

EVALUACIÓN GENÉTICA DE CLONES DE OLIVO EN EL DESIERTO DE ATACAMA, CHILE

GENETIC EVALUATION OF OLIVE CLONES IN THE ATACAMA DESERT, CHILE

Freddy Mora^{1*}, Francisco Tapia², Antonio Ibacache², Elias Nunes-Martins¹ y Carlos Alberto-Scapim¹

¹Centro de Ciencias Agrarias, Departamentos de Agronomía y Zootecnia. Universidad Estatal de Maringá, Av. Colombo 5790, Bloco 32, CEP. 87020-900, Maringá, Paraná, Brasil. (morapoblete@gmail.com). ²Instituto de Investigaciones Agropecuarias, INIA, Ministerio de Agricultura. Colina San Joaquín s/n, La Serena, Apartado Postal 36-B, Chile. (ftapiac@inia.cl)

RESUMEN

El olivo (*Olea europaea* L.) es una especie económicamente importante para países con clima mediterráneo y ha sido una alternativa apropiada y útil para los sistemas agrícolas intensivos en las zonas áridas de Chile. Por este motivo, el objetivo del presente trabajo fue determinar los componentes de varianza, heredabilidad en sentido amplio y la predicción de valores genéticos usando técnicas Bayesianas, en veintiocho clones de olivo evaluados en el sur del Desierto de Atacama. Se usó el algoritmo de cadenas independientes para estimar las distribuciones de los parámetros a posteriori. El experimento de campo se estableció en 2000 y se monitorearon seis características cuantitativas en distintos periodos por seis años. Las estimaciones de heredabilidad y los intervalos de credibilidad (paréntesis) asociados fueron $H^2=0.50$ (0.38-0.61), 0.50 (0.38-0.61), 0.81 (0.74-0.86), 0.53 (0.42-0.64), 0.26 (0.14-0.40) y 0.44 (0.17-0.65) para la producción de frutos (2006), producción total de frutos (2003-2006), área de la sección del tronco (2006), productividad del árbol (2006), alternancia de la producción (2003-2006) y precocidad (2003). El avance genético por selección directa varió de 16 a 55% con una intensidad de selección de 28.6%. Las correlaciones de Pearson, calculadas entre los valores genéticos de la alternancia de producción y las características de producción, fueron negativas y significativas. La selección de clones de olivos para precocidad no generaría ningún efecto significativo en las características de producción. La moderada heredabilidad para producción de frutos, alternancia de producción y precocidad sugiere una respuesta positiva a la selección de clones de olivo en las condiciones ambientales del sur del desierto de Atacama.

Palabras clave: *Olea europaea* L., heredabilidad, inferencia Bayesiana, zonas áridas.

INTRODUCCIÓN

El olivo (*Olea europaea* L.), cultivado en gran escala en diversos países de clima subtropical mediterráneo, es un árbol frutal económicamente importante. Hay alrededor de 9.4 millones de

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.
Recibido: Septiembre, 2007. Aprobado: Julio, 2008.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 42: 777-786. 2008.

ABSTRACT

The olive (*Olea europaea* L.) is an economically important species for countries that have Mediterranean climate and has been an appropriate, useful alternative for intensive farming systems in the arid zones of Chile. For this reason, the objective of this study was to determine the components of variance, broad-sense heritability, and prediction of genetic values using the Bayesian techniques on twenty-eight olive clones in the southern part of the Atacama Desert. The algorithm of independent chains was used to estimate parameter distributions a posteriori. The field experiment was set up in 2000, and during six years six quantitative traits were monitored in different periods. Estimations of heritability and associated credibility intervals (parentheses) were $H^2=0.50$ (0.38-0.61), 0.50 (0.38-0.61), 0.81 (0.74-0.86), 0.53 (0.42-0.64), 0.26 (0.14-0.40), and 0.44 (0.17-0.65) for fruit production (2006), total fruit production (2003-2006), area of trunk cross section (2006), tree productivity (2006), alternation of production (2003-2006), and precocity (2003). Genetic advance by direct selection varied from 16 to 55% with a selection intensity of 28.6%. Pearson correlations, calculated between genetic values of alternation of production and production traits, were negative and significant. Selection of olive clones for precocity would not generate any significant effect on production traits. Moderate heritability for fruit production, alternation of production, and precocity suggest a positive response to the selection of olive clones under the environmental conditions of the southern part of the Atacama desert.

Key words: *Olea europaea* L., heritability, Bayesian inference, arid zones.

INTRODUCTION

Olives (*Olea europaea* L.), cultivated on a large scale in several subtropical Mediterranean climate countries, is an economically important fruit tree. Around 9.4 million ha are cultivated under olives, producing 1.5 million t of table olives and 16 million t for oil (Vossen, 2007). Of the world production, 90% comes from the Mediterranean Sea basin (Aydinalp *et al.*, 2004; La Rosa *et al.*, 2003),

ha de olivos, que producen 1.5 millones t de aceitunas para mesa y 16 millones t para aceite (Vossen, 2007). El 90% de la producción mundial de aceitunas proviene de la cuenca del mar Mediterráneo (Aydinalp *et al.*, 2004; La Rosa *et al.*, 2003), y su cultivo se ha expandido como alternativa agronómica en Argentina, Australia, Brasil, Chile, México, Sudáfrica y Estados Unidos. En América, el olivo se introdujo para producir aceitunas de mesa, extraer aceite y propósitos ornamentales.

Los árboles de olivo tienen alta tolerancia a condiciones ambientales con largos períodos sin precipitaciones (Tognetti *et al.*, 2004). Los olivos se han cultivado en diversas condiciones climáticas, desarrollando una amplia adaptabilidad, desde las tierras secas con diferentes condiciones de suelo a montañas con alta humedad ambiental (Sofó *et al.*, 2004); aunque presentan diferencias locales en la producción de frutos (Lavee *et al.*, 2003; Levin and Lavee, 2005).

En Chile, las zonas desérticas, áridas y semiáridas abarcan 30 millones ha, aproximadamente 40% del total del país. En estas zonas extremadamente pobres en productividad (Ormazábal, 1991), el cultivo del olivo ha sido una alternativa útil para los sistemas agrícolas intensivos. La industria chilena del aceite y aceitunas proviene de dichas zonas y depende del riego para asegurar su producción.

Los agricultores de la región están considerando aumentar el número de plantaciones comerciales manejadas intensivamente para desarrollar la industria olivícola que enfrenta un mercado en crecimiento. En consecuencia, la estación experimental del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA) en la región administrativa de Atacama, recolecta y conserva germoplasma de olivo mediante cultivares, variedades, semillas y material vegetativo, para su continua evaluación y atender las necesidades de los agricultores.

