domestikacije.....	11
5.2	Divji sorodniki.....	12
5.3	Teorije domestikacije in doprinos analiz DNA pri proučevanju procesa domestikacije	17
5.3.1	Levantska teorija.....	17
5.3.2	Hibridna teorija.....	18
5.3.3	Pretok genov med divjimi in udomačenimi mandlji	18
5.3.4	Teorija domestikacije glede na izsledke genetskih analiz	19
5.3.5	Širjenje mandlja po Sredozemlju.....	20
5.3.6	Širjenje iz Sredozemlja po svetu	21
6	OKOLJSKE ZAHTEVE MANDLJA	21
6.1	Temperatura.....	22
6.2	Voda.....	22
6.3	Tla.....	22
7	AKTIVNOSTI NA PODROČJU RAZVOJA NOVIH SORT MANDLJA	23

7.1	Pozno cvetenje.....	23
7.2	Avtogamne sorte.....	24
8	PREGLED IZBRANIH SORT MANDLJA IN NJIHOVIH ZNAČILNOSTI	25
9	ZAKLJUČEK	28
10	LITERATURA IN VIRI.....	29

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Hranilna vrednost jedrc mandlja (USDA 2019; Yada in sod. 2011).....	10
Preglednica 2: Najbolj zastopane sorte mandlja in njihove lastnosti (Gradziel in Socias i Company 2017; California almonds 2019; Fruits & vegetables 2019).....	25

KAZALO SLIK IN GRAFIKONOV

Slika 1: Razširjenost <i>Amygdalus</i> (zelena) in <i>Persica</i> (rdeča), brez območij gojenja (Delplancke in sod. 2015).....	6
Slika 2: Razvoj ploda od cvetenja do zorenja (Gradziel in Socias i Company 2017).....	7
Slika 3: Zgradba ploda (Marten 2016).	8
Slika 4: Območje razširjenosti <i>Prunus webbii</i> (Yazbek 2010).....	14
Slika 5: Območje razširjenosti <i>Prunus fenzliana</i> (Yazbek 2010).....	15
Slika 6: Območje razširjenosti <i>Prunus kuramica</i> (Yazbek 2010).	15
Slika 7: Območje razširjenosti <i>Prunus argentea</i> (Yazbek 2010).	16
Slika 8: Območje razširjenosti <i>Prunus bucharica</i> (Yazbek 2010).	17
Slika 9: Filogenetsko drevo <i>P. dulcis</i> in ožje sorodnih divjih vrst (Delplancke in sod. 2015).	19
Slika 10: Razdelitev mandljev v lokalno specifične skupine na podlagi jedrnih mikrosatelitov (Delplancke in sod. 2013).....	20
Slika 11: Širjenje mandljev po Sredozemlju (Socias i Company in sod. 2012).	21

SEZNAM KRATIC

angl. - angleško

DNA - deoksiribonukleinska kislina

SSR – enostavno ponovljivo zaporedje ali mikrosatelit (angl. simple sequence repeat)

1 UVOD

Plod mandlja se uporablja tako v živilski, kot tudi v kozmetični industriji. Pridelava mandlja iz leta v leto narašča, saj se povečuje povpraševanje po mandljevih izdelkih. Užitni del ploda je jedrce, ki ga obdaja olesenel endokarp, medtem ko je pri ožje sorodnih vrstah užitni del ploda mezokarp. Čeprav mandelj po pomološki delitvi uvrščamo med lupinarje, po botanični klasifikaciji sodi med koščičarje (Gradziel in Socias i Company 2017).

Mandelj je ena najstarejših domesticiranih sadnih drevesnih vrst. Nabiranje in uporaba divjih mandljev iz narave pa je potekala že več stoletij pred domestikacijo. Izvira iz Azije, od koder se je naprej razširil v Sredozemlje ter kasneje še v druge dele sveta (Delplancke in sod. 2013).

Mandelj je drevesna vrsta, prilagojena na sušna in topla podnebja. Posebno zanimiv je zaradi zgodnjega časa cvetenja v primerjavi z drugimi vrstami iz istega rodu. Ravno v času cvetenja so nizke temperature najbolj problematične, zato za uspešnejše gojenje mandlja v hladnejših območjih razvijajo nove sorte s kasnejšim časom cvetenja (Martínez-Gómez in sod. 2017).

Divji prednik domesticiranega mandlja še ni znan in tudi teorij širjenja domesticiranega mandlja je več, zato smo v zaključni nalogi proučili in pregledali obstoječo literaturo o:

- 1) izvoru in domestikaciji mandlja,
- 2) divjih sorodnih vrstah mandlja,
- 3) aktivnostih na področju razvoja novih sort.

2 DOMESTIKACIJA RASTLIN

Domestikacija ali udomačitev rastlin je genetska modifikacija prostoživečih vrst z namenom pridobitve novih genotipov spremenjenih za potrebe ljudi (Doebley in sod. 2006). Številne rastline so postale po domestikaciji popolnoma odvisne od človeka in se niso več sposobne razmnoževati v naravi ali pa niso več prilagojene na naravne habitate (Ladizinsky 1998). V primerjavi z divjimi sorodniki imajo udomačene rastline običajno večje plodove ali zrna, bujnejšo rast in bolj izraženo apikalno dominanco. Pogosto tudi semena ostajajo pritrjena na rastlino, v primerjavi z divjimi sorodniki, kjer semena oz. plodovi ob zrelosti odpadejo. Prišlo je tudi do fizioloških sprememb, kot so izguba dormance semen, manjša vrednost grenkih spojin v plodovih in prilagoditev na fotoperiodo (Doebley in sod. 2006).

Kmetijstvo se je začelo s poskusi prilagajanja narave, kjer bi prednostno uspevale rastline za prehrano. Pri tem so požigali neuporabno naravno rastlinstvo ter kasneje na pogorišča sejali semena uporabnih vrst iz drugih območij (Doebley in sod. 2006). Na začetku razvoja kmetijstva so želi divje rastline, ki so se prosto zasadile na pogoriščih, kasneje pa so začeli načrtno sejati semena, pobrana v prejšnjih letih, kar je bilo ključnega pomena pri procesu domestikacije. Ko je bila ta praksa vzpostavljena, se je začela selekcija in izboljševanje pridelka. Prednostno so nabirali semena in plodove z najbolj zaželenimi lastnostmi, zato se je sčasoma povečala pogostost rastlin s temi favoriziranimi fenotipi. Po določenem času ni bilo več potrebe po nabiranju novih divjih semen in plodov, saj so jih dovolj pridobili z žetvijo (Zohary in sod. 2012).

Prvi kmetovalci so uporabljali omejeno število divjih osebkov, zato se je velik del genetske raznolikosti pri potomcih izgubil. Poleg tega so za nadaljnje gojenje uporabljali le semena iz najboljših rastlin. Obseg izgube raznolikosti v genomu je odvisen od velikosti populacije v obdobju udomačitve in trajanja tega obdobja. Udomačitev je v veliki meri vključevala selekcijo najboljših alelov iz primarne alelne variacije divjih prednikov, hkrati pa je pri nekaterih lastnostih prišlo tudi do novih mutacij (Zohary in sod. 2012).

Domestikacija rastlin se je začela pred približno 11.000 leti, najverjetneje zaradi podnebnih sprememb, spremembe rastlinstva in posledično pomanjkanja hrane. Najizrazitejše spremembe rastlinstva so nastopile na območju rodovitnega polmeseca (Ladizinsky 1998), ki se razteza od Perzijskega zaliva, preko Sirije in Turčije do vzhodnih obal Sredozemskega morja ter naprej do Egipta (Encyclopedia Britannica 2019). Prve kmečke vasi in prve domestikacije rastlin so potekale ravno na tem območju (Ladizinsky 1998).

Pred 10.500-10.000 leti je prišlo do udomačitve prvih rastlin, natančneje žit. Prvi udomačeni rastlini sta bili dve vrsti pšenice (*Triticum turgidum* subsp. *dicoccum* in *T. monococcum*

subsp. *monococcum*) ter ječmen (*Hordeum vulgare*). Kmalu za tem, pred 9900-9500 leti, so gojili še lečo (*Lens culinaris*), grah (*Pisum sativum*) čičeriko (*Cicer arietinum*) in lan (*Linum usitatissimum*). Zgoraj našteje rastline predstavljajo glavni vir hrane v tem obdobju. Iz jugozahodne Azije se je kmetijstvo hitro razširilo še v Evropo in srednjo Azijo. Pred 8000 leti je bilo kmetijstvo splošno razširjeno v centralni Evropi in je segalo vse do južne Španije. Ob širjenju je prišlo do udomačevanja novih vrst rastlin, v zahodni Evropi je bil to mak (*Papaver somniferum*), v dolini Nila pa užitna ostrica (*Cyperus esculentus*). Med sadnimi vrstami so bile prve udomačene oljka, vinska trta, dateljnova palma, figa, granatno jabolko in mandelj. Druge sadne vrste, kot so jabolko, hruška, sliva in češnja, se je začelo gojiti veliko kasneje, saj se jasni znaki domestikacije pojavijo šele v prvem tisočletju pred našim štetjem (Zohary in sod. 2012).

2.1 Raziskovanje izvora in širjenja gojenih rastlin

Raziskovanje domestikacije in širjenja gojenih rastlin temelji na proučevanju rastlinskih ostankov, pridobljenih iz arheoloških izkopanin, ali pa na proučevanju divjih sorodnikov oziroma prednikov udomačenih rastlin (Zohary in sod. 2012).

2.1.1 Proučevanje arheoloških ostankov

Proučevanje in identifikacija rastlinskega materiala, pridobljenega iz arheoloških najdišč, je ključnega pomena za ugotavljanje procesa domestikacije. Najpogosteje so na najdiščih najdeni karbonizirani ostanki rastlin, ki nastanejo ob visokih temperaturah, najpogosteje požarih. Organski material se pri takih temperaturah (in nizki količini kisika) spremeni v oglje, zato ga bakterije in glive ne morejo razgraditi in tako se ohrani dalj časa. Odtisi rastlinskih delov na lončeninah ter opekah so drugi najpogosteje najdeni ostanki. V zelo sušnih regijah se ohranijo posušeni rastlinski ostanki v jamah, piramidah in grobnicah. Rastlinski material se zaradi anaerobnih pogojev odlično ohrani v šotnih barjih in v blatu na dnu jezer, morij ter vodnjakov. Mineralizirani ostanki nastanejo z napolnitvijo celične stene ali celične vsebine z minerali, kot sta kalcijev karbonat (CaCO_3) in silicijev dioksid (SiO_2). Poleg rastlinskih ostankov dodatne informacije o udomačitvi nudijo tudi razni artefakti, risbe, poslikave, knjige, orodja (Zohary in sod. 2012).

2.1.2 Proučevanje rastlinskega materiala

Glavni cilj pri raziskovanju udomačevanja rastlin je identifikacija divjih prednikov sodobnih gojenih rastlin. Pri tem primerjajo gojene rastline z bližnjimi divjimi sorodniki in ugotavljajo, do kakšnih morfoloških, fizioloških in genetskih razlik je prišlo tekom domestikacije. Taka identifikacija je najstarejša metoda raziskovanja, a je pogosto

nezanesljiva in nenatančna. Z določitvijo območja razširjenosti divjih vrst lahko ugotovijo približno lokacijo udomačitve gojenih rastlin, saj večina divjih vrst zaseda zelo omejena geografska območja v primerjavi z gojenimi rastlinami (Zohary in sod. 2012).

Za bolj zanesljive rezultate se pogosto uporabljajo citogenetske analize, pri katerih primerjajo kromosomske slike med udomačenimi rastlinami in divjimi vrstami. Ker je udomačitev relativno nedavni dogodek, sklepajo, da imata rastlini povečini enako kromosomsko zgradbo. Popolnoma fertilni hibridi med gojenimi in divjimi vrstami nakazujejo na ožjo sorodnost in potencialnega prednika rastline. Bolj oddaljeni sorodniki gojene rastline so ločeni z močnimi reprodukcijskimi ovirami (navzkrižna nezdržljivost, sterilni ali neviabilni križanci). Pri večini rastlin, še posebno pri žitih, velja, da je gojena rastlina popolnoma interfertilna le z eno divjo vrsto. S pomočjo genetskih markerjev in sekvenciranjem genov se lahko ugotavlja variabilnost med osebki, razkriva evolucijske odnose in rekonstruira filogenetska drevesa (Zohary in sod. 2012).

