

152

23



**ESTIMACION DE ALGUNOS EFECTOS GENETICOS DE LA SUPERVIVENCIA Y
CRECIMIENTO DE LA TRUCHA ARCOIRIS (*Oncorhynchus mykiss*) A PARTIR DE
UN CRUZAMIENTO DIALELICO COMPLETO DE DOS LINEAS.**

Tesis presentada ante la
División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia
de la

Universidad Nacional Autónoma de México
Para la obtención del título de
Médico Veterinario Zootecnista

Por

GERARDO ZAMORA BALBUENA

Asesores

PhD. CARLOS G. VASQUEZ PELAEZ

PhD. JOSE M. BERRUECOS VILLALOBOS

MC. LILIA SOTO RUIZ

México, D.F.

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CON TODO CARIÑO DEDICO ESTA TESIS

A LA MEMORIA DE MI PAPA ANGEL ZAMORA SANTILLAN
Y MI HERMANA DELIA ZAMORA BALBUENA DE QUIENES
TENGO UN BONITO RECUERDO EL CUAL ME IMPULSA A
SEGUIR ADELANTE.

A MI MAMA GUADALUPE BALBUENA GONZALEZ Y MI HERMANA GUADALUPE
ZAMORA BALBUENA POR EL GRAN APOYO Y CARIÑO QUE ME HAN BRINDADO
A TRAVÉS DE TODA MI VIDA.

A MIS HERMANOS ANGEL, MARINA Y MARGARITA
POR SU COMPRESION Y CARIÑO.

A MIS TIOS.

POR SU EJEMPLO Y DEDICACIÓN, LE DOY GRACIAS A DIOS POR
TENERLOS CONMIGO.

A BARRY.

A MIS AMIGOS ALFREDO, NORBERTO Y ARMANDO.

A TODOS LOS ANIMALES DOMESTICOS, QUE YA SEA CON SU SER O SU
COMPAÑIA, NOS BRINDAN UNA VIDA MAS AMENA.

A MIS AMIGOS Y COMPAÑEROS DEL CENTRO ACUICOLA EL "ZARCO"

A YADIS, ALFREDO, VIKY, MARTIN, MALENA, MIGUEL.

JUAN ANTONIO, ALEJANDRA, APOLONIA E INES.

MELITON, TOÑO, MARTIN Y JOSE.

CONTARDO, URIEL, JULIO Y ALFONSO.

ALFONSO, MELQUIADES, MARCELINO Y ROLANDO.

ENRIQUE, ROBERTO, JUAN, RUBEN E INOCENTE

CHUCHO Y JUAN.

MEMPHIS Y MUÑECA.

TODOS USTEDES CONTRIBUYERON DE UNA U OTRA FORMA EN LA
REALIZACIÓN DE MI TESIS.

AGRADEZCO A LA LIC. ROCIO DE LA TORRE ACEVES POR ORIENTARME EN EL CAMINO QUE DEBO SEGUIR : LA INVESTIGACIÓN APLICADA.

AL DOCTOR JOSE MANUEL BERRUECOS VILLALOBOS POR SUS CONSEJOS, ENSEÑANZAS Y TRANSMITIRME QUE EL REALIZAR UNA INVESTIGACION HONESTA Y APLICADA ES IMPORTANTE PARA EL PROGRESO DE NUESTRO PAIS.

AL DOCTOR CARLOS GUSTAVO VASQUEZ PELAEZ Y A LA DOCTORA LILIA SOTO RUIZ POR SU APOYO PARA REALIZAR MI TESIS Y ORIENTARME PARA SUPERARME TANTO PERSONAL Y ACADÉMICAMENTE.

AL BIOLOGO JUAN ANTONIO PEREZ HERNANDEZ Y A LA BIOLOGA ALEJANDRA GUERRA VARGAS POR LAS FACILIDADES QUE ME BRINDARON EN EL CENTRO ACUICOLA EL " ZARCO" PARA LA REALIZACION DE ESTE TRABAJO.

A MI JURADO DE EXAMEN PROFESIONAL:

PHD. PEDRO OCHOA GALVAN
MVZ. ANA AURO DE OCAMPO
BIOL. AMALIA ARMIJO ORTIZ
MVZ. JOSE M. COBO Y GONZALEZ

POR SUS SUGERENCIAS PARA MEJORAR LA CALIDAD DE LA PRESENTACION DE ESTE ESTUDIO.

CONTENIDO

	Página
Resumen.....	1
Introducción.....	2
Revisión de literatura.....	7
Hipotesis.....	17
Objetivos.....	18
Material y métodos.....	19
Resultados.....	26
Discusión.....	34
Literatura citada.....	39
Apéndice A.....	47
Apéndice B.....	48

RESUMEN.

ZAMORA BALBUENA, GERARDO. Estimación de algunos efectos genéticos de la supervivencia y crecimiento de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) a partir de un cruzamiento dialélico completo de dos líneas. (bajo la dirección de: PhD. Carlos G. Vásquez Pelaez, PhD. Jose M. Berruecos Villalobos y MC. Lilia Soto Ruiz).

El presente bioensayo se realizó en el Centro Acuícola el "Zarco", Edo. de México en donde se evaluó el comportamiento productivo de dos líneas de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) la línea Zarco "Z" y la línea Jilotzingo "J". Con el objeto de estimar algunos efectos genéticos se utilizó el cruzamiento dialélico ya que permite la medición de respuestas a heterosis y habilidad combinatoria general y específica entre las diferentes líneas utilizadas y sus cruza recíprocas. Este trabajo constó de la evaluación de tres fases:

1- Incubación, fertilidad, viabilidad y mortalidad (etapa de alevinaje y crianza), en ésta destaca una mejor fertilidad de la línea Jilotzingo; la mortalidad presentada en la etapa de alevinaje, fue más elevada en los grupos genéticos híbridos (12.65%) con respecto a los puros (2.6%). Con respecto a la mortalidad durante la etapa de crianza, fue mayor en el grupo genético Z X J (6.5%) con respecto a los otros grupos. 2-Crecimiento y heterosis. Al evaluar el crecimiento de los grupos genéticos, en la etapa de crianza la línea pura "J" fue 26.8% más pesada ($P < .10$) que la línea "Z", mientras que en los híbridos la cruza J X Z mostró ser 46.44% más pesada ($P < .05$), que su recíproca, estos resultados indican un mayor crecimiento del híbrido J X Z y la línea Jilotzingo en esta etapa. En la etapa de engorda el grupo genético híbrido J X Z fue 14% más pesado ($P < .05$) y 5% más alto ($P < .05$) que su recíproco, en esta etapa el híbrido J X Z también demostró tener mejor crecimiento ($P < .05$). Al analizar la respuesta de heterosis individual se encontró que el grupo genético J X Z presentó un desarrollo superior al promedio de los padres que su recíproco. 3. Evaluación de la canal. Al evaluar el comportamiento de la canal de los diferentes grupos genéticos el híbrido J X Z demostró tener un mejor rendimiento en canal 88% ($P < .05$) y filete 62.57 ($P < .10$) que su cruza recíproca. Con los resultados encontrados se concluye, que existe heterosis individual, dependiendo en la forma en que se crucen las líneas y es significativo el aporte de una de las líneas para la mayoría de las características evaluadas.

INTRODUCCIÓN.

Una preocupación permanente del hombre ha sido garantizar su alimentación para los futuros inmediato y mediano. En los albores de la humanidad, la recolección de alimentos fue el acto natural más común para conseguir el sustento cotidiano, por lo que la presencia de excedentes o la necesidad de conservar el producto de sus colectas por periodos cada vez más largos, presentó la alternativa de mantenerlos vivos como garantía de su conservación; de esta forma se inicia el desarrollo de la agricultura, ganadería y acuicultura bajo el control del hombre (59).

Los peces han demostrado ser más eficientes en su conversión alimenticia que muchas especies de animales domésticos y nos proveen de carne baja en grasa, alta calidad de proteína comparada con la de otros animales de consumo y un relativo bajo costo para el consumo humano y animal. Con respecto a la calidad de grasa de los peces, particularmente a la cadena larga de ácidos grasos de la familia omega-3 se describe que ésta, de origen de organismos acuáticos puede tener efectos benéficos en enfermedades cardiovasculares y en enfermedades inflamatorias relacionadas con el sistema inmune, pero también inhibir el crecimiento en ciertas neoplasias (10, 46).

En 1991, las pesquerías de captura y acuicultura mundial obtuvieron aproximadamente 84,250,813 toneladas métricas de éstos productos de ambientes marinos, salobres y de agua dulce, siendo la producción acuícola del mismo año de 12,675,087 de toneladas métricas (92). La acuicultura en América Latina ha tenido un desarrollo significativo en los últimos años y numerosos países empiezan a destacar en la actualidad. En México en el año de 1993, su producción pesquera nacional fue de 1,191,600 toneladas en peso vivo obtenido de capturas y acuicultura (758, 994 del océano Pacífico, 385, 817 del Golfo de México y mar Caribe y 46, 789 de aguas continentales) teniendo en éste mismo año un consumo *per capita* de 11 kg. (14, 92).

La acuicultura desempeñará un papel cada vez más importante en la satisfacción de las necesidades de proteína de la creciente población humana. Debido a lo anterior se han sobreexplotado los recursos pesqueros y en general la contaminación de los mares (derrames de pozos petroleros, descarga de desechos industriales y urbanos etc.) ponen en una amenaza seria a éstos.

Por lo anterior nos hace reflexionar en cuidar los ambientes naturales para mantener la ecología y en obtener éstos recursos por medio de la Acuicultura. Tomando en cuenta que la República Mexicana cuenta con una superficie total de 1,958,201 km² encontrándose delimitada en el occidente por el Océano Pacífico, al oriente por el Golfo de México y mar Caribe, permitiéndole contar con 11,592. 77 km. de litoral, una superficie de 357,795 km². de plataforma continental y una zona económica exclusiva total de 2,946,825 km. con aproximadamente 1,500,000 has. de lagunas costeras, esteros y bahías litorales, que representan una oportunidad para un cultivo de productos acuícolas, mientras que las aguas continentales que comprenden una superficie de 1,300,000 de has. entre lagos, lagunas, ríos y presas. Los recursos pesqueros obtenidos de los litorales, siendo los principales obtenidos por capturas la sardina, atunes, mojarra, camarón, tiburón y cazón y el ostión. Los obtenidos de las

aguas continentales son una parte importante de la dieta de la población de nuestro país como lo son el Acocil, Bagre, Carpa, Catán o pejelagarto, Charal, Langostino, Lobina, Pescado blanco, Rana, Tilapia y la Trucha (93).

El cultivo de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) antes referida como *Salmo gairdneri* (99), comenzó a finales del siglo pasado en Estados Unidos, Europa y Japón (6). La aceptación que se tiene por su sabor y su contenido en nutrientes de alta calidad (91), ha propiciado el aumento de su producción para abastecer el mercado de varios pueblos altamente consumidores de productos acuícolas. El mercado de este pez varía entre los diferentes países; por ejemplo, en Inglaterra se manejan dos tipos de peso al mercado: tamaño de porción de 250 g a 300g o también peces que van de 500 g a 3 kg para procesos de fileteado, ahumado y congelado (13, 23). En España se prefieren peces de ración entre 175 g a 250g (100). En México la ración de trucha es de 250-300g, similar al de los otros países.

La producción de trucha arcoiris en nuestro país se realiza en la zona V interior, según el Atlas Pesquero de México (93), representando el 99.24% de la producción total; esta zona comprende los estados de Aguascalientes, Chihuahua, Coahuila, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Edo. de México, Morelos, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Zacatecas. También

los estados de Michoacán y Veracruz, pertenecientes a las zonas II y III respectivamente.

En México, los estados más importantes en la producción de este pez son: Edo. de México, Michoacán, Veracruz y Puebla; con aproximadamente 144, 104, 67, y 40 granjas respectivamente. La producción nacional anual de trucha arcoiris fue de 2,000 toneladas en peso vivo; el 65% de estos peces engordados, son de producción nacional y han sido proporcionados como crías a través de donaciones del sector público a través de los centros productores de crías de trucha arcoiris, pertenecientes a la antes denominada Secretaría de Pesca. El otro 35 %, se abasteció de la importación de huevos oculados principalmente de Estados Unidos, Inglaterra, Sudáfrica y Australia*.

Sin embargo la producción trutícola nacional se puede incrementar con la utilización de técnicas en el manejo, la nutrición, sanidad, biotecnología y genética. Con los programas de mejoramiento genético acuícola, se pretende incrementar la viabilidad de los individuos, la velocidad en el crecimiento, resistencia a las enfermedades y mejorar la calidad de la carne (43). La investigación en mejoramiento genético de salmónidos sigue tres caminos: el control genético del sexo, la selección y el cruzamiento (6), y algunos autores mencionan la consanguinidad (55).

LA TRUCHA ARCOIRIS.

La maravillosa trucha arcoiris con excepción de la carpa común es uno de los peces más cultivados y más extensamente estudiados, siendo hasta ahora no muy entendido. Su clasificación taxonómica siempre ha sido discutida por estudiosos de este pez. MacCrimmon en 1971 pone una lista de 20 especies que pueden ser usados para identificar varios tipos de estos peces que habitan en una amplia región geográfica

* Biol. Juan A. Pérez Hernández. Comunicación personal, 1995.

desde el norte de México hasta el sur de Alaska; esta lista demuestra la gran variedad y adaptabilidad de la especie. Algunos de los nombres más importantemente usados fueron : *Salmo Kamloops*, *S. iridea*, *S. gilberti* y *S. gairdneri* (36).

En junio de 1988, en una reunión del Comité de Nombres de Peces perteneciente a la Sociedad Americana de Pesquerías (A. F. S.) decide adoptar el uso del género *Oncorhynchus* para todas las truchas del Pacífico y *Salmo* para distinguir las truchas del Atlántico y salmón. También fue argumentado que la trucha arcoiris es de la misma especie de la trucha Kamchatka y por lo tanto *gairdneri* fue reemplazado por *mykiss*. Estos cambios fueron aceptados internacionalmente siendo ahora su nombre científico *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). Modernas investigaciones han identificado una más cercana relación de la trucha arcoiris y los salmónes del Pacífico, que con el salmón del Atlántico y la trucha café, como el análisis de ADN mitocondrial demuestra que el de la trucha arcoiris es muy similar al salmón Chinook del Pacífico (divergencia del 3.4 %) que con la trucha café fue de 7.5%. También por datos de anatomía osteológica, se ha demostrado la cercana relación con los salmónes del Pacífico (36, 87, 99)

La trucha arcoiris tiene un cuerpo típico pisciforme, ligeramente aplanado lateralmente, posee manchas oscuras y una banda lateral rosada iridiscente siendo esta características que le da su nombre, su longitud en los reproductores varía entre 40 a 70 cm siendo carnívora con tendencia piscívora e insectívora. Se distinguen por poseer una segunda aleta dorsal adiposa. La diferencia entre sexos está dada por prognatismo inferior que tiene el macho. Las hembras al ser desovadas se les puede extraer de 1,500 a 2,500 ovulos por kg de peso vivo con un diámetro de 3 a 6 mm . Su posición taxonómica actual es como sigue (Nelson, 1994):

Phylum	Chordata
Subphylum	Vertebrata
Superclase	Gnathostomata
Grade	Teleostomi
Clase	Actinopterygii
Subclase	Neopterygii
División	Teleostei
Subdivisión	Euteleostei
Superorden	Protacanthopterygii
Orden	Salmoniformes
Familia	Salmonidae
Subfamilia	Salmoninae
Género	<i>Oncorhynchus</i>
Especie	<i>mykiss</i>

El rango nativo de distribución de la trucha arcoiris se extiende a lo largo de las costas del Pacífico en Norte América, abarcando desde el sur de Alaska y al sur con el norte de la República Mexicana (53).