La correcta estimación de los componentes de varianza y de los valores genotípicos son aspectos claves en el mejoramiento de características de importancia económica (Cadena-Meneses y Castillo-Morales, 2000a, 2000b). Las estimaciones de componentes de varianza se pueden obtener con el método de la máxima verosimilitud restringida (REML) y las predicciones genéticas con la mejor predicción lineal insesgada (BLUP), metodologías preferidas cuando el conjunto de datos presenta pérdidas de información (Cadena-Meneses y Castillo-Morales, 2000a; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003; Sánchez-Vargas *et al.*, 2004).

La selección clonal de olivos podría ser una importante y valiosa estrategia para la producción de aceitunas en el sur del desierto de Atacama, pero el conjunto de datos agronómicos de los ensayos clones son usualmente desbalanceados, por tanto, el

and cultivation has expanded as a production alternative in Argentina, Australia, Brazil, Chile, México, South Africa and the United States. In América, the olive was introduced to produce table olives and olive oil, as well as for ornamental purposes.

Olive trees are highly tolerant to environmental conditions in which long rainless periods occur (Tognetti *et al.*, 2004). Olives have been cultivated in diverse climatic conditions, in which they have developed broad adaptability, from dry lands with different soil conditions to mountains with high environmental humidity (Sofó *et al.*, 2004), although there are local differences in fruit production (Lavee *et al.*, 2003; Levin and Lavee, 2005).

In Chile, desert, arid and semiarid zones cover 30 million ha, approximately 40% of the country's total area. These areas, extremely poor in productivity (Ormazábal, 1991), olive cultivation has been a useful alternative for intensive agricultural systems. Production for the Chilean olive oil and olive industry comes from these areas and depends on irrigation to assure production.

Farmers of the region are considering increasing the number of commercial plantations under intensive management to develop the olive industry that faces a growing market. Consequently, the experimental station of the Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA) in the Atacama administrative region collects and preserves olive germplasm in the form of seeds and vegetative material from cultivars and varieties for continuous evaluation and to respond to the needs of the farmers.

The correct estimation of the components of variance and of the genotypic values is a key aspect in improving economically important traits (Cadena-Meneses and Castillo-Morales, 2000a, 2000b). Estimations of variance components can be obtained with the method of restricted maximum likelihood (REML), and genetic predictions with the best unbiased linear prediction (BLUP); these methods are preferred when there are information gaps in the data set (Cadena-Meneses and Castillo-Morales, 2000a; Domínguez-Viveros *et al.*, 2003; Sánchez-Vargas *et al.*, 2004).

Selection of olive clones can be a valuable, important strategy for the production of olives in southern Atacama desert, but the set of agronomic data from clone tests are usually unbalanced; therefore, statistical analyses should be performed with appropriate techniques, such as the Bayesian procedure of the REML/BLUP estimation/prediction methodology. Bayesian methods, an alternative to REML/BLUP estimation/prediction methods (Blasco, 2001; Cadena-Meneses and Castillo-Morales, 2000b),

análisis estadístico debe ser realizado con las técnicas apropiadas, como el procedimiento Bayesiano o la metodología de estimación/predicción REML/BLUP. Los métodos Bayesianos, una alternativa a los métodos de estimación/predicción REML/BLUP (Blasco, 2001; Cadena-Meneses y Castillo-Morales, 2000b), son usados en programas de mejoramiento para estimar parámetros genéticos de características de interés económico (Cappa y Cantet, 2006; Mora y Arnhold 2006; Mora *et al.*, 2007a). Las técnicas Bayesianas usan métodos derivados de las Cadenas de Markov (Monte-Carlo Markov Chain: MCMC) como el algoritmo de Gibbs, que es el método más usado en los programas de mejoramiento (Van Tassell y Van Vleck, 1996). Las ventajas de los procedimientos Bayesianos en el análisis de experimentos genéticos han sido enfatizadas por Blasco (2001), Faria *et al.* (2007) y Baudouin *et al.* (2004). Según Shoemaker *et al.* (1999), las técnicas Bayesianas ofrecen un enfoque más directo en el análisis de experimentos genéticos, permiten la incorporación de información *a priori* de los parámetros, enriqueciendo el proceso de inferencia, y pueden proveer una interpretación más directa de los resultados. Mediante los métodos MCMC, la inferencia Bayesiana permite conformar intervalos de confianza (llamados de credibilidad en el enfoque Bayesiano) para los parámetros genéticos, un aspecto que puede ser limitante en la inferencia clásica (Nogueira *et al.*, 2003; Mora y Arnhold, 2006).

Al igual que las estrategias de evaluación que incorporan las metodologías REML/BLUP, considerados métodos óptimos para un conjunto de datos con observaciones perdidas (Cadena-Meneses y Castillo-Morales, 2000a y 2000b; Mora y Scapim, 2007), la metodología Bayesiana ofrece una herramienta importante de inferencia científica en la evaluación genética ya que, además, considera la variabilidad en todos los parámetros del modelo (Wright *et al.*, 2000; Cadena-Meneses y Castillo-Morales, 2000a).

Parte de la estrategia adoptada dentro del programa de mejoramiento en la región administrativa de Atacama incluye evaluar material propagado vegetativamente del banco de germoplasma del INIA. El entendimiento del control genético de características agronómicas y la asociación entre los caracteres (con fines de selección genética) podría generar un conjunto de datos agronómicos útiles para el avance del programa de mejoramiento del olivo en la región administrativa de Atacama. Así, la hipótesis fue que hay variabilidad genética significativa en olivo, en distintas características de interés agronómico, la cual puede ser utilizada con fines de mejoramiento en las condiciones áridas del norte de Chile. Por tanto, el objetivo del presente trabajo fue estimar los

are used in plant breeding programs to estimate genetic parameters of traits that are of economic interest (Cappa and Cantet, 2006; Mora and Arnhold, 2006; Mora *et al.*, 2007a). Bayesian techniques use methods derived from Markov chains (Monte-Carlo Markov Chain: MCMC), such as the Gibbs algorithm, which is the most used method in breeding programs (Van Tassell and Van Vleck, 1996). The advantages of Bayesian procedures in the analysis of genetic experiments have been emphasized by Blasco (2001), Faria *et al.* (2007), and Baudouin *et al.* (2004). According to Shoemaker *et al.* (1999), Bayesian techniques offer a more direct approach in the analysis of genetic experiments; they allow incorporation of a priori parameter information, enriching the inference process, and they can provide a more direct interpretation of the results. Using MCMC methods, Bayesian inference allows determination of confidence intervals (referred to as credibility in the Bayesian approach) for genetic parameters, an aspect that can limit classical inference (Nogueira *et al.*, 2003; Mora and Arnhold, 2006).