2.1.2.1 Uporaba mikrosatelitov

Analiza filogenetskih odnosov med vrstami mandljev na podlagi razširjenosti in morfologije je težka ter nezanesljiva zaradi obsežne variabilnosti znotraj vrst. Uporaba molekulskih markerjev se je pri tovrstnih raziskavah izkazala kot zelo učinkovita metoda (Zeinalabedini in sod. 2010). Genetski markerji se uporabljajo za prepoznavanje različnih značilnosti v zaporedju DNK, s pomočjo katerih razlikujemo med posamezniki v populaciji ali razvrščamo osebke med različne sorte znotraj vrste (Gradziel in Socias i Company 2017).

Med markerji DNA so za proučevanje genetskih odnosov med vrstami in za oceno genske raznolikosti znotraj vrst pogosto uporabljeni mikrosateliti ali markerji SSR (angl. Simple Sequence Repeat microsatellites). Markerji SSR so kodominantni, z zelo visoko ponovljivostjo, visoko stopnjo polimorfizma in zelo številčni, zato so posebej primerni za filogenetske študije. V primeru vrst *Prunus* so bili markerji SSR uporabljeni pri različnih vrstah, vključno z breskvami, slivami, češnjami, marelicami in mandlji (Zeinalabedini in sod. 2010). Kloroplastni in jedrni markerji SSR se razlikujejo po svoji zmožnosti razlikovanja vrst *Prunus*. Kloroplastni markerji imajo v primerjavi z jedrnimi omejeno zmožnost ločevanja taksonov (Delplancke in sod. 2012).

2.1.3 Radiometrično datiranje z ogljikovim izotopom ^{14}C

Datiranje organskih ostankov z radioaktivnim ogljikom temelji na merjenju koncentracije radioaktivnega izotopa ^{14}C v vzorčnem materialu in primerjavi s stabilnim izotopom ogljika ^{12}C . Radioaktivni ^{14}C nastaja v atmosferi, kjer tvori molekule CO_2 , ki se nato vgrajujejo v

organizme. Relativne koncentracije ^{14}C in ^{12}C vgrajenih v organizem so v ravnovesju s koncentracijami v atmosferi vse dokler poteka izmenjava oziroma dokler je organizem živ. Po smrti začne ^{14}C razpadati in njegova koncentracija upada. Nižja kot je koncentracija ^{14}C , starejši je vzorec (Zohary in sod. 2012).

3 BOTANIČNA KLASIFIKACIJA MANDLJA

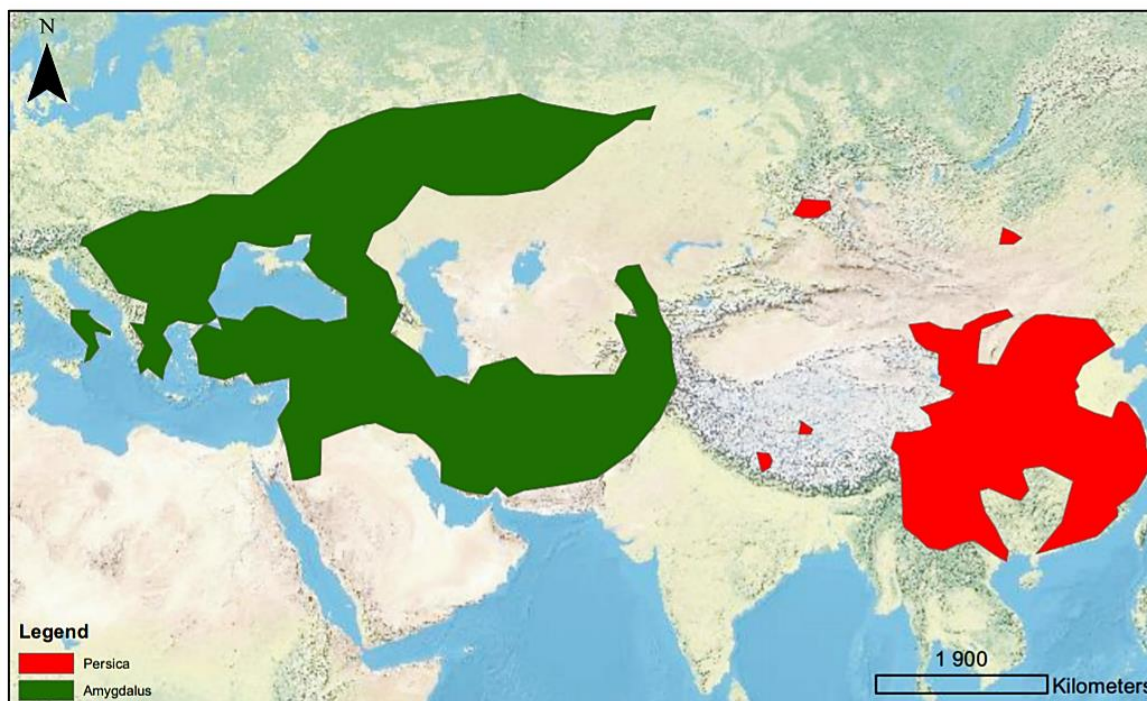
Mandelj je vrsta iz družine rožnic (Rosaceae, poddružina Prunoideae) in rodu *Prunus*, ki obsega od 200 do 260 vrst. V isti rod poleg mandlja uvrščamo tudi nektarine, breskve, marelice, češnje in slive (Yazbek 2010).

Filogenija in poimenovanje sta se v preteklosti pogosto spreminjali, predvsem zaradi upoštevanja izključno morfologije pri določanju vrst. Pri mandlju upoštevanje le morfoloških znakov ni zanesljivo, saj prihaja zaradi različnih okoljskih dejavnikov do velike variabilnosti le teh. Dolgo je bil taksonomski status skupine *Amygdalus* glede na rod *Prunus* nedoločen. V 18. stoletju so znanstveniki na podlagi morfoloških znakov *Amygdalus* pogosto obravnavali kot ločen rod, poleg rodu *Prunus* (Yazbek 2010). Rehder je leta 1940 rod *Prunus* razdelil na pet podrodov: *Prunophora* (slive in marelice), *Cerasus* (češnje), *Padus* (čremse), *Laurocerasus* (lovorikovci) in *Amygdalus* (ki se deli na dve sekciji - *Amygdalus* (obsega vrste mandlja) in *Persica*, ki obsega vrste breskve) (Shi in sod. 2013). Njegova klasifikacija je bila široko sprejeta v drugi polovici 20. stoletja s pojavom filogenetskih raziskav z uporabo molekularnih markerjev (Yazbek 2010).

Za podrod *Amygdalus*, kamor uvrščamo mandelj (*Prunus dulcis* Mill.) in breskev (*Prunus persica* (L.) Batsch) ter njune divje sorodnike, je značilen dlakav koščičast plod, pri večini brazdast ali luknjičast endokarp, in mezokarp, ki se razpre (ne velja za breskev). Značilnost, ki se najpogosteje uporablja za določitev podrodu *Amygdalus* je mezokarp, ki se posuši in razpre. Pri tem je pomembno, da se mezokarp posuši pred razprtjem, saj se sočen mezokarp ne razpre. Do razprtja mezokarpa pride tudi pri nekaterih vrstah, ki ne sodijo v podrod *Amygdalus* (*Prunus andersonii*, *P. fremontii*, *P. sibirica*, *P. pedunculata*, *P. triloba*, *P. tenella*, *P. petunikowii* in *P. fasciculata*) in uspevajo v suhih območjih. To nakazuje, da se je ta lastnost razvila večkrat, hkrati pa je razvoj takega mezokarpa verjetno povezan s prilagoditvijo na sušna in polsušna območja (Yazbek 2010).

Podrod *Amygdalus* sestavlja 24 grmičastih in drevesastih vrst, katerih predstavniki so pomemben sestavni del gozdov zmernega pasu zahodne in centralne Azije ter jugovzhodne Evrope. Najpogosteje so na nadmorskih višinah med 1000 in 2500 m. Pojavljajo se v različnih okoljih, vendar predvsem v razmeroma suhih habitatih, včasih celo v puščavah. Po drugi strani so se breskve razvijale v bolj vlažnih podnebnih vzhodne Azije, natančneje na

Kitajskem (Yazbek 2010). Sekciji *Amygdalus* in *Persica* sta postali ločeni ob dvigovanju osrednjega azijskega masiva pred približno petimi do osmimi milijoni let (Delplancke in sod. 2015, Velasco in sod. 2016) (Slika 1). Vrste divjih mandljev, ki so se razvile zahodno od osrednjega azijskega masiva, predstavljajo širok spekter morfoloških oblik (Delplancke in sod. 2015). Mandlje danes gojijo v sredozemskem podnebjju v Kaliforniji in Sredozemlju med 28° in 48° severne geografske širine ter v južni Ameriki in Avstraliji med 20° in 40° južne geografske širine (Encyclopedia Britannica 2019).



Slika 1: Razširjenost *Amygdalus* (zelena) in *Persica* (rdeča), brez območij gojenja (Delplancke in sod. 2015).

4 BIOLOŠKE ZNAČILNOSTI MANDLJA

4.1 Morfologija

Drevo mandlja zraste do višine 8 m. Med sortami prihaja do velikih morfoloških razlik v velikosti, razvejanosti in rasti (Yazbek 2010). Oblika in razvejanost krošnje sta odvisni od sorte. Tako deblo, kot veje, imajo v prvih letih gladko lubje, s staranjem pa lubje popoka in postane hrapavo. Enoletni poganjki so, odvisno od sorte, od svetlo zelene do rdečkasto-rjave barve (Gradziel in Socias i Company 2017). Listi so pecljati, suličaste oblike ter s plitko in gosto nazobčanim listnim robom (Yazbek 2010). V primerjavi z listi breskve, so listi mandlja temnejši, ožji in daljši. Za rastline, vzgojene iz semena, so značilne globoke in močne korenine. Mlade korenine so rumeno-sive barve, pozneje pa postajajo rjave (Gradziel in Socias i Company 2017).

4.2 Cvetenje in razmnoževanje

Cvetovi so dvospolni, zvezdasti, s petimi zraslimi časnimi in petimi ločenimi venčnimi listi (Slika 2). Cvetovi različnih sort se razlikujejo po velikosti, obliki in barvi venčnih listov ter številu prašnikov (Gradziel in Socias i Company 2017). Večinoma imajo en pestič, medtem ko se število prašnikov giblje od 20 do 40, običajno pa jih je med 30-33. Venčni listi so pri večini sort bele barve, vendar so lahko tudi svetlo rožnati (Gradziel 2009). Medonosne čebele (*Apis mellifera*) so najučinkovitejši opraševalci mandlja, zato je postavljanje panjev v cvetoče sadovnjake pogosta praksa za povečanje števila oprašenih cvetov (Gradziel in Socias i Company 2017).



Slika 2: Razvoj ploda od cvetenja do zorenja (Gradziel in Socias i Company 2017).

Čas cvetenja je ena najpomembnejših lastnosti mandlja, saj določa občutljivost za spomladanske pozebe. Čas cvetenja je odvisen od števila dni, ki so potrebna za prekinitev dormance in ustreznih temperatur za nadaljnjo rast in razvoj cvetov. Odvisno od temperaturnih razmer pred in med cvetenjem, se dejanski čas cvetenja razlikuje med leti. Cvetni popki, iz katerih se razvijejo cvetovi in kasneje plodovi, začnejo z razvojem že v že v prejšnji rastni dobi (Gradziel 2009).

