



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

CARRERA DE BIOLOGIA

RESISTENCIA GENETICA A HIPOXIA EN POSTLARVAS Y
JUVENILES DE CAMARON BLANCO (*Litopenaeus vannamei*).

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
ERNESTO ORTEGA ESTRADA

DIRECTOR DE TESIS: DRA. ANA MARIA IBARRA HUMPHRIES
ASESOR: M. en C. JUSTO SALVADOR HERNANDEZ AVILES

MEXICO, D.F.

JUNIO 2004



Unidad en la Diversidad:
Zaragoza Frente al Siglo XXI



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.

AGRADECIMIENTOS

Proyecto SIMAC 07502 (Apoyo para la investigación y beca) bajo la responsabilidad de la Dra. Ana María Ibarra Humphries, aprendí mucho más que Genética gracias Doctora. A todos los miembros del Laboratorio de Genética Acuícola tanto técnicos como estudiantes: Dulce, Susana, Juan, Gabriel, Basilio, Víctor, Marcos, Fabiola, Karina, Vanessa, Carlos Iván, Pedro, Martín, y muy especialmente a José Luis Ramírez por todo el apoyo brindado tanto en la investigación como de forma personal durante mi estancia en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIBNOR).

Al personal de la biblioteca por su atención y ayuda, a Ana María, Esther, Tony. A todas las personas de diferentes Laboratorios del CIBNOR que me brindaron su amistad y apoyo moral cuando más lo necesite, Meliza, Alicia, Tania, Jesús, Alberto, Hever, Saúl, Miguel Ángel, Delia, Nacho, Juan Carlos, Colado, José Luis Gutiérrez y de forma especial a Valérie (Je te remercie pour tous le parole, la tendresse, l'amour et des moment très spéciale Je t'aime beaucoup).

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme formar parte de ella, a mi asesor el M.enC. Salvador Hernández, a mis profesores que gracias a ellos he llegado a este punto y mis amigos de la Universidad, a Emilia, Itzia, Aminta, María de Jesús, Angélica, Gabriela, Arturo, Homero², Oscar, Daniel, Peter, Martín, Iván, Cesar (Milhouse), Ismael, y todos los demás que siempre estuvieron presentes. A los técnicos laboratoristas que siempre prestaron su ayuda en los diferentes módulos, al departamento de biología y a todo el personal de la Facultad.

A mis Papás y mi hermano Ramiro, Clemen y Roberto por estar conmigo toda la vida y en todos los momentos. A mi familia de sangre y mi familia de vida por siempre estar ahí (ustedes saben todo lo que significan para mí). A mis amigos y hermanos del alma, a Pepe, Memo, Dan, Sergio, Lalo, Iván, Vladimir, Miguel, Hugo, Isaac, Diego, Chucho, Mónica, Carlos, Ulises, Paco, Goven, Jessica, Adrián, Carlos y a Rachel ustedes forman parte de mi vida. Al señor Cosme, al M. Ismael y M. Dang por sus comentarios y enseñanzas para entender y conducirme en esta gran vida. A Laika y Zeus que también son una parte fundamental de mi familia. Y a todos y cada uno de los que han influido en mi vida. GRACIAS ...

INDICE GENERAL

Lista de Tablas	v
Lista de Gráficas	vii
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	
La Camaronicultura	3
El medio ambiente en el cultivo de especies acuícolas	6
El papel del oxígeno en el metabolismo animal	7
Efectos Maternos sobre el fenotipo de la progenie	9
El mejoramiento genético en la acuicultura	10
Cruzas recíprocas entre líneas y poblaciones	11
Justificación	15
Hipótesis	17
Objetivos	18
Metodología	
1) Grupos genéticos	19
2) Reproducción	20
3) Cultivos larvarios	20
4) Diseño experimental	22
4.1) Primer Experimento – Evaluación de la supervivencia en postlarvas sometidas a hipoxia	22
4.2) Segundo Experimento – Evaluación de la supervivencia en juveniles sometidos a hipoxia	22
4.2.1) Estandarización	22
5) Análisis Estadísticos	25
6) Estimación de heterosis, efectos maternos y grado de dominancia	26

Resultados	
1) Evaluación en postlarva	28
1.1) Resistencia a hipoxia	28
1.2) Heterosis y Efecto materno	29
2) Evaluación en juveniles	30
2.1) Resistencia a hipoxia	30
2.2) Heterosis y Efecto materno	31
3) Análisis de la interacción entre grupos genéticos en postlarva y juvenil	32
3.1) Heterosis y Efecto materno en ambos estadios	34
Discusión	36
Genética de la resistencia a hipoxia en camarón blanco	36
Mecanismos de respuesta fisiológica a la hipoxia	39
Conclusiones	42
Bibliografía	43

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de familias producidas por cruzamientos recíprocos	19
Tabla 2. Alimentación de larvas por estadio de desarrollo	21
Tabla 3. Resultados de los ensayos de estandarización para establecer el volumen de agua y el tiempo requerido par inducir mortalidad en juveniles de camarón blanco (<i>Litopenaeus vannamei</i>)	24
Tabla 4. Análisis de varianza entre grupos genéticos y familias en las supervivencia a baja concentración de oxígeno en postlarva de <i>Litopenaeus vannamei</i>	28
Tabla 5. Análisis de medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en PL15 de <i>Litopenaeus vannamei</i> –Prueba de Tukey	28
Tabla 6. Heterosis, efecto materno, y dominancia asociadas a la supervivencia a baja concnetración de oxígeno en PL15 de <i>Litopenaeus vannamei</i>	29
Tabla 7. Análisis de Varianza entre grupos genéticos en la supervivencia a baja concentración de oxígeno en juveniles de <i>Litopenaeus vannamei</i>	30
Tabla 8. Análisis de medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en juveniles de <i>Litopenaeus vannamei</i> – Prueba de tukey	30
Tabla 9. Heterosis, efecto materno, y dominancia asociadas con la supervivencia a baja concentración de oxígeno en juveniles de <i>Litopenaeus vannamei</i>	32
Tabla 10. Análisis de varianza entre grupos genéticos, estadios de desarrollo y familias (y la interacción entre estos) en la supervivencia a baja concentración de oxígeno en Postlarva y juvenil de <i>Litopenaeus vannamei</i>	32

Tabla 11. Análisis de medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en ambos estadios, y comparación de medias entre grupos genéticos de *Litopenaeus vannamei* – Prueba de Tukey 33

Tabla 12. Heterosis, efecto materno, y dominancia asociada a la supervivencia a baja concentración de oxígeno en postlarva y juveniles de *Litopenaeus vannamei*35

LISTA DE GRAFÍCAS

- Gráfica 1. Medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en postlarva y su desviación estándar en organismo de *Litopenaeus vannamei*.29
- Gráfica 2. Medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en Juvenil y su desviación estándar en organismos de *Litopenaeus vannamei*31
- Gráfica 3. Medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en ambos estadios, su error estándar y sus diferencias estadísticas en organismos de *Litopenaeus vannamei*34

RESUMEN

En la acuicultura intensiva el oxígeno disuelto es uno de los principales limitantes de la calidad del agua. Para el camarón blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei*, se ha reportado que bajas concentraciones de este gas, disminuyen su capacidad osmoregulatoria, la frecuencia de muda y por ende el crecimiento. En la presente investigación se evaluó la resistencia a hipoxia a través de la inducción a un estrés fisiológico en organismos de *Litopenaeus vannamei* en estadio de postlarva y juvenil. El diseño experimental se llevó a cabo dentro del programa de mejoramiento genético de camarón blanco del Pacífico en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. (CIBNOR). En donde además de selección de organismos, se realizan cruzamientos de líneas o poblaciones genéticamente distintas, con el fin de mantener o incrementar características de interés, lo que se conoce como vigor híbrido o heterosis. Se utilizaron dos poblaciones de diferente origen, una proveniente de Venezuela y la otra de Colombia. Las cuales fueron introducidas a México en 1997 y 2001 respectivamente. A partir de estas dos poblaciones se establecieron 4 líneas o grupos genéticos (CC, VV, CV, VC). Dentro de los resultados, se encontró diferencia en la capacidad de respuesta a hipoxia en las poblaciones evaluadas, debido en parte por un marcado efecto materno, el cual desapareció en la evaluación en juveniles. Las cruzas recíprocas (CV, VC) presentaron mayor supervivencia en ambos estadios de desarrollo, mostrando una sobredominancia para el carácter resistencia a hipoxia, por lo que la heterosis observada es de tipo útil.

Palabras Clave: Hipoxia, cruzamiento, heterosis, efecto materno, *Litopenaeus vannamei*.

ABSTRACT

In the intensive aquaculture, the dissolved oxygen is one of the most important limiting factors of the water quality. For the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) has been reported that low dissolved oxygen, reduces its osmoregulation ability, molt frequency and the growing. This present research evaluated the genetic response of hypoxia through the induction of a physiological stress in organisms of *Litopenaeus vannamei* in postlarvae and juvenile stages. The experimental design was made inside of improvement genetic program in the Center of Biological Research of the Norwest (CIBNOR S.C.). Where also of selection, there is a crossbreeding between lines or different genetic populations, to keep or to increase interesting characteristics, that's known as hybrid vigor or heterosis. There were used two different origin populations, one Venezuelan and the other coming from Colombia. Whose were introduced to Mexico in 1997 and 2001 respectively, creating 4 lines or genetic groups (CC, VV, CV, VC). In the results it was found a difference in a capability of response to hypoxia in the evaluated populations. In part, due to a maternal effect, that disappeared in the juvenile evaluation. The reciprocal crosses (CV, VC) presented higher survival in both stadiums showing overdominance to the character resistance to hypoxia that's why the watched heterosis is useful.

Keywords: Hypoxia, crossbreeding, heterosis, maternal effect, *Litopenaeus vannamei*.

INTRODUCCIÓN

La camaronicultura

El cultivo de especies acuícolas ha sido desarrollado desde hace miles de años en Asia. En China en el año 1243 en los escritos de Chow Mit de la Dinastía Sung el *Kwei Sin Chak Shik* y en el año 1639 en el *Complete Book of Agriculture*, se publicaron algunos métodos para el cultivo de la carpa común (*Cyprinus carpio*) en pequeños cuerpos de agua (Ling, 1977 citado en Pillay, 1993). Por su parte, el camarón, un crustáceo del orden de los decápodos, ha sido cultivado en estanques terrestres desde hace varios siglos. En un inicio el cultivo fue de manera incidental, entrando en acompañamiento con peces cuando estos eran capturados en su ambiente natural. Después el cultivo de camarones peneidos se realizaba con semillas y reproductores silvestres, lo cual tiene algunas implicaciones como la no disponibilidad de organismos durante todo el año y la posibilidad de introducir enfermedades en los cultivos (Treece y Fox, 1993).

El cultivo de especies acuáticas en el mundo se incrementó casi en un 100% de 1975 a 1986 al pasar de 6.1 a 12.1 millones de toneladas métricas (TM). La producción de crustáceos por cultivo y captura en ese mismo periodo se incrementó en 34% al pasar de 2.4 a 3.2 millones de TM (Fast, 1992). Debido a esta explotación de los recursos y su mayor aceptación en los mercados, se empezaron a adoptar con mayor frecuencia métodos de cultivo; para los años 90's en todo el mundo ya existían miles de criadores de camarón de todas las tallas, ayudando a proveer semillas (postlarvas) para la industria y ofreciendo mayores cosechas para los mercados. Tan solo en 1992, se produjeron más de 700,000 TM de camarones en granjas (Treece y Fox, 1993). En 2001, la industria global del cultivo del camarón se estima que produjo 1,325,000 TM, de las cuales el 90% fue producido en el oriente y tan solo el 10% en occidente (Roseberry, 2001 citado en Shaun, 2002). Tres países asiáticos (Tailandia, Indonesia e India) son responsables del 38% de las exportaciones mundiales de camarón y le siguen en orden de importancia Ecuador, Vietnam y México, con el 19.65%, y otros dos países asiáticos: Bangladesh, y China con el

6.42% del total mundial. En conjunto estos ocho países representaron el 64.11% de las exportaciones mundiales para 2001 (FAO, 2002). En términos de dinámica de poblaciones, los camarones *penaeidos* son de rápido crecimiento y generalmente viven aproximadamente 1 año. En términos de pesquerías los niveles de esfuerzo en pesca y recuperación económica son inciertos; Sin embargo, es una especie pequeña con un alto valor comercial. (Gulland y Rothschild, 1984).