En 1874 por primera vez se transportó huevo oculado con éxito desde el río Mc Cloud en Baird en el norte de California (E. U.), de donde es originaria o desde un centro de reproducción cercano a Berkeley, Cal. hecho por S. Green, a su granja reproductora en Caledonia, New York (36). Otros autores sugieren que la Comisión de peces de los Estados Unidos comenzó a traer huevo oculado desde la estación de Baird en el río Mc Cloud en 1879. Pero el primer transporte de trucha fuera de los E. U., fue probablemente en 1877 hecho por J. B. Campbell para S. Akeio de Tokio, Japón, quien las obtuvo vivas del río Mc Cloud. Después de este transporte se exportaron a Londres, Inglaterra en 1885. En Europa, el cultivo comenzó en Dinamarca en 1890. De esta forma empezó la distribución de este pez en su país y a nivel mundial, como en Nueva Zelanda, Australia, Inglaterra y otros (36).

En México, en el vivero Nacional de Chimaleapán en 1839, ya tenía trucha arcoiris, seguramente de las nativas que existían en el norte de nuestro país; en 1883 se formó una comisión para crear de un vivero nacional con 500,000 huevos oculados de trucha. Esteban Chazari en su libro (17) recomienda el cultivo de trucha arcoiris en México proveniente del río Mc Cloud (California, E. U.); dicho cultivo se realizó en 1888. Posteriormente en 1937 la Estación Piscícola de Almoloya del Río, Edo. de México inicio su producción con huevo oculado proveniente de los E. U.. En 1943 se inauguró el Centro Acuicola "El Zarco", Edo. de México y en 1979 el centro en Matzinga, Ver. y para 1983 se fundó el de Apulco, Puebla.

La trucha arcoiris es altamente adaptable a distintos medio ambientes por su gran facilidad para domesticarse logrando una docilidad y la aceptación de los alimentos balanceados, debido a estas razones se facilita su amplia distribución. Estas poblaciones de este pez, tenían una distribución relativamente pequeña de un rango comprendido de las costas del Pacífico del Norte de los E. U. y Canadá y ahora cuentan con nuevo rango de distribución, que se extiende a todo el mundo y en diferentes condiciones ambientales, lo que nos hace pensar que es un organismo muy adaptable. Esta amplia distribución de las poblaciones naturales y su posterior domesticación, indica que su genotipo tiene características únicas, seleccionadas en los nuevos medio ambientes en donde han sido adaptadas (36, 53).

Programas de selección en centros de reproducción han tratado con éxito tener líneas de trucha arcoiris que puedan desovar en las diferentes estaciones del año; esto se basa en el hecho de que algunos fisiólogos mencionan que el fotoperiodo es el factor mas importante para la estación de desove (30), sin embargo otros autores mencionan la presencia de un ritmo endogeno (bioritmo) que controla la reproducción de la trucha arcoiris siendo ésta circaanual. También se pueden seleccionar hembras que tengan dos o más desoves en el transcurso del año (1, 12, 36). Aida y colaboradores (1984) publican la evaluación de hembras con dos desoves al año; ellos encontraron que estas hembras tienen un bajo incremento de peso entre desoves y una gran cantidad de huevos ovulados, comparándola con las hembras que desovan anualmente y concluyen que esta característica reproductiva es considerada bajo control genético y que la selección puede ser la responsable para la producción de esta línea de truchas (1). Su hábitat natural son las aguas dulces, bien oxigenadas con una temperatura del agua que fluctúa entre los 0° C a 21° C (36, 94). Hay reportes donde se han encontrado truchas arcoiris en la cuenca del desierto y en las regiones áridas del sur de Oregon (E. U.) y que viven en condiciones extremadamente

desfavorables ya que el agua tiene una temperatura promedio de 27° C(53). Fisher y colaboradores (1982) describen poblaciones de truchas arcoiris que viven en el río Firehole en el Parque Nacional Yellowstone en Wyoming (E. U.), que recibe agua caliente geotermal ,la cual aumenta la temperatura y éstas tienen un comportamiento de desovar en otoño (27).

Dentro de las poblaciones, existe una gran variación genética, la cual es una importante característica de los lotes de peces y ésta solamente puede disminuirse bajo condiciones de crianza artificial donde se realice una fuerte presión de selección y después de algunas generaciones. Mantener la variación genética dentro de las poblaciones es el mayor futuro de este pez y otras especies acuicolas, siendo necesario trabajar en programas genéticos con poblaciones silvestres y domésticas (53). Mucho se ha escrito sobre su origen, características biológicas y siempre causa gran especulación, pero es claro que el gran potencial de la trucha arcoiris no ha sido alcanzado.

REVISIÓN DE LITERATURA.

CONTROL DEL SEXO.

En la acuicultura el control de la maduración sexual y la reproducción es económicamente deseable en las especies que son cultivadas, ya que si maduran sexualmente antes de que alcancen el tamaño de ración, causan una interrupción en el crecimiento y desarrollo corporal, deteriorando la calidad de la carne; este problema ha recibido una considerable atención por genetistas (13, 18, 30) ya que el crecimiento declina después de la maduración. McKay y colaboradores (1986) mencionan que el cruzamiento de líneas de trucha arcoiris y en general en todos los peces, provoca un vigor híbrido o heterosis, que puede ayudar a mejorar el crecimiento, antes que alcancen la madurez sexual (78). Esto es más evidente en machos de trucha arcoiris por que la obtienen al año de edad; es por esto que se prefiere producir poblaciones con el 100% de hembras, éste puede ser obtenido del cruzamiento de hembras normales (XX) con hembras revertidas sexualmente a machos (XX). Estos neomachos son obtenidos, por la administración de esteroides sexuales sintéticos (13, 22).

La descendencia unisexual puede obtenerse por varios cruzamientos interespecíficos en Tilapias (*Tilapia spp*). El cultivo de poblaciones monosexuales de machos es reconocida como la mejor solución para evitar la sobrepoblación causada por la reproducción precoz de las tilapias siendo los machos los que crecen más rápido que las hembras (44); esto es tomando en cuenta que algunas especies de tilapia tienen el sistema de determinación del sexo lygaus XY (hembras XX: *T. nilotica* y *T. mossambica*) y otras tienen abraxas WZ (machos ZZ: *T. hornorum* y *T. aurea*). La combinación de los cromosomas sexuales en las especies parentales de cada una de los diferentes grupos de sistema de determinismo sexual resulta en que casi el 100% de la descendencia son machos (51, 105).

Nuevas tecnologías genéticas han sido aplicadas a la trucha arcoiris en la última década. Entre ellas, la habilidad para manejar grupos de cromosomas para producir peces diploides homocigóticos y poliploides (52). Estos efectos no pueden ser estudiados en mamíferos y aves, pero han sido investigados en plantas; éstos se producen por shock térmico de calor y frío o también con presión hidrostática. La producción de organismos poliploides es de interés en la acuicultura por que son estériles y tienen mejor calidad de la carne. También por este método se desea la producción de poblaciones enteramente femeninas triploides ya que tienen un desarrollo gonadal mínimo, buena apariencia y mejor calidad de la carne que la de los machos (96, 106).

Con respecto a los diploides homocigóticos, estos pueden ser producidos por irradiación de esperma para que se inactive su contribución genética y sólo sea utilizado para activar la embriogénesis de un huevo normal; esta técnica se llama ginogénesis. Lo mismo puede ocurrir con la irradiación del óvulo normal y después fertilizarlo con espermatozoides (androgénesis).

Estos tratamientos son seguidos de shock por temperatura. Los peces homocigóticos androgénicos y ginogénicos pueden sobrevivir, aunque tienen reducida la viabilidad debido a la depresión consanguínea. Siendo la mayor aplicación de los peces

diploides homocigóticos, es que éstos son consanguíneos. La ginogénesis tiene un importante valor para producir poblaciones de 100% hembras, pudiendo en conjunto ser revertidas sexualmente a machos (55).

SELECCIÓN.

Para empezar cualquier programa de mejoramiento genético, hay que tomar en cuenta que las características productivas de importancia económica presentan una herencia de tipo poligénica o cuantitativa, representadas por el valor fenotípico, el cual ha sido sistemáticamente subdividido en genotipo, medio ambiente y la interacción entre estos; el genotipo es el efecto directo de los genes del individuo que dará un valor esperado del fenotipo, mientras que el medio ambiente producirá una desviación del fenotipo, en una dirección u otra. Asimismo, el genotipo ha sido dividido en sus componentes de aditividad, dominancia y epistasia. Estadísticamente, el efecto de dominancia es explicado como la interacción producida dentro de cada *locus* y la epistasia como la interacción originada entre los loci. Los efectos aditivos producen en el genotipo, una adición lineal de la respuesta y por lo tanto, habrá tantos efectos aditivos como genes presentados en el control de la característica; este efecto es el único transmitido a la progenie que puede ser predecible. Por su parte, los efectos de dominancia serán tantos como *loci* involucrados existan y finalmente habrá un efecto epistático, explicado por la interacción de todos los *loci* (108).

De los métodos que actualmente contamos para el mejoramiento animal, es la selección (definida como el proceso en el cual ciertos individuos en una población son preferidos a los otros, para la producción de la siguiente generación) que es predecible en dirección y respuesta. El proceso de selección se realiza en forma natural permitiendo la reproducción de los más aptos dentro de las condiciones en que se encuentran y se realiza en forma continua. Por lo tanto, es uno de los procesos responsables de la evolución Darwiniana. La selección artificial, que se inició desde la misma domesticación y se ha seguido realizando principalmente, en características de importancia poligénica, ha creado individuos nuevos en condiciones tales que ya no podrían sobrevivir en condiciones naturales (vacas con producción de 60 lts de leche al día, gallinas incapaces de incubar) además de lograr la eliminación de genes con efectos indeseables (letales, defectos serios). Sin embargo hay que recordar que no se crean nuevos genes, sino que hay tendencia a reducir los no deseables e incrementar los deseables, por lo que el principal efecto genético está en cambiar la frecuencia de cada uno de ellos (8, 56, 71).

En la selección de truchas las características de importancia económica que se toman en cuenta son tasa de crecimiento, conversión alimenticia y supervivencia (45). La primera publicación sobre respuesta a la selección en trucha arcoiris es el reportado por Lewis (1944) realizado en la Hot Creek Hatchery; éste autor explica que definieron un plan de selección en 1938 teniendo los siguientes objetivos: obtener un alto porcentaje de hembras que puedan ser desovadas a los dos años de edad, incrementar en número y calidad de huevos producidos por hembra y seleccionar las más grandes a los dos años de edad, para desarrollar líneas que puedan tener un rápido crecimiento. Se obtuvieron como resultados hembras que desovaran por primera vez a los dos años de edad, cuando éste lo tenían a más edad, incrementando de 53% a 98% en tres generaciones; en la producción de huevo, los valores fueron de 723 a 1693 por hembra

de dos años de edad en las mismas tres generaciones. Con respecto a la selección por peso de un promedio de 142 g en 1939, se llegó a 227 g en 1943 en peces de un año de edad. Concluye que es posible que en pocas generaciones con un programa de selección, se pueden obtener hembras que produzcan más huevos, de mejor calidad y aumentar la velocidad en crecimiento (73).

Donaldson y Olson (1955) reportan sus resultados de 23 años de selección intensiva, obteniendo un incremento en la velocidad de crecimiento y hembras que mejoraron la calidad y número de huevos, disminuyendo la edad al primer desove (21).

Kincaid y colaboradores (1977) mencionan que comenzaron en 1967 un programa de selección para mejorar la velocidad del crecimiento; basada en promedios familiares de peso a los 147 días postfertilización, obteniendo como resultado un incremento en peso de 2.02g en la primera generación y llegando a 5.28g en la cuarta, obteniendo una ganancia de 161%. Los autores aclaran que estos 3.26 g de ganancia total durante el estudio, 0.98 gr. o 30.1% se pueden explicar por la ganancia neta genética y el 69.9% restante, como resultado debido a las condiciones de la crianza (65).

La productividad en la acuicultura puede ser mejorada por medio de programas de selección y el cruzamiento. Esto es debido a la gran variabilidad genética en muchas de las características económicamente importantes y a la alta fertilidad en éstas especies. Lográndose incrementar la eficiencia al combinar la selección individual con la selección familiar, ya que la varianza genética aditiva está presente en las características de importancia económica y la selección puede ser practicada; si la varianza genética no aditiva es considerable, la selección puede ser combinada con el cruzamiento (44).

Gall y Huang (1988) publican la estimación de la heredabilidad para peso del cuerpo; los valores fueron de 0.52 con un error standard de 0.15 para la etapa de crianza y 0.20 con un error standard de 0.11 para los 12, 25 y 30 meses de edad. Con esto sugieren algunos esquemas de selección combinando la familiar y la individual, aclarando que la respuesta esperada por generación es sobre el 10% al 30% (35).

Gjerde (1989) evalúa algunas características de la trucha arcoiris económicamente deseables, determinando la media fenotípica con sus desviaciones standard y los efectos de sexo. Concluye que una alta intensidad de selección puede ser practicada en estas especies, que las posibilidades de mejoramiento genético de las características evaluadas son buenas, dado que tienen una gran variación genética (41).

Se recomienda hacer selección ya sea de líneas puras o cruzadas, ya que unas son mejores que otras para crecimiento, conversión alimenticia, resistencia a las enfermedades y tolerancia al calor y evaluar los diferentes genotipos en diferentes medios ambientes, ya que es de mucha importancia la interacción genotipo-medio ambiente en los organismos acuáticos (47, 105).

CRUZAMIENTO.

El mejoramiento genético de las características de importancia económica se logra mediante la aplicación de métodos a través de programas bien definidos. Además de la selección, el cruzamiento se emplea para realizar apareamientos específicos entre animales seleccionados. Mientras que la selección pretende acumular alelos con efectos favorables para cierta característica productiva, el cruzamiento, en forma principal aunque no exclusiva, trata de conjuntar los alelos que constituyan combinaciones favorables (81).

El cruzamiento es otra de las formas conocidas para el mejoramiento genético que tiene aplicación en la acuicultura (83). La heterosis o vigor híbrido provocado por el cruzamiento, fue propuesto por Schull en 1942 (97); la define como el vigor extra o excedente que muestra la progenie cuando se aparean dos diferentes líneas, razas, especies o líneas consanguíneas y éste es expresado como un más rápido crecimiento, mayor tamaño, incremento en la productividad, mejor viabilidad, mayor resistencia a las enfermedades y otras características cuando se comparan con los valores de los individuos parentales. Las bases genéticas de la heterosis se sustentan en el hecho de un aumento de genes heterocigóticos en el individuo cruzado, que mostrarán los efectos de dominancia, sobredominancia y epistasis (8, 16, 56, 71, 101). Los efectos provocados por el cruzamiento son totalmente opuestos a los de la consanguinidad, mientras que ésta tiende a conjuntar más pares de genes homocigóticos, el cruzamiento tiende a incrementar la heterogeneidad en los genes, dándole a la descendencia el vigor híbrido (71). A. B. Bruce en 1910 puntualiza que al cruzar dos líneas que tienen diferentes frecuencias génicas (p y p'') se produce una baja en la frecuencia de genes recesivos, al compararla con la existente en el promedio de las dos líneas parentales (84).

El cruzamiento es definido como el apareamiento de dos diferentes razas o líneas (76). Las razas pueden ser consideradas como líneas dentro de una especie siempre que varíen en su frecuencia genética, como resultado del énfasis en las diferentes características por las que fueron seleccionadas o en el caso de la selección natural, de las líneas originales de diferentes áreas geográficas. La variación entre razas para muchas características cuantitativas, representa oportunidades para combinar características y mejorar la productividad, por lo que el cruzamiento, nos da la oportunidad para hacer un progreso sustantivo mientras que por medio de selección, se requerirían varias generaciones (107).

Muchas investigaciones en genética y producción en el cultivo de peces se han realizado en las últimas dos décadas. La evaluación de líneas ha recibido mucha atención debido a la disponibilidad de ellas de distintas áreas geográficas, que poseen diferentes características e historias productivas (24).

Los cruzamientos permiten la utilización de la heterosis y la combinación de las características deseables en las líneas comerciales, lo cual no podría estar presente en ninguna de las líneas parentales, existiendo dos requerimientos para que una característica pueda exhibir este efecto: a) que exista una gran diversidad genética entre las líneas a cruzar y b) que la heredabilidad que rige a esa característica sea baja; esto último marca una diferencia con la selección ya que ella requiere de valores medios y altos (20, 81).

El cruzamiento de dos líneas puras permite la explotación de los diferentes tipos de heterosis (individual, maternal y paternal) y de los efectos genéticos aditivos y no aditivos. Actualmente el cruzamiento tiene un gran futuro en los programas de producción para pollos y varios mamíferos usados para la producción de carne (40, 97).

Los sistemas de cruzamiento son desarrollados y usados en animales domésticos siguiendo el ejemplo de los programas en plantas, teniendo la ventaja de su simplicidad y de que produce inmediatos y visibles resultados permitiendo además la introducción de nuevos genes de una población a la línea local y mejorando razas nativas. Se recomienda hacer evaluaciones bajo las condiciones locales al introducir nuevas líneas o sus cruces (45).

Las metas en el cruzamiento: son incrementar la variabilidad genética al realizar distintas combinaciones de dos o tres razas o especies, mejorando la calidad productiva de las razas locales apareando con otras que tengan buenas características, incrementar la supervivencia de las razas con la introducción de genes responsables para la resistencia a enfermedades y a factores ambientales (67).

Chazari en su libro *Piscicultura en Agua Dulce* publicado en 1884 menciona a los cruzamientos como un método de mejoramiento genético con gran porvenir, ya que se pueden obtener nuevas variedades de peces híbridos con más rápido crecimiento, mejor calidad de la carne combinando las características sobresalientes de las especies parentales (17).

Suzuki y Fukuda publicaron en 1971 la evaluación de la fertilidad, viabilidad de los huevos incubados y la supervivencia de la etapa de alevinaje de sesenta y dos cruzamientos de diferentes combinaciones de: *Salvelinus pluvius*, *S. fontinalis*, *Salmo gairdneri* (común), *S. gairdneri* (albina), *Salmo trutta*, *Oncorhynchus rhodurus* var. *rhodurus*, *O. r.* var. *macrostomus*, *O. masou* var. *masou*, *O. m.* var. *ishikawae*, *O. nerka* var. *adonis* y *O. keta*. Observando que la supervivencia fue alta cuando se cruzaban entre género o líneas y en las recíprocas, cuando tenían como aporte materno el género *Salmo* o *Salvelinus* y el paterno de *Oncorhynchus*. Ellos recomiendan verificar la capacidad de los híbridos para reproducirse y en el caso de que no lo puedan hacer, su valor económico aumenta, ya que los nutrimentos de su alimentación van conducidos más al crecimiento muscular y no al desarrollo de órganos reproductivos (103).

En otro estudio se estimaron parámetros genéticos reproductivos de dos líneas domésticas de trucha arcoiris, encontrando efectos de heterosis en peso vivo (+19%), número de huevos desovados (+9%) y tamaño del huevo (-8%), esto último tal vez por una correlación negativa entre número y tamaño (32).

Friars y colaboradores (1979) reportan la evaluación de un cruzamiento dialélico con cuatro lotes de salmón del Atlántico (*Salmo salar*): Magaguadavic, Saint John, Rocky Brook, Big Salmón, analizando su peso y longitud, obteniendo una gran variación entre lotes de estas características y no encontraron efectos de heterosis (29).

Suzuki y Yamagushi (1980) indican que el cruzamiento es un método genético importante para el mejoramiento de la calidad de los peces por que permite combinar

las características económicamente deseables de las razas parentales y reduce las indeseables; esto lo comprobaron cuando trabajaron con diferentes cruza, de cinco líneas de carpa común: Chinese, Mirror, Scaly German, Wild y Yamato. Encontraron que en la combinación hembra Yamato y macho Mirror, los peces engordados salieron al mercado en la mitad del tiempo que necesita la línea Yamato, obteniendo este mejor crecimiento por efecto de la línea paterna Mirror y la alta resistencia a las enfermedades, de la línea materna Yamato. Sin embargo, este híbrido fue superado por el cruzamiento cuando las hembras eran híbridas de hembra Yamato y macho Scaly German y los machos, híbridos de hembra Wild y macho Mirror (104).

Brody y colaboradores en 1980 reportan los resultados de cruzamientos dialélicos utilizando carpas comunes de raza Europea representada por la línea Dor-70 derivada de lotes de ese continente, seleccionada para rápido crecimiento y la raza China representada por la línea Hong Kong. Encontraron una superioridad media del 7% en los híbridos, superando a la línea de raza Europea (11).

Ayles y Baker en 1983 reportan que al evaluar los cruzamientos entre las siguientes líneas Norte Americanas de trucha arcoiris: Idaho de Soda Springs, Idaho; Nisqually de Olympia, Washington; Mt. Lassen de Red Bluff, California y Qu'Appelle de Fort Qu'Appelle, Saskatchewan, estas líneas y sus híbridos fueron criadas en lagos de las praderas de Canadá, observando en algunas de las cruza significativo vigor híbrido para supervivencia y crecimiento. Concluyen que se puede encontrar una buena heterosis si se cruzan líneas de truchas de distintos orígenes (5).

Linder y colaboradores en 1983 reportan la evaluación en Finlandia cruzamientos puros e híbridos de cinco líneas de trucha arcoiris: Danish, Kamloops, Donaldson, American y la A13 (línea que desova en otoño). Encontrando que el promedio de peso para el pez vivo a los 24 y 32 meses de la línea Kamloops fue significativamente mayor que la línea Danish más comúnmente usada en ese país y recalcan que los híbridos que tenían aporte parental de la línea Kamloops, fueron mejores que los híbridos que no la tenían (74).

Refstie en 1983 publica un artículo donde se estimó la supervivencia, el crecimiento y el peso a la matanza en los cruzamientos entre cuatro especies de salmonidos: salmón del Atlántico (*Salmo salar*), trucha café (*Salmo trutta*), trucha de mar (*Salmo trutta*) y umbra del Ártico (*Salvelinus alpinus*) que fueron engordados en jaulas flotantes en el mar; encontró que las características de los híbridos no fueron significativas al compararlas con el salmón del Atlántico; se concluye que los híbridos dentro de estas especies de salmonidos, no tienen ventajas productivas en el mar, cuando se compara con éste (86).

Blanc y Poisson publican en 1983 los resultados de la evaluación de la fertilidad, viabilidad y la supervivencia de la etapa de alevinaje del cruzamiento de hembra *Salmo trutta* y macho *Salvelinus fontinalis* dando como resultado al híbrido denominado trucha tigre. Menciona la importancia de los efectos maternos para la supervivencia del huevo fertilizado hasta su eclosión y de los efectos paternos, en la etapa de alevinaje. Concluye que las diferencias genéticas parentales, especialmente del lado materno por su participación en la supervivencia de la descendencia, deben ser investigadas pues pueden ser el principal factor para el mejoramiento de las técnicas

de hibridación (9, 87). La trucha tigre como es un pez estéril, se puede usar en presas, lagos, ríos donde no se quiera su reproducción; tal es el caso de Checoslovaquia donde es usado como depredador natural de pequeños ciprínidos en reservorios de agua potable.

También es más tolerante a su engorda en el mar que la trucha de arroyo; esta característica viene transmitida del lado materno y su más importante desarrollo se da en que el porcentaje en canal a una edad de 3 años, es de 91.6% superando a sus progenitores (18).

El cruzamiento de dos géneros como el de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) y Umbra del Ártico (*Salvelinus alpinus*) produce individuos estériles con un mejor desarrollo para crecer en jaulas flotantes en el mar; además en estos peces se mejora el porcentaje de la canal y calidad de la carne, debido a su condición de inmadurez (23).

Gjerde y Refstie en 1984 publican un trabajo en donde realizaron un cruzamiento dialélico completo entre cinco líneas de salmón del Atlántico en Noruega. Estas líneas fueron recolectadas de los ríos Rana, Nidelva, Surna, Driva y Eidfjordelva, todos ellos desembocan en la costa Noruega del océano Atlántico. Analizaron la fertilidad, la supervivencia en las etapas de alevinaje, crianza, engorda, de peces al año de edad, peso vivo de juveniles y adultos, rendimiento en canal y estado de madurez gonadal, no encontraron heterosis significativa. Concluyen que el cruzamiento entre líneas Noruegas de salmón del Atlántico tienen poca significancia práctica en programas futuros de reproducción (38).

Hörstgen-Schwark y colaboradores (1986) publican la evaluación de un cruzamiento dialélico con cuatro líneas de primavera, encontrando un bajo porcentaje de heterosis individual en la etapa de crianza y en las canales de los peces híbridos un alto porcentaje de filete (54).

Iwamoto y colaboradores (1986) publicaron la evaluación de un cruzamiento dialélico completo de tres líneas de trucha arcoiris y su interacción genotipo-medio ambiente (diferentes densidades de carga y suministros de alimentación); ellos encontraron diferencias significativas en potencial producción, de una línea pura o de su aporte en una cruce. Mencionan que la ventaja genética que tiene esta línea con respecto a las otras, es debido en parte a los programas de selección para mejorar el crecimiento, que viene realizando la compañía de donde fue obtenida (57).

Gjerde en 1988 publica un artículo en donde realizó un cruzamiento dialélico completo entre seis grupos consanguíneos de trucha arcoiris, no encontrando significativa heterosis, pero sí efectos maternos importantes en porcentaje de crecimiento, supervivencia y factor de condición, que explica fue debido probablemente a los pocos peces usados en el bioensayo y concluye que estos efectos no deben ser importantes para salmónidos, ya que su fertilidad y número de crías es muy alta (40).

Chevassus publica una revisión bibliográfica en 1990 sobre la resistencia genética para las enfermedades de los peces, describe que las especies acuícolas tienen una gran

variabilidad en respuesta a las enfermedades entre especies, poblaciones y dentro de éstas, dando como interpretación genética de esta variación, a la acción de los efectos aditivos, que pueden ser seleccionados y además, a las acciones debidas a dominancia y efectos maternos. Aclara que son pocos los trabajos donde se evalúe el comportamiento de estas características de resistencia en cruza entre poblaciones; cita el caso del cruzamiento de cuatro líneas consanguíneas en donde todas las F1 no enfermaron de un padecimiento notificado en dos de las líneas puras y también se observó en el cruzamiento de una línea de carpa común susceptible a hidropesía y un stock silvestre resistente, la descendencia tuvo una buena resistencia, concluyendo que la resistencia que hay en la descendencia de un cruzamiento es igual o mejor que la de sus líneas parentales; esto puede ser explicado ya que el cruzamiento entre poblaciones presenta significativa heterosis para crecimiento y en general, resistencia a ciertas agresiones (19, 24).

Johnsson y colaboradores en 1993 publicaron el resultado de cruzar trucha arcoiris doméstica con trucha cabeza de acero de comportamiento anadromo, obteniendo en el híbrido la reducción de la variación estacional en el crecimiento en sus etapas de vida en agua dulce y salada, logrando así un mejor crecimiento de estos (58).

Como se describió anteriormente hay dos principales tipos de cruzamiento: el cruzamiento comercial obtenido del apareamiento de dos diferentes líneas en donde solamente la primera generación va a tener los efectos de heterosis en cualidades productivas obtenidas de ambos parentales y el cruzamiento lejano o sintético, en el cual son cruzados peces híbridos de diferentes orígenes para desarrollar nuevas líneas. También se describieron los intentos para combinar las mejores características de los parentales entre raza, género y especie. Cada cruzamiento produce nuevas líneas, pudiendo asegurar la preservación y perfección de características de importancia económica de la raza, la preservación de la variabilidad genética y la prevención de la depresión consanguínea (83).

Resulta impredecible el comportamiento de dos o más razas o líneas en los cruzamientos, algunas de éstas parecen combinarse bien, mientras que otras no, lo cual puede determinarse sólo por cruza de prueba. Como regla general, las líneas o razas con orígenes genéticos diversos (es decir, las que están más lejanas de las generaciones en las que tienen ancestros comunes) son las que expresan una mayor heterosis en los cruzamientos (72).

Se recomienda hacer cruza de prueba para evaluar la habilidad combinatoria y combinaciones específicas y así determinar las más deseables. Si se encuentra que cierta combinación produce mejores híbridos comparándola con las otras cruza, se puede iniciar un programa denominado selección recurrente (105).

Una forma de evaluar cruza de prueba, es por medio de un cruzamiento dialélico. En él, se realizan todos los posibles cruzamientos entre varios genotipos, siendo estos definidos como líneas; si estas son n , entonces las combinaciones de sus cruza recíprocas será n^2 y permitirá estimar los efectos de aditividad, heterosis, habilidad combinatoria general y específica. En esta forma se puede definir la raza que aportará mayores ventajas, al ser utilizada como hembra y que lo hará cuando se use como macho (48, 49, 50). Habiendo evaluado algunas características, los promedios

obtenidos de los grupos cruzados y los grupos de raza pura podrían ser usados para estimar: 1) efectos de raza 2) heterosis promedio 3) habilidad combinatoria general 4) habilidad combinatoria específica, en donde ciertas características cuentan con componentes tanto individual y como materno (75).

CONSANGUINIDAD.

La consanguinidad es otra de las formas de mejoramiento genético que puede tener un fuerte impacto en la productividad acuícola. Ha sido demostrado que es una de las más importantes técnicas de producción ya que sin el uso de ella, no se pueden obtener líneas consanguíneas, útiles para usarse posteriormente en cruzamientos. Como ejemplo, la cruce de líneas consanguíneas seleccionadas de maíz, ha dado muy buenos resultados (25, 26, 101, 105).

El primero en usar consanguinidad en forma dirigida, fue Robert Backwell, iniciador del mejoramiento genético animal, hace dos siglos. Se entiende por consanguinidad al cruzamiento de animales emparentados (entre hermanos o de parentales con hijos) en mayor grado que los demás individuos de su raza o población; es decir tienen la probabilidad de que dos genes sean idénticos, ya que descienden del mismo gene original, logrando con esto el incremento en el número de pares de genes homocigóticos. Dentro de ellos pueden estar varios alelos recesivos que al ser homocigóticos en un individuo, provoca una tendencia a menor viabilidad, supervivencia, crecimiento, producción de huevo y un incremento en el porcentaje de anomalías, razón por la cual ha sido un método relegado. Sin embargo, la formación de razas puras y la fijación de sus características en forma homocigótica se debe a este método (8, 105).

Se han publicado pocos estudios de consanguinidad en peces y hay algunos realizados en trucha arcoiris (2, 37, 61, 62, 64). Se han descrito incrementos en la mortalidad debido a la consanguinidad en huevos, alevines, crías y reducción en el crecimiento de peces juveniles y peso del cuerpo en adultos (47).

En el trabajo hecho por Kincaid en 1977 estima que los niveles críticos de consanguinidad en la trucha arcoiris es cerca del 18%; debajo de este valor, se producen pocos problemas y arriba de éste, la productividad puede disminuir significativamente. Sin embargo debemos considerar que el nivel indicado depende de las líneas originales, la consanguinidad anterior así como del porcentaje de genes indeseables existentes. El cruzamiento de diferentes líneas altamente consanguíneas produce una alta heterosis en crecimiento y supervivencia (83).

En trucha arcoiris, estos esquemas de producción todavía no han sido muy investigados, a pesar de tener la ventaja de que con técnicas especiales, como la ginogénesis y la reversión sexual, se pueden establecer líneas altamente consanguíneas (55). También es posible alternar la consanguinidad y el cruzamiento: después de dos o tres generaciones de consanguinidad cerrada, y habiendo evaluado los híbridos de diferentes líneas consanguíneas, se establece un esquema de cruzamientos para buscar la mejor combinación que va a ser usada en la producción comercial de peces al mercado (83). En general los programas de mejoramiento genético pretenden modificar el comportamiento promedio en una o en varias

características; la posibilidad de lograrlo y el medio más adecuado, dependen de la varianza que presentan y de la importancia relativa de sus componentes, de modo que la genética animal dedica especial atención al estudio de la varianza de las variables de producción (81).

Como se describió, el mejoramiento genético de las especies acuáticas está todavía en sus comienzos. Se esperan avances en ingeniería genética para mejorar resistencia a enfermedades y tolerancia a condiciones ambientales extremas así como el desarrollo de nuevas especies de acuario y de pesca (10).

Dado lo anterior, es necesario realizar estudios sobre cruzamientos en trucha para evaluar el comportamiento de características productivas; dentro de éstos, la cruce dialélica permite la medición de respuestas a heterosis y habilidad combinatoria general y específica entre las diferentes líneas utilizadas (54).

características; la posibilidad de lograrlo y el medio más adecuado, dependen de la varianza que presentan y de la importancia relativa de sus componentes, de modo que la genética animal dedica especial atención al estudio de la varianza de las variables de producción (81).

Como se describió, el mejoramiento genético de las especies acuáticas está todavía en sus comienzos. Se esperan avances en ingeniería genética para mejorar resistencia a enfermedades y tolerancia a condiciones ambientales extremas así como el desarrollo de nuevas especies de acuario y de pesca (10).

Dado lo anterior, es necesario realizar estudios sobre cruzamientos en trucha para evaluar el comportamiento de características productivas; dentro de éstos, la cruce dialéctica permite la medición de respuestas a heterosis y habilidad combinatoria general y específica entre las diferentes líneas utilizadas (54).

HIPÓTESIS.

Estudiando los efectos de la heterosis, se encontrará la mejor combinación, en un cruzamiento dialélico completo, entre dos líneas de trucha arcoiris.

OBJETIVOS.

- Estimar los efectos de heterosis de algunas características de supervivencia , crecimiento y la calidad de la canal de trucha arcoiris, a partir de un cruzamiento dialélico entre dos líneas.

- Estimar los efectos de habilidad combinatoria específica en algunas características de supervivencia, crecimiento y la calidad de la canal en trucha arcoiris a partir de un cruzamiento dialélico entre dos líneas.

- Establecer los criterios de selección de características de la supervivencia, crecimiento y la calidad de la canal económicamente importantes para la línea hembra y macho en dos líneas de trucha arcoiris.

MATERIAL Y MÉTODOS.

El bioensayo se realizó en el Centro Acuícola "El Zarco" dedicado a la reproducción de trucha arcoiris, para producir crías y huevo oculado los que se distribuyen, por medio de donaciones, a granjas engordadoras y/o reproductoras nacionales y extranjeras. El centro pertenece a la Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, encontrándose localizado en el km. 32.5 de la carretera libre México-Toluca, perteneciente al Municipio de Ocoyoacac, en el Estado de México, a una altitud de 3,060 m.s.n.m. siendo sus coordenadas 19° 17' 58" latitud Norte y 99° 22' 15" longitud Oeste. El agua que abastece al centro proviene principalmente del manantial denominado "Pajaritos" y de "Agua azul" y así como de varios pequeños manantiales ubicados dentro del centro.

Los reproductores de trucha arcoiris utilizados, fueron de dos diferentes líneas: la línea "Zarco" (formada por cruzamientos aleatorios de diferentes líneas originarias de distintos países) y la línea "Jilotzingo" (de reciente adquisición, procedente de los Estados Unidos, para tratar de incrementar la calidad genética de las crías producidas).

Se utilizaron hembras y machos adultos de ambas líneas con edades que fluctuaban entre 3 a 5 años. Sus datos morfométricos son: El peso de las hembras desovadas para la línea "Zarco" tenía un promedio de 2,340 g con una producción de 1,654 huevos por kilogramo de peso corporal, y para la línea "Jilotzingo" con peso promedio de 2,163 g con una producción de 1,725 huevos por kilogramo de peso corporal. La longitud total y la altura de los machos despermados en promedio para la línea "Zarco" fue de 48.53 cm. y 11.2 cm. , para la línea "Jilotzingo" 56.15 cm. y 13.54 cm. respectivamente.

Para producir tanto las líneas puras "Zarco" y "Jilotzingo" y las cruzas, se utilizaron en total 30 hembras y 30 machos de la línea "Zarco" y la misma cantidad por sexo, de la línea "Jilotzingo" para las tres repeticiones.

MÉTODO.

El bioensayo se dividió en tres partes: la primera consistió en el manejo de los reproductores para ser desovadas y despermados, las hembras y los machos respectivamente, siguiendo un esquema de combinaciones de un cruzamiento dialélico completo de las líneas "Zarco" (Z) y "Jilotzingo" (J), seguido por todas sus etapas del manejo de los lotes de huevo hasta que concluyó la fase de alevinaje. La segunda parte, se dividió a su vez en dos etapas: la de crianza y engorda (Diagrama 1). La tercera parte consistió en la evaluación de la canal de las truchas engordadas, tomando una muestra de cada uno de los lotes.

Diagrama 1. Diseño Experimental para la evaluación de un cruzamiento dialélico en la Trucha Arcoiris *Oncorhynchus mykiss*

ETAPAS	PERIODOS	CLASE			
		PURAS		HIBRIDOS	
		Z'Z	J'J	Z'J	J'Z
C R I A N Z A	1				
	2				
	3				
	4				
	5				
	6				
	7				
	8				
	9				
	10				
E N G O R D A	11				
	12				
	13				
	14				
	15				
	16				
	17				
	18				
	19				
	20				
	21				
	22				
	23				
	24				
	25				

PARTE I. FERTILIZACIÓN Y ALEVINAJE.

Tomando en cuenta que la época reproductiva de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en el Centro Acuicola "El Zarco" es principalmente en las estaciones de otoño y de invierno, se eligieron los meses de diciembre y enero para realizar los cruzamientos, ya que es cuando aparece el pico máximo en número de hembras desovadas y machos despermados. Para tener mas precisión en el análisis de los datos, el bioensayo constó de tres repeticiones; por lo tanto se realizaron los cruzamientos los días 9, 17 de diciembre de 1993 y 6 de enero de 1994.

Lo que a continuación se describe, es similar para cada una de estas repeticiones:

De la revisión semanal de reproductores de trucha arcoiris se seleccionaron diez hembras y diez machos de la línea Zarco y la misma cantidad por sexo de la línea Jilotzingo. En todos los grupos se incluyeron dos reproductores de más, como margen de seguridad. Estos reproductores estaban en su estado óptimo para ser cruzados y así asegurar la máxima viabilidad de los gametos (12). El día de los cruzamientos, se separaron por sexo y por línea, en las piletas de reproductores ayudado con corrales de red. Esto fue para tener identificada su ubicación, y poder seguir un orden en el esquema de combinaciones de un cruzamiento dialélico completo de dos líneas (línea "Zarco": Z y la línea "Jilotzingo": J) (Diagrama 1). Se obtuvieron las siguientes combinaciones para hembra y macho: Z*Z, J*J, Z*J, J*Z. Para garantizar la fertilidad, se usó el método seco para la fertilización de los gametos y la relación entre hembras : machos fue de 1:1. Por esta razón, cada combinación será de cinco hembras con cinco machos (83).

Para efectuar las cuatro combinaciones de cada una de las tres repeticiones, la metodología que se utilizó para la inseminación artificial o desove dirigido, manejo de los huevos hasta ser incubados, manejo del huevo durante el periodo de incubación, eclosión o nacimiento de los alevines y etapa de alevinaje, fue la siguiente:

ETAPA DE DESOVE DIRIGIDO.

Habiendo elegido una de las cuatro combinaciones antes descritas, se procedió a sacar a una hembra de la línea a utilizar en el cruzamiento; se midió su longitud total, altura y su peso y se le indujo al desove al presionar en forma anteroposterior su abdomen, colocando el gonoporo cerca de un recipiente de plástico (en éste se van a recolectar todos los óvulos, de las cinco hembras y el semen de los cinco machos de cada combinación elegida), hasta que expulse la mayoría de sus óvulos; de inmediato, con el macho de la línea a utilizar y con el mismo método anterior, se le extrae el semen, dejándolo caer sobre los óvulos y ayudando con una pluma de ave, se homogeneiza su distribución. Una vez extraído todo el semen, se tomó la medida de longitud total y la altura del animal. El método se repitió hasta terminar de desovar a las otras cuatro hembras y despermar a los otros cuatro machos, para complementar una combinación de 5 hembras de una línea y 5 machos de la misma línea o la otra, dependiendo cuál combinación se eligió. Se tapa el recipiente identificándolo con el nombre de la combinación realizada, dejándolo reposar durante diez minutos, para tratar de lograr una mejor fertilidad de los gametos. Con esta misma metodología, se realizaron las otras tres combinaciones restantes.

A partir de aquí se describe el manejo de cada combinación previamente identificada.

Manejo del huevo.

Transcurrido este tiempo de reposo, el siguiente paso fue el lavado del huevo que consistió en sucesivos cambios de agua corriente hasta que ésta salga transparente y limpia, para quitar el exceso de semen, cascarillas de huevo, sangre, heces y algún otro material extraño. El siguiente paso fue la hidratación del huevo, que consistió en depositar en una tina (previamente identificada con la combinación depositada) con suministro de agua corriente, por un tiempo aproximado de 20 minutos, cuando el huevo ya había adquirido una textura más dura y pueda ser manejado. Entonces, se

cuantificó indirectamente por el método de desplazamiento de agua y usando una canaleta graduada se determinó su diámetro promedio. Realizado lo anterior, se depositó todo el huevo de la combinación en una charola de incubación de una de las incubadoras verticales*, registrando su ubicación. Es importante recalcar que siempre se manejó la individualidad del cruzamiento, desde que se complementó la crucea 5 hembras y 5 machos en el recipiente de plástico hasta que se incubó todo ese huevo, en una de las charolas de la incubadora.

ETAPA DE INCUBACIÓN.

El manejo del huevo durante su etapa de incubación fue el habitual realizado en el Centro, como lo es el tratamiento preventivo para evitar o reducir la presencia del hongo *Saprolegnia_spp.* aplicando cada tercer día verde de malaquita al 1.1 % agregando la cantidad de 100 ml. de esta solución a cada incubadora. También se aplicó el choque en agua a los 19 días postfertilización y su limpieza, al día 20 post fertilización; esto consistió en la extracción de los huevos muertos por medio de una máquina contadora y limpiadora ** terminando la extracción por medio de la técnica de sifoneo. Una vez extraídos se depositó el huevo oculado en su respectiva charola de incubación, para continuar su incubación. Se procedió a cuantificar indirectamente la cantidad de huevo muerto por el método indirecto de desplazamiento de agua y así evaluar el porcentaje de fertilidad. El desarrollo embrionario terminó el día 32 postfertilización, cuando aproximadamente el 98% de los organismos ya habían eclosionado. En promedio la temperatura del agua durante la incubación, fue de 10.5° C.

ETAPA DE ALEVINAJE.

El día del nacimiento de los alevines, se sacó toda la charola de la incubadora y se vaciaron los organismos a una tina de alevinaje y cría, previamente lavada y desinfectada, dejando los huevos que faltaban por eclosionar en el bastidor para que terminaran de nacer (registrando el número de tina en que fue vaciada la combinación) y se cuantificaron los organismos muertos, para evaluar la viabilidad de la combinación. Esta etapa duró 20 días, esto es hasta el día 52 postfertilización. El manejo hecho en ésta, consistió en la limpieza y la extracción diaria de los alevines muertos para evaluar la mortalidad de la combinación durante esta etapa.

Como se describió anteriormente, siempre se mantuvieron identificadas las combinaciones.

PARTE II. CRIANZA Y ENGORDA.

La segunda parte se dividió a su vez en la etapa de crianza y engorda. En éstas, se evaluó el crecimiento (para cada combinación y para las tres repeticiones) tomándose en cuenta los siguientes características:

- Longitud total: que va desde la punta del hocico al extremo posterior de la aleta caudal en posición natural o estirándolo, usando un ictiómetro.

* Tipo California.

** Marca Van Haalen.

- Longitud patrón: que va desde la punta del hocico a la base de la aleta caudal en posición natural o estirándolo, usando un ictiómetro.
- Altura máxima corporal: mayor distancia entre el margen ventral y dorsal del cuerpo.
- Peso total: peso del organismo completo, usando básculas digitales electrónicas con capacidad de 600 g para la etapa de crianza* y otra ** con capacidad de 4 kg, para la etapa de engorda.

El muestreo de los peces para la evaluación del crecimiento de los lotes (combinación) se realizó al final de cada período de 14 días. Antes de medir, los peces fueron dietados de 18 a 24 horas antes. El método que se utilizó para tomar las muestras consistió en acorralar a todos los peces con un contenedor al final de la tina de alevinaje y crianza (e. de crianza) o estanque (e. engorda). Ya estando juntos, se tomaron las muestras aleatoriamente. Para medir el peso total en la etapa de crianza, se fueron pesando en grupos de 100, 50 y 25 sacando un promedio de las crías conforme aumentaban de peso; para la etapa de engorda, fue de manera individual. Para medir la longitud total en la etapa de crianza, se midieron 25 peces y en la etapa de engorda fueron 15 peces.

La alimentación de los peces en las dos etapas, se basó exclusivamente en la administración de alimento balanceado*** usado en el Centro, teniendo la ventaja de que se distribuye en su presentación original, ya que ofrece una granulometría acorde a la fase de cultivo al que se destina. Se usó el tipo de alimento y la frecuencia de alimentación mínima por día recomendados por la empresa productora (68). Los tipos de alimento usados en la etapa de crianza fueron: iniciación, alevín I, alevín II, migaja fina y gruesa, para la etapa de engorda, los tipos: engorda 3/32, 1/8, 5/32 y 3/16.

ETAPA DE CRIANZA.

Concluida la etapa de alevinaje cuando el 70 a 80 % de los organismos ya habían absorbido su saco vitelino, convirtiéndose así en crías, con una edad de 20 días. Se evaluó el peso y longitud total de cada uno de los lotes y a partir de este momento, empezó la etapa de crianza. Así, se les comenzó a administrar la alimentación que fue *ad libitum* en toda la crianza. El manejo realizado durante ésta, fue la limpieza y extracción de las crías muertas todos los días para evaluar la mortalidad por período. La evaluación de crecimiento, fue con el método antes mencionado, pesando y midiendo al final de cada uno de los períodos de 14 días, dando un total de 10 mediciones para la etapa de crianza. Las tinajas de alevinaje y cría utilizadas en el bioensayo** tienen una capacidad de 352 litros y 3.5 recambios por hora de agua. La temperatura promedio del agua tuvo un rango de 10° C a 11° C.

ETAPA DE ENGORDA.

De cada uno de los 12 lotes manejados en el bioensayo, al final de la etapa de crianza se seleccionaron, 150 crías las más grandes y homogéneas en longitud, para ser trasladados a los 12 estanques rectangulares de concreto que fueron utilizados para la etapa de engorda, en éstos el abastecimiento de agua proviene del agua de salida de la sala de incubación, logrando un sistema de paso múltiple sin aireación suplementaria. Los estanques fueron previamente lavados y asoleados. Se determinó la biomasa de

* Marca Okaus.

*** Silver Cup. El Pedregal.

** Marca Sartorius.

peces que entraron a la engorda. El suministro de la alimentación se calculó por el método de las tablas de alimentación, de acuerdo a la biomasa y tomando en cuenta la longitud total y temperatura promedio del agua por periodo. El manejo en esta etapa fue la limpieza de los estanques por sifoneo semanalmente y una limpieza total cada mes. Para evaluar el crecimiento se tomó una muestra de 15 peces de cada lote con el método antes mencionado, al final de cada periodo de 14 días siendo un total de 16 periodos para esta etapa. Los estanques rectangulares utilizados para la engorda tienen una capacidad en promedio de 5,032 litros con un suministro de agua que proporcionaba un recambio de agua por hora que fluctuaba de 1.97 a 4.1. La temperatura promedio que tuvo el agua durante esta etapa fluctuó entre los 11°C a 13°C teniendo como promedio 12°C. La calidad del agua en promedio, tenía: 6.9 mg./litro de agua de oxígeno disuelto, 0.77 ppm. de bióxido de carbono, 6.6 unidades de pH. Para estimar los anteriores parámetros, se usó un termómetro (con lectura -30°C a +50°C) y un equipo de laboratorio portátil *.

PARTE III. EVALUACIÓN DE LA CANAL.

Una vez concluida la etapa de engorda se seleccionaron peces de peso entre 300 g a 350 g tomando una muestra de 8 individuos por lote (total de 96 peces) de los 12 lotes; estos fueron identificados y sacrificados, para posteriormente evaluar su canal.