Večina sort mandlja je avtosterilnih. Zanje je značilna gametofitska sterilnost, ki preprečuje samoopraševanje. Preprečevanje samoopraševanja nadzoruje en sam gen *S* z različnimi aleli. Pelod z enakimi *S* aleli ne more oploditi lastne rastline, kot tudi rastlin drugih sort z enakimi aleli (navzkrižna nezdržljivost). Navzkrižno opraševanje ohranja visoko genetsko variabilnost znotraj populacij (Gradziel 2009).

4.3 Zgradba ploda

Mandelj ima koščičast plod, za katerega je značilen dlakav zelen eksokarp, tanek mezokarp ter olesenela koščica oziroma endokarp (Slika 3). Mezokarp postane ob zrelosti usnjat, medtem ko ostane pri ozko sorodni breskvi sočen (Yazbek 2010). Mezokarp se ob zrelosti ploda razpre, pri čemer postane vidna koščica ali endokarp. V notranjosti koščice je užitno

seme ali jedrce. Velikost in oblika semena sta spremenljivi in odvisni od sorte. Mezokarp je običajno zeleno-bel, včasih rumenkast. Endokarp je zelo variabilne barve in debeline. Njegova barva se giblje od rumene do rjave, sčasoma pa postane temnejša. Površina endokarpa je gladka ali nagubana, poleg tega so lahko prisotne različne modifikacije, kot so pore in gube (Gradziel in Socias i Company 2017).



Slika 3: Zgradba ploda (Marten 2016).

4.4 Hranilna vrednost

4.4.1 Lipidi in maščobne kisline

Semena (ali jedrca) imajo visoko energijsko vrednost zaradi vsebnosti lipidov. Vsebnost olja predstavlja 40 % ali več suhe teže semen (Yada in sod. 2011). Semena z visokim odstotkom lipidov uporabljajo za pridobivanje olja, ki se nato uporablja v kozmetični in farmacevtski industriji. Iz semen z nizko vsebnostjo olja pa izdelujejo mandljevo mleko in moko. Lipidi v semenih so sestavljeni večinoma iz enkrat in večkrat nenasičenih maščobnih kislin. Mandljevo olje je zelo bogato z enkrat nenasičeno oleinsko (50-80 %) maščobno kislino in z večkrat nenasičeno linolno (9-26 %) kislino, medtem ko je odstotek nasičenih maščobnih kislin, kot sta palmitinska (5-9 %) in stearinska (1,5-5 %), nizek. Razmerje med oleinsko kislino in linolno kislino (O/L) je dober pokazatelj odpornosti olja na oksidacijo, pri čemer so zaželena visoka razmerja (Gradziel in Socias i Company 2017).

4.4.2 Beljakovine in aminokisline

Beljakovine so takoj za lipidi druga najpomembnejša komponenta semen. Večinski del beljakovin tvorijo globulini in albumini (88-91 % celotnih beljakovin). Vsebnost beljakovin je obratno sorazmerna s količino lipidov (Yada in sod. 2011). Razmerje med deležem lipidov in beljakovin je pomembno pri pripravi nekaterih živilskih proizvodov, saj je od njega odvisna absorpcija vode v mandljevo pasto. Pri proizvodnji marcipana je zaželeno nizko razmerje, pri proizvodnji nugata pa visoko. Najpogostejše aminokisline v mandljevih beljakovinah so glutaminska kislina, asparaginska kislina in arginin. Vsebnost beljakovin v semenih različnih sortah mandlja se giblje med 13 in 29 g na 100 g suhe mase, od tega je približno 30 % esencialnih aminokislin (Gradziel in Socias i Company 2017).

4.4.3 Ogljikovi hidrati in vlaknine

Edine oblike ogljikovih hidratov v semenih, ki jih človek lahko prebavi, absorbira ter iz njih pridobi energijo, so enostavni sladkorji, škrob in nekateri sladkorni alkoholi. Neprebavljivi polisaharidi za človeka ne predstavljajo vira energije (Yada in sod. 2011). Topni sladkorji, ki so prisotni v razmeroma majhnih količinah, dajejo semenom sladek okus. Vsebnost sladkorjev je odvisna od sorte (1,8 g-13 g/100 g). Med sladkorji je najpogostejša sahara, ki predstavlja več kot 90 % vseh sladkorjev (Gradziel in Socias i Company 2017). Ostale enostavne sladkorje v zelo nizkih količinah predstavljajo glukoza, fruktoza, maltoza in galaktoza (Yada in sod. 2011).

Poleg polisaharidov je v semenih približno 10 g prehranskih vlaknin na 100 g. Mešanica topnih (20 %) in netopnih (80 %) vlaknin pozitivno vpliva na prebavo in raven holesterola. Vlakna v semenih so v glavnem sestavljena iz polisaharidov celuloze, hemiceluloze in lignina (Gradziel in Socias i Company 2017).

4.4.4 Antioksidanti

4.4.4.1 Vitamini

Tokoferoli imajo zaradi antioksidativnega učinka pomembno vlogo pri zaščiti olja pred oksidacijo. Glavni tokoferolni homologi v semenih so α -, β -, γ - in δ -tokoferol. Od teh je v semenih največ α -tokoferola, ki je tudi biološko najbolj aktivna oblika vitamina E in se v primerjavi z drugimi oblikami prednostno uporablja v človeškem telesu. Koncentracija tokoferolov v mandljevem olju je odvisna od genotipa in podnebnih razmer. Poleg tokoferolov so v večjih količinah prisotni še vitamini B1 (tiamin), B2 (riboflavin), B6 (piridoksin) in niacin (Yada in sod. 2011).

4.4.4.2 Biofenoli

V okviru projekta RAST ISTRE (Program čezmejnega sodelovanja Slovenija-Hrvaška 2007-2013) je bila analizirana vsebnost biofenolov v vzorcih semen iz Slovenske in Hrvaške Istre in skupno je bilo določenih osem fenolnih spojin, od tega dva flavonola (isorhamnetin in kampferol), dva flavan-3-ola (epikatehin in katehin), en flavanon (eriodiktiol), tri fenolne kisline (galna kislina, vanilinska kislina in 3,4-dihidroksibenzaldehid (3,4 DHA)). Znano je tudi, da kožica v primerjavi z jedrcem večinoma vsebuje več posameznih fenolnih spojin. Do razlik v količini fenolnih spojin prihaja tudi med sortami (Baldini in sod. 2015).

4.4.5 Minerali

Semena mandlja so dober vir mineralnih elementov, ki imajo pomembno vlogo za zdravje ljudi. Skoraj vse mineralne spojine rastlina pridobi z vodo iz zemlje (Yada in sod. 2011). Vrednost mineralnega deleža je ocenjena na 3,05-3,45 g na 100 g semen. V največjih količinah semena vsebujejo fosfor, kalij, kalcij in magnezij. Poleg teh elementov so v veliko manjših količinah prisotni še baker, železo, mangan, natrij in cink (Gradziel in Socias i Company 2017) (Preglednica 1).

Preglednica 1: Hranilna vrednost jedrc mandlja (USDA 2019; Yada in sod. 2011).

	vrednost na 100g		vrednost na 100g
Energija	575 kcal	Vitamini	
Voda	1,70 g	α -tokoferol	26,22 mg
Proteini	21,22 g	β -tokoferol	0,29 mg
Maščobe	49,42 g	γ -tokoferol	0,65 mg
Ogljikovi hidrati	21,67 g	δ -tokoferol	0,05 mg
Sladkorji	3,89 g	B1 (tiamin)	0,21 mg
Vlaknine	12,20 g	B2 (riboflavin)	1,01 mg
Lipidi		B6 (piridoksin)	0,14 mg
nasičene maščobne kisline	3,73 g	niacin	3,39 mg
palmitinska	3,04 g	Minerali	
stearinska	0,66 g	Kalcij	264 mg
mononenasičene maščobne kisline	30,90 g	Železo	3,72 mg
oleinska	30,66 g	Magnezij	268 mg
palmitoleinska	0,24 g	Fosfor	484 mg
polinenasičene maščobne kisline	12,07 g	Kalij	705 mg

linolna	12,06 g	Natrij	1,00 mg
Sladkorji		Cink	3,08 mg
saharoza	3,60 g	Baker	0,99 mg
glukoza	0,12 g	Mangan	2,29 mg
fruktoza	0,09 g		
maltoza	0,04 g		
galaktoza	0,05 g		

4.5 Grenek okus

Grenek okus je značilen predvsem za vrste divjih mandljev, saj seme varuje pred rastlinojedi. Do nastanka grenkega okusa pride ob poškodbi celic, ko poteče reakcija med amigdalinom in encimom beta-glukozidazo, kar povzroči nastanek benzaldehida in cianida (Dicenta in Garcia 1993). Uživanje grenkih semen je lahko smrtno nevarno, zato so bila semena "sladkega" okusa ena od prvih lastnosti, ki so jih izbirali ob zgodnji domestikaciji mandlja (Gradziel in Socias i Company 2017).

Dedovanje okusa semena je določeno samo z enim genom z dvema aleloma: dominantnim 'S', odgovornim za sladek okus, in recisivnim 's', odgovornim za grenek okus. Ob križanju recisivnega homozigota in heterozigota pričakujemo 50 % potomcev z grenkimi semeni, zato je ta kombinacija najmanj zaželena. Pri križanju dveh heterozigotov pričakujemo 25 % potomcev z grenkimi semeni, medtem ko pri ostalih kombinacijah pričakujemo vse potomce s sladkimi semeni. Pri heterozigotnih drevesih se lahko občasno in v zelo majhnem deležu zgodi, da se delno izrazi tudi alel za grenek okus, posledično imajo semena rahlo grenek okus (Dicenta in Garcia 1993).

Tudi mandlje z grenkimi semeni gojijo komercialno, a le v manjših količinah. Olje iz grenkih semen se uporablja za ekstrakcijo benzaldehida in izdelavo "amaretto" esence. "Amaretto" esenca se uporablja v slaščičarstvu in je večini ljudi znana kot okus češnje. Grenke oblike gojenega mandlja so včasih imenovane kot *Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb var. *amara* (DC) Buchheim (Gradziel in Socias i Company 2017).

5 IZVOR IN DOMESTIKACIJA MANDLJA

5.1 Fenotipske spremembe kot posledica domestikacije

Glavne spremembe v okviru udomačitve so bile:

- (i) premik od grenkih, strupenih semen, do nestrupenih sladkih semen,
- (ii) povečanje velikosti plodov in

(iii) razvoj genotipov z mehkejšimi in tanjšimi koščicami.

(i) Semena divjih vrst mandljev so večinoma grenkega okusa, vendar se med njimi najdejo posamezna drevesa s sladkimi semeni. Uživanje grenkih semen je zaradi cianida smrtno nevarno, kar pomeni, da mandelj ni predstavljal vira hrane pred selekcijo sladkih oblik. Prav tako ni znano, zakaj bi ob hišah gojili drevesa z grenkimi semeni. Ena od razlag je ta, da so jih uporabljali kot okrasna drevesa, zaradi zgodnjega časa cvetenja (Ladizinsky 1999).

(ii) Velikost semen je v veliki meri dedna lastnost, ki se je izboljševala z razmnoževanjem zelenih genotipov (s semeni, ali vegetativno) ali z iztrebljanjem rastlin z neželenimi lastnostmi. Manj pomemben dejavnik, ki vpliva na velikost plodov, je količina razpoložljive vode. Divji mandlji uspevajo v sušnih območjih z majhnimi količinami vode. Pomanjkanje vode v času razvoja plodov vpliva na končno velikost plodov in semen, ki so posledično manjši. Sadovnjaki gojenih mandljev imajo ravno zaradi tega razloga vzpostavljene dobre namakalne sisteme (Gradziel in Socias i Company 2017).

(iii) Vrste divjih mandljev imajo debele in trde koščice, saj takšne koščice zagotavljajo večjo zaščito semen pred napadi živali, bakterij in gliv. Še posebno dovzetna za napad organizmov so semena po razprtju mezokarpa. Pri pridelovanju semen s tanjšimi koščicami navadno zaradi tega razloga uporabljajo večjo količino insekticidov. Sorte z mehkejšimi in tanjšimi koščicami gojijo v Kaliforniji in južni polobli, medtem ko v Sredozemlju prevladujejo sorte s tršimi koščicami (Gradziel in Socias i Company 2017).