En la actualidad existen monocultivos de camarón con altas densidades y sofisticados sistemas que producen grandes cosechas. De manera general se manejan tres diferentes sistemas de cultivo:

1. Sistema Extensivo.- Aquél con una baja densidad (3 a 10 camarones por m^2), en donde los organismos son mantenidos en condiciones naturales sin alimentación artificial (ésta proviene de la productividad natural), los recambios de agua se realizan mediante intercambio de mareas, y la semilla es por lo general obtenida del medio natural.
2. Sistema Semi-intensivo.- El número de camarones sembrados es de 10 a 20 organismos por m^2 , los cuales son mantenidos en estanques en condiciones ambientales naturales, sólo se les proporciona alimento complementario (en ocasiones se fertiliza el medio para una mayor obtención de alimento natural), los recambios de agua son para mitigar efectos de eutrofización, y la semilla puede ser obtenida del medio natural o a través de cultivo larvario en condiciones controladas.
3. Sistema Intensivo.- El número de camarones sembrados por m^2 va de los 20 a 40 organismos; a éstos se les proporciona alimentación y aireación artificial y recambio de agua para evitar la acumulación de metabolitos tóxicos, fitoplancton y las sustancias no asimiladas por éstos, manteniendo así las altas densidades de población. Por lo general la semilla es obtenida a través de laboratorios de reproducción y cultivos larvarios, (Martínez-Córdova, 1993 y Landesman, 1994).

En México el cultivo de camarón data de la década de los setentas, cuando se construyeron los primeros estanques experimentales en el sur del estado de Sinaloa. Entre

1973 y 1974 el Centro de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora (CICTUS), funda la Unidad Experimental Peñasco (UEP) con el inicio del proyecto de cultivo de camarón azul *Penaeus stylirostris* en ambiente controlado, como resultado del establecimiento de convenios de colaboración con el *Environmental Research Laboratory* de la Universidad de Arizona. Este fue el origen del liderazgo que el DICTUS tuvo en la acuicultura del camarón en México en los años setentas. A partir de 1980 se da por concluido el convenio con la Universidad de Arizona, por lo que la UEP pasa a ser operada totalmente por la Universidad de Sonora. No fue hasta 1985 cuando se instalaron en México las dos primeras granjas camaroneras a escala comercial, ambas en Sinaloa, con una superficie mayor a las 300 ha, convirtiéndose en el detonante del desarrollo acuícola en el país (Rodríguez y Reprieto, 1985). El cultivo de camarón ha sido una de las actividades que más ha crecido de manera sectorial en exportaciones de productos pesqueros en los últimos años, recaudando hasta 1999 unos 1500 millones de pesos, convirtiéndose en el producto pesquero y acuícola de exportación más valioso e importante en los últimos años (Álvarez *et al.*, 1999).

De acuerdo a los Anuarios Estadísticos de la SEMARNAP hasta 1999 la distribución de las granjas se encontraba principalmente en la zona costera del noroeste: Sinaloa con 77%, Sonora con 11%, Nayarit con 8% y en diversos estados el restante 4%. En estas granjas, el 27% utilizan sistemas de cultivo extensivo, el 68% utilizan un sistema semi-intensivo, y sólo el 5% utilizan un sistema intensivo. Esto significa una subexplotación de las áreas de cultivo, así como bajos niveles de producción, (Álvarez *et al.*, 1999). En México el consumo de camarón entre otros productos marinos ocupa el sexto lugar a nivel nacional. En el 2003 tan solo de enero a septiembre se produjeron 63,352 toneladas de camarón, de las cuales 32,725 toneladas fueron cultivadas en granjas (15,938 tan solo en Sinaloa), 18,210 toneladas se capturaron en mar abierto y 12,417 toneladas se capturaron en bahías y esteros. Cabe destacar que aunque existe una gran producción, ésta no es suficiente para cubrir las necesidades del país, puesto que en el periodo de enero a septiembre del 2003 se importaron 8,351 toneladas con un valor comercial de 40,995 millones de dólares (aumentando 2,329 Ton con respecto del mismo periodo del 2002) contra 5,956 toneladas con un valor comercial de 69,708 millones de dólares que se

exportaron de enero a septiembre del 2003, disminuyendo casi 1,000 Ton con respecto al mismo periodo en el 2002 (SAGARPA, 2003).

El medio ambiente en el cultivo de especies acuícolas

El medio ambiente juega un papel muy importante en la vida de los organismos e influye directamente durante todo el ciclo de vida. Los factores ambientales más importantes a tomar en cuenta son: la temperatura, la salinidad y el oxígeno disuelto. Un cambio o variación en los parámetros ambientales en un estanque pueden causar serios problemas, por lo que éstos son monitoreados constantemente (Lester y Pante, 1992).

La temperatura es una de las variables más importantes para todos los organismos acuáticos. Esta influye en el contenido de oxígeno disuelto, en la producción primaria (alimento) y en el crecimiento y reproducción de todas las especies. Un aumento en la temperatura incrementa la tasa metabólica, por lo que los requerimientos de energía son mayores (Alzieu, 1990). Aunado a esto, cuando la temperatura ésta cerca del máximo letal las proteínas pueden desnaturalizarse más rápidamente, lo cual resulta en disfunciones metabólicas que pueden causar la muerte (Lester y Pante, 1992). Por otro lado incrementos de temperatura dentro del rango óptimo de las especies son benéficos para el crecimiento. Por ejemplo, para cultivos de camarón en estanques se recomienda mantener un rango de temperatura que va de los 23°C a 29°C (Villalón, 1991). Diversos estudios en peneidos han demostrado que hay una relación directa entre el incremento en la temperatura y el incremento en la frecuencia de mudas un proceso indispensable para el crecimiento (Fowler, 1971 citado en Lester y Pante, 1992). Por ejemplo, en un estudio realizado con juveniles de camarón blanco *Litopenaeus vannamei* sometidos a diferentes temperaturas, se observó un menor crecimiento a 28°C y un marcado incremento en el crecimiento, tanto en longitud como en peso a 32°C (Suárez, 2003).

La salinidad tiene efectos letales en la supervivencia de los crustáceos, ya que altas o bajas concentraciones pueden ser letales dependiendo del estadio de vida en el que se encuentren (Lester y Pante, 1992). Por ejemplo, Dall (1981, citado en Dall, 1990), encontró que juveniles de *M. bennettae*, *P. esculentus*, *P. merguensis* y *P. plebejus*, tuvieron mayor supervivencia a bajas salinidades (0-3ups – practical salinity units) que las observadas en

estadio adulto. En otro estudio realizado con *Metapenaeus monoceros* se encontró que tanto a una baja salinidad (5ups) como a una alta salinidad (35ups) los organismos tuvieron una mayor tasa de respiración que a una salinidad media (20-25ups) (Pillai y Diwan, 2002). La respuesta del crecimiento a la salinidad es incierta, ya que la osmorregulación y el transporte de iones en condiciones extremas requiere de utilizar una mayor cantidad de energía que podría alternativamente sustentar el crecimiento (Lester y Pante, 1992). Al evaluar diferentes concentraciones de salinidad en dos grupos de postlarvas VI-VII y XIII-XV de *Farfantepenaeus paulensis*, se observó que a una salinidad de 34ups el crecimiento fue el más bajo; por el contrario a salinidades de 15ups y 25ups el crecimiento mostrado fue mayor. En ambos grupos a 34ups el contenido de proteínas fue el más bajo, y a salinidades de 15ups y 25ups, no se detectó un incremento en la tasa de respiración (Lemos et al, 2001). En un estudio realizado con juveniles de camarón blanco *Litopenaeus vannamei* a diferentes salinidades se observó que a una menor salinidad (25ups) se obtuvo el mejor crecimiento, y que en la interacción Temperatura-Salinidad, un incremento en la temperatura a cualquier salinidad resultó en un mejor crecimiento (Suárez, 2003). Esto se relaciona directamente con lo que se conoce como el punto isosmótico del camarón, el cual se sabe en *Litopenaeus vannamei* es a 24.7 ups (Castille y Lawrence, 1981 citado en Chen y Lin, 1998) que es cuando se da el menor gasto de energía para la osmorregulación.

El oxígeno es el elemento más importante para el mantenimiento de la vida. Los organismos de todos los ambientes dependen fundamentalmente de éste para su crecimiento y desarrollo. En los ambientes acuáticos, el oxígeno se encuentra disuelto en el agua, producto del proceso de fotosíntesis de las plantas acuáticas y de la difusión de la atmósfera, participando en la respiración de todos los organismos. Adicionalmente el oxígeno es un componente necesario para las reacciones de oxidación-reducción de iones como: nitratos-amonio, ferroso-férrico y sulfatos-sulfitos (Blancas, 1984). El oxígeno es uno de los mayores limitantes de la calidad del agua en la acuicultura intensiva, ya que los niveles críticos de oxígeno disuelto causan altas mortalidades y una descomposición de las algas (Chang y Ouyang, 1988).

El papel del oxígeno en el metabolismo animal

La presencia de oxígeno es imprescindible para el metabolismo del camarón así como para obtener un óptimo rendimiento en los cultivos. La ausencia o escasez de este elemento en el agua produce mortalidades masivas (Martínez-Córdova, 1993). El nivel de oxígeno disuelto para un óptimo desarrollo de los camarones en cultivo va de 3 a 6 mg O₂/l (Villalón, 1991). Se ha encontrado que niveles de oxígeno en un rango de 0.2 – 1 mg/l son letales en *Penaeus japonicus* y *Penaeus keraturus* (Tournier, 1972, citado en Allan y Maguire, 1990), organismos de *Penaeus monodon* fueron sometidos a 0.3 mg/l de oxígeno disuelto durante 12 horas, resultando un 100% de mortalidad (Allan y Maguire, 1990). En condiciones de hipoxia (baja concentración de oxígeno disuelto), los organismos utilizan mecanismos anaerobios de metabolismo de energía para su supervivencia (Taylor y Spicer, 1987).

El componente energético preferentemente utilizado durante la respiración anaeróbica es el lactato. Debido a que el ácido láctico es uno de los productos finales de la respiración anaeróbica en músculo de crustáceos, los niveles de lactato han sido estudiados y reportados para varias especies de crustáceos sometidos a condiciones de hipoxia (Bridges y Brand, 1980). Por ejemplo para *Penaeus elegans* y *Penaeus serratus* sometidos a hipoxia, se registró un incremento en la concentración de lactato en hemolinfa y en diferentes tejidos así como de glucosa en hemolinfa, pero también se observó un decremento en la concentración de glucógeno (Taylor y Spicer, 1987). En *Corystes cassivelaunus* y *Galathea strigosa* se ha encontrado que durante periodos de hipoxia el nivel de lactato en hemolinfa se incrementa rápidamente y disminuye conforme empieza la recuperación (Bridges y Brand, 1980). Para *Potamon warreni* bajo condiciones de anoxia (ausencia de oxígeno) se incrementaron los niveles de lactato y bajaron las concentraciones de succinato y alanina después de 6 horas (Aardt y Wolmarans, 1987). En el camarón café *Crangon crangon*, bajo condiciones de hipoxia y anoxia se incrementó el lactato en hemolinfa como producto final de la glicólisis en el metabolismo anaerobio (Hagerman y Vismann, 1995). Otros componentes bioquímicos han sido evaluados como respuesta a hipoxia, por ejemplo Pérez-Rostro *et al.* (2004) encontraron que en juveniles de *Litopenaeus vannamei* sometidos durante 1 hora a condiciones de hipoxia (0.4 mg O₂/l) los niveles de proteínas y lactato aumentaron significativamente en músculo y hepatopáncreas,

mientras que otros componentes bioquímicos como los lípidos, acilglicéridos y carotenoides no mostraron respuesta a estas condiciones, aunque los carbohidratos en hepatopáncreas disminuyeron significativamente por condiciones de hipoxia. Condiciones crónicas de baja concentración de oxígeno disuelto en el agua inducen efectos adicionales en los organismos. Por ejemplo, en *Litopenaeus vannamei* se registró un decremento de 17 % en la capacidad osmorregulatoria después de 4 días de exposición a 2.96 mg/l de oxígeno disuelto (Charmantier y Soyez, 1994). Condiciones de hipoxia pueden reducir el crecimiento y la frecuencia de la muda en *P. vannamei* y *P. monodon* (Seidman y Lawrence, 1985, Racotta et al., 2002). Sin embargo, *Litopenaeus vannamei* puede tolerar condiciones moderadas de hipoxia por una adaptación fisiológica asociada a un incremento en hemocianina y cobre en hemolinfa, lo cual aparentemente resulta en un incremento en la capacidad de acarreo de oxígeno (Racotta et al, 2002).