Like the evaluation strategies that incorporate REML/BLUP methodologies, which are considered optimal methods for a data set with information gaps (Cadena-Meneses and Castillo-Morales, 2000a and 2000b; Mora and Scapim, 2007), the Bayesian methodology offers an important scientific inference tool for genetic evaluation since it also considers variability in all of the parameters of the model (Wright *et al.*, 2000; Cadena-Meneses and Castillo-Morales, 2000a).

Part of the strategy adopted by the breeding program in the administrative region of Atacama includes assessing vegetatively propagated material from the INIA germplasm bank. Understanding genetic control of agronomic traits and the association among traits (for genetic selection) could generate a set of useful agronomic data for advancement of the olive breeding program in the Atacama administrative region. Thus, we hypothesized that there is significant genetic variability in different olive traits of agronomic interest which can be used for the purpose of improvement in the arid conditions of northern Chile. Therefore, the objective of this study was, through the use of Bayesian techniques, to estimate the genetic parameters of variance components, heritability, and prediction of genetic values for agronomic traits in 28 olive clones from the Atacama Desert, Chile.

MATERIALS AND METHODS

Site and plant material

The field test was set up in INIA's Huasco experimental station, located in the Province of Huasco (20° 34' S, 70° 47' W, altitude

parámetros genéticos de componentes de varianza, heredabilidad y predicción de valores genéticos para características agronómicas en 28 clones de olivo, mediante técnicas Bayesianas, en el sur del Desierto de Atacama, Chile.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localidad y material vegetal

El ensayo de campo se estableció en la estación experimental de Huasco, del INIA, localizada en la Provincia de Huasco (28° 34' S, 70° 47' O, y 453 m de altitud) en la región administrativa de Atacama, Chile. De acuerdo con la clasificación de Köppen (1923), el clima en esta zona es clasificado como tipo Bw, con una precipitación promedio anual de 21 mm en el invierno. La temperatura promedio es 16 °C, y la humedad relativa promedio 63%.

Las poblaciones de estudio se obtuvieron de estacas recolectadas de 28 árboles que corresponden a material agronómico apropiado para la producción comercial de aceitunas de mesa. El efecto debido a los clones fue considerado como aleatorio, ya que corresponden a una muestra aleatoria del material biológico mantenido en el banco de germoplasma del INIA, en la estación experimental de Huasco. Este procedimiento es parte de una estrategia de mejoramiento implementada por INIA para evaluar los clones y su capacidad combinatoria.

Diseño y manejo

El ensayo se estableció en el 2000 usando un diseño de bloques completos al azar con 28 tratamientos (clones) y 16 repeticiones en un esquema de un árbol por parcela. Los árboles se plantaron manualmente a un espaciamiento de 8×4 m. El riego fue por goteo para la aplicación de nutrientes y necesidades hídricas (Orgaz y Fereres, 1999; Chartzoulakis *et al.*, 1999). Las necesidades de agua se determinaron usando datos locales de evaporación de bandeja. El manejo agronómico del ensayo fue el reportado por Tous *et al.* (1998).

Características cuantitativas

Durante los seis años del estudio se evaluaron las siguientes características: producción de frutos (kg árbol⁻¹) en el 2006 (P2006); producción acumulada de frutos (kg árbol⁻¹), en 2003-2006 (PA); área de la sección transversal del tronco (cm²) en el 2006 (ASTT), que es una medida del vigor de los árboles (Tous *et al.*, 1998) y se calculó usando el perímetro del tronco a 20 cm del nivel del suelo; productividad del árbol (kg cm²), medida como el cociente PA/ASTT, de acuerdo con Tous *et al.* (1998); alternancia de la producción (AP), cuyo valor por árbol se midió usando los datos de producción de 2003 a 2006 con el siguiente índice:

$$AP = \left(\frac{1}{(n-1)} \right) \left\{ \frac{|(a_2 - a_1)|}{a_1 + a_2} + \frac{|(a_3 - a_2)|}{a_2 + a_3} \Lambda + \frac{|(a_n - a_{n-1})|}{a_{n-1} + a_n} \right\}$$

453 m) in the administrative region of Atacama, Chile. According to the Köppen (1923) climate classification, the climate of the zone is type Bw, with average annual precipitation of 21 mm in the winter. Average temperature is 16 °C, and average relative humidity is 63%.

The populations under study were obtained from cuttings collected from 28 trees corresponding to agronomic material appropriate for commercial production of table olives. The effect due to clones was considered random since they belong to a random sample of biological material kept in the INIA germplasm bank at the Huasco experimental station. This procedure is part of an improvement strategy implemented by INIA to evaluate clones and their combining capacity.

Design and management

The test was set up in 2000 using a complete random blocks design with 28 treatments (clones) and 16 replications in a scheme of one tree per plot. The trees were planted manually spaced at 8×4 m. Drip irrigation was used for application of nutrients and water needs (Orgaz and Fereres, 1999; Chartzoulakis *et al.*, 1999). Water needs were determined using local evaporation tank data. Agronomic management of the test was that reported by Tous *et al.* (1998).

Quantitative characteristics

During the six-year study, the following characteristics were assessed: fruit production (kg tree⁻¹) in 2006 (P2006), accumulated fruit production (kg tree⁻¹) in 2003-2006 (PA), area of the trunk cross section (cm²) in 2006 (ASTT), which is a measure of tree vigor (Tous *et al.*, 1998). ASTT was calculated using the trunk perimeter 20 cm above ground level; tree productivity (kg cm²) was measured as the quotient PA/ASTT, following Tous *et al.* (1998). Alternation of production (AP) was measured per tree using production data from 2003 to 2006 with the following index:

$$AP = \left(\frac{1}{(n-1)} \right) \left\{ \frac{|(a_2 - a_1)|}{a_1 + a_2} + \frac{|(a_3 - a_2)|}{a_2 + a_3} \Lambda + \frac{|(a_n - a_{n-1})|}{a_{n-1} + a_n} \right\}$$

where n is the number of years under evaluation and $a_1, a_2, a_3, \dots, a_{n-1}$ is the fruit production per tree (kg tree⁻¹) evaluated during four agricultural seasons; production precocity (P), evaluated in the initial production season (2003) as a binary characteristic considering the absence or presence of a given level of production at 3 years: 0=trees that did not commercially produce fruits (production below 5 kg tree⁻¹); 1=trees with production greater or equal to 5 kg tree⁻¹ (Tous *et al.*, 1998).