5.2 Divji sorodniki

Glede na nastanek ločimo tri skupine mandljev:

- (a) divje oblike (angl. wild),
- (b) udomačene oblike (kultivarji/ sorte),
- (c) skupina križancev med divjimi vrstami, med gojenimi sortami in divjimi vrstami in sejanci gojenih sort (Browicz in Zohary 1996).

(a) Divje oblike so morfološko zelo variabilne. Na območju Sredozemlja rastejo relativno veliki divji mandlji, ki so po morfologiji zelo podobni gojenim in podivjanim oblikam, v bolj sušnih okoljih pa se pojavljajo veliko manjše, kserofilne oblike. Med tema dvema ekstremoma obstaja še cela vrsta vmesnih oblik. Prave divje oblike zasedajo primarne habitate in tvorijo pomemben del vegetacije (Browicz in Zohary 1996). Večina divjih vrst danes ni zares divjih, temveč so posledica gojenja ali namernega pogozdovanja. V prejšnjih desetletjih je bilo pogozdovanje z raznimi vrstami mandljev pogosta praksa (Ladizinsky 1999).

(b) V skupino domesticiranih genotipov uvrščamo sorte, ki jih gojimo zaradi uporabe v živilski, farmacevtski in kozmetični industriji.

(c) Pri podrodu *Amygdalus* zelo pogosto prihaja do spontanih križancev med vrstami. Za križance so značilni vmesni morfološki znaki med obema vrstama. Običajno naseljujejo umetno ustvarjene habitate znotraj območja gojenja mandljev. Križance uvrščamo v naslednji kategoriji:

(i) Križanci med divjimi vrstami: to so večinoma križanci med relativno oddaljenimi vrstami podrodu *Amygdalus*. Veliko število križancev je nastalo med vrsto *P. scoparia* in vrstami *P. lycioides*, *P. eburne*, *P. elaeagnifolia*, *P. haussknechtii* in *P. brahuica*. Mnogi spontani hibridi med takšnimi oddaljenimi vrstami proizvajajo plodove in so vsaj delno fertilni.

(ii) Križanci med gojenimi mandlji in divjimi vrstami (angl. feral): zaradi širjenja gojenja mandljev na večih delih jugozahodne in Srednje Azije ter Sredozemlja, *P. dulcis* danes raste vzporedno s številnimi vrstami divjih mandljev. Najpogostejša so križanja z bližje sorodnimi vrstami (*P. fenzliana*, *P. webbii*, *P. kuramica* in *P. bucharica*) (Browicz in Zohary 1996).

Razlikovanje med naravnimi in divjimi populacijami je težko iz več razlogov: dolg življenjski cikel in s tem le nekaj generacij, ki ločujejo kultivarje od njihovih divjih prednikov, spontane genske izmenjave med divjimi in gojenimi mandlji in vpliv širjenja s človekom. Iz katere vrste divjega mandlja se je razvil *P. dulcis*, kot ga poznamo danes, še ni točno znano (Delplancke in sod. 2013). V nadaljevanju so predstavljeni nekateri najbližji sorodniki in najverjetnejši predniki, njihova razširjenost in habitat ter vpliv na razvoj *P. dulcis*.

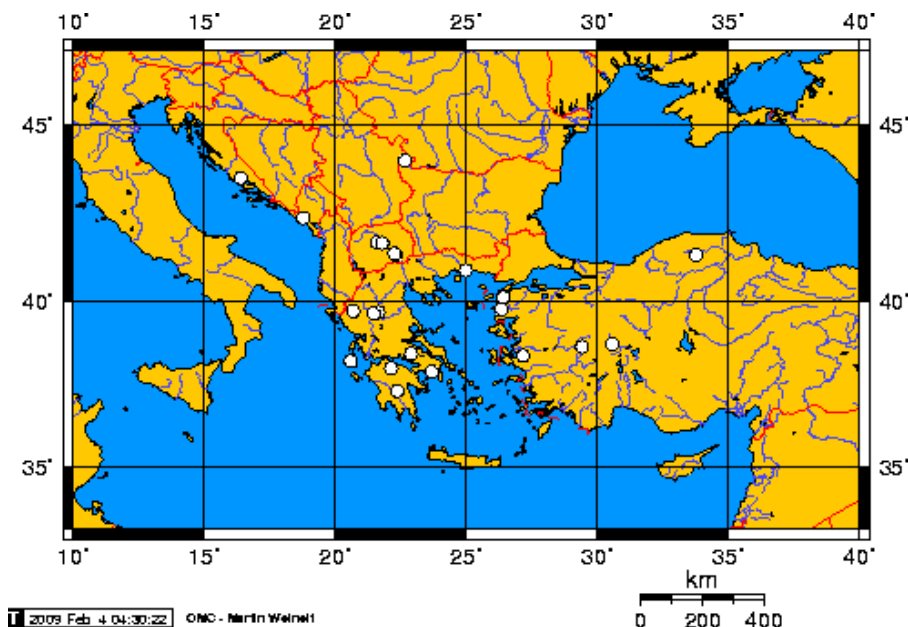
Prunus korshinskyi Hand.-Mazz

Grm ali manjše drevo, do 4 m višine, z majhnimi listi ter plodovi. Glavno območje razširjenosti je Izrael, Libanon in Sirija. Na teh območjih se pojavlja kot posamezno drevo v skupini drugih dreves. Večina teh dreves raste ob starih, zapuščenih nasadih mandlja, zato je ta vrsta podivjana (angl. feral), ne pa divja. Domnevajo, da predstavlja ekstremno obliko *P. dulcis*, zaradi slabših pogojev rasti in kamnitega habitata, ne pa ločeno vrsto. V preteklosti so predvidevali, da bil lahko bila potencialen prednik mandlja (Ladizinsky 1999).

Prunus webbii (Spach) Vierh. (1915)

Velik razvejan grm ali manjše drevo s trni, ki običajno doseže višino 2-3 m. Velikost listov in oblika plodov sta zelo variabilni. Na splošno so listi podolgovate do sulicaste oblike, plodovi pa relativno majhni. Balkansko-anatolska vrsta (Slika 4), ki sega vse do južne Italije, Sicilije in osrednje Španije. *P. webbii* raste na odprtih sončnih mestih na apnenčastih ali

prodnatih pobočjih vse do nadmorske višine 900 m (Browicz in Zohary 1996). Uspeva v degradiranih hrastovih gozdovih in v odprtih sredozemskih grmičevjih. Tako kot vrsta *P. korshinskyi*, se nahaja večinoma le v bližini zapuščenih mandljevih nasadov. Tudi za to vrsto velja, da ni zares divja. Nekatere populacije v južni Italiji se lahko samooprašujejo (Ladizinsky 1999).

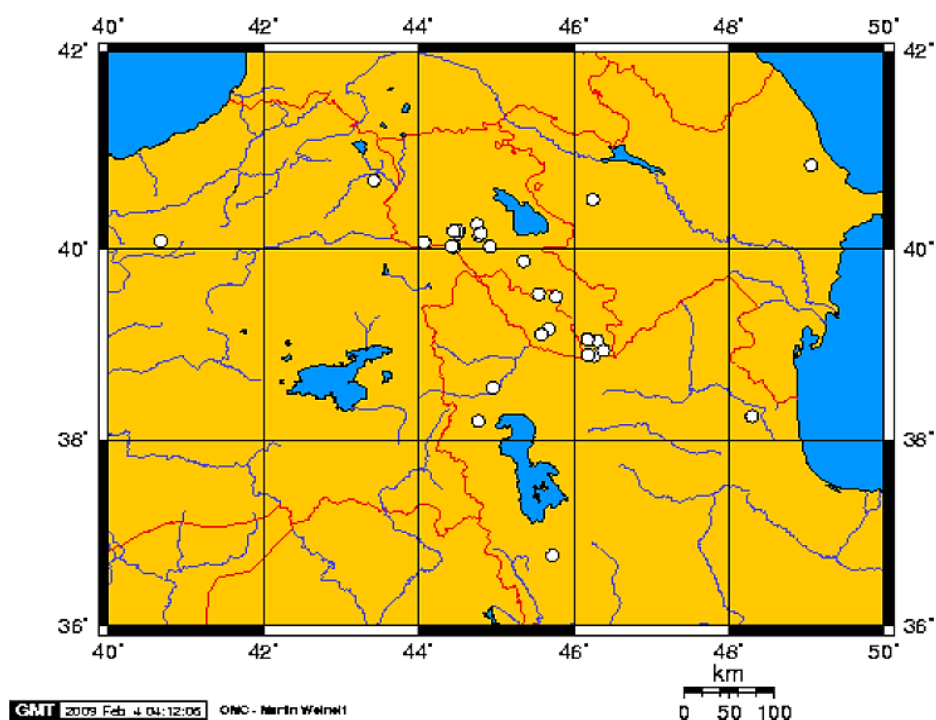


Slika 4: Območje razširjenosti *Prunus webbii* (Yazbek 2010).

Prunus fenzliana Fritsch (1892)

Grm, ki je običajno visok 2-3 m (redkeje majhno drevo do višine 4 m), s precej velikimi (2,5 x 1,5 cm) plodovi (Browicz in Zohary 1996). Seme je majhno ter z vzdolžnimi brazdami in luknjami. Razširjen južno od Kavkaza, od Črnega do Kaspijskega morja (Slika 5) (Ladizinsky 1999). Raste predvsem na kamnitih ali skalnatih pobočjih, poleg kserofilne lesne vegetacije ali v odprtih stepskih sestojih, večinoma med 700 in 1800 m nadmorske višine (Browicz in Zohary 1996).

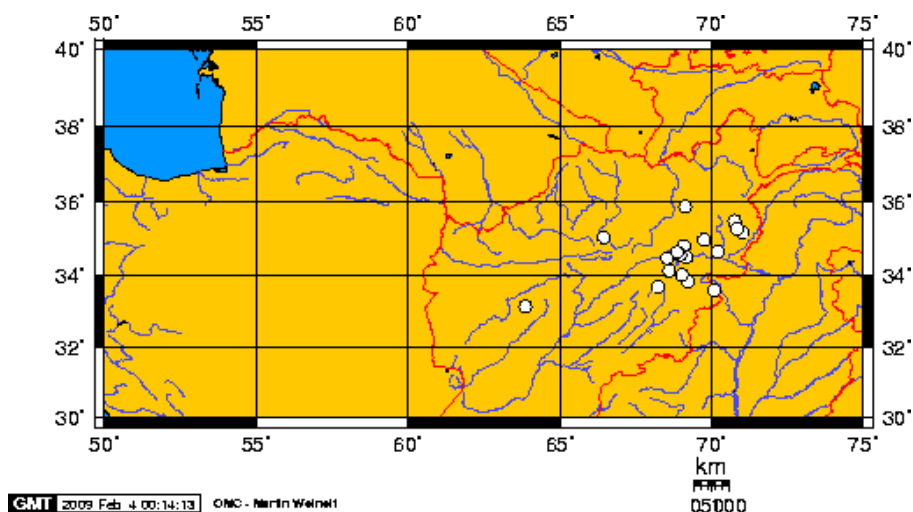
Velike populacije, nastale brez vpliva človeka, se nahajajo med krajema Saravan in Vayk, ob reki Darb v Armeniji. Na tem območju je poleg *Rhamnus pallasii*, *Paliurus spina-christi*, *Acer monspessulanum*, *Quercus macranthera*, *Pyrus* sp., *Rosa* sp. in *Juniperus* sp. prevladujoča rastlina. Tako kot pri večini vrst mandljev, prihaja tudi na tej lokaciji do velikih morfoloških razlik (velikost in oblika listov, plodov, poganjkov) med subpopulacijami. Vsi osebki imajo grenka semena. Na tem območju je *P. fenzliana* verjetno resnično divja vrsta, ki predstavlja pomemben sestavni del rastlinstva. Morfološko je od vseh divjih vrst še najbližje gojenemu mandlju. *P. fenzliana* je avtohtona vrsta na Bližnjem vzhodu, kjer je prišlo do domestikacije mandlja, zato je najverjetnejši prednik *P. dulcis* (Ladizinsky 1999).