Efectos maternos sobre el fenotipo de la progenie

Así como los factores ambientales juegan un papel importante en el desarrollo y supervivencia de los camarones, la disponibilidad de alimento y la calidad de éste también afectan de manera sustancial a los organismos. En particular para el caso de los primeros estadios de vida del camarón, cuando las larvas se alimentan de su propio vítelo, la cantidad y calidad de tal 'alimento' es un factor de elevada influencia en el desarrollo temprano, y la capacidad de responder a condiciones de estrés. Las reservas energéticas contenidas en el huevo son resultado del genotipo, alimentación y condiciones ambientales que prevalecieron durante la maduración sexual de las madres. Por lo tanto, si unas madres son genotípicamente mejores o están en mejores condiciones que otras, la cantidad de vítelo que pasarán en el huevo a su progenie será de buena calidad, mientras que madres con genotipos inferiores o en condiciones ambientales inadecuadas producirán huevos de menor calidad. Este efecto es conocido como efecto materno (Van Vleck et al., 1987), el cual afecta directamente las posibilidades de supervivencia y desarrollo (crecimiento) en los primeros estadios. Por ejemplo, para almejas la cantidad de lípidos en las reservas energéticas determina el éxito de los primeros estadios del desarrollo larval (Cragg y Crisp, 1991). En un estudio realizado con camarón blanco del pacífico (*Litopenaeus vannamei*) se

utilizaron hembras con diferentes tiempos en producción (15,45 y 75 días después de la ablación y del inicio de producción) reflejado en la calidad de las larvas producidas. Las hembras con menor tiempo en producción (15 días) transfieren una mejor composición bioquímica a sus huevos (proteínas, colesterol, triglicéridos y carotenoides) que las hembras que llevaban 45 y 75 días en producción (Palacios et al., 1999). Esto a su vez se tradujo en una calidad larvaria (supervivencia y crecimiento) alta para aquellas progenies derivadas de desoves con hembras de 15 días en producción, mientras que en las progenies derivadas de desoves productos de hembras con 45 y 75 días en producción presentaron más baja supervivencia y menor crecimiento (Pérez-Rostro *et al.*, 1999).

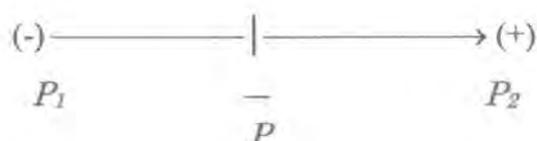
El efecto materno es importante en un contexto genético ya que afecta (positiva ó negativamente) el genotipo de las progenies. Por ejemplo Cruz e Ibarra (1997) encontraron que muchas de las diferencias observadas entre dos poblaciones de almeja catarina y sus cruza reciprocas, evidentes al inicio del cultivo larvario, fueron insignificantes al final del mismo. La disminución o decremento en el tiempo de las diferencias entre grupos genéticos, causada por los efectos maternos, es común en los organismos, y se piensa que es el resultado de un crecimiento compensatorio. En *Guppy poecilia*, al ser sometidos a un estrés de salinidad, mostraron una correlación positiva en el tiempo de supervivencia entre los F1 y sus madres, pero no entre los F1 y sus padres, indicando con esto un efecto materno en la supervivencia de los F1 (Takahito et al., 1997).

El mejoramiento genético en la acuicultura

En la acuicultura tradicional a través de la domesticación, ciertas especies se han adaptado como resultado del ambiente o de las condiciones de crianza y en algunos casos sin la conciencia o el esfuerzo de los criadores, como es el caso de la carpa común (Pillay, 1993). En la actualidad dentro del cultivo de especies acuícolas, el objetivo principal es producir más y mejores productos. Esto puede lograrse a través de programas de mejoramiento genético, modificando el pool genético de una población en cultivo para obtener mayores cosechas y organismos de más alta calidad (Lester y Pante, 1992), e incrementando el valor medio de la población para las características de interés (Tave, 1992). Algunas de las características de mayor interés en la producción son el crecimiento,

el tamaño, la fertilidad y la supervivencia, que pueden ser medidas en gramos, milímetros, huevos/Kg.-hembra, porcentajes (Tave, 1992). Adicionalmente a realizar un mejoramiento genético por selección, un método alternativo de mejoramiento genético es a través del cruzamiento entre líneas o poblaciones genotípicamente distintas entre sí. Las características o valores fenotípicos de cada población pueden ser representados como valores en una escala de mínimo (-) a máximo (+). Por ejemplo, la supervivencia en cultivo de dos líneas ó poblaciones (P1 y P2), puede ser representada de la siguiente forma:

Escala de supervivencia:

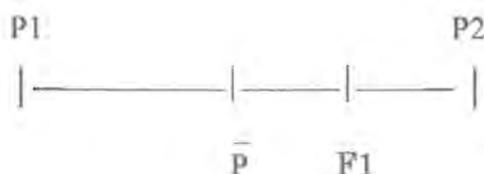


en donde \bar{P} es el valor promedio obtenido de la media de las poblaciones.

Cruzas recíprocas entre líneas o poblaciones

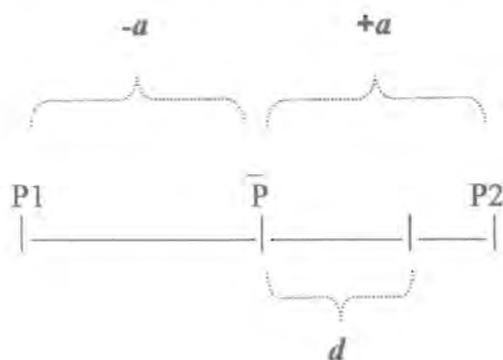
Cuando se producen apareamientos recíprocos (machos y hembras de P1 contra machos y hembras de P2) entre organismos de esas poblaciones se genera un grupo de "cruzas recíprocas" (P1xP2 y P2xP1), en donde se denota primero la población de la cual derivó el macho, y en segundo lugar la población de la cual derivó la hembra, las cuales en su conjunto se denominan como la primera generación filial (F1). El valor fenotípico promedio de estas dos cruzas puede ahora ser representado en la escala anterior:

Valores fenotípicos (para un carácter dado):



Una vez representados los valores fenotípicos para un carácter los valores genotípicos “esperados” pueden ser asignados usando la misma escala:

Derivación de los Valores Genotípicos:



En donde,

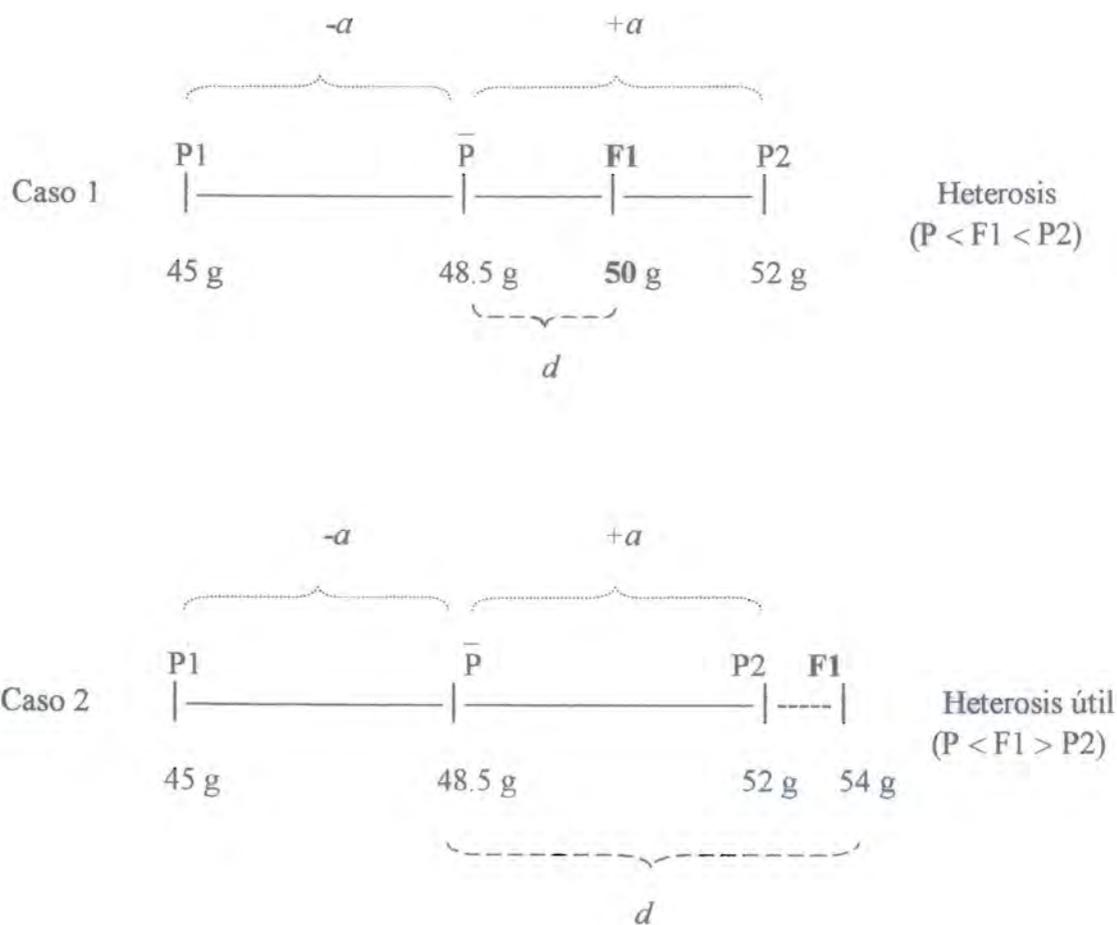
- a = valor genotípico de $P1 = P1 - \bar{P}$
- d = desviación de dominancia = $P - F1$
- + a = valor genotípico de $P2 = P2 - \bar{P}$

Los cruzamientos son usados para crear combinaciones deseadas de alelos que puedan resultar en lo que se conoce como un vigor híbrido (heterosis) (Tave et al., 1990). Los objetivos del cruzamiento pueden ser el obtener una mayor variación genética en una nueva población sintética, el complementar características de diferentes líneas o poblaciones, el obtener productos homogéneos, ó, mostrar un efecto que se conoce como heterosis (Van Vleck, 1987). La heterosis es el resultado de la existencia de dominancia para el carácter de interés, y de que las poblaciones siendo cruzadas presenten diferencias en sus frecuencias génicas (Falconer y Mackay, 1996).

La heterosis se refiere a la superioridad relativa de las cruza (F1) sobre el promedio parental (P), un efecto causado por la dominancia direccional de los genes involucrados en determinar el carácter (Falconer y Mackay, 1996). Si el valor fenotípico promedio de las cruza excede el valor presentado por la mejor línea parental ($F1 > P2$), entonces existe lo que se conoce como una heterosis útil o sobredominancia (Van Vleck, 1987). Estudios

realizados con almeja catarina al realizar cruzas recíprocas con dos poblaciones (Bahía Concepción y B. Magdalena, B.C.S., México), encontraron en estadio adulto valores significativos de heterosis útil solamente para el carácter convexidad y en un solo ambiente (B. Concepción) (Cruz *et al.*, 1998). Cruzamientos realizados entre líneas de *Tilapia nilotica* resultaron en heterosis, siendo una de las cruzas recíprocas (ExI) significativamente más larga y con el mayor peso que las demás cruzas recíprocas (Tave *et al.*, 1990). Al someter a un estrés de salinidad organismos de *Guppy poecilia*, se observó que los organismos F1 tuvieron una mayor supervivencia que las líneas parentales resultando en una heterosis (Takahito *et al.*, 1997).