Statistical analysis and genetic parameters

Bayesian analysis was used to examine variance components, genetic values, and broad-sense heritability for all of the quantitative traits mentioned. To obtain a posteriori distributions

donde, n es el número de años en evaluación y $a_1, a_2, a_3, \dots, a_{n-1}$ es la producción de frutos por árbol (kg árbol⁻¹) evaluados durante cuatro temporadas agrícolas; y precocidad de la producción (P), evaluada en la temporada inicial de producción (2003), como una característica binaria considerando la ausencia o presencia de un determinado nivel de producción a los 3 años: 0=árboles que no produjeron frutos comercialmente (producción menor a 5 kg árbol⁻¹); 1= árboles con producción mayor o igual a 5 kg árbol⁻¹ (Tous *et al.*, 1998).

Análisis estadístico y parámetros genéticos

Se usó el análisis Bayesiano para examinar componentes de varianza, valores genéticos y la heredabilidad en sentido amplio para todas las características cuantitativas mencionadas. Para obtener las distribuciones *a posteriori* de los parámetros se usó el algoritmo de Cadenas Independientes (Wolfinger y Kass, 2000), variante de los métodos MCMC (Markov-Chain Monte Carlo). Cada distribución *a posteriori* de la heredabilidad se caracterizó en función del promedio, mediana, moda e intervalos de credibilidad. Los componentes de varianza y valores genéticos se caracterizaron mediante el promedio *a posteriori*. Para este análisis se usó el procedimiento MIXED, con la opción PRIOR (SAS Institute, 1996). Adicionalmente, se usó la macro GLIMMIX% (Wolfinger y O'Connell, 1993) para ajustar un modelo logístico (distribución binomial y función de ligación logit) en la característica precocidad de la producción.

Se consideraron distribuciones *a priori* informativas de los componentes de varianza (distribución Gama Inversa), de acuerdo con Cadena-Meneses y Castillo-Morales (2000b). Las muestras *a posteriori* se analizaron con el procedimiento UNIVARIATE (SAS Institute, 1996). La moda de cada distribución *a posteriori* de la heredabilidad se determinó de acuerdo al procedimiento de densidad de Kernel, calculada con SAS/INSIGHT (SAS, 1996).

La heredabilidad en sentido amplio (H^2) se calculó para cada característica usando el cociente entre la varianza genética y fenotípica (Dhanai *et al.*, 2003):

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2}$$

donde, σ_g^2 y σ_e^2 son la varianza genética y residual. Para examinar la significancia estadística del efecto genotípico (clones) se usó el criterio de información de desviación (DIC):

$$DIC = \bar{D} + pD = D(\bar{\theta}) + 2pD$$

donde, \bar{D} corresponde al promedio *a posteriori* de -2 Logaritmo (verosimilitud); pD es el número efectivo de parámetros del modelo. Para este análisis Bayesiano se usó el programa WinBugs 1.4 (Spiegelhalter *et al.*, 2002).

Se calcularon coeficientes de correlación de Pearson entre los promedios *a posteriori* de los valores genéticos de cada característica

de los parámetros, the independent chains algorithm (Wolfinger and Kass, 2000) was used; this is a variant of the MCMC (Monte Carlo Markov-Chain). Each a posteriori distribution of heritability was characterized in function of the average, median, mode and credibility intervals. Variance components and genetic values were characterized with the *a posteriori* average. For this analysis the MIXED procedure with the PRIOR option (SAS institute, 1996) was used. In addition, the macro GLIMMIX% (Wolfinger and O'Connell, 1993) was used to fit the logistic model (binomial distribution and logit link function) in the characteristic production precocity.

Informative *a priori* distributions of the variance components (inverse gamma distribution) were considered following Cadena-Meneses and Castillo-Morales (2000b). *A posteriori* samples were analyzed with the UNIVARIATE procedure (SAS Institute, 1996). The mode of each a posteriori heritability distribution was determined following the Kernel density procedure, calculated with SAS/INSIGHT (SAS, 1996).

Broad-sense heritability (H^2) was calculated for each trait using the quotient between genetic variance and phenotypic variance (Dhanai *et al.*, 2003):

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2}$$

where σ_g^2 and σ_e^2 are the genetic and residual variances. To examine the statistical significance of the effect of genotype (clones), deviance information criteria (DIC) were used:

$$DIC = \bar{D} + pD = D(\bar{\theta}) + 2pD$$

where \bar{D} is the *a posteriori* average of -2 logarithm (likelihood); pD is the actual number of parameters of the model. For this Bayesian analysis, the WinBugs 1.4 (Spiegelhalter *et al.*, 2002) software was used.

Pearson correlation coefficients were calculated between *a posteriori* averages of the genetic values of each trait ($n=28$) to examine their magnitude of genetic association, following Agrawal *et al.* (2004). Dispersion matrixes were constructed with clone classes to establish differences in genotypic grouping (Gonçalves *et al.*, 2005).

RESULTS AND DISCUSSION

The estimations resulting from *a posteriori* distributions of variance components and heritability (H^2) are presented in Table 1. The model that incorporates the effect due to clones exhibited the lowest DIC value, indicating the existence of genetic variability in all of the studied traits.

Our study confirms the actual convergence of the stochastic chains generated by the algorithm of

(n=28) para examinar la magnitud de asociación genética entre éstas, según Agrawal *et al.* (2004). Se construyeron matrices de dispersión con las clasificaciones de clones, para establecer las diferencias en el ordenamiento genotípico (Gonçalves *et al.*, 2005).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las estimaciones provenientes de las distribuciones *a posteriori* de los componentes de varianza y la heredabilidad (H^2) se presentan en el Cuadro 1. El modelo que incorpora el efecto debido a los clones evidenció el menor valor DIC, indicando la existencia de variabilidad genética en todas las características estudiadas.

En el presente estudio se confirma la efectiva convergencia de las cadenas estocásticas generadas por el algoritmo de cadenas independientes (Heidelberger y Welch, 1983). Este resultado era esperado ya que, según Wolfinger y Kass (2000), el algoritmo de cadenas independientes es bastante flexible para dar convergencia a la cadena de muestras *a posteriori*, siendo ventajoso respecto a los métodos MCMC tradicionales como el algoritmo de Gibbs.