Slika 5: Območje razširjenosti *Prunus fenziiana* (Yazbek 2010).

Prunus kuramica (Korsh.) Kitam. (1960)

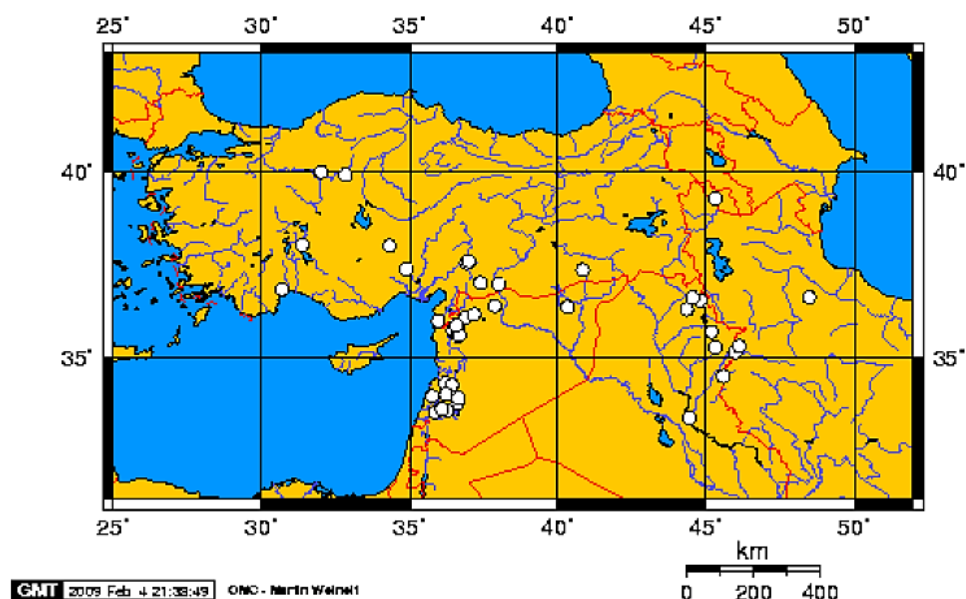
Grm ali manjše drevo do višine 4-5 m, ki spominja na *P. dulcis*, od katerega se razlikuje po majhnih (do 2,0 cm velikih), skoraj okroglih plodovih (Browicz in Zohary 1996). Semena so precej ploščata in z globokimi brazdami ter grenkega okusa (Gradziel in Socias i Company 2017). Razširjen je v vzhodnem Afganistanu in na meji s Pakistanom (Slika 6). Raste v rečnih dolinah in na strmih skalnatih ali prodnatih pobočjih na odprtih sončnih mestih, kot tudi v degradiranih hrastovih gozdovih vrste *Quercus baloot* Griffith na višinah med 1000 in 1600 m nadmorske višine. Z lahkoto se križa z gojenim mandljem, zato domnevajo, da je bil vključen v njegov nastanek (Browicz in Zohary 1996).



Slika 6: Območje razširjenosti *Prunus kuramica* (Yazbek 2010).

Prunus argentea (Lam.) Rehd. (1922) (sin.: *A. orientalis* Duhamel)

Grm, visok 1-2 (3) m, za katerega so značilni beli dlakavi mladi poganjki, listi in plodovi, po katerih je dobil svoje ime. Plodovi so zelo različni po velikosti in obliki. *P. argentea* je razširjena na Bližnjem vzhodu (Slika 7). V severovzhodnem Iraku ter v južni in osrednji Anatoliji je ena najpogostejših vrst divjih mandljev (Browicz in Zohary 1996). Pogosto raste v stiku s nasadi *P. dulcis* (Delplancke in sod. 2012). V južnem delu areala se pojavljajo rastline z velikimi (do 3 cm), sploščenimi plodovi. Večinoma zavzema odprte in sončne habitate, kot so hribovja, prekrita s stepsko ali stepsko gozdno vegetacijo. Uspeva tudi na rahlo prodnatih, apnenčastih ali kamnitih pobočjih. *P. argentea* raste predvsem na nadmorski višini med 600 in 1200 m (Browicz in Zohary 1996). Domnevajo, da je bil vključen v nastanek gojenega mandlja (Gradziel in Socias i Company 2017).



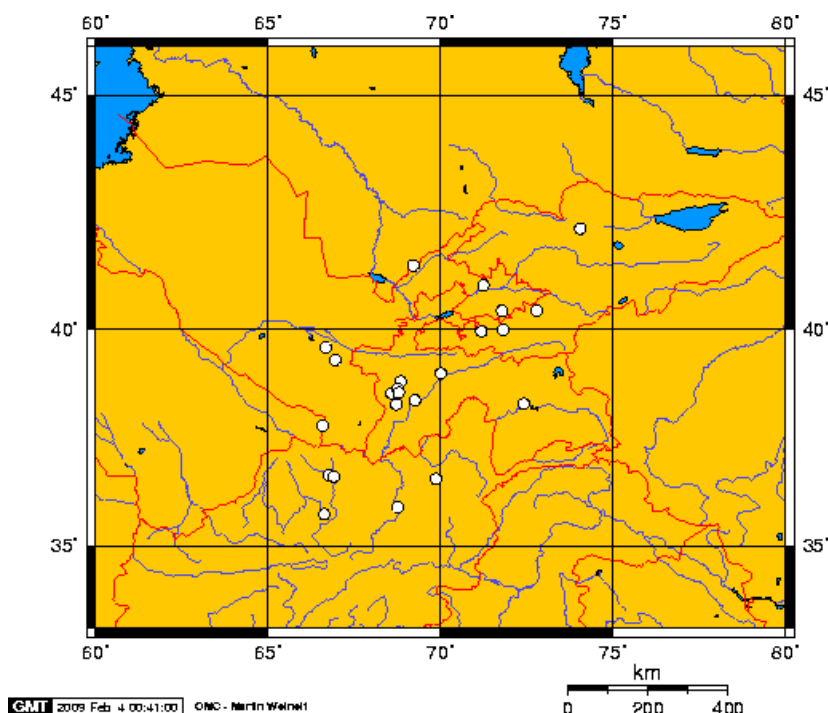
Slika 7: Območje razširjenosti *Prunus argentea* (Yazbek 2010).

Prunus bucharica (Korsh.) Hand.-Mazz. (1913)

Grm višine 1,5–4,0 m ali redkeje majhno drevo višine od 6,0 do 7,0 m, ki v splošni obliki spominja na *P. dulcis*. Zanj so značilne dlakave mlade veje in spodnja stran listov. Plodovi so razmeroma veliki (4,0 x 2,5 cm) in rahlo asimetrični. Semena so tako kot pri drugih vrstah divjih mandljev grenka, vendar so bili odkriti tudi občasni osebki s sladkimi semeni (Browicz in Zohary 1996).

P. bucharica je razširjena po gorskih predelih Tadžikistana in Uzbekistana vse do južnega Afganistana (Slika 8). Raste posamezno ali v majhnih skupinah predvsem na kamnitih in peščenih pobočjih ter tudi v suhih dolinah. Ponavadi se pojavlja skupaj z drugimi kserofitnimi drevesi in grmičevjem. Najpogosteje se nahaja med 1000 do 1800 m nadmorske

višine, redkeje na nižjih (600-1000 m) in višjih (do 2500 m) višinah. Domnevajo, da je bil vključen v nastanek gojenega mandlja.



Slika 8: Območje razširjenosti *Prunus bucharica* (Yazbek 2010).

5.3 Teorije domestikacije in doprinos analiz DNA pri proučevanju procesa domestikacije

Čeprav se avtorji strinjajo, da je izvor vrst divjih mandljev (npr. *Prunus bucharica*, *P. kuramica* in *P. fenzliana*) v srednji in zahodni Aziji, ostaja izvor gojenega mandlja nedorečen. Predlagani sta bili dve teoriji, ki razlagata izvor in domestikacijo *P. dulcis*:

(i) Levantska teorija – domestikacija se je odvila v rodovitnem polmesecu iz divjih populacij *P. dulcis*, (ii) Hibridna teorija – *P. dulcis* je nastal ob hibridizaciji več različnih vrst iz srednje Azije (Delplancke in sod. 2013).

5.3.1 Levantska teorija

Večina zagovornikov srednjeazijskega izvora oz. hibridne teorije ni upoštevala dejstva, da divje rastoče populacije *P. dulcis* niso omejene le na srednjo Azijo, temveč tudi na države ob vzhodnih obalah Sredozemskega morja. V državah Levanta (Izrael, Jordanija, Libanon, Palestina, Sirija, Turčija) so divje oblike *P. dulcis* številčne in tvorijo pomemben člen naravne vegetacije. Vse to nakazuje na to, da so vrste na tem območju resnično divje (Browicz in Zohary 1996).

Levantsko teorijo podpirajo tudi vzorci razporeditve divjih vrst mandljev. Divje populacije *P. dulcis* so na območju srednje Azije najverjetneje nastale po začetku gojenja mandljev, ker se pojavljajo skupaj z drugimi ožje sorodnimi divjimi vrstami (simpatrična speciacija), medtem ko imajo v državah Levanta ločena območja razširjenosti od sorodnih vrst (alopatrična speciacija). Omenjeno nakazuje na to, da je bil *P. dulcis* pred razvojem kmetijstva zelo verjetno omejen na Levant in je v srednji Aziji naturalizirana vrsta (Browicz in Zohary 1996).

Hibridno teorijo zavrača tudi starost dreves. Večina dreves *P. dulcis* v centralni Aziji je starih, mlada drevesa pa so izjemo redka. Mandelj se na tem območju ne pojavlja med sestoji avtohtonih dreves. Poleg tega ima delež teh dreves sladka semena in tanke, papirnate koščice, ki so značilne za gojene mandelj. Taka semena so v naravi lahka tarča za glodalce, zato je malo verjetno, da bi bila res divja. Mandelj je na tem območju najverjetneje ostanek gojenja iz preteklosti (Ladizinsky 1999).

5.3.2 Hibridna teorija

Pri mandlju je verjetno prišlo do razpršene domestikacije s ponavljajočimi se genetskimi izmenjavami med udomačenimi oblikami in več različnimi lokalnimi divjimi sorodniki. Pretok genov med taksoni *Amygdalus* je še dodatno olajšan, saj ima velik delež vrst enako število kromosomov ($2n = 16$ kromosomov) (Delplancke in sod. 2012). Več vrst divjih mandljev, kot sta *P. orientalis* in *P. webbii*, je dokazano spontano prispevalo h genskemu skladu. Kljub temu so se ti dogodki verjetno pojavili po domestikaciji, saj aleli divjih vrst niso bili zaznani v vseh nasadih. Medvrstni pretok genov je prispeval k razvoju domesticiranega mandlja, vendar vrsta ni nastala izključno s hibridizacijo, kot se domneva pri hibridni teoriji (Delplancke in sod. 2013).

5.3.3 Pretok genov med divjimi in udomačenimi mandlji

Večina vrst je ob udomačitvi utrpela tip genetskega zdrs, ki mu pravimo genetsko ozko grlo (angl. bottleneck) (Delplancke in sod. 2012; Fernández i Martí in sod. 2015), medtem ko mandelj ob udomačitvi ni utrpel bistvenega zmanjšanja prvotnega genskega sklada (Delplancke in sod. 2012; Velasco in sod. 2016; Halász in sod. 2019). Visoka genetska raznovrstnost naj bi se ohranila zaradi razširjanja dreves s pomočjo semen in enostavnega genskega pretoka med gojenimi in divjimi vrstami (Delplancke in sod. 2012).