Por ejemplo para una característica como el crecimiento (medida en gramos), este efecto de heterosis y heterosis útil se puede representar de la siguiente manera:



P1 y P2 = líneas parentales

\bar{P} = media u origen de las líneas parentales

F1 = Promedio de las cruzas recíprocas

Caso 1: Heterosis ($d < +a$)

Caso 2: Heterosis útil ($d > +a$)

Por lo tanto se define como un carácter con no dominancia cuando $d = 0$, con dominancia incompleta cuando $d < +a$, con dominancia completa cuando $d = +a$, y con sobredominancia cuando $d > +a$ (Falconer y Mackay, 1996; Van Vleck, 1987).

Finalmente, con el fin de comparar caracteres para la dominancia, se utiliza el estimador de 'grado de dominancia' (d/a , siendo a =valor genotípico parental y d =desviación de la dominancia) (Mather y Links, 1977).

JUSTIFICACION

Estudios previos realizados en el CIBNOR por el grupo de Genética Acuicola para el mejoramiento del camarón blanco del pacífico *Litopenaeus vannamei*, con una población domesticada en Venezuela y más tarde criada en Sinaloa y Baja California Sur, México, han logrado avances significativos en cuanto a el entendimiento de la genética de caracteres del crecimiento (Pérez-Rostro e Ibarra, 2003a y b), la genética de caracteres reproductivos (Arcos *et al.*, 2004), así como sobre la variabilidad genética a nivel de microsátélites (Cruz *et al.*, 2004). Durante el año 2002 se introdujo al pie de cría una nueva línea de camarón de origen Colombiano. Esta línea, y la originalmente desarrollada, se caracterizan por diferir genéticamente, esto es, estas dos poblaciones presentan diferencias en sus variantes alélicas (Cruz *et al.*, 2004). Esta información es importante, ya que de existir heterosis para alguna característica de interés productivo, esta podría ser estimada a través del cruzamiento entre individuos de líneas de origen Venezuela y Colombia.

En particular, dentro de la investigación realizada en el CIBNOR para el mejoramiento genético del camarón las pruebas de estrés se han utilizado con fines de entender la fisiología del camarón blanco y su capacidad de respuesta ante condiciones críticas de estrés. El estrés es resultado de un cambio en el ambiente a consecuencia de una reducción del balance total de energía (gasto metabólico del mantenimiento, crecimiento y reproducción). Un estrés potencial puede ser neutralizado por compensación fisiológica homeostática. Sin embargo el gasto metabólico llega a ser tan alto que la compensación es incompleta o en el extremo imposible, lo que da un efecto medible como el decaimiento de la salud del organismo y en el último de los casos la muerte (Koehn y Bayne, 1989). Entre las respuestas fisiológicas a hipoxia, se sabe que en este periodo la energía es obtenida a través del metabolismo anaerobio (efecto Pasteur) lo que representa una adaptación fisiológica que permite el mantenimiento parcial de todo el organismo (Guppy *et al.*, 1994). En crustáceos el principal mecanismo anaerobio es la glucólisis con la acumulación de lactato como producto final (Bridges y Brand, 1980). La respuesta fisiológica y de crecimiento asociada con condiciones de hipoxia ha sido también evaluada en crustáceos por diversos autores (Tournier, 1972, Seidman y Lawrence, 1985, Taylor y

Spicer, 1987, Allan Y Maguire, 1990 y Racotta et al., 2002). Sin embargo, la resistencia a hipoxia en camarón blanco, y la genética asociada a la misma sólo ha sido estudiada previamente por Ibarra et al. (1998) y Pérez-Rostro et al. (2002).

Por ejemplo, Ibarra et al. (1998) reportaron la existencia de una aparente elevada variación genética (medida a través del parámetro conocido como heredabilidad), para la resistencia a hipoxia en postlarva de camarón blanco *Litopenaeus vannamei*, proponiendo que este carácter puede ser usado en la evaluación de familias en estadios tempranos siempre y cuando exista una asociación de tal resistencia con el futuro desempeño en engorda. Continuando con esta línea de investigación, se evaluó la resistencia a hipoxia en postlarva de 15 días (PL15) en generaciones subsecuentes, encontrándose siempre altas heredabilidades, las cuales podrían ser explicadas por diversas causas, como son la presencia de un efecto de ambiente común (ya sea densidad o materno), el involucramiento de un gen mayor en la determinación de ese carácter, o por la existencia de dominancia direccional para el carácter. En una segunda aproximación para entender la genética del carácter, se evaluó un modelo de regresión logística para la detección de genes mayores, no encontrando la acción de un gen mayor (Pérez-Rostro, 2002) que pudiese explicar las altas heredabilidades observadas.

La introducción de una nueva línea, la de origen Colombia, permite analizar desde otra perspectiva la genética de la resistencia a baja de oxígeno (hipoxia): por medio del cruzamiento de las dos líneas existentes, la originaria de Venezuela y la recién introducida de Colombia. La progenie obtenida al cruzar estas dos líneas genéticas podría ser utilizada para evaluar la existencia de dominancia y heterosis del carácter resistencia a hipoxia, ya que una condición importante para que ocurra la heterosis es que haya diferencias genéticas entre las líneas, como ya fue demostrado con estas poblaciones (Cruz-Hernández, 2003) y que exista cierto grado de dominancia direccional para el carácter resistencia a hipoxia. Por lo tanto, en este trabajo se propone definir si existe heterosis para el carácter resistencia a hipoxia, evaluando la resistencia a hipoxia en las diferentes líneas genéticas y sus cruzas recíprocas en diferentes estadios del ciclo de vida, no solamente en postlarva.

HIPÓTESIS

- El carácter 'resistencia a hipoxia' puede presentar cierto grado de dominancia que resulte en una heterosis para supervivencia en postlarva y juveniles de *Litopenaeus vannamei*.
- La resistencia a condiciones de hipoxia en postlarva no se correlaciona con la resistencia a condiciones de hipoxia en juveniles de *Litopenaeus vannamei*.

OBJETIVOS

General:

- Determinar si el carácter 'resistencia a hipoxia' en camarón blanco (*Litopenaeus vannamei*) presenta heterosis al cruzar dos poblaciones genéticamente distintas, que pueda explicar las observaciones previas de heredabilidades mayores de 1.

Particulares:

- Estimar la resistencia a hipoxia en estadios de postlarva y juvenil de dos poblaciones de *Litopenaeus vannamei* y sus cruzas recíprocas.
- Determinar si existe una correlación positiva y significativa entre las medias de familias de *Litopenaeus vannamei* en su resistencia a hipoxia en estadios de postlarva y juvenil.
- Evaluar el grado de heterosis para el carácter 'resistencia a hipoxia' en *Litopenaeus vannamei*.

MÉTODOLOGÍA

1) Grupos Genéticos

Dos poblaciones de camarón, una con origen de Venezuela introducida a México alrededor de 1997 y otra con origen de Colombia recientemente introducida al país (2001) fueron utilizadas como poblaciones parentales para la generación de familias de hermanos completos ó carnales (organismos producidos por un padre y una madre). Las familias producidas fueron tanto de apareamientos dentro de cada población, como entre ellas, conformándose de esta manera 4 grupos genéticos, cada uno con el número de familias que se muestra en la Tabla 1.

Tabla 1. Número de familias producidas por cruzamientos recíprocos entre las poblaciones *Litopenaeus vannamei*.

ORIGEN DE:	HEMBRAS	
MACHOS	Venezuela	Colombia
Venezuela	(V x V) n = 11	(V x C) n = 10
Colombia	(C x V) n = 9	(C x C) n = 3

En las abreviaturas denotando la cruce se indica primero el origen del macho, y en segundo lugar el origen de la hembra.

2) Reproducción

Para la producción de las familias de camarón blanco del Pacífico (*Litopenaeus vannamei*) requeridas para este trabajo, se llevó a cabo la aclimatación de reproductores en condiciones de laboratorio. Después de un periodo de aclimatación cuando se obtiene un 80% de mudas, las hembras fueron inducidas a madurar a través de la técnica de ablación (eliminación de uno de los dos tallos oculares) y marcadas con un anillo de un color y con un código numérico colocado en el tallo ocular restante. Diariamente se realizó la búsqueda de hembras apareadas (con masa espermática adherida en el télico), las cuales fueron transportadas de las piscinas de maduración hacia tambos individuales de 100 litros con agua marina a una salinidad de 32-35 ups y 10 ppm de EDTA. Por la noche (aproximadamente a las 0 horas), se revisaron los tambos para extraer a las hembras que desovaron, las cuales fueron regresadas a sus respectivas piscinas de maduración. Al día siguiente se colectaron los nauplios en forma individual por familia (tanque individual de desove), los cuales se encontraban en estadio de nauplio V, y se transportaron de manera individual (cada contenedor es catalogado como una familia) al laboratorio de Mejoramiento Genético. Los organismos se aclimataron con agua marina a 35 ups, y a una temperatura de 28°C.

3) Cultivo Larvario

Se contabilizaron los nauplios de cada desove o familia, y fueron sembrados de manera individual a una densidad de 150 nauplios por litro. Estos fueron mantenidos hasta PL1 en tanques de 100 litros de fondo plano a esa densidad. En post-larva 1 (PL1) la densidad se ajustó a 20 larvas por litro manteniendo a los organismos hasta PL15. Los organismos fueron mantenidos con aireación artificial a una temperatura de 28°C. En estadio de nauplio se alimentan de su propio vítelo, después fueron alimentados con microalgas o una combinación de microalgas y *Artemia* según su estadio de desarrollo como se muestra en la Tabla 2.

Al alcanzar el estadio de PL15, los organismos restantes de las familias evaluadas en PL 15 fueron transferidas para su crecimiento hasta 0.5 g en tanques individuales cuadrangulares de cemento (1 m²), y fueron mantenidos bajo las siguientes condiciones:

recambio continuo de agua marina de 400 % al día, alimento peletizado molido con 35 % de proteínas dependiendo del crecimiento, suministrado *ad libitum* (a saciedad), supervisado cada 4 horas las 24 horas del día. En esta etapa no hay control de temperatura, por lo que esta depende de la época del año.

Tabla 2. Alimentación de larvas por estadio de desarrollo.

ESTADIO	Microalga CCAL	Microalga THF	Microalga TS	Artemia Congelada	Artemia Fresca	Peletizado	Recambio Aguamarina
Zoea I	50,000						
Zoea II -III	40,000	10,000	5,000				
Mysis I	40,000	10,000	5,000	0.5 Mañan. 1 Tarde			50 %
Mysis II - III	40,000	10,000	5,000	0.5 Mañan. 1 Tarde			50 %
PL 1	40,000				90/L	Si	100 %*
PL2 - PL4	40,000				90/L	Si	80 %
PL5 - PL15	40,000				50/L	Si	80 %

Microalgas (células por ml): CCAL (*Chaetoceros calcitrans*), THF (*Thalassiosira fluviatilis*), TS (*Dunaliella sp.*). *Artemia sp.*: Congelada (organismos por ml), Fresca (organismos por Larva). Peletizado: Brine Shrimp Flakes (peletizado comercial molido) con 35% proteína. * Se bajan de contenedor para contabilizar los organismos, ajustando la densidad a 20 larvas / litro.

4) DISEÑO EXPERIMENTAL – RESISTENCIA A HIPOXIA

4.1) Primer Experimento – Evaluación de la Supervivencia en Postlarvas sometidas a hipoxia.

Para la evaluación de resistencia a hipoxia en PL15 (postlarva de 15 días) la estandarización de concentraciones de oxígeno y tiempos de exposición se realizó desde 1998 (Ibarra et al., 1998; Pérez-Rostro, 2002), por lo que se describen los procedimientos ya estandarizados. Se tomaron un total de 150 individuos (PL15) por familia producida dentro de cada grupo genético (VV, VC, CV, CC), dividiéndolos en 3 réplicas (repeticiones), cada una con 50 organismos. Para esto se colocaron tres recipientes de vidrio de boca pequeña con capacidad de 500 ml, llenados con agua marina al 80 % de su capacidad. Se desplazó el oxígeno disuelto mediante la adición de gas nitrógeno hasta obtener una concentración de 0.02 mg/l de oxígeno disuelto (O.D.) determinándose con un oxímetro (marca YSI modelo 550). Los 50 organismos por réplica se colocaron en los recipientes con agua marina a 0.02 mg/l de O.D., se cerraron los recipientes con un tapón de hule, cuidando de no dejar espacio en el nivel de agua y el tapón para evitar la difusión de oxígeno a través del aire. Se dejaron ahí por espacio de 30 minutos. Posteriormente se llevaron a recuperación, haciendo un recambio de agua marina con oxígeno disuelto a saturación, esperando un tiempo de 30 minutos, y contabilizando después los organismos vivos y los muertos en cada réplica / familia.