A los peces vivos se les tomaron las siguientes medidas: peso vivo, longitud total, longitud patrón, altura y ancho. Se procedió a sacrificarlos y se les extrajeron las vísceras, tomando las siguientes medidas: peso de la canal, longitud sin cabeza y sin cola, longitud y peso (incluyendo branquias) de la cabeza. Una vez evaluadas estas características, se procedió a remover los huesos y la piel del músculo para conocer el peso real del filete limpio (músculo); todo el sobrante (hueso, piel, aletas y vísceras) fue también cuantificado.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

El análisis de la velocidad de crecimiento de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*), tanto para longitud como peso corporal, es mejor explicada a través de una ecuación no lineal, siendo y es la variable de respuesta longitud o peso corporal; N_0 , es el valor esperado de y al tiempo cero, k es el valor de la variable de respuesta a un tiempo largo o al plateau del crecimiento, r es la estimación del cambio de crecimiento por unidad de tiempo, t es el tiempo de crecimiento, e es el logaritmo natural 2.7182818... y E es el error con media 0 y varianza s^2 (28).

$$y = \frac{k}{1 + (k - N_0)/N_0 e^{-rt}} + E$$

La evaluación genética de los efectos no aditivos de heterosis general como individual se realizaron dentro de cada etapa de crianza, de engorda y de canal para las características de peso, talla, altura y rendimiento en canal utilizando el siguiente modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + C_j + G_i + e_{(ijk)}$$

* Marca PP2 p. det. de 10 parámetros.

Donde y_{ijk} es la k -ésima respuesta aleatoria asociada al j -ésimo grupo genético y a la i -ésima clase, μ es la media poblacional, C_i es el efecto de la i -ésima clase (líneas puras y cruza), G_j es el efecto del j -ésimo grupo genético (ZZ, JJ, ZJ y JZ); $\varepsilon_{(ijk)}$ es el error aleatorio NID $(0, \sigma^2)$. Por lo tanto la comparación entre líneas puras como cruzadas estima la heterosis general, mientras que las comparaciones no ortogonales entre grupos estima la heterosis individual de la cruza (7, 90).

RESULTADOS

Incubación, fertilidad, viabilidad y mortalidad.

En el Cuadro 1, se presentan los promedios del diámetro del huevo (mm) incubado, la fertilidad (%) y la viabilidad (%) del mismo para producir las líneas puras de trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) Zarco (Z) y Jilotzingo (J), así como sus cruzas (ZxJ y JxZ) y la mortalidad (%) durante la etapa de alevín (0 a 20 días) de los mismos grupos.

Grupo genético	Diámetro del huevo	Fertilidad %	Viabilidad %	Mortalidad alevinaje %
Z X Z	5.30 a	61.76 b	92.35 a	2.65 b
J X J	5.60 a	69.48 a	97.40 a	2.60 b
J X Z	5.62 a	67.81 a	85.86 a	14.14 a
Z X J	5.46 a	62.21 b	88.84 a	11.16 a
Media	5.49	65.31	91.11	7.64
Error Estándar	0.07	5.78	6.94	2.96

a,b valores con diferente literal en columnas son diferentes estadísticamente $P < .05$

Se observó que no existieron diferencias estadísticas significativas ($P > .05$) para el diámetro del huevo incubado el que presentó un promedio de 5.49 ± 0.07 mm y un coeficiente de variación de 5.10%, este resultado, se explica debido a que para la producción de esta generación de organismos se utilizaron tanto hembras como machos adultos, con más de dos ciclos de producción y con edades que variaban entre tres a cinco años, de igual manera, las hembras utilizadas para este estudio, presentaron una producción semejante de huevo.

Con respecto a fertilidad, se observó que los grupos donde la línea Jilotzingo se utilizó como hembra mostraron un porcentaje mayor ($P < .05$), con respecto a los grupos donde la línea Zarco fue utilizada como hembra (68.6% vs 61.9%). La viabilidad entre los grupos fué semejante ($P > .05$) siendo el porcentaje promedio de 91.1 %.

El porcentaje de mortalidad general durante la etapa de alevinaje fue de 7.64%, observándose diferencias estadísticas significativas ($P < .05$) entre grupos, siendo mayor en las cruzas ZxJ y JxZ (12.6%) con respecto a las puras (2.6%).

En el Cuadro 2, se presenta el comportamiento de la mortalidad durante la etapa de crianza (20 a 146 días). La mortalidad general promedio en este período fue de 4.99%, siendo estadísticamente mayor ($P < .05$) en la cruce ZxJ (6.55%) con respecto a los otros

grupos (Z=4.92%, J=3.93% y JxZ=4.99%). Del total de la mortalidad en esta etapa, se observó que la mayoría ocurre en los primeros 30 días de edad, independientemente del grupo genético. Durante éste periodo crítico, se observó que la cruce JxZ acumuló el 47.25%, mientras que la línea pura Zarco presentó el 70.29%. El comportamiento de mortalidad en este periodo, se muestra en la Gráfica 1.

Cuadro 2 Porcentaje de mortalidad y su comportamiento en las líneas puras "Zarco", "Jilotzingo" y sus cruces recíprocas en la época de crianza (20 a 146 días)

Edad (días)	Grupo Genético				Promedios
	Z X Z	J X J	J X Z	Z X J	
21 a 34	70.29 a	62.18 b	47.25 c	55.77 c	58.87 x
35 a 48	8.54 a	15.05 b	27.99 c	12.03 b	15.90 y
49 a 62	2.72 d	2.38 d	4.45 d	2.77 d	3.08 z
63 a 76	4.31 d	4.55 d	6.12 d	9.32 d	6.08 z
77 a 90	3.16 d	4.44 d	7.35 d	6.58 d	5.38 z
91 a 104	5.42 d	2.01 d	1.96 d	7.53 d	4.23 z
105 a 118	4.33 d	3.64 d	3.79 d	4.36 d	4.03 z
119 a 132	1.40 d	7.51 d	1.41 d	2.02 d	3.09 z
133 a 146	0.74 d	0.75 d	0.31 d	0.75 d	0.64 z

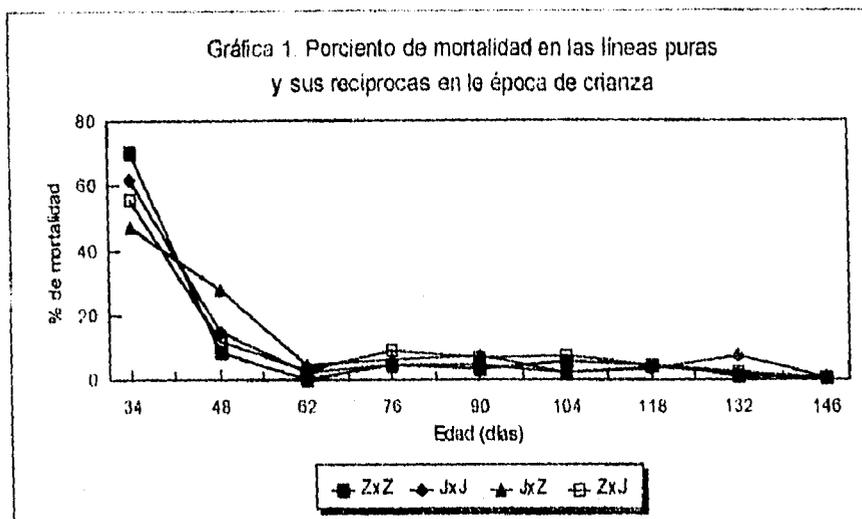
a, b, c, valores con diferente literal en renglones son estadísticamente diferentes $p < .05$

x, y, z, valores con diferente literal en columna son estadísticamente diferentes $p < .05$

d, valores semejantes dentro y entre cruces $P > .05$

	Grupo Genético				Total
	Z X Z	J X J	J X Z	Z X J	
Mortalidad total %	4.92 a	3.93 a	4.99 a	6.55 b	4.99
Crías muertas	1583	1436	1566	1697	6282
Crías nacidas	32169	36489	31346	25886	125890

a, b, valores con diferente literal son estadísticamente diferentes $p < .05$



Crecimiento

En el Cuadro 3, se observan los cuadrados medios para las variables de peso, longitud y altura al finalizar la etapa de crianza (160 días) y de engorda (365 días).

Cuadro 3. Cuadrados medios del: Peso, longitud total y altura en la etapa de crianza (20-160 días) en la trucha arcoiris.

Origen de la variación	gl	Crecimiento			Engorda			
		Peso	Long. Total	Altura	Peso	Long. Total	Long. Patrón	Altura
Heterosis	1	0.01	0.004	0.001	9.3	0.25	0.19	0.25
Grupos	2	17.57 *	1.83 *	0.099 *	936.3 a	1.78 ***	1.71 ***	1.78 ***
Líneas	1	9.79	1.19 a	0.027	1.5	0.88 a	0.94 *	0.88 a
Cruzas	1	25.36 *	2.46 *	0.171 *	871.1 ***	2.69 ***	2.48 ***	2.69 ***
Error	8	3.38	0.31	0.017	298.9	0.247	0.202	0.247

a P < .10
* P < .05

Los resultados indicaron diferencias estadísticas significativas $P < .05$ entre grupos para todas las variables analizadas, al realizar las comparaciones entre ellas, se observó en la época de crianza una diferencia estadística ($P < .10$) entre las líneas puras, para peso y largo total, mientras que el comportamiento de las cruzas mostró diferencias estadísticas significativas ($P < .05$), en todas las variables analizadas. Por otro lado, no se observó en esta etapa respuesta significativa ($P > .05$) a heterosis.

En la etapa de engorda, al igual que en la etapa de crianza, no se observó respuesta a heterosis general en ninguna de las variables analizadas, sin embargo, se observó efecto de grupos sobre peso corporal ($P < .10$), longitud total, patrón y altura ($P < .01$). Al analizar las comparaciones entre ellos, se observaron diferencias entre líneas puras longitud total, altura ($P < .10$) y longitud patrón ($P < .05$); mientras que las cruzas mostraron ser diferentes ($P < .01$) en todas las características analizadas.

En el Cuadro 4, se muestran las medias mínimo cuadráticas de las variables estudiadas en las etapas de crianza y engorda.

Cuadro 4. Medias mínimo cuadráticas para las variables peso corporal (g), altura (cm), longitud patrón (cm) y total (cm), de la trucha arcoiris en las etapas de crianza (20-160 días) y engorda (160-365 días).

Grupo Genético	Peso corporal		Altura (cm)		Long. Patrón*		Long. Total	
	Crianza	Engorda	Crianza	Engorda	Crianza	Engorda	Crianza	Engorda
J X J	12.12 x	269.28	2.26	6.58 x	25.86 a	10.41 x	28.58 x	
Z X Z	9.56 y	268.28	2.13	6.67 y	25.07 b	9.52 y	27.81 y	
LINEAS	0.84	268.76	2.20	6.63	25.47	9.97	28.19	
Z X J	8.85 a	249.36 a	2.01 a	6.45 a	24.57 a	9.29 a	27.24 a	
J X Z	12.96 b	284.68 b	2.34 b	6.81 b	25.85 b	10.54 b	28.58 b	
CRUZAS	0.90	257.02	2.18	6.63	25.21	9.93	27.91	
E.E.	0.75	9.98	0.053	0.104	0.26	0.226	0.287	

a, b, valores con diferente literal son estadísticamente diferentes $P < .05$
 x, y, valores con diferente literal son estadísticamente diferentes $P < .10$
 * La longitud patrón no fué estimada durante la época de crianza.

En la etapa de crianza, se observó que la línea pura Jilotzingo fue más pesada (26.8%) y más larga (9%) que la línea pura Zarco ($P < .10$); mientras que la cruce JxZ mostró ser superior a su recíproca: 46.44% más pesada, 13% más larga y 5% más de altura; estos resultados indican un mayor crecimiento ($P < .05$) del híbrido J x Z.

La etapa de engorda, mostró a la línea Jilotzingo ser ligeramente más larga (3%) ($P < .10$), pero un 1% de menor altura ($P < .10$), que la línea Zarco, teniendo ambas un peso semejante de 269 g. ($P > .05$).

Con respecto a las cruces, se observó que existió una mejor respuesta a crecimiento en todas las variables estudiadas en el híbrido JxZ siendo 14% más pesado ($P < .05$) y 5% más alto ($P < .05$) que su recíproco ZxJ.

La respuesta de heterosis individual, se presenta en el Cuadro 5, donde la cruce ZxJ mostró un comportamiento inferior al promedio de sus padres en todas las características de crecimiento analizadas, tanto en la etapa de crianza como en la etapa de engorda, mientras que su recíproca, JxZ presentó un desarrollo superior al promedio de los padres, siendo la mayor respuesta en el peso corporal 19% en la etapa de crianza y del 6% en la etapa de engorda. Con respecto a longitud y altura, se observa una mayor respuesta de la cruce JxZ en la etapa de crianza. Estos resultados muestran

una respuesta a heterosis individual superior de la cruce entre hembra de la línea Jilotzingo y macho de la línea Zarco que en su recíproca.

Cuadro 5. Respuesta a la heterosis individual* para las variables peso corporal, altura, longitud patrón y total en la trucha arcoiris en la etapa de crianza y engorda

Grupo genético	Crianza			Engorda			
	Peso	Altura	Longitud	Peso	Altura	patrón	Longitud
			total				total
ZxJ	0.82	0.91	0.93	0.93	0.97	0.96	0.97
JxZ	19.56	6.36	5.72	5.92	2.71	1.49	1.38

* Porcentaje sobre el promedio de los padres.

Al analizar el comportamiento de estas variables durante la etapa de crecimiento y engorda, en el Cuadro 6, se muestran las correlaciones lineales entre ellas, para cada una de la etapas.

Cuadro 6 Correlaciones entre las variables edad (días), longitud total (cm), longitud patrón (cm) y altura (cm), en la trucha arcoiris en las etapas de crianza y engorda.

	Etapa de crianza				
	Edad	Long. Total	Long. Patrón *	Altura	Peso
Edad		.93		.76	.61
L. Total	.96			.95	.96
L. Patrón	.90	.99			
Altura	.95	.98	.96		.95
Peso	.91	.95	.97	.95	

Etapa de engorda

* Longitud patrón en la época de crianza no fué estimada

Se observaron valores de correlación altas entre todas las variables estudiadas, tanto en la etapa de crianza como en la etapa de engorda, como es de esperarse. Sin embargo, se hace notar la correlación de altura y peso con respecto a edad en la etapa de crianza que mostraron ser de 0.76 y 0.61 respectivamente, mientras que la época de engorda estas relaciones son superiores al 0.90, lo que sugiere que la trucha arcoiris en las condiciones de clima en que fueron desarrolladas, primero crece longitudinalmente y después engorda.

Curva de crecimiento de la trucha arcoiris.

El análisis de la velocidad de crecimiento de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) tanto para longitud como peso corporal, es mejor explicada a través de una ecuación no lineal.

En el cuadro 7, se muestra el análisis de regresión y los estimadores de los parámetros para longitud corporal durante un año con mediciones cada 14 días. Se observó efecto significativo ($P < 0.01$) de la regresión para el crecimiento corporal, con un crecimiento logarítmico a partir del período 10 o inicio de la etapa de engorda. Estos resultados mostraron que el crecimiento de los grupos híbridos fue 4% superior a las líneas puras, siendo de 8% el de la cruce JxZ y de 0.6% en su recíproca.

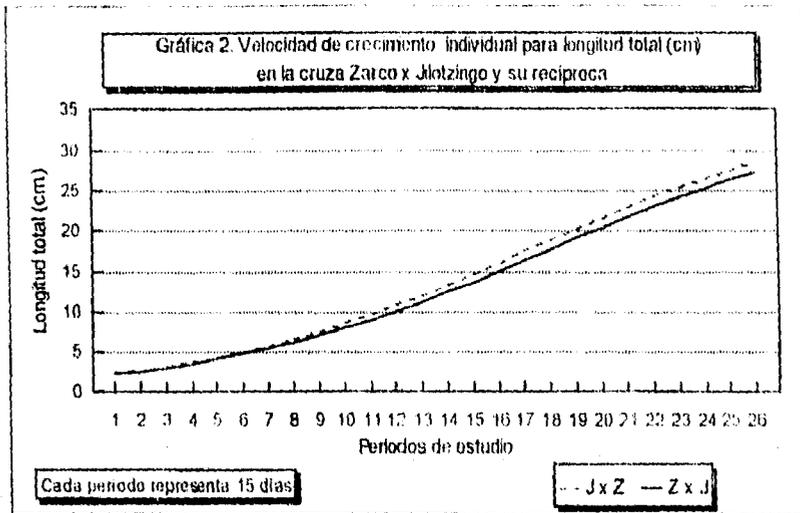
Cuadro 7. Análisis de varianza y parámetros de la ecuación no lineal de crecimiento en función de la longitud total, para la población de trucha arcoiris en general, líneas puras, sus híbridos y sus cruces recíprocas										
Origen de la variación	Cuadrados medios									
	g.l.	General	g.l.	Puras	Híbridos	g.l.	ZxZ	JxJ	ZxJ	JxZ
Regresión	3	26432.55	3	13148.43	13284.6	3	6257.9	6898.93	6131.05	7174.15
Residuo	309	0.687	153	0.581	0.787	75	0.563	0.306	0.436	0.314
Estimadores de la ecuación										
Parámetros	General		Puras		Híbridos		ZxZ	JxJ	ZxJ	JxZ
k	35.07		35.64		34.54		36.08	35.33	34.79	34.49
No	2.05		2.11		1.99		2.1	2.12	1.99	1.99
r	0.16		0.156		0.163		0.152	0.16	0.157	0.160

El crecimiento de la línea JxZ fue superior a su recíproca en la etapa de engorda, entre los períodos 11 a 19, (170 a 285 días de edad), con un crecimiento de 10 a 20 cm. de longitud y con un promedio de heterosis individual del 6% con rango de 4.44% e los 285 días de edad y de 8.31% a los 188 días de edad.

En el apéndice A, se muestran los valores observados y esperados de la velocidad de crecimiento en función de la longitud corporal para todos los grupos genéticos analizados, así como la respuesta a la heterosis general e individual por período de 14 días hasta el año de edad. En la Gráfica 2, se muestra la respuesta de crecimiento de las cruces.

Con respecto a crecimiento en función de peso corporal, el Cuadro 8, muestra el análisis de regresión y los estimadores de los parámetros. Se observó efecto significativo ($P < 0.01$) en todos los grupos con un crecimiento logarítmico a partir de los 160 días de edad que representa un peso promedio de 8 g.

El peso corporal observado durante la etapa de crianza, fue de 0.06 g., mientras en la etapa de engorda, el crecimiento por período fue de 16 g en promedio. Al analizar el cambio de peso en la cruce JxZ, ésta mostró respuesta a heterosis en toda la etapa de engorda siendo sus valores más altos entre los seis a nueve meses de edad, donde alcanzaron pesos de 10 g a 22 g. y con una heterosis promedio de 21 %, disminuyendo posterior a esta edad y hasta el año.

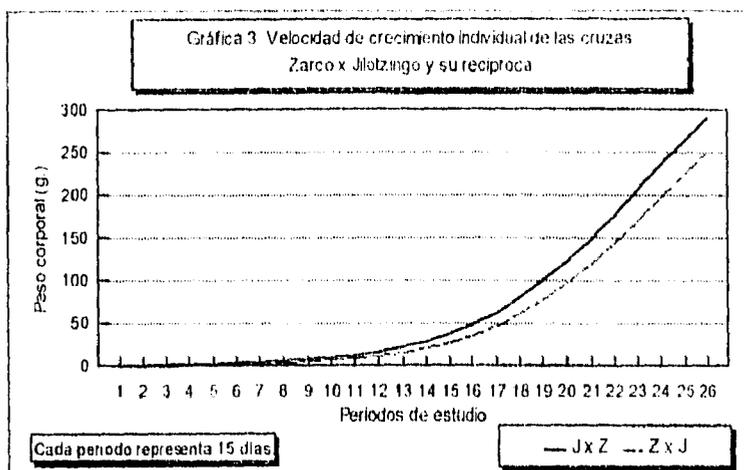


En el apéndice B, se presentan los valores observados y esperados de la velocidad de crecimiento en función del peso corporal para la población, las líneas puras, las cruces entre ellas y la respuesta de heterosis general e individual en cada uno de los periodos de evaluación, mientras que la Gráfica 3, muestra la respuesta del cambio de peso de las cruces.

Cuadro 8. Análisis de varianza y parámetros estimados de la ecuación no lineal de crecimiento en función del peso corporal, para la población total, líneas puras e híbridas y sus cruces en turca arcoiris

Cuadrados medios										
Origen de la variación	gl	General	gl	Puras	Híbridos	gl	ZxZ	JxJ	ZxJ	JxZ
Regresión	3	1142144.29	3	461422.01	580314.58	3	268951.59	292820.61	24057.59	345091.77
Residuo	309	130.39	153	104.25	157.26	75	162.05	36.62	50.93	75.88

Estimadores de los parámetros de la ecuación							
Parámetros	GENERAL	PURAS	HÍBRIDOS	ZxZ	JxJ	ZxJ	JxZ
k	394.410	393.580	395.370	404.15	385.7	379.37	412.54
No	0.459	0.445	0.473	0.422	0.47	0.399	0.544
t	0.288	0.289	0.288	0.288	0.29	0.289	0.288



Comportamiento de la canal en la trucha arcoiris.

El Cuadro 9, muestra el análisis de varianza de las características evaluadas al sacrificio, se observó efecto estadístico significativo ($P < 0.10$) entre grupos para rendimiento a la canal con respecto al peso al sacrificio y para proporción de filete con respecto al rendimiento en la canal, sin encontrar diferencias entre los grupos ($P > 0.05$) en la proporción de piel, aletas, hueso y cabeza.

Los promedios generales de estas variables, se muestran en el Cuadro 10, Estos resultados mostraron un rendimiento a la canal del 87.63% y de este el 62.01% es músculo, 8.22% es piel, 2.63% son aletas, 10.76% hueso y 7.66% es peso de la cabeza.

De las características económicamente importantes tal es el caso de rendimiento en canal y filete, la cruce JxZ presentó un mejor comportamiento con respecto a su cruce recíproca. Con respecto a las líneas puras, se observó que la línea Zarco fue ligeramente menor ($P < 0.10$) en producción de filete que la línea Jilotzingo.

**Cuadro 9. Cuadrados medios para rendimiento en canal,
proporción de filete, piel, aletas, hueso y cabeza..
Cuadrados medios**

Origen de la variación	gl	Rendimiento en canal	Filete	Piel	Aleta	Hueso	Cabeza
Heterosis	1	360.4	1.26	25.62	0.825	871.2	4.95
Grupos	2	488.7 a	409.6 a	3.05	0.553	1038.5	10.94
Entre líneas	1	444.1	567.2 a	6.09	0.607	67.2	6.68
Entre cruces	1	533.3 a	252.1	0.01	0.500	2003.8	15.07
Error	92	153.3	112.3	10.40	0.970	1012.0	3.74

a, P < 0.05

**Cuadro 10. Composición de la canal de dos líneas de
trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) y sus cruces**

Grupo genético	Peso (g)	Rendimiento en canal	Músculo	Piel	Aletas	Hueso	Cabeza	Otros
JxJ	316	88.75 a	62.09 a	8.13 a	2.66 a	9.90 a	7.58 a	9.64 a
ZxZ	314	87.55 a	60.97 b	8.57 a	2.64 a	9.26 a	7.48 a	11.08 a
ZxJ	314	86.16 b	62.41 a	8.19 a	2.61 a	14.45 b	7.69 a	4.65 a
JxZ	315	88.05 a	62.57 a	7.99 a	2.62 a	9.44 a	7.91 a	9.47 a
Promedio	315	87.63	62.01	8.22	2.63	10.76	7.66	8.71

a, b, valores con diferente literal en columnas son estadísticamente diferentes ($P < 0.10$)

DISCUSIÓN.

El principal objetivo de este bioensayo fue evaluar las diferencias en características productivas de importancia económica de dos poblaciones de trucha arcoiris y sus cruza recíprocas, en un cruzamiento dialélico completo el cual proporciona estimaciones simultáneas de varios efectos genéticos.

Incubación, fertilidad, viabilidad y alevinaje.

Debido a la falta de registros productivos de los organismos que se utilizan en este Centro, se utilizaron para este estudio en la generación inicial, hembras con producción y diámetro de huevo semejante, ya que el tamaño del huevo se ve influenciado por éstas, de acuerdo con lo señalado por Gall (31), la edad de los reproductores correspondieron a animales que fluctuaban de 3-5 años de edad.

Los porcentajes observados del 65% y 91% para fertilidad y viabilidad respectivamente son similares a los encontrados por algunos autores (80, 103, 88, 54) en diferentes estudios con trucha arcoiris. La mejor fertilidad encontrada por parte de las hembras de la línea Jilotzingo, demuestran tener óvulos de mejor calidad para alcanzar esta mejor fertilidad, comparándola con las hembras de la línea Zarco, diferencias entre líneas para estas características han sido manifestadas por Gall y Gross (33), quienes compararon tres poblaciones de trucha, observando diferencias entre ellas, otros autores (18, 60), mencionan que a través de programas de selección es posible mejorar la viabilidad de las poblaciones. Estos resultados implican la importancia de la selección de la línea hembra en los cruzamientos para mejorar características de fertilidad y viabilidad.

Por otro lado, existen autores que consideran que los porcentajes de fertilidad y viabilidad no son de importancia económica en la producción de trucha arcoiris u otros salmónidos, por la gran cantidad de huevos que produce una hembra por Kg. de peso vivo (40, 54). Sin embargo, estas características se pueden mejorar utilizando a los reproductores en su mejor estadio reproductivo, obteniendo con esto una buena calidad de los gametos (12, 15) y ayudado por correctas prácticas de manejo del huevo recién fertilizado hasta la eclosión del mismo (60).

Etapas de crianza y engorda.

El alto porcentaje de mortalidad ocurrido en los primeros 30 días de edad presentada al comienzo de la etapa de crianza en todos los grupos genéticos están de acuerdo con algunos trabajos presentados en la literatura (60, 88, 103), en donde por cuestiones fisiológicas de orden genético, existe un proceso de selección natural sobreviviendo las más aptas. Esta mortalidad se puede ver reducida alcanzando las óptimas condiciones ambientales y de manejo.

Las diferencias significativas entre grupos para peso, longitud y altura tanto al final de la etapa de crianza como de engorda concuerdan con los resultados de Morkramer (80) quien trabajó con diferentes líneas de trucha arcoiris, Linder y colaboradores (74), en un cruzamiento dialélico de cinco líneas, encontrando diferencias entre puras y sus cruza a los 24 y 32 meses de edad, observándose un mejor comportamiento de la línea Kamloops sobre la línea Danesa que es la más común en Finlandia. Hörstgen-Schwark

y colaboradores (54), utilizando un cruzamiento dialélico de cuatro líneas, informan que en las dos etapas las líneas puras usadas demostraron crecimiento diferente entre ellas pero inferior a las cruas. Klupp (70), encontró diferencias entre líneas y sus cruas para altura y ancho, observando que estas diferencias entre cruas son más importantes en estado juvenil, mientras que en las líneas puras son más evidentes conforme avanza la edad.

Estos resultados muestran que la falta de heterosis en el crecimiento, es probablemente debido a que las líneas usadas en los cruzamientos son insuficientemente diferenciadas, ya que el cruzamiento entre líneas distantes provoca ésta.

Las correlaciones altas observadas (>0.90) en la etapa de crianza y engorda coinciden con las encontradas con Morkramer y colaboradores (80), quienes observaron valores de 0.90 a 0.97 para longitud total y peso, por otra parte, Gjerde y Schaeffer (42), al analizar la relación peso con altura en peces de engorda, encontraron una asociación de 0.89 en promedio.

Curva de crecimiento y Heterosis.

El crecimiento está controlado por un gran número de genes (herencia poligénica), y altamente sensitivo a cambios ambientales como densidad de población en el estanque, el agua (origen, calidad, flujo y temperatura), el manejo alimenticio (disponibilidad), la limpieza, entre otros factores externos

El análisis de crecimiento en este estudio, correspondió a una función de tipo exponencial como el mejor modelo para explicarlo, este resultado concuerda con el análisis presentado por otros autores (34, 102) quienes evaluaron el crecimiento en otros salmónidos. El crecimiento de los salmónidos parece seguir características de curva de crecimiento tipo exponencial, disminuyendo ésta a la madurez sexual, resultados semejantes son presentados por Schreck (95), Weatherley y Gill (109) y Gall (34).

La curva de crecimiento en general concuerda con otros autores (34, 85) donde el crecimiento de este pez es exponencial, siendo en la etapa de crianza lento, aumentando en la etapa de engorda. En los resultados obtenidos en este bioensayo no se observó declinación de la curva ya que los grupos de peces evaluados no llegaron a la madurez sexual donde otros autores han encontrado un plateau de la curva (34, 78, 98). Otros autores han descrito ecuaciones de crecimiento (34, 57) mencionando que son efectivas para predecir la esperada velocidad de crecimiento, describiendo una población bajo definidas condiciones.

El crecimiento logarítmico es observado en la etapa de engorda, ya que en ésta se transfirieron los peces a un espacio mas grande y con un ligero incremento de la temperatura del agua, efectos que modifican la velocidad de crecimiento, estos resultados han sido referidos por Ayles y Baker (5), Gall (34), Mckay y col. (77) y Sadler y col. (89).

Las diferencias observadas en el desarrollo del crecimiento de cada una de las líneas puras en este estudio, reflejan diferencias entre las dos poblaciones, siendo distintas en

eficiencia productiva. Similares diferencias han sido observadas en crecimiento de poblaciones de trucha arcoiris en los Estados Unidos por Gall y Gross (33), Kincaid (66), Iwamoto y col. (57), en Canadá por Ayles (4), Ayles y Baker (5), en Finlandia por Linder y col. (74), en Alemania por Klupp y col. (69), Klupp (70) y Morkramer y col. (80). Klupp (70) menciona que las diferencias entre líneas llegan a ser más evidentes cuando avanza la edad por lo tanto la varianza genética entre líneas y sus cruza es aparente.

La heterosis está representada por la acción génica no aditiva de dominancia (interacción dentro de locus) y epistasis (interacción entre loci) (108), y se manifiesta en la cruce entre diferentes líneas.

En este estudio, se observó una respuesta individual de la cruce J x Z siendo para peso corporal 19% superior al promedio de los padres en la etapa de crianza y 6% superior en la etapa de engorda, con respecto a altura y longitud la respuesta de esta línea fue importante en durante la etapa de crianza disminuyendo su respuesta en la etapa de engorda, estos resultados concuerdan con otros autores. Gall (34), encontró efectos de heterosis en individuos híbridos en la etapa de crianza, de igual manera Hörstgen-Schwark (54) encuentra una pequeña heterosis individual para peso en la etapa de crianza del rango (-10 a +5%) y para la etapa de engorda fue insignificante. Iwamoto y col. (57) al evaluar sus líneas comprueban que al utilizar una línea presenta un mejor comportamiento que su recíproca, resultado semejante al de este estudio y Gjerde (40), encontró heterosis general en crecimiento, probablemente fue debido a que usó el cruzamiento dialélico completo entre seis grupos consanguíneos.

Por otro lado Klupp (70), menciona que la heterosis en estados juveniles puede estar presente pero no estadísticamente significativa.

Sin embargo, Linder y col. (74), encontraron diferencias significativas entre líneas y sus cruza en peso pero siendo evaluados a los 24 y 32 meses. Observando que las líneas puras fueron superiores a sus cruza a los 24 meses y las híbridas fueron intermedias a las puras a los 32 meses, demostrando que el aporte por parte de una línea tiene efectos aditivos positivos.

La respuesta a heterosis ha sido informada por otros autores, tal es el caso de Chevassus (18), al analizar cruzamientos entre líneas observó una mayor heterosis o vigor híbrido al comparar líneas genéticamente alejadas.

Ayles y Baker (5) con sus resultados demostraron heterosis en cruza entre líneas de salmónidos, particularmente si se usan líneas geográficamente y genéticamente diferentes, mencionando que la evaluación de las líneas y de sus cruzamientos indican la presencia de influencias genéticas en el crecimiento.

Se puede enfatizar que la estrategia óptima para el mejoramiento del porcentaje de crecimiento (y otras características relacionadas con ésta) de la trucha arcoiris dependen en gran parte a la información genética, influencias ambientales y la interacción de éstas, siendo recomendable la selección de líneas específicas para diferentes temperaturas de agua u otras variables ambientales, para obtener la velocidad máxima de crecimiento (77, 102).

Mucho se ha discutido sobre los efectos maternos que influyen de manera insignificante sobre el crecimiento (3, 32, 33, 34, 40) pero esta habilidad combinatoria y el mejor aporte por parte de una línea con acuerdo con Iwamoto y colaboradores (57), Linder y colaboradores (74) y con Hörstgen-Schwark (54).

Evaluación de la canal.

Los resultados encontrados con respecto a la cantidad de filete y otros cortes no con acuerdo con algunos autores ya que ellos mencionan que los híbridos presentan un alto porcentaje de filete con respecto a las líneas puras tal es el caso de Gjedrem (47) y Hörstgen-Schwark (54) quienes encontraron en sus resultados 68.5% de filete, 20.6% de cabeza y aletas y 10.7% de vísceras en promedio para sus grupos evaluados, encontrando solamente heterosis en el porcentaje de filete.

El rendimiento en canal encontrado en el bioensayo con acuerdo con el encontrado por Morkramer y colaboradores (80) evaluó la canal de algunas poblaciones encontrando diferencias con valores de 10.5% de vísceras, 19.5% de cabeza y aletas y el porcentaje neto de canal (incluyendo piel y huesos) fue 70% las diferencias con este estudio, pueden ser debidas al diferente peso corporal utilizado 173.5-219.6 gr. en su estudio.

Gjerde y Gjedrem (39) evalúan ocho características de la canal de trucha arcoiris, encontrando un porcentaje de canal 82% el cual es semejante al presentado en este estudio, sin embargo, no concuerdan las otras características ya que fueron evaluados a la edad de 18 meses en jaulas flotantes, encontrando a esta edad efectos de sexo. Gjerde (41) encuentra que varían de 86.1% a 88% y los encontrados con respecto a filete tampoco concuerdan seguramente debido a que las truchas sacrificadas sus pesos fluctuaban de 2 -4 kg.

CONCLUSIÓN.

- Existe heterosis individual, esto es depende en la forma en que se crucen las líneas.
- El peso y longitud están altamente correlacionadas.
- Heterosis en ganancia de peso se muestra en la engorda.
- Se observó diferencia en el crecimiento de las líneas puras.
- Fue significativo el aporte de la línea Jilotzingo para la mayor parte de las características evaluadas.

RECOMENDACIONES.

- Se pueden implantar programas de cruzamiento para mejorar poblaciones con lento crecimiento por la introducción de genes favorables de líneas de rápido crecimiento.
- Aunque los cruzamientos han sido practicados a lo largo del tiempo, tienen inexploradas posibilidades y pueden ser combinadas con otros métodos genéticos (ginogénesis, poblaciones monosexuales y esterilidad (poliploidias)).

- Es aconsejable realizar evaluaciones de cruzamientos de diferentes líneas de trucha arcoiris en programas mejoramiento genético.

- Evaluar el desarrollo productivo de los diferentes genotipos, en diferentes medios ambiente, ya que la interacción genotipo-medio ambiente es muy importante en líneas de peces, por lo tanto es deseable desarrollar líneas para cada medio ambiente. Por lo tanto un programa de mejoramiento genético puede enfocarse en la selección de las mejores líneas y sus mejores combinaciones para formar una población sintética.

LITERATURA CITADA.

- 1-Aida, K., Sakai, K., Nomura, M., Lou, S. W., Hanyu, I., Tanaka, M., Tazaki, S., and Ohto, H.: Reproductive activity of a twice-annually spawning strain of rainbow trout. **Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.**, **50** (7): 1165-1172 (1984).
- 2-Aulstad, D. and Kittelsen, A. : Abnormal body curvatures of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) inbred fry. **J. Fish. Res. Board Can.**, **28**: 1918-1920 (1971).
- 3-Aulstad, D., Gjedrem, T. and Skjervold, H.: Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). **J. Fish. Res. Board Can.**, **29**: 237-241 (1972).
- 4-Ayles, G. B.: Influence of the genotype and the environment on growth and survival of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Central Canadian aquaculture lakes. **Aquaculture**, **6**: 181-188 (1975).
- 5- Ayles, G. B. and Baker, R. F.: Genetic differences in growth and survival between strains and hybrids of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) stocked in aquaculture lakes in Canadian prairies. **Aquaculture**, **33**: 269-280 (1983).
- 6-Barnabé, G.: Acuicultura. vol. II. **Ed. Omega**. Barcelona, España. 1991.
- 7- Becker, W. A.: Manual of Quantitative Genetics. 3rd. ed. **Washington State University** Pullman, Washington, E. U. 1975.
- 8-Berruecos, V. J. M.: Mejoramiento Genético del Cerdo. **Ed. Arana**, México, 1972.
- 9-Blanc, J. M. and Poisson, H.: Parental sources of variation in hatching and early survival rates of *Salmo trutta* * *Salvelinus fontinalis* hybrid. **Aquaculture**, **32**: 115-122 (1983).
- 10-Bondari, K.: Economic evaluation of aquaculture research objectives. Proceedings of the 3rd. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Breeding Programs for Swine, Poultry and Fish. Lincoln, Nebraska. 1986. 363-372. **3rd. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**. Lincoln, Nebraska. (1986).
- 11- Brody, T., Storch, N., Kirsht, D., Hulata, G., Wohlfarth, G. and Moav, R.: Application of electrophoretic genetic markers to fish breeding. III. Diallel analysis of growth rate in carp. **Aquaculture**, **20**: 371-379 (1980).
- 12-Bromage, N., Jones, J., Randall, C., Thrush, M., Davies, B., Springate, J., Duston, J. and Barker, G.: Broodstock management, fecundity, egg quality and the timing of egg production in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Aquaculture**, **100**: 141-166 (1992).
- 13- Bye, V. J. and Lincoln, R. F.: Commercial methods for the control of sexual maturation in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) **Aquaculture**, **57**: 299-309 (1986).

ESTA TESIS NO DEBE
QUEDAR EN LA BIBLIOTECA

- 14- Ceballos, O. M. L. y Velázquez, E. M. A.: Perfiles de Alimentación de Peces y Crustáceos en los Centros y Unidades de Producción Acuícola en México. F.A.O. - Italia. **Sec. de Pesca**. México. 1988.
- 15- Craik, G. C. A. and Harvey, S. M.: Egg quality in rainbow trout. The relation between egg viability, selected aspects of egg composition and time of stripping. **Aquaculture**, **40**: 15-134 (1984).
- 16- Crow, J. F.: Alternative hypothesis of hybrid vigor. **Genetics**, **33**: 477-487 (1948).
- 17- Chazari, E.: Piscicultura en Agua Dulce. **Ed. Porrúa**. 2ed.. Sec. de pesca. México. 1984.
- 18- Chevassus, B.: Hybridization in salmonids: Results and perspectives. **Aquaculture** **17**: 113-128 (1979).
- 19- Chevassus, B.: Genetics of resistance to disease in fishes. **Aquaculture**, **85**: 83-107 (1990).
- 20- Dickerson, G.: Experimental approaches in utilising breed resources. **Anim. Breed. Abstr.**, **37**: 191-202 (1969).
- 21- Donaldson, L. R. and Olson P. R.: Development of rainbow trout brood stock by selective breeding. **Trans. Amer. Fish. Soc.**, **85**: 93-101 (1955).
- 22- Donaldson, E. M. and Hunter, G. A.: Sex control in fish with particular reference to salmonids. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, **39**: 99-110 (1982).
- 23- Drummond, S. S.: Trout Farming Handbook. 5th. **Fishing News Books**. Great Britain. 1990.
- 24- Dunham, R. A.: Selection and crossbreeding responses for cultured fish. Proceedings of the 3rd. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. X Breeding Programs for Swine, Poultry and Fish. Lincoln, Nebraska. 1986. 391-400. **3rd. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**. Lincoln, Nebraska. (1986).
- 25- Eberhart, S. A.: Quantitative Genetics and Practical Corn Breeding. In Proc. Int. Conf. Quantitative Genetics. Iowa State Univ., U.S.A. 1977. pag. 491-502.
- 26- Falconer, D. S.: Introduction to Quantitative Genetics. 3rd ed. **Longman Scientific & Technical**. New York, 1989.
- 27- Fisher, P. W., Browne, D., Cameron, D. G. and Vyse E. R.: Genetics of rainbow trout in a geothermally heated stream. **Trans. Am. Fish. Soc.**, **111**: 312-316 (1982).
- 28- Freund, R. J. and Littell, R. C.: SAS System for Regression. SAS series in statistical applications. 2 nd. ed. **SAS Institute Inc**. Cary, N. C. 1991.

- 29-Friars, G. W., Bailey, J. K. and Saunders, R. L.: Considerations of a method of analyzing diallel crosses of atlantic salmon. *Can. J. Genet. Cytol.*, **21**: 121-128 (1979).
- 30-Gall, G. A. E. and Graham, A. H.: Sexual maturation and growth rate. Proceedings of the 3rd. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. X Breeding programs for Swine, Poultry and Fish. Lincoln, Nebraska, 1986. 401- 410. *3rd. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Lincoln, Nebraska. (1986).
- 31-Gall, G. A. E.: Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout. *Calif. Fish Game*, **60**: 26-35 (1974).
- 32- Gall, G. A. E.: Genetics of reproduction in domesticated rainbow trout. *J. Anim. Sci.* **40**: 19-28 (1975).
- 33-Gall, G. A. E. and Gross, S. J.: A genetics analysis of the performance of three rainbow trout broodstocks. *Aquaculture*, **15**: 113-127 (1978).
- 34-Gall, G. A. E. and Gross, S. J.: Genetic studies of growth in domesticated rainbow trout. *Aquaculture*, **13**: 225-234 (1978).
- 35-Gall , G. A. E. and Huang N.: Heritability and selection schemes for rainbow trout:body weight. *Aquaculture*, **73**: 43-56 (1988).
- 36-Gall, G. A. E. and Crandell, P. A.: The rainbow trout. *Aquaculture*, **100**: 1-10 (1992).
- 37-Gjerde, B., Gunnes, K. and Gjedrem, T.: Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. *Aquaculture*, **34**: 327-332 (1983).
- 38- Gjerde, B. and Refstie, T.: Complete diallel cross between five strains of Atlantic salmon. *Livest. Prod. Sci.*, **11**: 207-226 (1984).
- 39-Gjerde, B. and Gjedrem, T.: Estimates of phenotypic and genetic parameters for carcass traits in atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture*, **36**: 97-110 (1984).
- 40-Gjerde, B.: Complete diallele cross between six inbred groups of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*, **75**: 71-87 (1988).
- 41-Gjerde, B.: Body traits in rainbow trout. I. Phenotypic means and standard deviations and sex effects. *Aquaculture*, **80**: 7-24 (1989).
- 42-Gjerde, B. and Schaeffer, L. R.: Body traits in rainbow trout II. Estimates of heritabilities and of phenotypic and genetics correlations. *Aquaculture*, **80**: 25-44 (1989).
- 43- Gjedrem, T.: Possibilities for genetic improvement in salmonids. *J. Fish Res. Board Can.*, **33**: 1094-1099 (1976).

- 44-Gjedrem, T.: Improvement of productivity through breeding schemes. *Geo Journal*, **10** (3): 233-241 (1985).
- 45- Gjedrem, T.: Evaluation of existing breeding programs. Proceedings of the 3rd. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. X Breeding programs for Swine, Poultry and Fish. Lincoln, Nebraska . 1986. 373-387. **3rd. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**. Lincoln, Nebraska. (1986).
- 46-Gjedrem, T.: Fish breeding introductory remarks. Proceedings of the 4th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. XVI Poultry, Fish and Horse genetics and breeding growth and reproduction, immune response and disease resistance. Edinburgh. 1990. 145-148. **4th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**. Edinburgh. (1990).
- 47-Gjedrem, T.: Breeding plans for rainbow trout. *Aquaculture*, **100**: 73-83 (1992).
- 48-Hayman, B. I.: The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**: 789-809 (1954).
- 49-Hayman, B. I.: The theory and analysis of diallel crosses. II. *Genetics*, **43**: 63-85 (1958).
- 50-Hayman, B. I.: The theory and analysis of diallel crosses. III. *Genetics*, **45**: 155-172 (1960).
- 51- Hernández, B. S.: Revisión sobre el uso de esteroides en la inversion sexual de Tilapias. *Rev. Lat. Acui.*, **38**: 62-74 (1988).
- 52-Hernández, R. P.: Inducción de poliploidia a través de choques térmicos de trucha arcoiris (*Salmo gairdneri*, Richardson) (Pisces: Salmonidae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. **U. N. A. M.** 1990.
- 53-Hershberger, W. K.: Genetic variability in rainbow trout populations. *Aquaculture*, **100**: 51-71 (1992).
- 54- Hörstgen-Schwark, G., Fricke H., and Langholz H. J.: The effect of strain crossing on the production performance in rainbow trout. *Aquaculture*, **57**: 141-152 (1986).
- 55- Hörstgen-Schwark, G.: Prospects of producing inbred lines for consolidation of growth performance. : Proceedings of the 4th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. XVI Poultry, Fish and Horse Genetics and Breeding Growth and Reproduction, Immune Response and Disease Resistance. Edinburgh, 1990. 163-166. **4th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production**. Edinburgh. (1990).
- 56-Hutt, F. B. and Rasmusen, B. A.: Animal Genetics. *John Wiley & Sons*. 2nd. ed. New York, 1982.

- 57-Iwamoto, R. N., Myers, J. M. and Hershberger, W. K.: Genotype-Environment interactions for growth of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*, **57**: 153-161 (1986).
- 58-Johnsson, J. I., Clarke, W. C., Withler, R. E.: Hybridization with domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) reduces seasonal variation in growth of steelhead trout (*O. mykiss*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**: 480-487 (1993).
- 59- Juárez, P. J. R. y Palomo, M. G. G.: Acuicultura. *C.E.C.S.A. México*. 1987.
- 60-Kanis, E., Refstie, T. and Gjedrem, T.: A genetics analysis of egg, alevin and fry mortality in salmon (*Salmo salar*), sea trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture*, **8**: 259-268 (1976).
- 61-Kincaid, H. L.: Effects of inbreeding on rainbow trout populations. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **105**: 273-280 (1976).
- 62-Kincaid, H. L.: Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.*, **33**: 2420-2426 (1976).
- 63-Kincaid, H. L.: Rotational line crossing: An approach to the reduction of inbreeding accumulation in trout brood stocks. *Prog. Fish-Cult.*, **39**: 179-181 (1977).
- 64-Kincaid, H. L.: Inbreeding in fish populations used for aquaculture. *Aquaculture*, **33**: 215-227 (1983).
- 65-Kincaid, H. L., Bridges, W. R. and Von Limbach, B.: Three generations of selection for growth rate in fall spawning rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **106**: 621-629 (1977).
- 66-Kincaid, H. L.: Development of standard reference lines of rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **108**: 457-461 (1979).
- 67-Kirpichnikov, V. S.: Genetic Bases of Fish Selection. *Springer-Verlag*. New York. 1981.
- 68- Klontz, G. W.: Producción de Trucha Arcoiris en Granjas Familiares. *Silver Cup*. México. 1994.
- 69-Klupp, R., Heil, G. and Pirchner, F.: Effects of interactions between strains and environment on growth traits in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture*, **14**: 271-275 (1978).
- 70-Klupp, R.: Genetic variance for growth in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture*, **18**: 123-134 (1979).
- 71-Lasley, J. F.: Genetics of Livestock Improvement. *Prentice-Hall, Inc.* 2nd. ed. New Jersey, 1972.

- 72- Legates, J. E. and Warwick, E. J.: Cria y Mejora del ganado. Octava edición. Ed. **Interamericana*McGraw-Hill**. México, 1990.
- 73- Lewis, R. C.: Selective breeding of rainbow trout at Hot Creek Hatchery. **Calif. Fish Game**, **30**: 95-97 (1944).
- 74-Linder, D., Sumari, O., Nyholm, K. and Sirkkoma, S.: Genetic and phenotypic variation in production traits in rainbow trout strains and strain crosses in Finland. **Aquaculture**, **33**: 129-134 (1983).
- 75-Long, C. R.: Crossbreeding for beef production: experimental results. **J. Anim. Sci.**, **51**(5): 1197-1223 (1980).
- 76-Lush, J. L.: Animal Breeding Plans. **Iowa State University Press**. 3rd. ed. Ames, Iowa, 1945.
- 77-McKay, L. R., Friars, G. W. and Ihssen, P.E.: Genotype x temperature interactions for growth of rainbow trout. **Aquaculture**, **41**: 131-140 (1984)..
- 78-McKay, L. R., Ihssen, P. E. and Friars, G. W.: Genetic parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, as a function of age and maturity. **Aquaculture**, **58**: 241-254 (1986).
- 79- Moav, R., Hulata, G. and Wohlfarth, G.: Genetic differences between the Chinese and European races of the common carp. 1. Analysis of genotype-environment interactions. **Heredity**, **34**: 323-340 (1975).
- 80-Morkramer, S., Hörstgen-Schwark, G. and Langholz, H. J.: Comparison of different european rainbow trout populations under intensive production conditions. **Aquaculture**, **44**: 303-320 (1985).
- 81-Navarro, F. R.: Simulación de la productividad y el comportamiento genético en cerdos. Tesis de maestría. Fac. Med. Vet. Zoot. **U. N. A. M.** 1991.
- 82-Nelson, J. S.: Fishes of the World. 3rd. ed. **John Wiley & Sons**. 1994.
- 83- Pillay, T. V. R.: Aquaculture. Principles and Practices. **Fishing News Books**. Great Britain. 1990.
- 84-Pirchner, F.: Population Genetics in Animal Breeding. Ed. **Freeman**. San Francisco. 1969.
- 85-Refstie, T., and Kiteelsen, A.: Effect of density on growth and survival of artificially reared Atlantic salmon. **Aquaculture**, **8**: 319-326 (1976).
- 86-Refstie, T.: Hybrids between salmonid species growth rate and survival in sea water. **Aquaculture**, **33**: 281-285 (1983).

- 87-Robins, C. R., Bailey, R. M., Bond, C. E., Brooker, J. R., Lachner, E. A., Lea, R. N. and Scott, W. B.: Common and scientific names of fishes from the United States and Canada. 5th. ed. **American Fisheries Society**. Bethesda, Maryland. 1991
- 88-Rye, M., Lillevik, K. M. and Gjerde, B.: Survival in early life of Atlantic salmon and rainbow trout: estimates of heritabilities and genetic correlations. **Aquaculture**, **89**: 209-216 (1990).
- 89-Sadler, S. E., Friars, G.W. and Ihssen, P.E.: The influence of temperature and genotype on the growth rate of hatchery-reared salmonids. **Can. J. Anim. Sci.** **66**: 599-606 (1986).
- 90-SAS Institute Inc.: SAS Procedures Guide, Version 6, 3rd. ed. **SAS Institute Inc.** Cary, N. C. 1990.
- 91- Secretaría de Pesca. Diagnóstico del Estado Actual del Cultivo de la Trucha Arcoiris de México. **Sec. de Pesca**. México. 1989.
- 92- Secretaría de Pesca. Anuario Estadístico Pesquero. **Sec. de Pesca**. 1993.
- 93- Secretaría de Pesca. Atlas Pesquero de México. **Instituto Nacional de la Pesca**. 1994.
- 94- Secretaría de Pesca. Cultivo de la Trucha. **Sec. de Pesca**. 1994.
- 95-Schreck, C. B. and Moyle, P. B.: Methods for Fish Biology. **American Fisheries Society**. Bethesda, Maryland. U. S. A. 1990.
- 96-Shepherd, J. C. and Bromage, N. R.: Intensive Fish Farming. **BSP. Professional Books**. Gran Bretaña. 1988.
- 97-Sheridan, A. K.: Crossbreeding and heterosis. **Animal Breeding Abstracts**, **49**(3): 131-143 (1981).
- 98-Siitonen, L.: Factors affecting growth in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) stocks. **Aquaculture**, **57**: 185-191 (1986).
- 99-Smith, G. R. and Stearley, R. F.: The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts. **Fisheries**, **14**(1): 4-10 (1989).
- 100-Stevenson, J. P.: Manual de Cría de la Trucha. **Ed. Acribia**. Zaragoza, España. 1989.
- 101-Strickberger, M. W.: Genetics. **Ed. Macmillan**. 2nd. ed. New York. 1976.
- 102-Sumpter, J. P.: Control of growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). **Aquaculture**, **100**: 299-320 (1992).

- 103-Suzuki, R. and Fukuda, Y.: Survival potential of F1 hybrids among salmonid fishes. **Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.**, **21**(1): 69-83 (1971).
- 104-Suzuki, R. and Yamaguchi, M.: Improvement of quality in the common carp by crossbreeding. **Bull. Jpn. Soc. Sci. fish.**, **46**(12): 1427-1434 (1980).
- 105-Tave, D.: Genetics for Fish Hatchery Managers. **Ed. Avi. Westport**. Connecticut. 1993.
- 106-Thorgaard, G. H.: Application of genetic technologies to rainbow trout. **Aquaculture**, **100**: 85-97 (1992).
- 107-Van Vleck, L. D., Pollak, E. J. and Oltenacu, E. A. B.: Genetics for the Animal Sciences. **Ed. Freeman**. New York. 1987.
- 108-Vásquez, P. C. G.: Otro enfoque en la estimación de los efectos genéticos aditivos, dominantes y epistáticos expresados en dos loci. **Téc. Pec. Méx.**, **45**: 48-52 (1983).
- 109-Weatherley, A. H. and Gill, H. S.: The Biology of Fish Growth. **Academic press**. 1989.
- 110-Yamazaki, F.: Sex control and manipulation in fish. **Aquaculture**, **33**: 329-354 (1983).

Apéndice A
Valores observados y estimados de la Velocidad de crecimiento en función de Longitud total (cm) en trucha arcoiris

Periodo	Población total		Lineas puras		Lineas híbridas		Zarco X Zarco		Jilotzingo X Jilotzingo		Zarco X Jilotzingo		Jilotzingo X Zarco		HETEROSIS %		
	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	General	Individual JxJ	Individual JxZ
1	2.56	2.38	2.57	2.44	2.56	2.32	2.57	2.42	2.57	2.46	2.50	2.31	2.61	2.33	(2.72)	(10.12)	1.56
2	2.94	2.76	2.95	2.83	2.93	2.70	2.87	2.79	3.04	2.86	2.90	2.67	2.97	2.73	(1.69)	(9.49)	0.68
3	3.30	3.20	3.31	3.26	3.29	3.14	3.25	3.21	3.35	3.31	3.34	3.09	3.33	3.18	0.91	(6.65)	0.60
4	3.56	3.70	3.61	3.76	3.52	3.64	3.54	3.69	3.68	3.83	3.37	3.56	3.66	3.71	(6.65)	(1.39)	1.39
5	3.96	4.25	4.02	4.32	3.90	4.21	3.92	4.23	4.12	4.41	3.75	4.09	4.04	4.30	(6.47)	1.74	0.50
6	4.34	4.90	4.43	4.95	4.26	4.85	4.34	4.83	4.52	5.07	4.13	4.70	4.40	4.98	(6.77)	6.09	(0.68)
7	5.06	5.62	5.15	5.66	4.97	5.57	5.01	5.51	5.28	5.81	4.78	5.38	5.17	5.74	(7.18)	4.47	0.39
8	6.03	6.42	6.12	6.45	5.95	6.38	6.08	6.27	6.15	6.64	5.82	6.13	6.09	6.60	(4.90)	0.16	(0.49)
9	7.24	7.30	7.28	7.32	7.19	7.28	7.08	7.10	7.48	7.55	7.01	6.97	7.38	7.55	(3.71)	(4.26)	1.37
10	8.61	8.27	8.69	8.28	8.54	8.26	8.26	8.01	9.01	8.54	8.27	7.89	8.81	8.59	(4.83)	(9.21)	1.38
11	9.95	9.33	9.97	9.32	9.93	9.33	9.52	9.01	10.41	9.63	9.29	8.89	10.57	9.73	(6.82)	(10.83)	5.02
12	11.00	10.47	10.83	10.44	11.16	10.50	10.55	10.08	11.12	10.80	10.58	9.97	11.73	10.95	(2.31)	(7.94)	8.31
13	12.08	11.68	12.06	11.63	12.11	11.73	11.58	11.23	12.55	12.04	11.55	11.13	12.66	12.25	(4.23)	(7.71)	4.98
14	13.16	12.96	13.13	12.90	13.20	13.03	12.84	12.45	13.41	13.35	12.42	12.35	13.98	13.62	(5.41)	(5.94)	6.47
15	13.99	14.30	13.96	14.21	14.02	14.38	13.31	13.72	14.61	14.71	13.28	13.63	14.76	15.03	(4.87)	(2.38)	5.73
16	15.40	15.67	15.18	15.57	15.62	15.77	14.55	15.05	15.81	16.10	14.86	14.95	16.37	16.48	(2.11)	(1.45)	7.84
17	17.26	17.07	17.26	16.96	17.25	17.18	16.57	16.40	17.95	17.52	16.23	16.31	18.27	17.93	(5.97)	(5.50)	5.85
18	18.61	18.47	18.35	18.36	18.07	18.59	17.98	17.78	18.72	18.94	17.99	17.68	19.76	19.38	(1.96)	(3.65)	7.68
19	19.49	19.86	19.38	19.75	19.61	19.98	18.71	19.16	20.04	20.34	18.97	19.05	20.24	20.80	(2.12)	(1.70)	4.44
20	21.13	21.23	21.02	21.12	21.25	21.34	20.60	20.52	21.44	21.71	20.30	20.39	22.20	22.16	(3.43)	(3.00)	5.61
21	22.29	22.55	22.30	22.44	22.28	22.65	21.99	21.86	22.61	23.02	21.30	21.70	23.27	23.47	(4.48)	(2.69)	4.35
22	23.40	23.80	23.41	23.72	23.38	23.89	22.69	23.16	24.13	24.28	22.48	22.96	24.28	24.70	(3.97)	(1.62)	3.72
23	24.95	24.99	24.90	24.93	24.99	25.05	24.24	24.40	25.56	25.46	23.87	24.15	26.12	25.84	(4.14)	(3.01)	4.90
24	26.41	26.10	26.19	26.07	26.64	26.14	25.82	25.57	26.76	26.57	25.92	25.28	27.35	26.88	(1.03)	(3.47)	4.43
25	27.42	27.13	27.35	27.13	27.48	27.13	26.92	26.68	27.78	27.58	26.55	26.33	28.42	27.84	(2.93)	(3.73)	3.91
26	28.05	28.07	28.19	28.10	27.91	28.04	27.81	27.70	28.58	28.51	27.24	27.30	28.53	28.70	(3.37)	(3.16)	1.38

Apéndice B
Valores observados y estimados de la velocidad de crecimiento en función del peso corporal (g) de la trucha arcoiris.

Periodo	Población total		Lineas Puras		Lineas híbridas		Zarco X Zarco		Jilotzingo X Jilotzingo		Jilotzingo X Zarco		Zarco X Jilotzingo		Heterosis %		
	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Observado	Esperado	Individual ZxJ	General	Individual JxZ
1	0.137	0.613	0.140	0.595	0.134	0.631	0.134	0.564	0.145	0.629	0.140	0.726	0.128	0.534	(8.57)	(4.29)	0.00
2	0.204	0.817	0.203	0.794	0.205	0.842	0.181	0.753	0.224	0.840	0.210	0.967	0.200	0.712	(1.48)	0.99	3.45
3	0.294	1.091	0.298	1.060	0.290	1.120	0.280	1.000	0.316	1.120	0.298	1.280	0.282	0.950	(5.37)	(2.68)	0.00
4	0.414	1.455	0.414	1.410	0.415	1.490	0.392	1.330	0.436	1.490	0.434	1.710	0.397	1.260	(4.11)	0.24	4.83
5	0.600	1.939	0.609	1.860	0.502	1.990	0.553	1.780	0.665	2.000	0.636	2.280	0.547	1.690	(10.18)	(17.57)	4.43
6	0.841	2.585	0.889	2.510	0.793	2.650	0.827	2.370	0.952	2.660	0.861	3.040	0.724	2.250	(18.56)	(10.80)	(3.15)
7	1.340	3.443	1.420	3.350	1.260	3.530	1.290	3.170	1.560	3.550	1.300	4.050	1.220	3.000	(14.08)	(11.27)	(8.45)
8	2.280	4.584	2.310	4.370	2.250	4.700	2.230	4.210	2.390	4.740	2.340	5.390	2.170	4.000	(6.06)	(2.60)	1.30
9	4.240	6.095	4.360	5.950	4.130	6.240	4.030	5.610	4.690	6.310	4.340	7.150	3.910	5.320	(10.32)	(5.28)	(0.46)
10	7.190	8.096	7.370	7.900	7.000	8.280	6.550	7.450	8.190	8.390	7.590	9.490	6.420	7.070	(12.89)	(5.02)	2.99
11	10.870	10.730	10.840	10.490	10.900	10.980	9.580	9.890	12.120	11.130	12.960	12.570	6.850	9.380	(18.36)	0.55	19.56
12	14.470	14.200	13.970	13.890	14.970	14.520	13.130	13.100	14.310	14.740	17.010	16.600	12.940	12.430	(7.37)	7.16	21.78
13	19.400	18.730	19.310	18.340	19.490	19.130	17.530	17.290	21.100	19.450	21.660	21.840	17.330	16.420	(10.25)	0.93	12.17
14	24.780	24.620	24.120	24.130	25.450	25.120	23.160	22.750	25.070	25.560	29.150	28.630	21.740	21.610	(9.87)	5.51	20.85
15	30.240	32.190	29.470	31.580	31.010	32.810	24.890	29.810	34.050	33.420	35.960	37.330	26.060	28.310	(11.57)	5.23	22.02
16	40.700	41.830	39.120	41.080	42.270	42.590	35.470	38.830	42.770	43.400	49.230	48.330	35.320	36.870	(9.71)	8.05	25.84
17	57.660	53.930	57.380	53.020	57.950	54.850	52.730	50.210	62.020	55.890	67.010	62.040	48.890	47.680	(14.80)	0.99	16.78
18	72.890	68.840	69.070	67.670	78.710	69.930	88.000	64.340	70.140	71.230	86.240	78.600	67.180	61.090	(2.74)	11.06	24.86
19	84.790	86.830	83.820	85.580	85.750	88.090	79.640	81.540	88.010	89.630	93.630	98.810	77.870	77.390	(7.10)	2.30	11.70
20	110.870	109.000	89.750	105.500	111.990	109.400	107.960	101.900	111.540	111.100	125.100	122.000	98.890	95.710	10.18	24.78	39.39
21	130.020	132.000	130.600	130.500	129.440	133.600	130.420	125.500	130.770	135.400	142.940	148.200	115.940	119.000	(11.23)	(0.89)	9.45
22	152.430	158.500	151.800	156.800	153.060	160.100	144.330	151.700	159.260	161.800	167.820	176.500	138.290	143.700	(8.90)	0.83	10.55
23	186.640	186.500	183.940	184.800	186.350	188.200	179.810	179.900	194.080	189.500	207.520	206.900	165.190	170.300	(10.19)	1.31	12.82
24	220.080	214.900	214.350	213.200	225.810	216.600	207.200	209.000	221.510	217.400	241.820	235.500	209.800	197.600	(2.12)	5.35	12.82
25	241.650	242.650	238.090	241.000	245.210	244.200	235.830	237.600	240.350	244.200	268.950	263.800	221.460	224.600	(5.98)	2.99	12.96
26	267.900	268.600	268.780	267.000	267.020	270.100	268.280	265.200	269.260	269.100	284.680	290.000	249.360	250.300	(7.23)	(0.65)	5.92