Različne divje vrste so spontano prispevale gene gojenemu mandlju, zaradi možnosti križanja med vrstami iz podrodu *Amygdalus* (Delplancke in sod. 2015). Uporaba jedrnih mikrosatelitov je npr. pokazala, da je prišlo do genske izmenjave med *P. dulcis* in *P.*

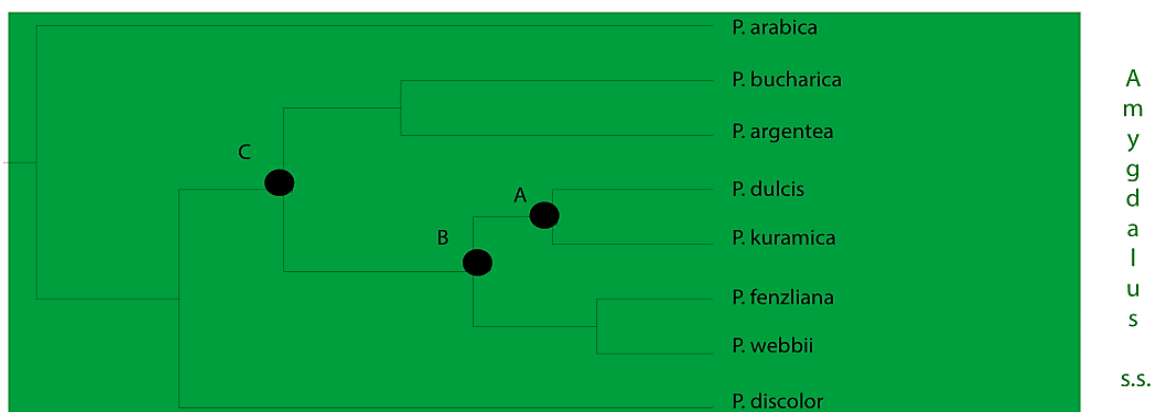
argentea. Ta ugotovitev potrjuje možnost, da bi se lahko geni gojenega *P. dulcis* spontano prenesli na njegove divje sorodnike (Delplancke in sod. 2012). Že Ladizinsky (1999) je namreč sklepal, da imajo nekatera drevesa divjega mandlja sladka semena, kar naj bi bilaposledica introgresije iz gojenega mandlja.

5.3.4 Teorija domestikacije glede na izsledke genetskih analiz

Zeinalabedini in sod. (2010) so z analizo jedrnih in kloroplastnih mikrosatelitov dokazali, da je *P. fenzliana* najverjetnejši prednik gojenega mandlja *P. dulcis*. Ugotovitev podpira hipotezo Ladizinskya (1999), ki je temeljila predvsem na morfoloških značilnostih in območjih razširjenosti. Vendar je imela raziskava Ladizinskya (1999) omejeno število analiziranih vrst, saj ni vključevala niti *P. kuramica*, niti *P. bucharica*, za kateri se domneva, da sta potencialna prednika gojenih mandljev.

Novejši rezultati analize z večjim naborom vrst so pokazali, da je *Prunus kuramica* najbližji divji sorodnik gojenega *P. dulcis* (Delplancke in sod. 2015). Sestrski njima sta vrsti *P. fenzliana* iz severovzhodnega Irana in *P. webbii*, ki je balkansko-anatolska vrsta in sega vse do južne Italije in Sicilije (Browicz in Zohary 1996). S tem, ko se je gojenje mandljev premaknilo proti Sredozemlju, je prišlo do hibridizacije z divjo vrsto *P. webbii* v nekaterih populacijah na severnih obalah Sredozemskega morja (Halász in sod. 2019). Podobno velja tudi za *P. fenzliana*. Na Kavkazu, kjer obe vrsti rasteta simpatrično, so odkrili vrsto vmesnih fenotipov med *P. fenzliana* in gojenim *P. dulcis*. Vrsti *P. bucharica* in *P. argentea* sta od *P. dulcis* genetsko bolj oddaljeni (Delplancke in sod. 2015) (Slika 9).

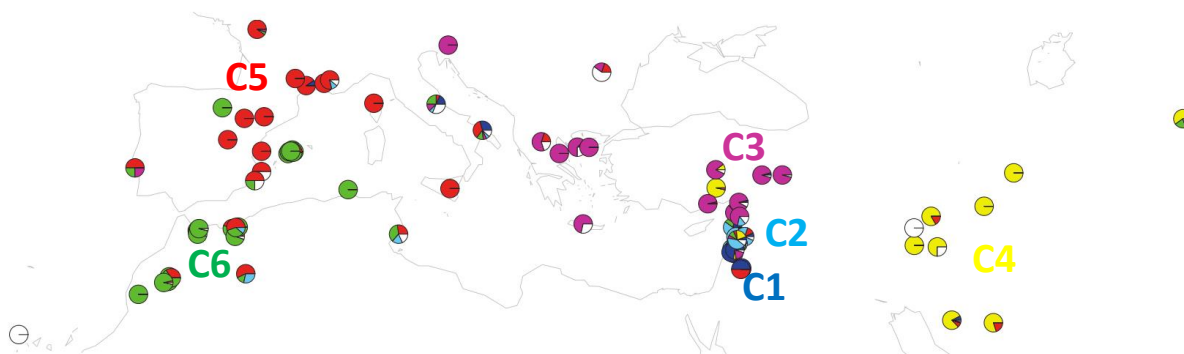
Uporaba jedrnih markerjev SSR je omogočila vpogled v prostorsko strukturo genetske raznovrstnosti, pri čemer je bil odkrit velik center raznolikosti v rodovitnem polmesecu v jugozahodni Aziji (Delplancke in sod. 2013). Zmanjšana genetska raznolikost je bila ugotovljena v zahodnem Sredozemlju zaradi izolacije z razdaljo. Rezultati analize potrjujejo Levantsko teorijo in vzhodno-sredozemski izvor udomačenih mandljev, kateremu je sledila masovna in hitra širitev po Sredozemlju (Delplancke in sod. 2013).



Slika 9: Filogenetsko drevo *P. dulcis* in ožje sorodnih divjih vrst (Delplancke in sod. 2015).

5.3.5 Širjenje mandlja po Sredozemlju

Več tisoč let neprekinjenega gojenja mandlja v Sredozemskem bazenu je povzročilo razvoj edinstvenih ekotipov in lokalnih prilagojenih sort. Delplancke in sod. (2013) so z uporabo mikrosatelitov določili šest lokalno prilagojenih skupin (Slika 10): C1 in C2 na vzhodnih obalah Sredozemskega morja, C3 od rodovitnega polmeseca do Balkana, C4 v zahodni Aziji, C5 v zahodni Evropi in C6 v severni Afriki.



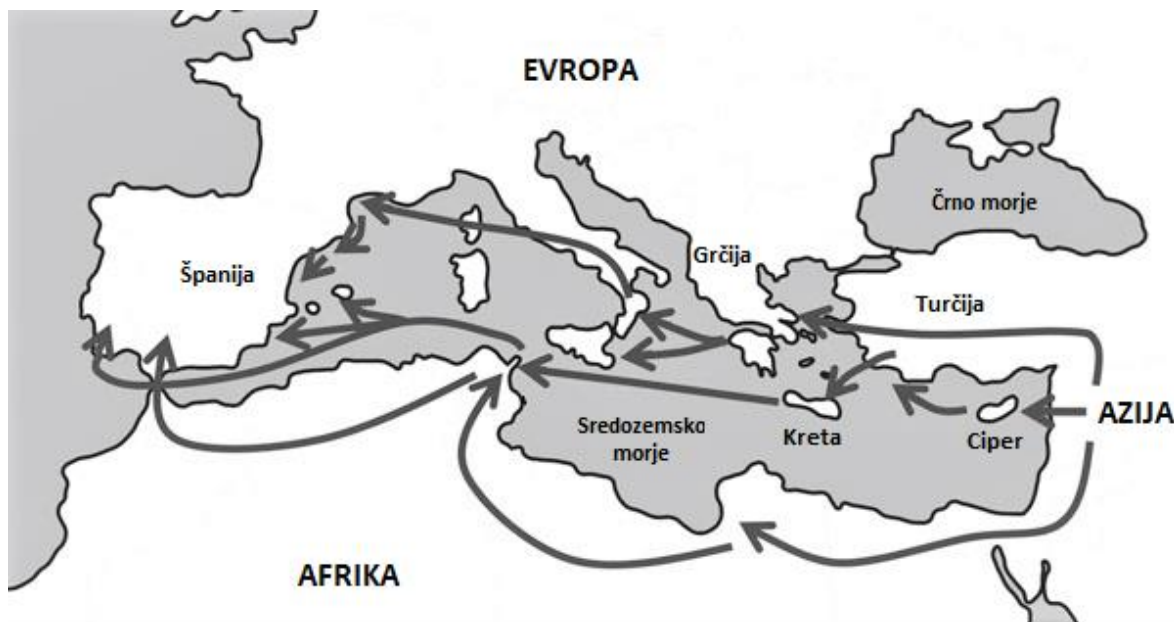
Slika 10: Razdelitev mandljev v lokalno specifične skupine na podlagi jedrnih mikrosatelitov. Tortni diagrami predstavljajo pripadnost posamezni skupini. Neopredeljeni osebki so v beli barvi (Delplancke in sod. 2013).

Gradient raznolikosti se zmanjšuje proti zahodu, kar je na splošno dober pokazatelj procesa kolonizacije. V primeru mandlja je pri kolonizaciji in razširjanju sodeloval človek. Od rodovitnega polmeseca se je mandelj najprej razširil do zahodne Azije, saj se genotipi z Bližnjega vzhoda (C3) deloma mešajo s tistimi iz zahodne Azije (C4). Rezultati so skladni z obstojem svilene poti, po kateri je potekalo trgovanje iz Sredozemskega bazena v Azijo. Znani so tudi zapisi o uporabi semen v tradicionalnih azijskih skupnostih (Delplancke in sod. 2013).

Nadaljnje širjenje mandlja je potekalo proti zahodnemu Sredozemlju preko Grčije in Italije, vse do Portugalske (Delplancke in sod. 2013) (Slika 11). V Grčiji so mandlje gojili 300-400 let pred našim štetjem (Gradziel in Socias i Company 2017). Tudi v tem primeru je imel pomembno vlogo človek, saj so ga širili predvsem Feničani, Grki in Rimljani (Fernández i Martí in sod. 2015). Ugotovljena genetska podobnost med vzorci iz Italije in mnogimi drugimi skupinami odraža prisotnost več pomembnih trgovskih poti preko Sredozemskega bazena (Delplancke in sod. 2013).

V severni Afriki je bila ugotovljena dolgotrajna prisotnost domesticiranih mandljev. Prisotnost endemičnih alelov v Maroku bi lahko odražala zgodnji vnos mandljev na to območje ali pa reliktno naravne populacije divjih mandljev. Druga možnost je še posebej

verjetna, saj so v Maroku identificirali več ledeniških refugijev. Številne genetske izmenjave med južno Evropo in severno Afriko so posledica arabske invazije v južni Španiji leta 600 in evropske kolonizacije severne Afrike (Delplancke in sod. 2013).



Slika 11: Širjenje mandljev po Sredozemlju (Socias i Company in sod. 2012).

5.3.6 Širjenje iz Sredozemlja po svetu

Iz Sredozemlja so mandelj okoli leta 1850 najprej razširili v Kalifornijo. V Kaliforniji so najprej gojili sorte s tršimi koščicami, ki so jih prinesli misijonarji iz Španije, kasneje pa sorte z mehkejšimi koščicami iz Francije. Sledilo je širjenje pridelave še na južno poloblo, v južno Ameriko ter Avstralijo (Socias i Company in sod. 2012). Do uspešne pridelave je prišlo šele po vrsti neuspehov, saj se sprva niso zavedali občutljivosti mandlja na nizke zimske temperature in spomladanske zmrzali. Na vsakem novem območju so najprej testirali različne sorte, dokler niso našli najustrežnejših kombinacij (Gradziel in Socias i Company 2017).