4.2) Segundo Experimento – Evaluación de Supervivencia en Juveniles sometidos a hipoxia.

Cuando las familias alcanzaron una talla promedio de 0.3 g (juveniles), se realizó la segunda parte experimental del proyecto, evaluando la supervivencia a condiciones de hipoxia de las mismas familias evaluadas en PL15 de la siguiente manera.

4.2.1) Estandarización de condiciones de inducción a hipoxia

Se llevó a cabo una estandarización para definir el tiempo y concentración de O₂ que generara al menos 50 % de mortalidad. Se formaron réplicas compuestas por 30

organismos, utilizando individuos de varias familias mezcladas. Se evaluaron tres tiempos: 30, 45 y 60 minutos, con tres réplicas por tiempo y en dos volúmenes de agua, 5 y 10 litros, colocando en cada cubeta-contenedor 30 organismos juveniles. En estos experimentos de estandarización, el oxígeno no fue desplazado por gas nitrógeno, sino que solamente se dejaron las cubetas-contenedores cubiertas sin aireación por los tiempos indicados. Después de realizarse la primera prueba a 30 minutos en 5 litros, y observar un 100% de supervivencia, se decidió bajar los volúmenes de agua y aumentar los tiempos de exposición. Al concluir cada tiempo se determinó la concentración de oxígeno disuelto con un oxímetro en cada tratamiento y réplica, contabilizando tanto el número de organismos vivos como el número de organismos muertos. Los resultados obtenidos de esta estandarización se muestran en la Tabla 3.

Una vez estandarizado el tiempo y volúmenes de exposición, se iniciaron las evaluaciones de cada familia utilizando un volumen de 1 litro y un tiempo de exposición de 45 minutos. Para esto se utilizaron 3 réplicas por familia, cada una con 30 individuos. Al concluir cada tiempo, se contabilizó tanto el número de organismos vivos como el número de organismos muertos.

Tabla 3. Resultados de los ensayos de estandarización para establecer el volumen de agua y el tiempo requerido para inducir mortalidad en juveniles de camarón blanco (*Litopenaeus vannamei*).

Día	Vol (L)	Tiempo (min.)	No. Cubeta	Talla Prom.	Conc. O ₂ Inicial	Conc. O ₂ Final	Org. M.	Org. Vivos	No. Total	Mortalidad Prom. (%)
1	5	30'	1	0.28 g	3.94	3.01	0	30	30	0
			2		3.86	2.92	0	30	30	0
			3		4.10	3.25	0	30	30	0
2	4	45'	1	0.27 g	4.80	3.58	0	30	30	0
			3		4.48	3.00	0	30	30	0
			5		4.79	3.01	0	30	30	0
2	4	60'	4	0.30 g	3.96	2.84	0	30	30	0
			2		3.68	2.76	0	30	30	0
			6		4.78	3.61	0	30	30	0
3	2	45'	1	0.29 g	4.95	3.64	0	30	30	0
			2		4.60	3.75	0	30	30	0
			3		4.00	3.40	0	30	30	0
3	2	60'	4	0.28 g	4.20	1.53	0	30	30	0
			5		4.90	2.66	0	30	30	0
			6		4.60	2.52	0	30	30	0
4	1	45'	4	0.26 g	4.69	2.18	12	13	25	48
			5		4.68	2.18	0	25	25	0
			6		4.73	2.20	4	21	25	16
4	1	60'	1	0.28 g	4.80	1.30	23	4	27	85
			2		4.90	1.17	22	7	29	76
			3		4.77	1.15	22	5	27	81
5	1	45'	1	0.43 g	4.80	1.11	12	18	30	40
			2		4.70	1.14	20	10	30	67
			3		4.33	1.16	12	17	29	41

5) Análisis estadísticos

Los datos obtenidos como supervivencia (porcentajes) tanto en estadio de PL 15 como en juvenil de 0.3 g fueron transformados a arco seno ($p' = \sin^{-1}(p^{1/2})$) como una medida para reducir la tendencia de la varianza a ser función de la media. La transformación a arco seno alarga las colas de la campana de una distribución (Sokal y Rohlf, 1980) y aproxima los datos a una distribución normal (Zar, 1999). Los datos fueron analizados por medio de un análisis de varianza fijo. Se utilizaron 2 modelos. El primer modelo se utilizó en forma independiente para los datos obtenidos de resistencia a hipoxia tanto en postlarva como en juvenil, con fines de establecer si existían diferencias entre los 4 grupos genéticos (VV, VC, CV y CC) en resistencia a bajas concentraciones de oxígeno disuelto en cada uno de los estadios. El modelo utilizado fue el siguiente:

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

en donde Y_{ijk} = Supervivencia (transformada en arco seno) a baja concentración de O_2 de la réplica ' k ', de la familia ' j ', dentro del grupo genético ' i '

G_i = grupo genético ' i ' (i = VV, VC, CV, CC)

$F_j(G_i)$ = familias (F_j) dentro del grupo genético ' i ' (G_i)

e = error dado por la variación entre las réplicas ' k ' dentro de las familias ' j '.

El segundo modelo utilizado buscó definir si existían diferencias entre los 2 estadios evaluados (PL15 y juvenil) para los 4 grupos genéticos, y si existía o no una interacción entre grupos genéticos y estadios. De no existir interacción significativa se podrá concluir que existe una correlación entre la respuesta a hipoxia en postlarva y en juvenil. El modelo utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + G_i + E_j + G_i * E_j + F_k(GE)_{ij} + e_{ijkl}$$

en donde Y_{ijkl} es la supervivencia (en arco seno) para la réplica 'l' de la familia 'k' del grupo genético 'i', a la edad o estadio 'j'

G_i = grupo genético 'i' (i = VV, VC, CV, CC)

E_j = estadio 'j' (j = PL15, Juv)

GE_{ij} = la interacción entre el grupo genético 'i' y el estadio de vida 'j'

$F_{k(ij)}$ = familia dentro del grupo genético 'i' y estadio de vida 'j'

e_{ijkl} = error, dado por la variación entre réplicas 'l' de cada familia 'k' dentro de cada grupo genético 'i', a cada edad o estadio 'j'.

Las medias de supervivencia obtenidas para el grupo genético fueron comparadas por medio de un análisis de Tukey en ambos modelos. La significancia estadística para todos los análisis se pre-estableció a $P < 0.05$.

6) Estimación de heterosis, efectos maternos y grado de dominancia

Una vez obtenidas las medias de supervivencia para cada grupo genético en ambos modelos, se procedió a obtener estimadores de los parámetros heterosis (H), dominancia (d), valor genotípico (α) y efecto materno (EM) del carácter resistencia a hipoxia para ambos estadios evaluados, así como para las medias de supervivencia obtenidas considerando ambos estadios.

La estimación de la heterosis se basó en Stufflebeam (1989), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$H(\%) = \left(\frac{F1 - P}{P} \right) \times 100$$

En donde F1 es el promedio de las cruzas recíprocas (VC y CV) para supervivencia, y P es el promedio de las poblaciones parentales (CC y VV).

La estimación del componente materno dentro de la heterosis estimada se basó en Van Vleck et al. (1987), de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$EM(C) = VC - P - (\text{Heterosis} * P)$$

$$EM(V) = CV - P - (\text{Heterosis} * P)$$

En donde P = es el promedio de las poblaciones parentales, y la heterosis es la estimada anteriormente.

La diferencia de las cruzas recíprocas en los efectos maternos está dada por:

$$EM(CV) = EM(C) - EM(V)$$

La estimación de la desviación de la dominancia (d) y valores genotípicos ($-a$, $+a$) se derivó de Falconer y Mackay (1996) a través de las siguientes ecuaciones:

$$d = F1 - P$$

$$+a = P2 - P$$

en donde F1 y P han sido antes descritas.

Finalmente, con el fin de comparar caracteres para la dominancia, se utiliza el estimador de 'grado de dominancia' (d/a) (Mather y Links, 1977).

RESULTADOS

1) Evaluación en postlarva

1.1) Resistencia a hipoxia

Se encontró un efecto significativo entre grupos genéticos en la resistencia a hipoxia en postlarva, así como también entre las familias dentro de los grupos genéticos. Los resultados se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Análisis de varianza entre grupos genéticos y familias en las supervivencia a baja concentración de oxígeno en postlarva de *Litopenaeus vannamei*.

Fuente de Variación	G.L.	C.M.	P
Grupos genéticos	3	1.2207	0.0000 *
Familia (G. genéticos)	29	0.3210	0.0000 *
Error	66	0.0405	

* Indica que existe significancia estadística del efecto evaluado. Grados de libertad (GL), Cuadrados medios (CM).

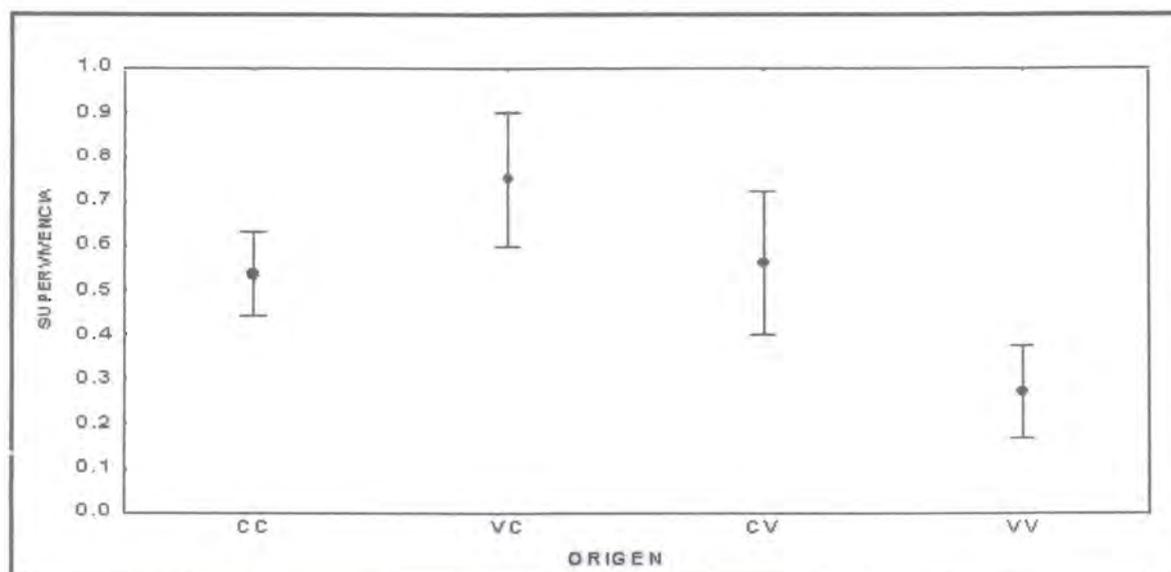
Al realizar un análisis de medias de supervivencia (en arco seno) a través de una prueba de Tukey, se encontró que la menor supervivencia la presentó la población de Venezuela (VV), seguida por la población Colombia (CC), la cual sin embargo no mostró diferencias con la crucea recíproca CV. La mayor supervivencia en postlarva fue para la crucea VC, habiendo sido diferente de todos los otros grupos genéticos. Los resultados se muestran en la Tabla 5 y gráfica 1.

Tabla 5. Análisis de medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en postlarva de *Litopenaeus vannamei* – Prueba de Tukey

Grupos Genéticos	Supervivencia (Arco seno)	Diferencias entre grupos	Supervivencia (%)
CC	0.5371	B	26.18
VC	0.7743	C	46.72
CV	0.5626	B	28.45
VV	0.2746	A	7.35

La misma letra en la columna de diferencias indica que las medias de esos grupos son iguales.

Gráfica 1. Medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en postlarva y su desviación estándar en organismo de *Litopenaeus vannamei*.