Las características agronómicas mostraron heredabilidad moderada a alta. El crecimiento vegetativo (medido como el área de la sección transversal del tronco) tuvo el mayor valor de heredabilidad, pero la alternancia de producción tuvo el valor más bajo, esto es, poco heredable; la precocidad de la producción fue moderadamente heredable. El parámetro de dispersión del modelo logístico ajustado para el análisis Bayesiano fue 0.97 indicando un ajuste adecuado (Myers *et al.*, 2002). La producción de frutos en 2006, la producción acumulada y la productividad tuvieron valores moderadamente heredables y similares (cerca de 50%). La magnitud de la heredabilidad encontrada en esta población de mejoramiento reveló una situación favorable para la selección de clones de olivo, que podría resultar en ganancias genéticas importantes si

independent chains (Heidelberger and Welch, 1983). This result was expected since, according to Wolfinger and Kass (2000), the independent chain algorithm is flexible enough to produce convergence in the chain of *a posteriori* samples; this makes it advantageous over traditional MCMC methods such as the Gibbs algorithm.

Agronomic traits exhibited moderate to high heritability. Vegetative growth (measured as the area of the trunk cross section) had the highest heritability value, but alternation of production had the lowest value; that is, it is not highly heritable; production precocity was moderately heritable. The logistic model dispersion parameter, adjusted for Bayesian analysis, was 0.97, indicating an adequate fit (Myers *et al.*, 2002). Fruit production in 2006, accumulated production, and productivity had similar moderately heritable values (close to 50%). The magnitude of heritability found in this breeding population revealed a favorable situation for the selection of olive clones that could result in major genetic gains if this selected material were used in the selection cycles. The heritability values obtained in a single site are useful for understanding the genetic architecture of the breeding population when studying its variability and response to selection in specific environmental conditions (Zamudio *et al.*, 2002).

Prediction of genetic effects (additive and non-additive) for the eight best olive clones (28.6% selection intensity) is shown in Table 2. Clone classification in function of the *a posteriori* average of each genetic value (based on a Bayesian prediction, via the independent chains algorithm) depended on the analyzed trait. Thus, clones were identified that respond well to selection for diverse agronomic characteristics: clone I39 had a good response for precocity, fruit production in 2006, accumulated production, trunk cross section area, and alternation of

Cuadro 1. Estimaciones *a posteriori* de componentes de varianza (genética: σ_g^2 , residual: σ_ϵ^2 y fenotípica: σ_p^2) y heredabilidad en sentido amplio (H^2), para seis características agronómicas evaluadas en 28 clones de árboles de olivos, en el Desierto de Atacama, Chile.

Table 1. *A posteriori* estimation of variance components (genetic: σ_g^2 , residual: σ_ϵ^2 , and phenotypic: σ_p^2) and broad-sense heritability (H^2), for six agronomic traits evaluated in 28 olive clones in the Atacama Desert, Chile.

Variables	Componentes de varianza			Heredabilidad (H^2)				
	σ_g^2	σ_ϵ^2	σ_p^2	Promedio	Mediana	Moda	Límite inferior	Límite superior
Precocidad de la producción	0.8310	0.9717	1.8027	0.432	0.444	0.475	0.171	0.646
Producción acumulada (2003-2006)	2451.4	2447.1	4898.5	0.494	0.495	0.491	0.378	0.608
Área de la sección transversal del tronco	9822.4	2281.6	12104.0	0.806	0.809	0.812	0.742	0.863
Alternancia de la producción	0.0109	0.0305	0.0413	0.259	0.257	0.240	0.135	0.395
Productividad del árbol	0.0423	0.0371	0.0793	0.526	0.527	0.525	0.418	0.636
Producción de aceitunas (2006)	473.83	466.70	940.52	0.497	0.498	0.497	0.381	0.611

este material seleccionado fuera usado en los ciclos de selección. Los valores de heredabilidad obtenidos en un único sitio son útiles para entender la arquitectura genética de la población de mejoramiento, al estudiar su variabilidad y respuesta a la selección en condiciones ambientales específicas (Zamudio *et al.*, 2002).

La predicción de efectos genéticos (aditivos y no aditivos) para los mejores ocho clones de olivo (28.6% de intensidad de selección) se muestra en el Cuadro 2. La clasificación clonal realizada en función del promedio *a posteriori* de cada valor genético (con base en una predicción Bayesiana, vía algoritmo de Cadenas Independientes) dependió de la característica analizada. Así, se identificaron clones que responden bien a la selección para diversas características agronómicas: el clon I39 tuvo una buena respuesta para precocidad, producción de frutos en 2006, producción acumulada, área de la sección transversal del tronco y alternancia de producción. Otros clones con respuesta satisfactoria, al considerar las características de producción, fueron I10 e I8. La predicción de la respuesta a la selección, considerando la selección directa de los ocho mejores clones de esta población de mejoramiento, varió de 16.3% a 55.4%. La precocidad de producción presentó el mayor avance genético y la alternancia de producción el menor.

Los gráficos de dispersión con la clasificación genética para las características analizadas se muestran en la Figura 1. Esta clasificación se hizo usando la predicción Bayesiana de los valores genéticos de los clones. Además, las líneas ajustadas a la dispersión de los datos proporcionan una medida de asociación entre el ordenamiento (clasificación) de los genotipos. Los valores de correlación variaron de -0.67 a 0.72 . La alternancia de producción mostró una correlación

production. Other clones with satisfactory response, considering production traits, were I10 and I8. The prediction of response to selection, considering direct selection of the eight best clones of this improvement population, varied from 16.3% to 55.4%. Production precocity had the greatest genetic advance and the lowest alternation of production.

The dispersion graphs with the genetic classification for the analyzed traits are shown in Figure 1. This classification was done using Bayesian prediction of the genetic values of the clones. In addition, the lines, adjusted to the data dispersion, provide a means of association within groups (classification) of genotypes. Correlation values varied from -0.67 to 0.72 . Alternation of production exhibited negative correlation with most of the traits, and the significant estimations of correlation varied from -40.41 to -0.67 ($p \leq 0.05$).

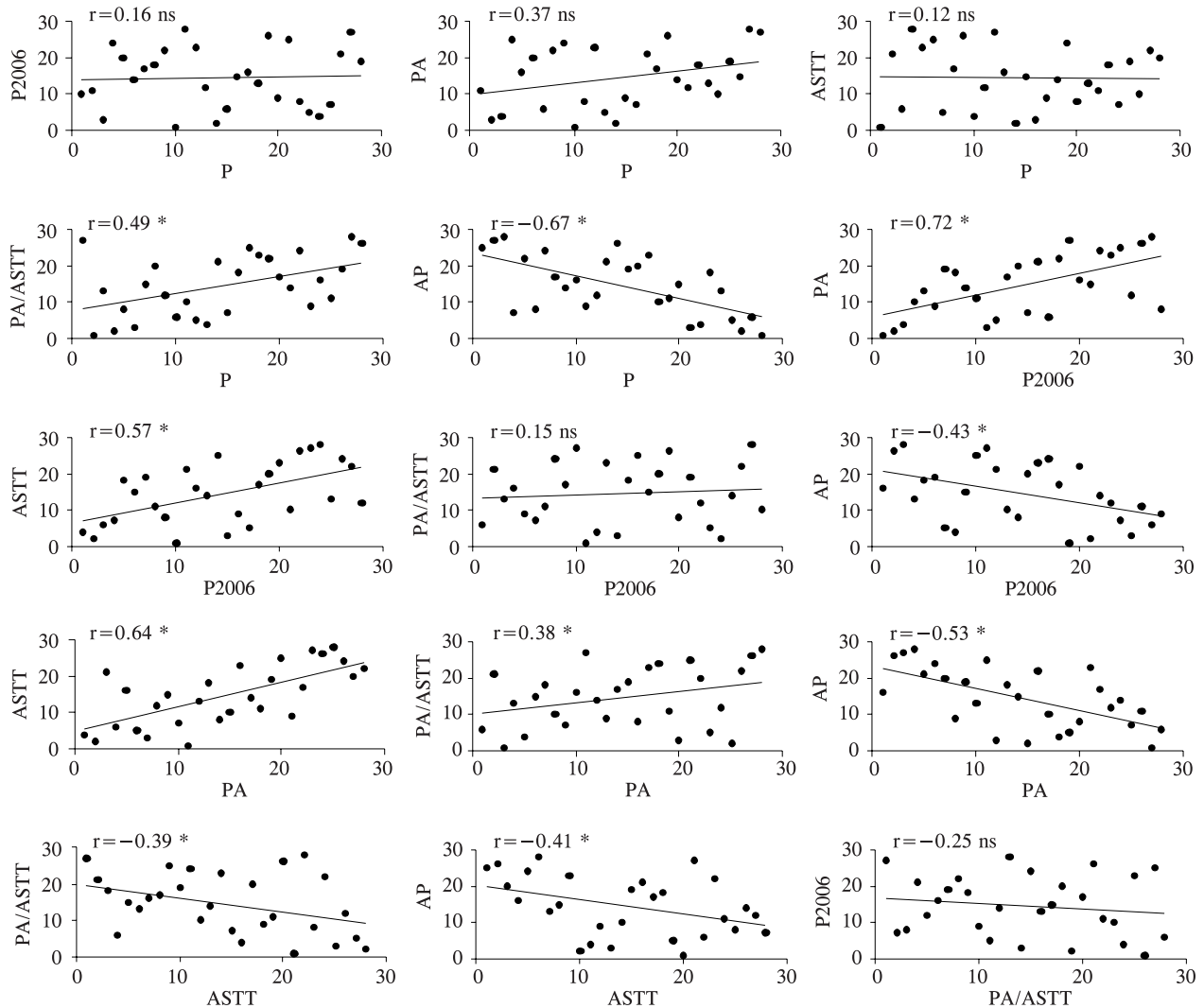
Pearson correlations between production precocity and production characteristics (in 2006 and accumulated), precocity and vegetative growth (ASTT) were not statistically different from zero (Figure 1). In spite of major genetic variability for precocity ($H^2=0.432$), the poor genetic association with production traits may harm plantations aiming to elevate production by planting early individuals. These results coincide with those obtained by Pritsa *et al.* (2003) and Tous *et al.* (1998), who also underline the importance of finding olive genotypes with the ability to produce fruits at an early age. At the same time, the olive genotype should be preferably early but economically viable (Tous *et al.*, 1998) since the cost of establishing a plantation of this crop is normally high, and olive trees are cultivated in sites requiring high production costs.

Cuadro 2. Respuesta a la selección (RS) promedio por selección directa, con 28.6% de intensidad de selección, y la predicción de valores genéticos (VG) para seis características agronómicas evaluadas en ocho clones superiores de olivo, en el Desierto de Atacama, Chile.

Table 2. Average selection response (RS) by direct selection with 28.6% selection intensity and prediction of genetic values (VG) for six agronomic traits in eight superior olive clones evaluated in the Desert of Atacama, Chile.

Clon	P (VG)	Clon	PA (VG)	Clon	ASTT (VG)	Clon	AP (VG)	Clon	PA/ASTT (VG)	Clon	P2006 (VG)
I24	0.91	I10	111.09	I24	240.85	I39	-0.14	I1	0.53	I10	47.34
I39	0.78	I8	68.66	I8	185.50	I1	-0.12	I44	0.24	I8	30.38
I1	0.77	I1	62.44	I15	143.83	I8	-0.09	I45	0.21	I39	25.90
I44	0.58	I39	42.20	I10	116.56	I24	-0.08	I41	0.20	I23	23.80
I35	0.45	I41	37.31	I29	66.14	I29	-0.07	I42	0.17	I32	12.79
I45	0.36	I29	27.88	I39	62.74	I25	-0.07	I10	0.13	I11	12.19
I29	0.30	I15	25.42	I23	48.98	I35	-0.06	I11	0.09	I46	9.95
I17	0.29	I40	24.77	I28	36.68	I15	-0.06	I35	0.09	I4	9.39
Promedio VG	0.63		141.37		246.58		0.53		0.61		62.84
RS (%)	55.4		35.3		45.7		16.3		34.1		34.2

P = precocidad de la producción; PA = producción acumulada (2003-2006); ASTT = área de la sección transversal del tronco; AP = alternancia de la producción; PA/ASTT = productividad del árbol; P2006 = producción de aceitunas en 2006.



P = precocidad de la producción; PA = producción acumulada (2003-2006); ASTT = área de la sección transversal del tronco; AP = alternancia de la producción; PA/ASTT = productividad del árbol; P2006 = producción de aceitunas en 2006.

Figura 1. Gráficos de dispersión con la clasificación de los clones, de la predicción Bayesiana, para las características en análisis. * Correlación de Pearson (R) es significativamente diferente de cero ($p \leq 0.05$; t-student); ns: no significativa.

Figure 1. Graphs of dispersion with clone ranking resulting from Bayesian prediction for the traits under analysis. * Pearson correlation (R) is significantly different from zero ($p \leq 0.05$; t-student); ns: not significant.

negativa con la mayoría de las características y las estimaciones significativas de correlación variaron de -0.41 a -0.67 ($p \leq 0.05$).

Las correlaciones de Pearson entre la precocidad de producción y las características de producción (en 2006 y acumulada), y crecimiento vegetativo (ASTT), no fueron estadísticamente diferentes de cero (Figura 1). A pesar de una variabilidad genética importante para la precocidad ($H^2=0.432$) la pobre asociación genética con las características de producción puede ser perjudicial para que las plantaciones posean una elevada producción al componerse de individuos precoces. Estos resultados coinciden con los obtenidos

In spite of the weak association between precocity and production, according to the prediction of genetic values (Table 2), there are clones that could be valuable for obtaining high-yielding early individuals. Combined selection would be a coincidental alternative with the establishment of cost-effective agricultural systems based on selection of early genotypes with high accumulated production, according to León *et al.* (2004).

Estimations of Pearson correlation coefficients between alternate bearing and precocity, production in 2006, accumulated production and vegetative growth are important for indirect selection of traits of economic interest; that is, the negative correlation

por Pritsa *et al.* (2003) y Tous *et al.* (1998), quienes también señalaron la importancia de encontrar genotipos de olivo con habilidad para producir frutos a una edad temprana. A su vez, el genotipo de olivo debería ser preferentemente precoz pero económicamente viable (Tous *et al.*, 1998) ya que el costo de establecimiento de una plantación con este cultivo es normalmente alto, y los árboles de olivo son cultivados en sitios con costo elevado.

A pesar de la débil asociación entre precocidad y producción, de acuerdo con la predicción de los valores genéticos (Cuadro 2) existen clones que podrían ser valiosos para obtener individuos precoces y con alta producción. La selección combinada sería una alternativa coincidente con el establecimiento de sistemas agrícolas efectivos en costo mediante la selección de genotipos precoces con alta producción acumulada, según León *et al.* (2004).

Las estimaciones de los coeficientes de correlación de Pearson entre alternancia de producción y precocidad, producción en 2006, producción acumulada y crecimiento vegetativo son importantes para la selección indirecta de características de interés económico; es decir, la correlación negativa indica que un índice de alternancia de producción alto está asociado con una producción baja, y viceversa. Las diferencias genotípicas en alternancia de producción coincidieron con lo encontrado por Mora *et al.* (2007b), lo cual reafirma el valor de seleccionar genotipos con baja tendencia para alternar años de alta y baja productividad, ya que es una característica limitante para las plantaciones comerciales de olivo (Levin y Lavee, 2005). Finalmente, los resultados del presente estudio enfatizan que la precocidad y la alta producción de frutos, junto con una baja a moderada tendencia de alternancia de producción, son los componentes más importantes que permitirían establecer plantaciones eficientes en ambientes con limitaciones hídricas.

CONCLUSIONES

La precocidad y la alternancia de producción tuvieron un moderado control genético en olivo, lo que justifica que estas características se incorporen al proceso de selección genética. Esto sería una alternativa conducente a la maximización en la productividad de frutos. La no inclusión de estas características dentro del presente programa de mejoramiento sería un problema para maximizar la productividad de frutos.

Así, la selección de múltiples características influirá en la efectividad de selección y ganancias genéticas con base en el grado de asociación genética entre ellas. En el presente estudio se identificaron clones de olivo con elevada predicción de su valor genético para

indicates that a high alternation of production index is associated with low production, and vice versa. Genotypic differences in alternate bearing coincided with those found by Mora *et al.* (2007b), confirming the value of selecting genotypes with a low tendency to alternate years of high and low productivity since this is a limiting characteristic for commercial olive plantations (Levin and Lavee, 2005). Finally, the results of our study emphasize the fact that precocity and high fruit production, together with low or moderate tendency toward alternation of production are the most important components in establishing efficient plantations in water-limited environments.

CONCLUSIONS

Precocity and alternation of production had moderate genetic control in olive, which justifies that these traits be incorporated into the process of genetic selection. This would be an alternative leading to maximization in fruit productivity. To not include these traits in the present breeding program could produce problems for maximizing fruit productivity.

Thus, the selection of multiple traits, based on the degree of genetic association among them, will affect selection effectiveness and genetic gains. In this study, we identified olive clones for which prediction of their genetic value was high for diverse economic traits. This will allow making specific combinations and continuity of the current genetic breeding strategy adopted for the Atacama Desert.

—End of the English version—



diversas características económicas, lo que permitirá realizar combinaciones específicas y dar continuidad a la actual estrategia de mejoramiento genético adoptada en el Desierto de Atacama.

AGRADECIMIENTOS

Al Fondo Nacional de Desarrollo Regional (FNDR) de la región administrativa de Atacama, Chile, por el aporte financiero aportado para realizar este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Agrawal, A. A., J. K. Conner, and J. R. Stinchcombe. 2004. Evolution of plant resistance and tolerance to frost damage. *Ecol. Letters* 7: 1199-1208.
- Aydinalp, C., M. S. Cresser, and C. McClean. 2004. Characterization of some important agricultural soils under olive trees. *J. Cent. Eur. Agric.* 5: 101-108.

- Blasco, A. 2001. The Bayesian controversy in animal breeding. *J. Anim. Sci.* 79: 2023-2046.
- Cadena-Meneses, J. A., and A. Castillo-Morales. 2000a. A comparison of SAS and Harvey in variance component estimation in mixed models. *Agrociencia* 34: 57-68.
- Cadena-Meneses, J. A., and A. Castillo-Morales. 2000b. Variance component estimation, a comparison supported by simulation. *Agrociencia* 34: 343-352.
- Cappa, E. P., and R. J. C. Cantet. 2006. Bayesian inference for normal multiple-trait individual-tree models with missing records via full conjugate Gibbs. *Can. J. For. Res.* 36(5): 1276-1285.
- Chartzoulakis, K., A. Patakas, and A. M. Bosabalidis. 1999. Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars. *Environ. Exp. Bot.* 42: 113-120.
- Dhanai, C. S., A. K. Uniyal, and N. P. Todaria. 2003. Source variation in *Albizia chinensis* (Osbeck) Mer.: seed and seedling characteristics. *Silvae Genetica* 52: 259-266.
- Domínguez-Viveros, J., R. Núñez-Domínguez, R. Ramírez-Valverde, and A. Ruiz-Flores. 2003. Genetic evaluation of growth traits in Tropicarne cattle: I. Model selection. *Agrociencia* 37: 323-335.
- Faria, C. U., C. U. Magnabosco, A. Reyes, R. B. Lôbo, L. A. F. Bezerra, and R. D. Sainz. 2007. Bayesian inference in a quantitative genetic study of growth traits in Nelore cattle (*Bos indicus*). *Genet. Molecular Biol.* 30(3): 545-551.
- Gonçalves, P. S., N. Bortoletto, A. B. B. Cardinal, L. R. L. Gouvêa, R. B. Costa, and M. L. T. Moraes. 2005. Age-age correlation for early selection of rubber tree genotypes in São Paulo State, Brazil. *Genet. Molecular Biol.* 28(4): 758-764.
- Heidelberger, P., and P. D. Welch. 1983. Simulation run length control in the presence of an initial transient. *Operations Res.* 31: 1109-1114.
- Köppen, W. 1923. *Die Klimate der Erde; Grundriss der Klimakunde.* DeGruyter. Berlin. 369 p.
- La Rosa R., A. Angiolillo, C. Guerrero, M. Pellegrini, L. Rallo, G. Besnard, A. Bervillé, A. Martín, and L. Baldón. 2003. A first linkage map of olive (*Olea europaea* L.) cultivars using RAPD, AFLP, RFLP and SSR markers. *Theor. Appl. Genet.* 106: 1273-1282.
- Lavee, S., B. Avidan, and Y. Meni. 2003. "Askal", una nueva variedad de almazara sobresaliente por su comportamiento agronómico para olivares intensivos y superintensivos. *Olivae* 97: 53-59.
- Levin, A. G., and S. Lavee. 2005. The influence of girdling on flower type, number, inflorescence density, fruit set, and yields in three different olive cultivars (Barnea, Picual, and Souri). *Aust. J. Agr. Res.* 56: 827-831.
- León, L., L. Rallo, C. Del Río, and L. M. Martín. 2004. Variability and early selection on the seedling stage for agronomic traits in progenies from olive crosses. *Plant Breeding* 123: 73-78.
- Mora, F., and E. Arnhold. 2006. Inferencia Bayesiana y metodología de modelos lineales mixtos aplicados al mejoramiento de maíz. *Ciencia e Investigación Agraria* 33(3): 217-223.
- Mora, F., O. Pupim-Junior, and C. A. Scapim. 2007a. Predicción del efecto de cultivares de algodón en la presencia de interacción genotipo-ambiente. *Ciencia e Investigación Agraria* 34: 11-19.
- Mora, F., F. Tapia, C. A. Scapim, and E. N. Martins. 2007b. Vegetative growth and early production of six olive cultivars, in Southern Atacama Desert, Chile. *J. Central Eur. Agric.* 8: 269-276.
- Mora, F., and C. A. Scapim. 2007. Predicción de valores genéticos del efecto de poblaciones de maíz evaluadas en Brasil y Paraguay. *Agric. Téc.* 67(2): 139-146.
- Myers, R. H., D. C. Montgomery, and G. G. Vining. 2002. *Generalized Linear Models, with Applications in Engineering and the Sciences.* John Wiley & Sons. New York. 342 p.
- Nogueira, D. A., T. Sáfiadi, E. Bearzoti, and J. S. S. Bueno-Filho. 2003. Análises clássica e bayesiana de um modelo misto aplicado ao melhoramento animal: uma ilustração. *Ciência e Agrotecnologia* 27: 1614-1624.
- Orgaz, F., and E. Fereres. 1999. Riego. In: Barranco N., D. Fernández-Escobar, and R. L. Rallo (eds). *El Cultivo del Olivo.* 3ra edición. Junta de Andalucía y Ediciones Mundi-Prensa, Madrid. pp: 267-288.
- Ormazábal, C. S. 1991. Silvopastoral systems in arid and semiarid zones of northern Chile. *Agroforestry Systems* 14: 207-217.
- Pritsa, T. S., D. G. Voyiatzis, C. J. Voyiatzi, and M. S. Sotiriou. 2003. Evaluation of vegetative growth traits and their relation to time to first flowering of olive seedlings. *Aust. J. Agric. Res.* 54: 371-376.
- SAS Institute. 1996. *Statistical Analysis System User's Guide.* SAS Institute. Cary. 956 p.
- Shoemaker, J. S., I. S. Painter, and B. S. Weir. 1999. Bayesian statistics in genetics: a guide for the uninitiated. *Trends in Genetics* 15: 354-358.
- Sánchez-Vargas N., M., J. J. Vargas-Hernández, L. M. Ruiz-Posadas, and J. López-Upton. 2004. Repeatability of genetic parameters in a clonal test of *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake in southeastern México. *Agrociencia* 38: 465-475.
- Sofó, A., B. Dichio, C. Xiloyannis, and A. Masia. 2004. Lipoxigenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress. *Physiologia Plantarum* 121: 58-65.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin, and A. Van der Linde. 2002. Bayesian Measures of Model Complexity and Fit. *J. Royal Stat. Soc. Series B* 64: 583-639.
- Tognetti, R., R. D'andria, G. Morelli, D. Calandrelli, and F. Fragnito. 2004. Irrigation effects on daily and seasonal variations of trunk sap flow and leaf water relations in olive trees. *Plant and Soil* 263: 249-264.
- Tous, J., A. Romero, and J. Plana. 1998. Comportamiento agronómico y comercial de cinco variedades de olivo en Tarragona. *Investigación Agraria: Producción e Protección Vegetal* 13: 97-109.
- Van Tassell, C. P., and L. D. Van Vleck. 1996. Multiple-trait Gibbs sampler for animal models: flexible programs for Bayesian and likelihood-based (co)variance component inference. *J. Anim. Sci.* 74: 2586-2597.
- Vossen, P. 2007. Olive oil: history, production, and characteristics of the world's classic oils. *Hortscience* 42: 1093-1100.
- Wolfinger, R. D., and R. E. Kass. 2000. Non-conjugate Bayesian analysis of variance component models. *Biometrics* 56: 768-774.
- Wolfinger, R., and M. O'Connell. 1993. Generalized Linear Mixed Models: A pseudo-likelihood approach. *J. Stat. Computation and Simulation* 4: 233-243.
- Wright, D. R., H. S. Stern, and P. J. Berger. 2000. Comparing traditional and Bayesian analyses of selection experiments in animal breeding. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 5: 240-256.
- Zamudio, F., R. Baettyg, A. Vergara, F. Guerra, and P. Rozenberg. 2002. Genetic trends in wood density and radial growth with cambial age in a radiata pine progeny test. *Ann. For. Sci.* 59: 541-549.