6 OKOLJSKE ZAHTEVE MANDLJA

Mandelj je dobro prilagojen na sredozemsko podnebje, zato je območje pridelave omejeno na območja s tovrstnim podnebjem. Za sredozemsko podnebje so značilna suha in vroča poletja ter blage zime vendar možnost zmrzali ni izključena. Padavine so neenakomerno razporejene, saj se večinoma pojavljajo pozimi in jeseni, medtem ko so poletja bolj sušna (Gradziel in Socias i Company 2017). Ugodna klima za gojenje mandlja se v Sredozemlju večinoma razteza od morske obale do 150-200 km v notranjost. Kljub temu se v zadnjih letih v številnih državah gojenje mandlja premika iz obalnih v celinska območja z bolj

kontinentalnim podnebjem in višjimi temperaturnimi skrajnostmi (Socias i Company in sod. 2012). V teh območjih predstavljajo problem predvsem spomladanske pozebe (Gradziel in Socias i Company 2017).

6.1 Temperatura

Bolj kot visoke temperature so pri mandlju problematične nizke temperature. Nizke zimske in jesenske temperature lahko uničijo celotna drevesa, veje ali cvetne popke, medtem ko spomladanske zmrzali poškodujejo cvetove ali mlade plodove. Zaprti cvetni popki prenašajo temperature do približno -7°C , občutljivost odprtih popkov pa je znatno večja (pri enourni izpostavljenosti pri temperaturi -1°C jih večina odpade z drevesa). S sajenjem mandlja v območja z daljšimi zimami, zaradi prezgodnjega cvetenja, tvegamo poškodbe zaradi spomladanskih zmrzali. (Gradziel in Socias i Company 2017).

Odpornost na nizke temperature določa predvsem genotip, vendar je odvisna tudi od metod upravljanja s sadovnjakom. Pri aktivnih metodah upravljanja se poskuša dvigniti temperaturo zraka z mešanjem ali segrevanjem zraka. Najpogosteje se zrak ogreva z grelci postavljenimi med drevesi, redkeje pa se zaradi visokih stroškov za mešanje zraka uporablja propelerje ali helikopterje. Slednja metoda je še posebno učinkovita pri pojavu temperaturne inverzije, ko je pri tleh mrzel zrak, na višini pa toplejši (Gradziel in Socias i Company 2017). Za preprečevanje poškodb vej se ob začetku zmrzali drevesa večkrat poškropi z vodo, pri čemer nastane okoli vej zaščitna plast ledu, ki deluje kot izolator (Connell in Snyder 1989).

6.2 Voda

Vrste *Prunus* različno prenašajo preveliko vsebnost vode v tleh. Mandelj, breskev in marelica so na vlažna tla najmanj tolerantni. Najbolj občutljiv na vlažna tla je prav mandelj, ki ne prenaša trajno omočenih tal. V takih tleh pride zaradi pomanjkanja kisika do poškodb korenin. Mandelj je zato potrebno gojiti na dobro odcednih tleh, ki niso nagnjena k zadrževanju vode. Dolga deževna obdobja v času cvetenja niso pogosta na tradicionalnih območjih gojenja mandlja. Prevelika količina padavin v času cvetenja ima negativen vpliv tudi zaradi preprečevanja letenja opraševalcev. V takih razmerah so v prednosti avtogamne sorte, saj niso odvisne od čebel za navzkrižno opraševanje. Od vseh drugih sorodnih vrst je mandelj je najbolj prilagojen na sušo (Gradziel in Socias i Company 2017).

6.3 Tla

Mandelj ima najraje rodovitna, globoka, dobro odcedna ilovnata tla, vendar ga lahko gojimo na najrazličnejših tleh. Ilovnata tla, ki imajo po teksturi približno enako vsebnosti glin,

melja in peska, so najustreznejša, saj zagotavljajo ustrezno količino vode in prezračevanja za nemoten razvoj korenin (Gradziel in Socias i Company 2017). Pri glinastih tleh je predvsem problem prekomerno zadrževanje vode in omejeno prezračevanje. Slaba zadrževalna sposobnost hranil in vode pa predstavlja težavo pri peščenih tleh (Väderstad 2019; Gradziel in Socias i Company 2017).

Na rast vplivajo tudi kemijski elementi v tleh. Pomanjkanje hranil ali presežek določenih elementov je najpogostejši dejavnik, ki ovira normalno rast (Gradziel in Socias i Company 2017). Rast korenin se zmanjša že pri relativno nizki koncentraciji raztopljene soli (25 mM NaCl) (Zrig in sod. 2016). Predvsem pa je mandelj občutljiv na presežek bora. Ob previsoki koncentraciji bora se na spodnji strani listov oblikujejo majhne rjave lise, katerim sledi postopno rumenenje in rjavenje listov (Gradziel in Socias i Company 2017).

7 AKTIVNOSTI NA PODROČJU RAZVOJA NOVIH SORT MANDLJA

7.1 Pozno cvetenje

Cvetenje je eden od odločilnih procesov v življenju rastlin, saj vpliva na dolgoročno preživetje vrste. Za razvoj semen je poleg cvetenja pomembna tudi uspešna oprашitev. Divji mandlji so najbolj prilagojeni na lokalne temperaturne razmere, kar jim zagotavlja uspešno cvetenje, oprашevanje in razvoj semen. Rastline, ki niso prilagojene na določeno območje, se bodisi ne oprășijo učinkovito bodisi cvetovi zaradi poškodb zmrzali propadejo. Takšne rastline ne proizvedejo semen in posledično ne prenesejo svojih genov na potomce. Za drevesa v nasadih pa to pomeni slabši pridelek (Gradziel in Socias i Company 2017).

Mandelj cveti pred vsemi drugimi gojenimi vrstami iz rodu *Prunus*. Cveti februarja. V izogib spomladanskim pozebam so žlahtnitelji ustvarili nove sorte s poznejšim časom cvetenja in večjo odpornostjo na zmrzal. Pozno cvetoče sorte omogočajo gojenje mandlja v hladnejših celinskih območjih ter na višjih nadmorskih višinah (Gradziel in Socias i Company 2017).

Tradicionalno so za razvoj poznih sort križali lokalno prilagojene sorte s pozno cvetočimi sortami iz drugih območij, čemur je nato sledila selekcija in nadaljnja križanja (Martínez-Gómez in sod. 2017). Za križanje so najprej poskusili uporabiti pozno cvetoči divji vrsti *P. bucharica* in *P. fenzliana*, a poskusi niso bili preveč uspešni. Uspelo jim je pridobiti pozno cvetoče rastline, vendar so bila za izboljšanje kakovosti semen potrebna številna povratna križanja, zaradi katerih je postal čas cvetenja ponovno zgodnji. Zaradi tega razloga so križanja z divjimi osebki bolj redko uporabljena praksa (Gradziel in Socias i Company 2017).

Čas cvetenja določene sorte je genetsko določen, do odstopanja prihaja zaradi okoljskih razmer. Čas cvetenja je kompleksna lastnost, ki jo nadzira večje število genov. Enega od genov za nadzor cvetenja, imenovanega *Lb* (angl. late blooming), so odkrili pri zelo pozno cvetoči sorti 'Tardy Nonpareil'. Pri tem so ugotovili, da se gen *Lb* deduje dominantno. Gen je verjetno nastal kot posledica spontane mutacije pri sorti 'Nonpareil'. Za boljše razumevanje uravnavanja časa cvetenja bi bile potrebne dodatne raziskave, saj vsi sodelujoči geni zaenkrat še niso poznani (Ballester in sod. 2001).

Ni še točno znano ali je čas cvetenja povezan z drugimi lastnostmi. Opazili so, da so pozno cvetoče rastline slabo rodne, kar bi bilo lahko povezano z višjimi temperaturami med cvetenjem, na katere mandelj ni prilagojen. Visoke temperature negativno vplivajo na razvoj cvetnih brstov in oblikovanje plodov, ker rastlina v tem obdobju ustvarja vegetativne popke. Konec poletja rastlina namreč vlaga več hranil in vode v nastanek vegetativnih brstov kot pa razvoj cvetov. Poleg tega sta pri višjih temperaturah čas cvetenja in obdobje opraševanja krajša (Gradziel in Socias i Company 2017).

7.2 Avtogamne sorte

Ena od bolj zaželenih lastnosti pri mandljih je samoopraševanje. Avtogamne sorte se oprašijo brez prisotnosti žuželk, tako da niso v tolikšni meri odvisne od vremenskih razmer v času cvetenja. V začetnih poskusih so mandelj križali z ožje sorodnimi avtogamnimi vrstami iz podrodu *Amygdalus*. Najprej so uporabili breskev zaradi enostavnosti križanja z mandljem. Prvo sorto mandlja imenovano 'Sweetheart', pridobljeno s križanjem z breskvijo, so uspešno pridobili v Kaliforniji leta 1976. Pri tem se je izkazalo, da se aleli, povezani z avtogamijo, uspešno dedujejo tudi na potomce (Gradziel in Socias i Company 2017).

Nekaj let pozneje so v Kaliforniji pri križanju uporabili divje vrste *P. mira*, *P. fenzliana* in *P. argentea*. Pri tem so morali nujno uporabiti mandlje, ki so homozigotni za sladka semena, saj imajo vse zgoraj našteje vrste grenka semena. Križanja so bila uspešna in pridobili so nove avtogamne sorte s sladkimi semeni (Gradziel in Socias i Company 2017).

Evropski žlahtniteljski programi so za križanje uporabili južno italijansko divjo vrsto *P. webbi*. V južnoitalijanski pokrajini Apulija so namreč opazili več avtogamnih rastlin *P. dulcis*, za katere so domnevali, da so nastale ob hibridizaciji s *P. webbi*. Po obsežnih raziskavah je bilo ugotovljeno, da avtogamni geni izvirajo iz mutacije pri *P. dulcis*. Prisotnost teh genov pri divjem *P. webbi* je posledica introgresije iz gojenih mandljev, saj v teh območjih vrsti rasteta ena ob drugi. Poleg tega genov, povezanih z avtogamijo, niso zaznali v populacijah *P. webbi* iz drugih območij (Balkan, Španija in izolirane populacije v južni Italiji). Avtogamno sorto 'Tuono' iz tega območja so uporabili za pridobitev večine

novih evropskih sort (Boškovc in sod. 2007). Danes obstaja več kot 20 avtogamnih sort mandljev (Gradziel in Socias i Company 2017).

8 PREGLED IZBRANIH SORT MANDLJA IN NJIHOVIH ZNAČILNOSTI

Od vseh pridelovalnih območij na svetu največ mandljevih jedrc pridelajo v ZDA, natančneje v Kaliforniji. Tamkajšnja pridelava predstavlja približno 50 % svetovne pridelave. Sledijo jugozahodno Azijske države z 20 % svetovne proizvodnje, Evropa s 15 % ter severna Afrika z 12 %. Pidelava v Avstraliji in južni Ameriki predstavlja le okoli 3 % svetovne pridelave (FAOSTAT 2019). V Evropi so največje proizvajalke mandljev Španija, Italija in Grčija. Najbolj zastopane sorte so 'Marcona', 'Desmayo Langueta', 'Ferragnès', 'Ferraduel', 'Soleta', 'Tardona' in 'Tuono' (Preglednica 2). Enake sorte gojijo tudi v severni Afriki, kjer so največje pridelovalke Maroko, Alžirija in Tunizija. Med južnoazijskimi državami so največje pridelovalke Iran, Turčija in Sirija. Na teh območjih so v preteklosti gojili drevesa mandlja pretežno iz semen, zato je tu še danes prisotna velika variabilnost v obliki in velikosti semen, zaradi česar jih je težko uvrstiti v določeno sorto. V Kaliforniji prevladujejo sorte s tanjšimi in mehkejšimi koščicami, kot so 'Nonpareil', 'Monterey', 'Carmel' in 'Butte' (Preglednica 2). Razlog za tako obsežno pridelavo je kombinacija ugodnih tal in podnebja ter tehnologije za intenzivno pridelavo. Uporabljajo namreč kombinacije izjemno produktivnih navzkrižno kompatibilnih sort, v sadovnjake pa pogosto postavljajo čebelje panje. Poslužujejo se tudi obsežne uporabe mehanizacije in namakalnih sistemov ter gnojil (Gradziel in Socias i Company 2017).