1.2) Heterosis y Efecto Materno

En la Tabla 6 se presentan los valores de heterosis obtenidos, la proporción de esta heterosis causada por efectos maternos, la desviación de dominancia, y el grado de dominancia para la resistencia a hipoxia en postlarva.

Tabla 6. Heterosis, efecto materno, y dominancia asociadas a la supervivencia a baja concentración de oxígeno en postlarva de *Litopenaeus vannamei*.

Grupos Genéticos	Supervivencia (Arco seno)
CC	0.5371
VC	0.7526
CV	0.5626
VV	0.2746
Heterosis	62.04 %
E.M. (VC - CV) x 100	19%
Desviación de dominancia (d)	0.25
Grado de dominancia (d/a)	1.91

2) Evaluación en Juveniles

2.1) Resistencia a hipoxia

Al igual que en postlarva, en el análisis de varianza se observó que tanto el grupo genético como la familia determinaron la supervivencia cuando se evaluó la resistencia a hipoxia en juveniles (Tabla 7).

Tabla 7. Análisis de Varianza en la supervivencia a baja concentración de oxígeno en juveniles y sus grupos genéticos de *Litopenaeus vannamei*.

Fuente de Variación	G.L.	C.M.	P
Grupo genético	3	0.4819	0.0000 *
Familia (G. genético)	29	0.2726	0.0000 *
Error	66	0.0189	

* Indica que existe significancia estadística del efecto evaluado ($P < 0.05$)

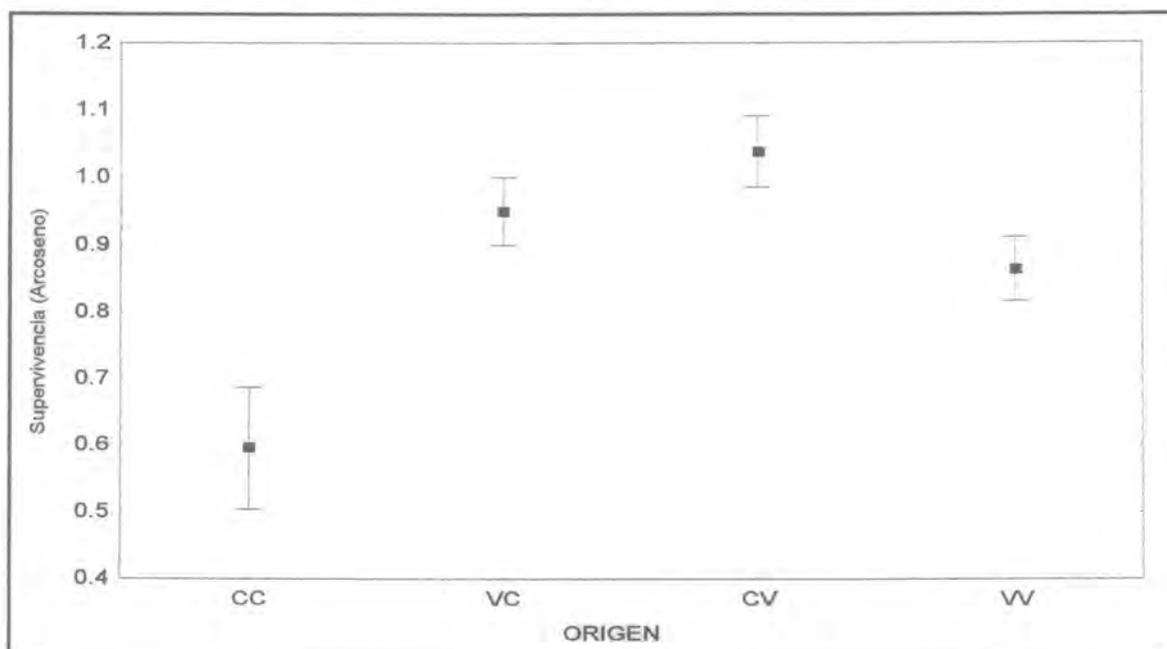
El análisis de medias a través de una prueba de Tukey (tabla 8) encontró diferencias entre el grupo genético CxC con los otros tres grupos, habiendo sido CxC el grupo genético con la menor supervivencia, invirtiéndose la tendencia que prevaleció para postlarva (en donde el grupo VV presentó la menor supervivencia). La mayor supervivencia la presentaron las cruza recíprocas, aunque la supervivencia de la crusa VC no fue diferente de la supervivencia observada para la población VV (Gráfica 2).

Tabla 8. Análisis de medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en juveniles de *Litopenaeus vannamei* – Prueba de Tukey.

Grupos Genéticos	Supervivencia (Arco seno)	Diferencias entre grupos	Supervivencia (%)
CC	0.5958	A	31.5
VC	0.9500	Bc	66.2
CV	1.0380	C	74.2
VV	0.8644	B	57.9

La misma letra en la columna de diferencias indica que las medias de esos grupos son iguales.

Gráfica 2. Medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en juvenil y su desviación estándar en organismos de *Litopenaeus vannamei*.



2.2) Heterosis y Efectos Maternos

Aunque las dos cruzas recíprocas sobrepasaron a la población parental con el mayor valor, la heterosis estimada fue menor que en PL15, de 36 % (Tabla 9). Así mismo, el efecto materno dentro de la heterosis observada decreció a valores negativos. Por otro lado, la desviación de dominancia y el grado de dominancia estimado en este estadio fue igual al estimado en postlarva (Tabla 6).

Tabla 9. Heterosis, efecto materno, y dominancia asociadas con la supervivencia a baja concentración de oxígeno en juveniles de *Litopenaeus vannamei*.

Grupos Genéticos	Supervivencia (Arco seno)
CC	0.5958
VC	0.9500
CV	1.0380
VV	0.8644
Heterosis	36.14 %
E.M. (VC - CV) x 100	- 8.8 %
Desviación de dominancia (<i>d</i>)	0.26
Grado de dominancia (<i>d/a</i>)	1.97

3) Análisis de la Interacción entre Grupos Genéticos en Postlarva – Juvenil

Para el segundo modelo se encontró que todos los efectos considerados en el modelo fueron significativos. Esto es, el estadio, el grupo genético y la interacción entre grupo genético y estadio presentaron diferencias significativas (Tabla 10).

Tabla 10. Análisis de varianza entre grupos genéticos, estadios de desarrollo y familias (y la interacción entre estos) en la supervivencia a baja concentración de oxígeno en Postlarva y juvenil de *Litopenaeus vannamei*.

Fuente de Variación	G.L.	C.M.	P
Estadio de desarrollo	1	4.8817	0.000 *
Grupo genético	3	1.1003	0.000 *
Grupo genético X Estadio	3	0.6024	0.000 *
Familia (GG x Estadio)	58	0.2968	0.000 *
Error	132	0.0298	

* Indica que existe significancia estadística del efecto evaluado ($P < 0.05$)

Al comparar la supervivencia resultado de la exposición a bajas condiciones de oxígeno entre estadios, se observó una mayor supervivencia en juveniles que en postlarvas (Tabla 11). En cuanto a la supervivencia promedio de los dos estadios de cada uno de los grupos genéticos, las cruza recíprocas mostraron la mayor supervivencia y no difirieron entre sí, mientras que las poblaciones parentales presentaron en promedio entre estadios la menor supervivencia (Tabla 11).

En el análisis de medias considerando los dos estadios a través de la prueba de Tukey para comparaciones múltiples se encontró que la causa de la interacción (Gráfica 3) fue debida a que el único grupo genético que no tuvo diferencias para los dos estadios fue la población parental CC, mientras que los otros grupos presentaron un patrón de respuesta desigual entre estadios. Esto es, la cruce recíproca VC presentó la mayor supervivencia en postlarva, pero la cruce recíproca CV la presentó en juvenil. Así mismo, la supervivencia del grupo genético VV en postlarva fue la menor entre todos los grupos, sin embargo, en juvenil la menor supervivencia la presentó el grupo genético CC.

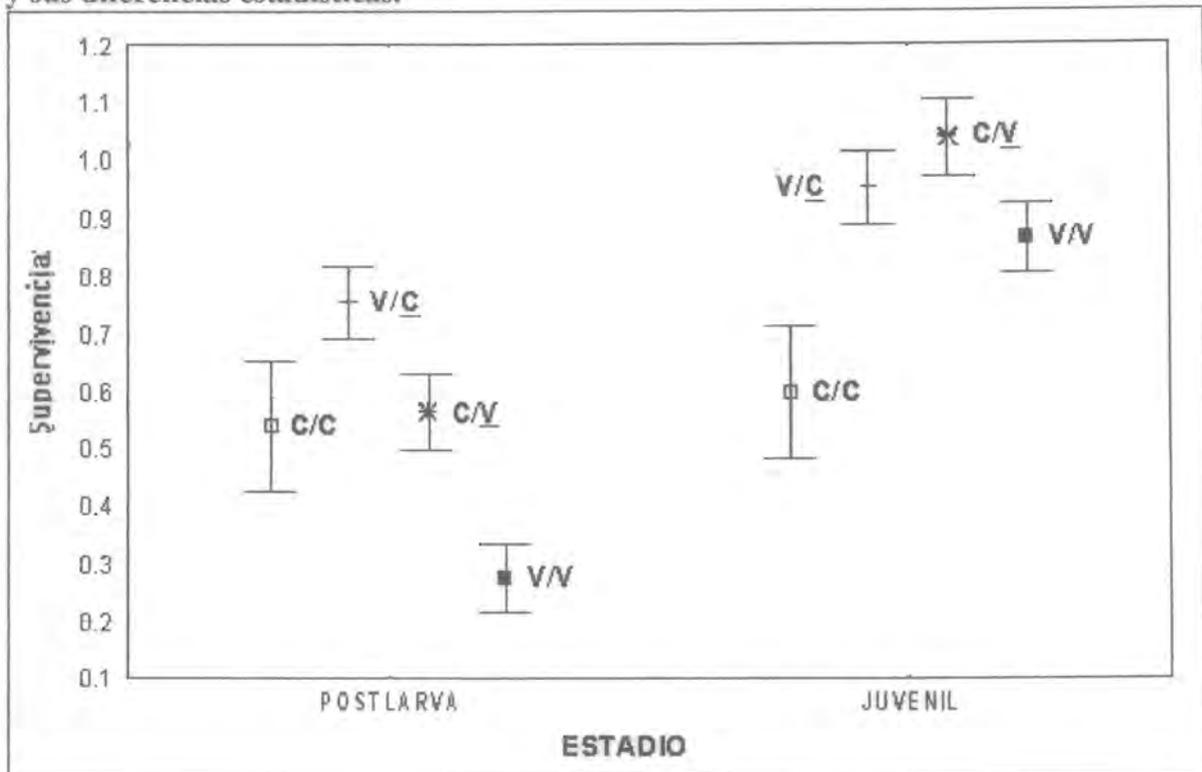
Tabla 11. Análisis de medias de supervivencia a baja concentración de oxígeno en ambos estadios, y comparación de medias entre grupos genéticos de *Litopenaeus vannamei*. – Prueba de Tukey

Estadios de vida	Supervivencia (Arco seno)	Diferencias entre grupos	Supervivencia (%)
Postlarvas	0.5099	A	23.82
Juveniles	0.8453	B	55.98

Grupos Genéticos	Supervivencia (Arco seno)	Diferencias entre grupos	Supervivencia (%)
CC	0.5665	a	28.80
VC	0.8513	b	56.57
CV	0.8003	b	51.49
VV	0.5695	a	29.07

La misma letra en la columna de diferencias indica que las medias de esos grupos son iguales.

Gráfica 3. Medias de supervivencia (arco seno) en ambos estadios, su error estándar, y sus diferencias estadísticas.



3.1) Heterosis y Efectos Maternos en ambos estadios

La heterosis estimada con los valores medios de los grupos genéticos en ambos estadios se presenta en la tabla 12. La heterosis fue de 45.4% menor que la estimada para postlarva, pero mayor que la estimada en juvenil. La desviación de dominancia fue la misma que en los estadios evaluados por separado, pero el grado de dominancia estimado fue mayor que en ambos estadios individuales.

Tabla 12. Heterosis, efecto materno, y dominancia asociadas a la supervivencia a baja concentración de oxígeno en postlarva y juveniles de *Litopenaeus vannamei*.