Preglednica 2: Najbolj zastopane sorte mandlja in njihove lastnosti (Gradziel in Socias i Company 2017; California almonds 2019; Fruits & vegetables 2019).

Ime sorte	Lastnosti	Čas cvetenja*	Rodnost	Masa semena (g)	Avtogamija
'Marcona'	semena velika in okrogle oblike, rahlo hrapava, izvorno iz Španije	začetek februarja	visoka	1,3	ne
'Desmayo Langueta'	semena podaljšana, gladka in zašiljena, izvorno iz Španije	januar	srednja	1,3	ne

‘Ferragnès’	semena precej velika, rahlo zašiljena in hrapava, izvorno iz Francije	februar-marec	visoka	1,4	ne
‘Ferraduel’	seme podolgovato in široko, izvorno iz Francije	februar-marec	visoka	1,3	ne
‘Soleta’	velika eliptična semena, izvorno iz Španije	februar-marec	visoka	1,3	da
‘Tardona’	majhna, rahlo zašiljena semena, izvorno iz Španije	april	visoka	0,8	da
‘Tuono’	velika zašiljena semena, izvorno iz Italije	konec februarja	visoka	1,3	da
‘Nonpareil’	semena rahlo podolgovata in ploščata, izvorno iz Kalifornije	konec februarja	visoka	1,4	ne
‘Monterey’	ozka in dolga semena, hrapave površine, izvorno iz Kalifornije	konec februarja	visoka	1,3	ne
‘Carmel’	semena ozka, rahlo hrapave površine, izvorno iz Kalifornije	konec februarja	visoka	1,2	ne
‘Butte’	majhna, bolj okrogla semena, izvorno iz Kalifornije	konec februarja	visoka	1,0	ne

*čas cvetenja velja za Španijo

Glede na pedoklimatske razmere v Sloveniji, slovenska sadjarska stroka vsakih nekaj let pripravi seznam sort, ki se jih priporoča za sajenje (Godec in sod. 2011). Sorte iz sadnega izbora so uvrščene v seznam A ali pa v seznam B. V sadni izbor iz leta 2014 so na seznam B umestili sorte ‘Tuono’, ‘Supernova’, ‘Nonpareil’, ‘Ferragnes’, ‘Texas’ in ‘Cristomorto’

(Godec in sod. 2015). Sorte iz seznama B so tržno manj zanimive in pri nas še neuveljavljene. Sem so uvrščene tudi sorte, ki pri nas niso bile še dovolj preizkušene. V seznam A ni uvrščene nobene sorte mandlja. Na seznam A uvrščamo tržno zanimive sorte, ki se preizkušajo že dalj časa in so dokazano kakovostne (Godec in sod. 2011).

9 ZAKLJUČEK

Mandelj je ena izmed najzgodnejših domesticiranih vrst sadnih dreves v rodovitnem polmesecu. V zadnjih letih je bilo na temo domestikacije in genetske raznolikosti mandlja narejenih veliko študij, a kljub temu ostaja njegov izvor še vedno nerazjasnjen. Ključnega pomena pri razumevanju izvora mandlja so natančne analize razširjenosti divjih sorodnikov mandlja. Obe teoriji domestikacije nista nujno medsebojno izključujoči. *P. dulcis* je najverjetneje jugozahodno azijskega porekla, trenutna porazdelitev pa je v veliki meri posledica človeških migracij. Velik vpliv pri nastanku mandlja so imele bližnje sorodne divje vrste. Domestikacija pri mandlju je vključevala ponavljajoče se genetske izmenjave udomačenih oblik z lokalnimi divjimi sorodniki, saj je hibridizacija med vrstami podrodu *Amygdalus* enostavna. Molekularne analize razkrivajo pot širjenja gojenega mandlja iz rodovitnega polmeseca v vzhodno Sredozemlje in nato na območje zahodnega Sredozemlja, v severno Ameriko in na koncu na južno poloblo.

Zaradi velike variabilnosti genotipov divjih mandljev je bila filogenija na podlagi morfologije večkrat vprašljiva. Z genetskimi raziskavami so prišli do bolj zanesljivih rezultatov, pri čemer so ugotovili, da je divja vrsta *P. kuramica* najbolj sorodna gojenemu *P. dulcis*. Čeprav je mnogo vrst ob domestikaciji izgubilo velik del genetske pestrosti, za mandelj to ne velja. Genetska pestrost gojenega mandlja je primerljiva tisti pri divjih vrstah. Ključni dejavnik za ohranjanje genske raznolikosti mandlja in diferenciacije med populacijami je bil pretok genov med gojenimi in divjimi oblikami, ki rastejo v neposredni bližini.

Mandelj je pomembna tržna vrsta, zato žlahtnitelji neprestano ustvarjajo izboljšane nove sorte. Najbolj zaželena lastnost novih sort je pozen čas cvetenja, saj omogoča gojenje mandlja v hladnejših kontinentalnih podnebjih. Čeprav je mandelj primarno avtosterilen, se zadnja leta še posebno posvečajo razvoju avtogamnih sort.

10 LITERATURA IN VIRI

Baldini M., Ban D., Bandelj D., Baruca Arbeiter A., Bučar-Miklavčič M., Butinar B., Cigić B., Ferenac M., Godena S., Gunde-Cimerman N., Hladnik M., Krapac M., Lukić M., Miklavčič Višnjevec A., Nečemer M., Ota A., Pikel V., Poklar Ulrih N., Prgomet Ž., Skrt M., Smole Možina S., Ulrih V., Valenčič V., Zgrablić B. 2015. Granatno jabolko (*Punica granatum* L.), žižola (*Ziziphus jujuba* Mill.), mandelj (*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb), navadna jagodičnica (*Arbutus unedo* L.) in navadni koprivovec (*Celtis australis* L.) v Istri. Koper, Univerzitetna založba Annales.

Ballester J., Socias i Company R., Arus P., De Vicente M.C. 2001. Genetic mapping of a major gene delaying blooming time in almond. *Plant Breeding* 120: 268–270.

Boškovc R.I., Tobutt K.R., Ortega E., Sutherland B.G., Godini A. 2007. Self- (in) compatibility of the almonds *P. dulcis* and *P. webbii*: detection and cloning of 'wild-type Sf' and new self-compatibility alleles encoding inactive S-RNases. *Molecular Genetics and Genomics* 278: 665–676.

Browicz K., Zohary D. 1996. The genus *Amygdalus* L. (Rosaceae): Species relationships, distribution and evolution under domestication. *Genetic Resources and Crop Evolution* 43: 229–247.

California almonds. <http://www.almonds.com/> (datum dostopa 18. 7. 2019).

Connell J.H., Snyder R.L. 1989. Sprinkler spacing affects almond frost protection. *California Agriculture* 43: 30–32.

Delplancke M., Alvarez N., Espíndola A., Joly H., Benoit L., Brouck E., Arrigo N. 2012. Gene flow among wild and domesticated almond species : insights from chloroplast and nuclear markers. *Evolutionary Applications* 5: 317–329.

Delplancke M., Alvarez N., Benoit L., Espíndola A., Joly H.I., Neuenschwander S., Arrigo N. 2013. Evolutionary history of almond tree domestication in the Mediterranean basin. *Molecular Ecology* 22: 1092–1104.

Delplancke M., Yazbek M., Arrigo N., Joly H., Alvarez N., Espíndola A. 2015. Combining conservative and variable markers to infer the evolutionary history of *Prunus* subgen. *Amygdalus* s. l. under domestication. *Genetic Resources and Crop Evolution* 63: 221–234.

Dicenta F., Garcia J.E. 1993. Inheritance of the kernel flavour in almond. *Heredity* 70: 308–312.

Doebley J.F., Gaut B.S., Smith B.D. 2006. The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell* 127: 1309–1321.

Encyclopedia Britannica. <https://www.britannica.com/> (datum dostopa 12. 7. 2019).

FAOSTAT. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (datum dostopa 12. 7. 2019).

Fernández i Martí A., Font i Forcada C., Kamali K., Rubio-Cabetas M.J., Wirthensohn M. 2015. Molecular analyses of evolution and population structure in a worldwide almond [*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb syn. *P. amygdalus* Batsch] pool assessed by microsatellite markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 62: 205–219.

Fruits & vegetables. <https://www.frutas-hortalizas.com/Fruits/Types-varieties-Almond.html> (datum dostopa 16. 7. 2019).

Godec B., Hudina M., Usenik V., Fajt N., Koron D., Solar A., Vesel V., Vrhovnik I., Kodrič, I. 2011. Sadni izbor za Slovenijo 2010. Ljubljana, Orbis.

Godec B., Hudina M., Usenik V., Koron D., Solar A., Vesel V., Stopar M. 2015. Sadni izbor za Slovenijo 2014. Ljubljana, Kmetijski inštitut Slovenije.

Gradziel T.M. 2009. Almond (*Prunus dulcis*) Breeding. V: Priyadarshan P.M.; Jain S.M. (ur). *Breeding Plantation Tree Crops: Temperate Species*. Springer: 1–31.

Gradziel T.M., Socias i Company R. 2017. Almonds: botany, production and uses. Oxfordshire, CABI International.

Halász J., Kodad O., Galiba G.M., Skola I., Ercisli S., Ledbetter C.A., Hegedűs A. 2019. Genetic variability is preserved among strongly differentiated and geographically diverse almond germplasm: an assessment by simple sequence repeat markers. *Tree Genetics & Genomes* 15: 1–13.

Ladizinsky G. 1998. Plant Evolution under Domestication. New York, Kluwer Academic Publishers.

Ladizinsky G. 1999. On the origin of almond. *Genetic Resources and Crop Evolution* 46: 143–147.

Martínez-Gómez P., Prudencio A.S., Gradziel T.M., Dicenta F. 2017. The delay of flowering time in almond: a review of the combined effect of adaptation, mutation and breeding. *Euphytica* 213: 1–10.

Shi S., Li J., Sun J., Yu J., Zhou S. 2013. Phylogeny and Classification of *Prunus* sensu lato (Rosaceae). *Journal of Integrative Plant Biology* 55: 1069–1079.

Socias i Company R., Alonso J.M., Kodad O., Gradziel T.M. 2012. Almond. V: Badenes M.L.; Byrne D.H. (ur). *Fruit Breeding, Handbook of Plant Breeding*. Springer, 697–728.

USDA Food Composition Databases. <https://ndb.nal.usda.gov/ndb/search/list> (datum dostopa 11. 7. 2019)

Väderstad. <https://www.vaderstad.com/en/know-how/basic-agronomy/soil-basics/> (datum dostopa 20. 8. 2019).

Velasco D., Hough J., Aradhya M., Ross-Ibarra J. 2016. Evolutionary Genomics of Peach and Almond Domestication. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 6: 3985–3993.

Yada S., Lapsley K., Huang G. 2011. A review of composition studies of cultivated almonds: Macronutrients and micronutrients. *Journal of Food Composition and Analysis* 24: 469–480.

Yazbek M.M. 2010. *Systematics of Prunus subgenus Amygdalus monograph and phylogeny*. Doktorska disertacija, Cornell University.

Zeinalabedini M., Khayam-Nekoui M., Grigorian V., Gradziel T.M., Martínez-Gómez P. 2010. The origin and dissemination of the cultivated almond as determined by nuclear and chloroplast SSR marker analysis. *Scientia Horticulturae* 125: 593–601.

Zohary D., Hopf M., Weiss E. 2012. *Domestication of Plants in the Old World: The Origin and Spread of Cultivated Plants in West Asia, Europe, and the Nile Valley*. New York, Oxford University Press Inc.

Zrig A., Mohamed H. Ben, Tounekti T., Khemira H., Serrano M., Valero D., Vadel A.M. 2016. Effect of rootstock on salinity tolerance of sweet almond (cv . Mazzetto). *South African Journal of Botany* 102: 50–59.