Grupos Genéticos	Supervivencia (Arco seno)
CC	0.5665
VC	0.8513
CV	0.8003
VV	0.5695
Heterosis	45.4 %
E.M. (VC - CV) x 100	5.1 %
Desviación de dominancia (<i>d</i>)	0.26
Grado de dominancia (<i>d/a</i>)	1.71

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo pueden ser resumidos en los siguientes puntos:

- a) Las poblaciones evaluadas, Colombia y Venezuela, difieren en su capacidad de respuesta a condiciones de hipoxia;
- b) Parte de estas diferencias poblacionales se deben a un efecto materno, el cual fue más marcado en estadio de postlarva;
- c) No existe una correlación entre resistencia a hipoxia en postlarva y en juvenil, evidenciada por la interacción significativa entre grupos genéticos y estadios evaluados (Tabla 10), la cual es consecuencia de la existencia de efectos maternos en estadio de postlarva;
- d) Existe heterosis para el carácter 'resistencia a hipoxia', evidenciada tanto en estadio de postlarva como de juvenil;
- e) La heterosis observada es resultado de sobredominancia para el carácter, ya que el grado de dominancia fue mayor a 1 en ambos estadios, por lo que la heterosis observada es del tipo 'útil'.

Genética de la resistencia a hipoxia en camarón blanco

Las diferencias en resistencia a hipoxia entre las poblaciones fueron inversas entre estadios, observándose que en postlarva la población con la mayor supervivencia fue la de origen Colombia, pero en estadio de juvenil la población con la mayor supervivencia fue la de origen Venezuela. Esto puede ser explicado por un efecto materno presente en el estadio de postlarva para el carácter resistencia a hipoxia, en donde se observó que las hembras derivadas de la población Venezuela, ya sea en familias VV o en familias de la crucea recíproca CV produjeron progenies con una menor capacidad de respuesta a condiciones de hipoxia. Por definición, diferencias entre cruces recíprocas (CV y VC) son causadas por lo que se denomina en conjunto 'efectos maternos' (Van Vleck et al., 1987), los cuales pueden ser el resultado de efectos causados por diferencias tempranas entre poblaciones en

contenido citoplásmico del huevo (causadas por diferencias en reservas iniciales y desarrollo temprano, así como posibles diferencias en el genoma asociado a mitocondrias). Tales efectos maternos generalmente desaparecen o se minimizan en estadios subsecuentes de desarrollo. Por ejemplo, Cruz e Ibarra (1997) observaron efectos maternos altamente significativos para crecimiento en estadios tempranos larvales de almeja catarina, los cuales fueron disminuyendo conforme el desarrollo avanzó, hasta desaparecer a los 17 días de crecimiento.

El entendimiento de la ocurrencia de efectos maternos para este carácter explica parcialmente los resultados obtenidos anteriormente por Ibarra et al. (1998) y Pérez-Rostro *et al.* (2002), en donde se observaron altas heredabilidades para este carácter. Los efectos maternos, cuando ocurren, influyen en la estimación de la heredabilidad ya que representan una fuente de variación ambiental que no puede ser separada de la variación genética en diseños experimentales que involucran hermanos completos (Falconer & Mackay, 1996). Es importante señalar que, mientras el efecto materno observado para la resistencia a hipoxia explica parcialmente las estimaciones previas de heredabilidad, no es posible inferir en este momento diferencias maternas específicas entre las poblaciones de Colombia y Venezuela que pudiesen explicar directamente que es lo que causa tal efecto materno, aunque una posible causa podría ser diferencias en el tamaño de las PL 15 (resultado de un efecto materno) cuando se sometieron a la prueba de hipoxia.

Se conoce que el consumo de oxígeno está directamente asociado con el tamaño de los organismos, ya que su velocidad en el consumo de oxígeno por unidad de masa decrece considerablemente cuando la talla del organismo aumenta. Esto es debido a que los organismos en crecimiento necesitan un mayor aporte de energía y entre más pequeños sean los organismos, más rápida será su frecuencia cardíaca aumentando su metabolismo (Schmidt-Nielsen, 1997), por lo que posibles diferencias en crecimiento entre las familias derivadas de cada población pudieron haber existido. Sin embargo, el crecimiento en postlarva no fue evaluado para estas familias, por lo que mayores estudios serán requeridos en un futuro para entender el posible efecto que el crecimiento diferencial, causado por efectos maternos, tiene sobre la resistencia a hipoxia.

Independientemente de la causa específica asociada al efecto materno observado en postlarva para la resistencia a hipoxia, tal efecto no existió cuando los organismos se evaluaron en juveniles. La disminución en los efectos maternos de postlarva a juvenil, o la presencia de efectos maternos solamente en postlarva y no en juveniles, puede explicar el hecho de no haber encontrado una correlación entre resistencia a hipoxia en postlarvas y juveniles. Una correlación significativa entre resistencia a hipoxia en postlarva y juveniles podría ser indicativo de que los mismos genes participan en la resistencia a hipoxia independientemente del estadio de desarrollo. Sin embargo, el no haber encontrado la correlación no permite concluir que los genes responsables de la resistencia a hipoxia no son los mismos en ambos estadios debido al hecho de que se encontró que la causa de la no correlación fue por la presencia de efectos maternos, los cuales pueden tener un papel indirecto (metabolismo basal diferencial por diferencias en tamaño de postlarvas de cada origen materno) en la capacidad de respuesta de los organismos a condiciones de hipoxia.

Adicionalmente a los efectos maternos evidenciados para este carácter especialmente en estadio de postlarva, el grado de dominancia para el carácter en ambos estadios da la misma magnitud (1.91 y 1.97), indica claramente la presencia de sobredominancia para la resistencia a hipoxia, ya que el valor de ' d ' fue mayor que 1 en ambos estadios. La sobredominancia ocurre en caracteres asociados con 'adaptación' (fitness –en ingles), caracterizándose porque el heterocigoto o las cruza (F1) presentan una ventaja sobre ambos homocigotos o poblaciones parentales. Puede ser el resultado de la existencia de pleiotropía para el carácter (cuando un gen o grupo de genes afectan dos componentes de la capacidad adaptativa en direcciones opuestas), el resultado de un desequilibrio gamético por ligamiento especialmente cuando se hacen cruzamientos entre poblaciones distantes (cuando dos loci están cercanos en el mismo cromosoma ligados en 'repulsión' pareciendo ser solo uno, confiriendo una aparente superioridad del heterocigoto sobre ambos homocigotos), o el resultado de presentarse una homeostasis en el heterocigoto (a consecuencia de portar formas alélicas diferentes que pueden responder siempre ante diferentes condiciones ambientales) (Falconer y Mackay, 1996).

Independientemente de la posible causa asociada con la sobredominancia estimada, esta también explica los resultados previos de altas heredabilidades, ya que la varianza de dominancia no puede ser separada de la varianza genética en un diseño de hermanos

completos como el que utilizaron Ibarra et al. (1998) y Pérez-Rostro et al. (2002), por lo que cuando existe cierto grado de dominancia para el carácter, se espera que exista un componente significativo de varianza de dominancia dentro de la varianza genética estimada. La sobredominancia observada para el carácter en ambos estadios se tradujo en una elevada heterosis para este carácter, y puesto que el promedio de las cruzas (F1) fue mayor que el promedio de las poblaciones parentales en ambos estadios, esto nos permite concluir que la heterosis estimada es del tipo de 'heterosis útil' (Van Vleck et al., 1987). La existencia de heterosis para un carácter asociado con resistencia a un shock o estrés ha sido raramente reportada previamente. Dos estudios fueron encontrados en la literatura científica: el de Newkirk *et al.* (1977) y Newkirk (1978) quienes reportaron en el ostión del Atlántico (*Crassostrea virginica*) la presencia de heterosis para supervivencia a diferentes salinidades, y el de Nakadate *et al.* (2003), quienes reportaron que la resistencia a alta salinidad en el pez *Poecilia reticulata* presenta una heterosis de 42%. Es claro que mayores estudios que evalúen la resistencia a factores de estrés en un contexto de cruzamiento son necesarios, ya que esto permitirá definir si la resistencia a factores de estrés se caracteriza por presentar heterosis o sobredominancia.

Mecanismos de respuesta fisiológica a la hipoxia

La mayor parte de los organismos han desarrollado estrategias que les confieren una cierta capacidad de sobrevivir periodos largos con oxígeno limitado (Hochachka et al., 1998). Por ejemplo, la capacidad de extracción de oxígeno del medio puede ser mejorada por medio de un incremento en la actividad de la bomba de agua que habilita a las branquias movilizándolo oxígeno, o por un incremento en la capacidad de transporte de oxígeno en la sangre, o por una combinación de éstas (Schmidt-Nielsen, 1997).

En la respuesta fisiológica a la hipoxia generalmente se ha considerado únicamente mecanismos anaerobios presentes en los organismos para sobrevivir y obtener energía durante condiciones de oxígeno limitado. Por ejemplo, se sabe que en crustáceos el resultado de utilizar mecanismos anaeróbicos para obtención de energía bajo condiciones de hipoxia es la producción de lactato (Bridges y Brand, 1980; Taylor y Spicer, 1987; Aardt y Wolmarans, 1987; Hagerman y Vismann, 1995; Pérez-Rostro *et al.*, 2004), resultado de

una glucólisis. Por otro lado, altas concentraciones de lactato en los organismos por periodos prolongados de hipoxia resultan en toxicidad en los organismos. Un mecanismo de respuesta a altas concentraciones de lactato, conocido en crustáceos marinos, es la conversión de lactato a glucosa a través de una gluconeogénesis (Hochachka y Somero, 1973, citado en Bridges y Brand, 1980), mecanismo que permite a especies sujetas constantemente a condiciones de hipoxia, por ejemplo especies que viven enterradas, el regresar a concentraciones normales de lactato en hemolinfa más rápido que las especies cuyo hábitat no conlleva constantes condiciones de hipoxia.

Sin embargo, adicionalmente a las adaptaciones fisiológicas-metabólicas de los organismos para responder ante condiciones de hipoxia, existe al menos otro mecanismo de respuesta a condiciones de hipoxia: un mecanismo molecular que representa un conjunto de proteínas de respuesta a estrés agudo, mejores conocidas como 'heat-shock proteins' o 'proteínas de respuesta a estrés térmico' por haber sido inicialmente descubiertas en respuesta a estrés agudo de temperatura (Feder y Hofmann, 1999). Estas proteínas, cuyos genes se sabe están presentes en todas las especies y se expresan en forma diferente, tienen la función de evitar o reducir la desnaturalización de otras proteínas a consecuencia de un estrés, y están correlacionadas con la resistencia a estrés, incluyendo estrés de tipo hipoxia.

Actualmente se acepta que la respuesta a estrés involucra múltiples mecanismos, entre los cuales se encuentran las proteínas de respuesta a estrés, arresto metabólico, modificaciones de membrana celular, expresión compensatoria de enzimas importantes, entre otras. (Feder y Hofmann, 1999). Por ejemplo, en quistes conteniendo embriones de *Artemia*, altas cantidades de una proteína de respuesta a estrés (la p26) están presentes, pensándose que éstas estabilizan proteínas durante los periodos de enquistamiento (Clegg et al., 1995). En camarones pendidos, sin embargo no se han evaluado estas proteínas en respuesta a condiciones de hipoxia, por lo que su papel en la respuesta a hipoxia se desconoce.

En conclusión, mientras que se desconoce cuáles mecanismos fisiológicos, metabólicos o de proteínas de respuesta a estrés son los que confieren una respuesta a la hipoxia permitiendo una mayor supervivencia de postlarvas y juveniles de camarón blanco, es claro que una vez considerados los efectos maternos iniciales, la población con origen Venezuela

presenta una mayor adaptación para responder a condiciones de hipoxia, y que las cruas entre las poblaciones de Venezuela y Colombia, representando el genotipo del heterocigoto, presentan una ventaja sobre ambas poblaciones parentales que es resultado de una sobredominancia para el carácter 'resistencia a hipoxia'.

CONCLUSIONES

- Se encontró un marcado efecto materno, el cual tuvo mayor influencia sobre los grupos genéticos con madre de Venezuela.
- Se observó una sobredominancia para el carácter resistencia a hipoxia, lo cual explica las heredabilidades arriba de 1 obtenidas en estudios previos con estas poblaciones.
- Se desconocen los mecanismos específicos involucrados en la alta capacidad de resistir condiciones de hipoxia en cruza entre estas dos poblaciones.

LITERATURA CITADA

- Aardt V.W.J., Wolmarans C.T., 1987. Effects of anoxia on the haemolymph physiology and lactate concentrations in the freshwater crab *Potamon Warreni calman*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 88A(4):671-675.
- Allan G.L., Maguire G.B., 1990. Lethal levels of low dissolved oxygen and effects of short-term oxygen stress on subsequent growth of juvenile *Penaeus monodon*. *Aquaculture*. 94: 27-37.
- Álvarez T.P., Hernández M.M., Díaz L.C., Romero B.E., Lyle F.L., 1999. Anuario Estadístico, Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Cáp. XVI.
- Alzieu, C., 1990. Water, the medium for cultura. En: *Aquaculture*. Barnabé, G., (Editor), Vol I Ellis-Horwood, pp. 24-26.
- Arcos, G.F., Racotta, I.S., Palacios, E., Ibarra, A.M., 2004. Genetics of predictive criteria for high reproductive performance in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture*, en prensa.
- Blancas A. G., 1984. Manual de Técnicas Básicas para el Análisis de Ambientes Acuáticos, División de Ciencias Químico-Biológicas, Departamento de Biología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 25-29
- Bridges C.R. y Brand A.R., 1980. The effect of hypoxia on oxygen consumption and blood lactate levels of some marine crustacea. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 65A : 399-409.
- Chang W.Y.B., Ouyang H., 1988. Dynamics of dissolved oxygen and vertical circulation in fish ponds. *Aquaculture*. 74: 263-276.
- Charmantier G., Soyez C., 1994. Effect of molt stage and hypoxia on osmoregulatory capacity in the penaeid shrimp *Penaeus vannamei*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 178: 233-246.

- Chen J.C., Lin J.N., 1998. Osmotic concentration and tissue water of *Penaeus chinensis* juveniles reared at different salinity and temperature levels. *Aquaculture*. 164: 173-181.
- Clegg J.S., Jackson S.A., Liang P., MacRae T.H. 1995. Nuclear-cytoplasmic translocations of protein p26 during aerobic-anoxic transitions in embryos of *Artemia franciscana*. *Experimental Cell Research* 219: 1-7
- Cragg S.M., Crisp D.J., 1991. The biology of scallop larvae. In: *Scallops biology, ecology and aquaculture*. Ed. Shumway, Elsevier Science, Amsterdam. pp 75-132.
- Cruz P., Ibarra, A.M., 1997. Larval growth and survival of two catarina scallop (*Argopecten circularis*, Sowerby 1835) populations and their reciprocal crosses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212: 95-110
- Cruz P., J.L. Ramirez, G.A. Garcia & A.M. Ibarra, 1998. Genetic differences between two populations of catarina scallop (*Argopecten ventricosus*) for adaptations for growth and survival in a stressful environment. *Journal of Aquaculture* 166: 321-335.
- Cruz-Hernández P., 2003. Identificación, caracterización y herencia de microsatélites y su aplicación como marcadores moleculares en un programa de mejoramiento genético de camarón blanco *Litopenaeus vannamei*. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIBNOR), La Paz, B.C.S., México.
- Cruz-Hernández, P., Ibarra, A.M., Mejia-Ruiz, H., Gaffney, P.M., Pérez-Enriquez, R., 2004. Genetic variability assessed by microsatellites in a breeding program of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Marine Biotechnology* 6(2):
- Dall W.B., Hill P.C., Rothlisberg and Sharples D.J., 1990. *Advances in Marine Biology: The biology of the Penaeidae*. Academic Press, Harcourt Bruce Jovanovich Publishers. pp. 351
- Falconer D.S. & Mackay F.C., 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th edition, Longman group LTD. pp. 118-123

- FAO, 2002. World Review of Fisheries and Aquaculture, Part 1. In: The state of world fisheries and aquaculture (Sofia Document, 2002). Fisheries Department Group FAO Information Division. Rome.
- Fast A.W., 1992. Marine Shrimp Culture: Principles and Practices. Elsevier Science Publishers B.V. Cap. 1, pp. 1-5
- Feder M.E. y Hofmann G.E. 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annals Review Physiology* 61: 243-282
- Gulland A.J., Rothschild B.J., 1984. Penaeid shrimps their biology and management. Fishing News Books British Library.
- Guppy M., Fuery C.J., y Flanigan J.E. 1994. Biochemical principles of metabolic depression. *Comparative Biochemical and Physiology*. 108B : 175-189.
- Hagerman L., Vismann B., 1995. Anaerobic metabolism in the shrimp *Crangon crangon* exposed to hypoxia, anoxia and hydrogen sulfide. *Marine Biology*. 123:235-240.
- Hochachka P.W., Gunga H.C., Kirsch K., 1998. Our ancestral physiological phenotype: An adaptation for hypoxia tolerance and for endurance performance? *Proceedings National Academy of Science*. . 95: 1915-1920.
- Ibarra A.M., Palacios E., Pérez-Rostro C.I., Ramírez J.L., Hernández-Herrera R., Racotta I.S., 1998. Effect of family variance for resistance to low oxygen and low salinity of Pacific White Shrimp, (*Penaeus vannamei*), postlarvae. *Aquaculture '98 Las Vegas*, World Aquaculture Society, p.260.
- Koehn R.K., Bayne B.L., 1989. Towards a Physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biological Journal of the Linnaean Society*. 37: 157-171.
- Landesman, L., 1994. Negative impacts of coastal Aquaculture Development. *World Aquaculture*. 25(2):12-17.
- Lemos D., Phan V.N., Álvarez G., 2001. Growth, oxygen consumption, ammonia-N excretion, biochemical composition and energy content of *Farfantepenaeus*

- paulensis* (Pérez-Farfante, Crustacea, Decapoda, Penaeidae) early postlarvae in different salinities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 261: 55-74.
- Lester L.J. and Pante M.J.R., 1992. *Marine Shrimp Culture: Principles and Practices*. Elsevier Science Publishers B.V. Chap. 24, pp. 521-530
- Martínez-Córdova, L., 1993. *Camaronicultura. Bases técnicas y científicas para el cultivo de camarones peneidos*. AGT Editor. México. pp. 27-39.
- Mather K. and Links J.L. 1977. *Introduction to Biometrical genetics*. Cornell University Press. Ithaca, New York.
- Nakadate M., Shikano T., Taniguchi N. 2003. Inbreeding depression and heterosis in various quantitative traits of the guppy, *Poecilia reticulata*. *Aquaculture* 220: 219-226
- Newkirk, G.F., Waugh D.L., Haley L.E. 1977. Genetics of larval tolerance to reduced salinities in two populations of oysters, *Crassostrea virginica*. *Journal Fisheries Research Board of Canada*. 34: 384-387.
- Newkirk, G. 1978. Interaction of genotype and salinity in larvae of the oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Biology* 48. 227-234.
- Palacios E., Pérez-Rostro C.I., Ramírez J.L., Ibarra A.M., Racotta I.S. 1999. Reproductive exhaustion in shrimp (*Penaeus vannamei*) reflected in larval biochemical composition, survival and growth. *Aquaculture* 171:309-321.
- Pérez-Rostro C.I., Ramírez J.L., Ibarra A.M. 1999. Maternal and cage effects on genetic parameter estimation for Pacific white shrimp (*Penaeus vannamei* Boone). *Aquaculture Research* 30, 681-693.
- Pérez-Rostro C.I., 2002. *Parámetros Genéticos para caracteres del crecimiento, metabólicos y de respuesta a estrés en larvas, juveniles y adultos de Camarón Blanco (Litopenaeus vannamei)*. Tesis Doctoral, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR), La Paz, B.C.S., México.

- Pérez-Rostro C.I. e Ibarra A. M. (2003a). Quantitative genetic parameter estimates for size and growth rate traits en Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, when reared indoors. *Aquaculture Research* 34(7): 543-553.
- Pérez-Rostro, C.I., Ibarra, A.M. 2003b. Heritabilities and genetic correlations of size traits at harvest size in sexually dimorphic Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) grown in two environments. *Aquaculture Research* 34 (12): 1079-1085.
- Pérez-Rostro C.I., Racotta I.S. & Ibarra A.M. 2004. Decreased genetic variation en metabolic variables of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) after exposure of juveniles to acute hypoxia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302: 189-200.
- Pillai B.R. and Diwan A.D., 2002. Effects on acute salinity stress on oxygen consumption and ammonia excretion rates of the marine shrimp *Metapenaeus monoceros*. *Journal of Crustacean Biology*. 22 (1) : 45-52.
- Pillay T.V.R., 1993. *Aquaculture, Principles and Practices*. Fishing News Books, University Press, Cambridge. pp 2-8,164-166.
- Racotta, I. S., Palacios E. y Méndez L., 2002. Metabolic responses to short and long-term exposure to hypoxia in white shrimp (*Penaeus vannamei*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 35:269-275.
- Rodríguez M.F. y Reprieto J.F., 1985. *El cultivo del camarón Azul (Penaeus stylirostris)* Centro de Investigaciones Científicas de la Universidad de Sonora, Primera edición. Hermosillo, Sonora, pp 226.
- SAGARPA, 2003. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, Boletín de indicadores de la producción pesquera.
- Schmidt-Nielsen, K., 1997. *Animal physiology: adaptation and environmental*. Fifth edition Cambridge, University press. pp 174-176, 192-194.
- Seidman, E.R. y Lawrence A. L., 1985. Growth, feed digestibility and proximate body composition of juvenile *Penaeus vannamei* and *Penaeus monodon* grown at

- different dissolved oxygen levels. *Journal World Mariculture Society*.16: 333-346.
- Shaum, M.M., 2002. Marine shrimp farming in the western hemisphere: past problems, present solutions, and future visions. *Reviews in fisheries science*, 10:601-620.
- Sokal R.R. and F. J. Rohlf, 1980, *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Stufflebeam, C.E., 1989. *Genetic of domestic animals*. Ed Prentice-Hall. New Jersey. pp 258-271.
- Suárez G.J.M., 2003. Evaluación de la interacción genotipo-medio ambiente en el crecimiento de juveniles de camarón blanco *Litopenaeus vannamei* en condiciones de laboratorio. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. Mazatlán, Sinaloa, México.
- Takahito S., Motoki N., Masamichi N., Yoshihisa F., 1997. Heterosis and maternal effects in salinity tolerance of Guppy *Poecilia reticulata*. *Journal of Fisheries Science*. 63 (6): 893-896.
- Tave D., Smitherman R.O., Jayaprakas V., 1990. Estimates of additive genetic effects, maternal genetic effects, individual heterosis, maternal heterosis, and egg cytoplasmic effects for growth in *Tilapia nilotica*. *Journal of the World Aquaculture Society*. 21 (4) :263-270.
- Tave D., 1992. *Genetics for Fish Hatchery Managers*, 2^{da} Edición, NewYork pp.119-262
- Taylor A.C. y Spicer J.I., 1987, Metabolic responses of the prawn *Palaemon elegans* and *Palaemon serratus* (Crustaceas: Decapoda) to acute hypoxia and anoxia. *Marine Biology*. 95 : 521-530.
- Tournier H., 1972. Conditions d'acclimatation des crevettes *Penaeus kerathurus* et *Penaeus japonicus* dans les eaux du littoral languedocien. *Science Pêche Bulletin Institut Pêches Maritime*. 213: 1-13.
- Treece D. G. & Fox M.J., 1993. *Design, Operation and Training Manual for an Intensive Culture Shrimp Hatchery*, Texas A & M University Sea Grant College Program, Galveston, Texas, pp.1-3

Van Vleck L.D., Pollack E.J., Otlencu E.A.B., 1987. Genetics for the Animal Sciences, W.H. freeman and company, New York. pp. 356-359

Villalon R.J., 1991. Practical Manual for Semi-intensive Commercial Production of Marine Shrimp. Texas A&M University – Sea Grant College Program.

Zar J. H., 1999. Bioestatistical Analysis. , 4^{ta} edición, Ed. Prentice may, pp. 663.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA