



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE
MÉXICO

DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCION Y DE
LA SALUD ANIMAL

COMPONENTES DE (CO)VARIANZA PARA CARACTERISTICAS DE
CRECIMIENTO TEMPRANO Y A LOS 130 DIAS DE EDAD EN CAMARON
BLANCO DEL PACÍFICO *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*.

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA

GABRIEL RICARDO CAMPOS MONTES

TUTOR:

HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ

COMITÉ TUTORAL

HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO

MIGUEL ARECHAVALETA VELASCO



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

DEDICATORIAS.

A mi familia, tanto la genética como a la sentimental.

Al Creador.

GRACIAS...

Inés y Benigno, por darme la vida. El efecto común de familia (f^2) prevalece a través del tiempo.

Alejandra, esposa, amiga y colega.

Denisse Alejandra, mi hija, mi luz.

Francisco, Leopoldo, Inés, Lourdes, mis hermanos, Jorge, Linda, Guadalupe sus compañeros de vida y a todos sus descendientes... por su aliento y ser quienes son. Los quiero.

Juan José y Consuelo, mis suegros, Juan Ángel y Gabriela, mis cuñados, Oliver y Norma sus compañeros de vida... por su apoyo en esta etapa.

Héctor Castillo Juárez, no solo tutor y maestro, si no también ejemplo y amigo.

Hugo Montaldo Valdenegro, por su peculiar forma de ser mentor y colega.

Miguel Arechavaleta Velasco, por facilitar mi tránsito en este camino.

Juan Carlos Quintana y Cesáreo Cabrera, por creer en este proyecto y apostar a nuestras ideas.

Alfonso Martínez y el maravilloso equipo técnico del Núcleo Genético de Maricultura del Pacífico, parte fundamental e invaluable en la realización de este logro.

Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México. Por la formación académica y humana que me ha brindado.

Pedro Ochoa e Hilda Castro, dos personas que me dieron bases, más allá de la academia, para llegar a este momento... por que las velas son baratas y la noche larga...

Estudiantina de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM, por ser ese espacio de descanso donde hay amigos. Por qué donde hay música no puede haber cosa mala.

Mis amigos, que a Dios gracias existen, por darme apoyo en los momentos oscuros de este proceso.

A mí jurado los doctores Manuel Berruecos, Héctor Castillo, Hugo Montaldo, Raúl Ulloa, Miguel Pérez por sus observaciones a este trabajo.

A todas las criaturas vivas, pero sobre todo a su Creador.

Este trabajo de investigación fue parcialmente financiado por el *Fondo Sectorial de Investigación en Materia Agrícola, Pecuaria, Acuicultura, Agrobiotecnología y Recursos Fitogenéticos CONACYT-SAGARPA-2005 (Project No 1210)*.

APRENDI.

Aprendí que los paradigmas están ahí por la ausencia de nuevas formas...

Entendí que la ignorancia nos vuelve temerarios...

Aprendí que la voz del sentido común puede ser una compañera silenciosa...

Entendí al silencio como lenguaje...

Aprendí a aprender lo que no me enseñaron...

Entendí que aprender es crear nuevas dudas...

Aprendí que el inicio influye en el final...

Entendí que cada final es un inicio...

Aprendí a vivir insatisfecho, pero gozando agradecido lo que tengo...

Entendí que la satisfacción debe ser pasajera...

Aprendí a entender...

ÍNDICE GENERAL

1. Introducción.	1
2. Objetivos.	5
3. Revisión de literatura.	6
4. Estudios preliminares.	26
5. Estudio 1. Heredabilidad y efectos de ambiente común de peso y largo corporal en post-larvas de camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> , bajo condiciones experimentales.	35
6. Estudio 2. Estimación de componentes de (co)varianza e interacción genotipo-ambiente para peso corporal de camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> a los 130 días, en dos densidades comerciales.	66
7. Estudio 3. Estimación de componentes de (co)varianza para la asociación existente entre peso corporal a los 28 y 130 días post-eclosión de camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> en dos densidades comerciales.	83
8. Conclusiones generales.	96

ÍNDICE DESGLOSADO

1. Introducción.	1
1.1 Literatura citada	3
2. Objetivos.	5
3. Revisión de literatura.	6
3.1. Ciclo productivo del camarón blanco del Pacífico <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i>	7
3.2. Efecto de la densidad de siembra en el crecimiento de organismos acuáticos.	9
3.3. Parámetros poblacionales de interés en acuicultura.	10
3.3.1. Varianza fenotípica.	10
3.3.2. Heredabilidad.	11
3.3.3. Efectos comunes de familia de hermanos.	12
3.3.4. Efecto de tanque de crecimiento.	12
3.3.5. Correlación genética.	13
3.4. Estimación de componentes de varianza.	14
3.4.1. Modelos anidados (Análisis de varianza).	14
3.4.2. Estimadores de máxima verosimilitud restringida.	15
3.4.3. Modelo Animal.	16
3.5. Selección en acuicultura.	17
3.5.1. Selección interfamiliar e intrafamiliar.	18
3.5.2. Selección en etapas.	19
3.6. Literatura citada.	20
4. Estudios preliminares.	26
4.1. Heredabilidad para largo corporal a los 25 días de edad en camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> .	27
4.1.1. Objetivo	27
4.1.2. Material y métodos	27
4.1.3. Resultados	29

4.2. Heredabilidad para peso a los 44 días de edad en camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> .	30
4.2.1. Objetivo	30
4.2.2. Material y métodos	30
4.2.3. Resultados	31
4.3. Parámetros genéticos para largo corporal a los 25 días y peso individual a los 130 días en camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> .	32
4.3.1. Objetivo	32
4.3.2. Material y métodos	32
4.3.3. Resultados	33
4.4. Conclusiones de los estudios preliminares	34
5. Estudio 1.	
Heredabilidad y efectos de ambiente común de peso y largo corporal en post-larvas de camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> , bajo condiciones experimentales.	35
5.1. Introducción	35
5.2. Objetivos	36
5.3. Material y métodos	36
5.3.1. Lugar experimental	36
5.3.2. Manejo de los reproductores	37
5.3.3. Producción de familias	37
5.3.4. Cultivo larvario	38
5.3.4.1. Alimentación	39
5.3.5. Recolección de datos	39
5.3.5.1. Densidad a la cosecha	39
5.3.5.2. Peso de la post larva	40
5.3.5.3. Largo de la post larva	40
5.3.6. Edición de los datos	40
5.3.7. Análisis estadístico	41

5.3.7.1. Estimación de componentes de varianza	41
5.3.7.2. Modelos anidados	42
5.3.7.3. Modelo animal	43
5.3.7.4. Análisis bivariado	44
5.3.7.5. Análisis multigeneracional	46
5.4. Resultados y discusión	46
5.4.1. Efecto común de familia de hermanos completos (Análisis univariados)	52
5.4.2. Efecto de tanque (Análisis univariados)	54
5.4.3. Heredabilidad (Análisis univariados)	55
5.4.4. Análisis bivariados	57
5.4.5. Análisis multigeneracional	57
5.5. Conclusiones	61
5.6. Literatura citada	62
6. Estudio 2.	
Estimación de componentes de (co)varianza e interacción genotipo-ambiente para peso corporal de camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> a los 130 días, en dos densidades comerciales.	66
6.1. Introducción	66
6.2. Objetivos	67
6.3. Material y métodos.	68
6.3.1. Manejo en pre-engorda	68
6.3.2. Manejo en tanques de engorda.	68
6.3.3. Colección y edición de datos de peso corporal a los 130 días.	69
6.3.4. Análisis de la información.	69
6.3.4.1. Estimación de componentes de varianza	70
6.3.4.2. Análisis univariados.	70
6.3.4.3. Análisis bivariado.	71
6.3.4.4. Estimación de parámetros.	72
6.4. Resultados y discusión.	72

6.4.1. Heredabilidad.	74
6.4.2. Efectos comunes de familia de hermanos.	76
6.4.3. Correlaciones genéticas y de efectos comunes de familia.	77
6.5. Conclusiones.	77
6.6. Literatura citada.	79
7. Estudio 3.	
Estimación de componentes de (co)varianza para la asociación existente entre peso corporal a los 28 y 130 días post-eclosión de camarón blanco del Pacífico, <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> en dos densidades comerciales.	83
7.1. Introducción	83
7.2. Objetivo	84
7.3. Material y métodos	84
7.3.1 Componentes de (co)varianza para P28D y P130D	84
7.3.2. Respuesta a la selección para P130D	86
7.4. Resultados y discusión	84
7.4.1. Componentes de (co)varianzas entre los pesos corporales a 28 y 130 días post-eclosión por densidad de siembra	91
7.4.2. Respuesta a la selección para P130D	92
7.5 Conclusiones	92
7.6. Literatura citada	93
8. Conclusiones generales.	96

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS.

Figura 3.1. Desarrollo larvario de <i>P. vannamei</i> . Esquemas morfológicos, tipo de alimentación y edad de cada fase.	9
Cuadro 3.1. Heredabilidades estimadas por diversos autores para características de peso y/o largo corporal a diferentes edades en camarón blanco del Pacífico <i>P. vannamei</i> .	12
Cuadro 4.1. Heredabilidad (h^2), efecto común materno (c^2) y efecto de tanque (t^2) estimados para largo corporal a los 25 días post-eclosión de <i>P. vannamei</i> .	30
Cuadro 4.2. Heredabilidad (h^2) y efecto común de familia de hermanos (f^2) de peso individual a los 44 días post-eclosión de <i>P. vannamei</i> .	31
Cuadro 4.3. Heredabilidad (h^2) y proporción de ambiente común de tanque (L25D) y materno (P130D) para <i>P. vannamei</i> .	33
Cuadro 5.1. Estructura familiar de los experimentos de crecimiento en edades tempranas.	38
Cuadro 5.2. Estadística descriptiva de largo y peso corporal (directo y transformado a raíz cuadrada del peso) y densidad a la cosecha en <i>P. vannamei</i> para los años 2005 a 2008.	47
Cuadro 5.3. Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para peso corporal a los 28 días post-eclosión (P28D) en los años 2006 a 2008 estimados a partir de 3 modelos anidados.	48
Cuadro 5.4. Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para largo corporal a los 28 días (L28D) post-eclosión 2006 y 2007 estimados a partir de 3 modelos anidados.	49

Cuadro 5.5.	-----	
Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para peso corporal a los 28 días de edad (P28D) de 2006 a 2008 estimados a partir de 3 modelos animales.		50
Cuadro 5.6.	-----	
Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para largo corporal a los 28 días de edad (L28D) 2006 y 2007 estimados a partir de 3 modelos animales.		51
Cuadro 5.7.	-----	
Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para peso corporal a los 28 días de edad (P28D) de 2006 a 2008 estimados a partir de 3 modelos animales, sin considerar el efecto de densidad a la cosecha.		53
Cuadro 5.8.	-----	
Covarianzas y correlaciones genéticas aditivas, de ambiente común de familia de hermanos y de ambiente común de tanque de crecimiento entre P28D y L28D en los años 2006 y 2007 usando modelos anidados.		58
Cuadro 5.9.	-----	
Covarianzas y correlaciones genéticas aditivas, de ambiente común de familia de hermanos y de ambiente común de tanque de crecimiento entre P28D y L28D en los años 2006 y 2007 usando modelos animales.		59
Cuadro 5.10.	-----	
Heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), estimados con información multigeneracional para L28D de los años 2006 y 2007 y para P28D de los años 2006 a 2008 utilizando 3 modelos anidados y 3 modelos animales.		60
Cuadro 6.1.	-----	
Estadísticos descriptivos para peso corporal a los 130 días de los años 2006 a 2008.		73
	

Cuadro 6.2.	
Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) para peso corporal a los 130 días de 2006 a 2008 estimados a partir de modelos animales univariados.	75

Cuadro 6.3.	
Heredabilidad (h^2), efecto común de familia (f^2), covarianzas y correlaciones genéticas y entre efectos comunes de familia para peso corporal a los 130 días estimados con modelos animales bivariados.	78

Cuadro 7.1.	
Componentes de (co)varianza para peso a los 28 días (P28D) y peso a los 130 días de edad (P130D) de <i>P. vannamei</i> , estimados a partir de modelos animales bivariados.	88

Cuadro 7.2.	
Heredabilidad (h^2), efectos de tanque de crecimiento (t^2), efectos comunes de familia de hermanos (f^2), correlación genética (r_G) y de efectos comunes de familia de hermanos (r_F) entre peso corporal a los 28 y 130 días post-eclosión de <i>P. vannamei</i> , estimados a partir de dos modelos animales bivariados.	89

Cuadro 7.3.	
Correlaciones genéticas, de efectos comunes de familia de hermanos y de medias fenotípicas familiares entre P28D y P130D de <i>P. vannamei</i> en dos densidades de siembra (10 y 30 organismos/m ²).	90

Resumen.

Se estimaron los componentes de covarianza y se estudiaron posibles interacciones genotipo por ambiente para características de crecimiento en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) en los años 2006 a 2008. Se estimó la heredabilidad (h^2), efecto común de familia de hermanos (f^2) y de ambiente de tanque de crecimiento (t^2) así como las correlaciones correspondientes a estos efectos entre peso (P28D) y largo (L28D) corporal a los 28 días post-eclosión a partir de diferentes modelos en condiciones de manejo diferentes para cada año. Las heredabilidades para L28D y P28D estimadas con el modelo que incluyó los efectos genéticos aditivos, común de familia de hermanos y de tanque de crecimiento fluctuaron entre 0.07 y 0.49, el valor de f^2 estimado fue entre 0.06 y 0.11, mientras que el estimador de t^2 varió entre 0.11 y 0.23. Las correlaciones genéticas entre P28D y L28D fueron superiores a 0.95. La estimación de componentes de covarianza para peso corporal a los 130 días (P130D) se realizó en densidades de siembra de 10 y 30 organismos/m² considerando el peso en cada ambiente como una característica diferente. Las heredabilidades se estimaron entre 0.11 y 0.24, los valores de f^2 entre 0.02 y 0.10 y la correlación genética entre el P130D en ambas densidades varió entre 0.90 y 0.98. La varianza genética aditiva estimada fue similar en ambas densidades y la varianza residual fue menor en las densidades de 30 organismos/m². La correlación genética entre P28D y P130D varió entre 0.32 y 0.86, dependiendo del modelo empleado. Es viable establecer programas de selección para crecimiento con dos etapas de selección, una etapa temprana a los 28 días y otra a cosecha a los 130 días de edad.

Abstract

(Co)variance components for growth traits were estimated and possible genotype by environment interactions for these traits were studied in the Pacific white shrimp (*Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei*) using data obtained in the years 2006 to 2008. The heritability, the proportion of variance due to full-sibs' family (f^2) and the proportion of variance due to the growth tank environment (t^2) as well as the corresponding correlations for these effects between body weight (W28D) and body length (L28D) to 28 days post hatching were estimated using different mixed models under different management conditions for each year. Heritabilities estimated for W28D and L28D with the model that included additive genetic effects, full-sib family effects and tank of growth effects varied between 0.07 and 0.49. The f^2 value varied between 0.06 and 0.11, while t^2 varied between 0.11 and 0.23. Genetic correlations estimates between W28D and L28D were all above 0.95. Estimation of covariance components for 130 days body weight (W130D) was performed at 10 and 30 organisms/m² densities, considering the weight measurements in each environment as a different trait. Heritabilities estimated for W130D varied from 0.11 to 0.24, f^2 values varied between 0.02 and 0.10, and the genetic correlation between the W130D in both densities varied between 0.90 and 0.98. Additive genetic variances estimates were similar in both densities while the residual variance was smaller in the 30 organisms/m² density. The genetic correlation between W28D and W130D varied between 0.32 and 0.86, depending on the model employed. It is feasible to establish breeding programs for growth traits with two stages of selection, including an early stage within approximately 28 days of age, and another harvest at approximately 130 days of age.

1. Introducción.

En México los primeros intentos para el cultivo de camarón datan de la década que inicia en 1970, pero fue hasta 1983 cuando se lograron obtener las primeras cosechas de camarón a nivel comercial (FAO, 1991). En los últimos diez años esta industria ha tenido un crecimiento substancial además de tener un importante impacto económico y social (Infopesca, 2002). En 2007 se sembraron más de 66,000 ha de estanques de engorda con organismos provenientes de 34 laboratorios de producción de post larva. Ello permitió cosechar 114 mil toneladas de camarón, mientras que por pesca se obtuvieron 54 mil toneladas (Industria Acuícola, 2008).

El desarrollo de la tecnología en esta industria, provocó un aumento en la producción mundial de camarón. Ello condujo a una mayor competencia por el mercado que ha obligado a las granjas camaroneras a mejorar su eficiencia y reducir sus costos de producción (Infopesca, 2002). Debido a esto, existe hoy en día una alta demanda de post larvas seleccionadas, que garanticen mayor rentabilidad de las empresas. Estos organismos son el resultado de programas de mejoramiento genético que se enfocan principalmente a características de crecimiento, resistencia a enfermedades y supervivencia (Benzie, 1998; Gitterle *et al.*, 2005a; Cock *et al.*, 2009).

En los programas de mejoramiento genético existen tres elementos importantes: 1) el sistema para seleccionar a los futuros progenitores, 2) los sistemas de apareamiento para reproducir a los progenitores seleccionados, y 3) el método utilizado para multiplicar el grupo seleccionado cubriendo las necesidades de la producción comercial. También es importante considerar que, la productividad depende de más de un rasgo, por lo que es importante utilizar programas que combinen varios tipos y etapas de selección (Graham, 1990).

Para operar los programas de selección es importante conocer parámetros como la heredabilidad, y para su estimación existen diversos métodos, siendo el *REML-Modelo Animal* el usado en ganadería desde la década de 1980; sin embargo, en la camaronicultura su uso es más reciente. Para el máximo aprovechamiento de esta metodología es fundamental que los laboratorios de producción de larva desarrollen y apliquen tecnologías y habilidades para la obtención de la información de producción y genealógica (Graham, 1990; Castillo-

Juárez *et al.*, 2007; Holtsmark *et al.*, 2008). Sin embargo, los sistemas de identificación en camaronicultura no permiten en la actualidad identificar en etapas iniciales de la vida a los individuos debido a lo reducido de su tamaño. Por ello, para conocer la identidad de las familias se deben mantener en ambientes separados hasta que puedan ser marcadas o usar métodos basados en marcadores moleculares que resultan de un costo muy alto para ser usados en forma rutinaria por la industria (Arce *et al.*, 2003; Dupont-Nivet *et al.*, 2008).

La dificultad de la identificación temprana conduce a la potencial confusión de factores ambientales comunes de familia con los efectos genéticos de las características, disminuyendo la precisión en la evaluación de los valores genéticos aditivos de los reproductores y de la respuesta a la selección (Robinson, 1981; Herbinger. *et al.*, 1999). Esta circunstancia y la complejidad de contar con apareamientos de varias hembras por semental, así como cruza específicas, dificultan la adecuada estimación de los componentes de varianza y la predicción de valores genéticos aditivos, ambos elementos fundamentales en los programas de mejoramiento genético (Benzie, 1998; Castillo-Juárez *et al.*, 2007).

Para desarrollar programas de mejoramiento genético en organismos acuícolas, es importante avanzar en el conocimiento asociado con la estimación adecuada de estos parámetros y la predicción de los valores genéticos, tanto individuales como familiares, para así obtener mejores evaluaciones de los posibles reproductores, así como predicciones de respuesta a la selección más confiables. Lo anterior permitirá tomar las mejores decisiones acerca de la implementación y seguimiento de los programas de selección, para ofrecer a la industria camaronera organismos que respondan a los requerimientos del sector y que conduzcan con ello a una mayor rentabilidad de las empresas.

1.1 Literatura citada.

Arce, S.M., Argue, B.J., Thompson, D.A., Moss, S.M., 2003. Evaluation of a fluorescent, alphanumeric tagging system for penaeid shrimp and its application in selective breeding programs. *Aquaculture* 228, 267-278.

Benzie, J.A.H., 1998. Penaeid genetics and biotechnology. *Aquaculture* 164, 23-47.

Cock, J., Gitterle, T., Salazar, M., Rye, M., 2009. Breeding for disease resistance of Penaeid shrimps. *Aquaculture* 286, 1-11.

Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., Chatain, B., 2008. Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax L.*) using a marker-based pedigree. *Aquaculture* 275, 81-87.

FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations [homepage on the Internet] México [Update 1991 Jul; cited 2009 mar 06]. Reseña de la acuicultura en México. <http://www.fao.org/docrep/field/003/ac598s/AC598S02.htm>.

Gitterle, T., Rye, M., Saltec, R., Cock, J., Johansen, H., Lozano, C., Suárez, J., Gjerded, B., 2005a. Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) under standard commercial conditions. *Aquaculture* 243, 83-92.

Graham, A.E.G., 1990. Basis for evaluating breeding plans. *Aquaculture* 85, 125-142.

Herbinger, C.M., O'Reilly, P.T., Doyle, R.W., Wright, J.M., O'Aquaculture 173, 105-116. Flynn, F., 1999. Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks.

Holtmark, M., Klemetsdal, G., Sonesson, A.K., Woolliams, J.A., 2008. Establishing a base population for a breeding program in aquaculture, from multiple subpopulations,

differentiated by genetic drift: I. Effects of the number of subpopulations, heritability and mating strategies using optimum contribution selection. *Aquaculture* 274, 232-240.

Industria Acuícola [homepage on the Internet] México: Propone Conapesca a camaroneros dedicarse mejor a la acuicultura [Update 2009 Ene 08; cited 2009 mar 09] http://www.industriaacuicola.com/notices_2009/enero2009/ene09-2_not_4.htm.

Infopesca [homepage on the Internet] México: Cultivo sostenible de camarón: mitos y realidades [Update 2002 mar 30; cited 2009 Mar 06]. <http://www.infopesca.org/articulos/art06.pdf>.

2. Objetivos.

2.1. Objetivo general.

- Estimar parámetros genéticos y efectos comunes de familia de hermanos y de ambiente de tanque de crecimiento para características de crecimiento en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).

2.2. Objetivos particulares.

- Estimar componentes de (co)varianza para peso y largo corporales a los 28 días post-eclosión de *P. vannamei*.
- Estimar componentes de (co)varianza para peso a los 130 días post-eclosión de *P. vannamei* en estanques de engorda e identificar posibles interacciones genotipo por ambiente debidas a la densidad de siembra.
- Estimar componentes de (co)varianza entre peso corporal a los 28 y 130 días post-eclosión de *P. vannamei*.

3. Revisión de literatura.

Los programas de selección en acuicultura integran generalmente características relacionadas al crecimiento, supervivencia y reproducción. Típicamente se seleccionan primero familias de hermanos y posteriormente los animales con el mérito más alto dentro de las familias seleccionadas. El valor genético aditivo no puede ser observado, así que tiene que inferirse a partir de las observaciones hechas en los candidatos a ser seleccionados o en sus parientes. Esto presenta al menos tres problemas: 1) determinar si las características tienen una base genética; 2) obtener métodos razonablemente precisos para inferir el valor genético aditivo de cada animal para esas características; y 3) decidir como aparear los animales que tengan las mejores evaluaciones. El primer punto se conoce comúnmente como *estimación de parámetros genéticos*. El segundo como *predicción del valor genético aditivo* y es conceptualmente inseparable del primero. El tercer punto es la definición de los apareamientos que permitan una mejora de la característica de interés en la población (Gianola, 2002). En cuanto a este último punto, es importante mencionar que el actualmente el manejo reproductivo en camarones complica el diseño de apareamientos dirigidos y el contar con un número importante de familias de medios hermanos paternos o maternos, lo que permitiría mejorar la estimación de parámetros genéticos de la población (Ibarra *et al.*, 2007).

Desde el punto de vista del mejoramiento genético animal, el contar con estimadores confiables de los parámetros poblacionales para las características de interés productivo es un paso clave para establecer programas de selección. Tanto para la predicción de los valores genéticos aditivos (VGA), que representa la diferencia del fenotipo del individuo con la media poblacional debida a los efectos genéticos aditivos (Falconer y Mackay, 1994), como para predecir la respuesta esperada a la selección, es esencial estimar las varianzas y covarianzas genéticas, fenotípicas y ambientales (Thompson, 2008). La utilización metodología de modelos mixtos aplicados al análisis de datos de producción, han permitido la implementación de métodos para la predicción de VGA utilizando la información de producción y de genealogía, como es el caso del Modelo Animal-REML, de forma tal que actualmente en muchas especies su instrumentación es básicamente un ejercicio de aplicación (Montaldo y Barría, 1998).

En los programas de mejoramiento genético es importante contar con la genealogía de la población bajo selección. En la camaronicultura, el tamaño de los individuos al nacer no permite que puedan ser marcados, por lo que las familias de hermanos suelen crecer en tanques separados para mantener la identidad genética hasta que puedan tener una marca externa. Lo anterior provoca la confusión entre los efectos de la familia (genéticos y ambientales) y los del ambiente del tanque donde crecen. Por ello es importante reducir el tiempo en el que los miembros de una familia están juntos, disminuyendo de esta manera esta confusión (Benzie, 1998; Herbinger *et al.*, 1999). Existe poca información sobre componentes de varianza de los caracteres de crecimiento en edades tempranas, así como de las formas para controlar y cuantificar los efectos relacionados con el tanque de la familia. Efectos que a menudo son observados como causa de variación en la tasa de crecimiento entre tanques o familias. (Benzie, 1998; Herbinger *et al.*, 1999).

En la camaronicultura, la identificación de organismos se hace generalmente por dos vías: 1) identificaciones familiares que suelen hacerse con elastómeros de colores inyectados en la masa muscular cerca de los 45 días post-eclosión y un peso entre uno y dos gramos, cuyas combinaciones de colores y posiciones representan a familias diferentes; y 2) anillos oculares con números, que suelen ser reservados para los reproductores y se colocan generalmente entre los 11 y 13 meses de edad. Esta combinación de marcas de familia y anillos oculares permite reconocer las relaciones de parentesco existentes entre los individuos. Asimismo, hay que destacar que el uso de inseminación artificial facilita un mejor control de los apareamientos.

3.1. Ciclo productivo del camarón.^a

La posibilidad de programar el periodo reproductivo y la inseminación artificial son dos herramientas que permiten desarrollar los programas de mejoramiento genético de camarones en forma eficiente. En camarones en condiciones de cultivo, la ablación (extirpación) del pedúnculo ocular es una técnica que permite inducir la maduración gonadal. Ésta se utiliza para programar periodos reproductivos y obtener más desoves por ciclo de cada hembra. Generalmente, en los programas de mejora en camarón se acostumbra generar dos familias de

^a Resumido de "Manual para la cría de camarones pendidos" FAO- Italia 1988

medios hermanos paternos por cada macho, para lo cual se insemina a cada hembra con un solo espermátforo. Al ser el camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) una especie de télico abierto, la fecundación de los huevos ocurre en la entrada del conducto ovífero, por lo que la inseminación artificial se realiza colocando la masa espermática del macho sobre el télico de la hembra, utilizando para ello unas pinzas de disección.

Una vez fecundada, la hembra oviposita entre 6 y 8 horas después y los huevos (que miden aproximadamente 280 μ) se mantienen en suspensión constante. La eclosión ocurre entre las 8 y 12 horas posteriores a la ovoposición. El nauplio es el primer estado larvario de los crustáceos, en el caso de *P. vannamei* mide entre 0.2 y 0.6 mm y se alimenta reabsorbiendo nutrientes del vitelo. Existen 4 estados de nauplio antes de pasar a la siguiente fase. La zoea es el siguiente estado larvario y presenta una mayor complejidad corporal. Mide entre 0.6 y 2.8 mm y tiene tres estados, los cuales los transita en un periodo aproximado de 100 horas. Durante este tiempo comienza a alimentarse con micro algas y pequeños organismos como naupli de *Artemia sp.* La fase siguiente del desarrollo es mysis, la cual consiste de tres estadios que duran aproximadamente 24 horas cada uno. En esta fase la larva tiene cuerpo alargado parecido al de un camarón y diversifica los organismos con los que se alimenta. Esta fase es la última de la etapa larvaria y posterior a ella inicia el desarrollo de los estadios denominados de post-larva (PL). En la figura 3.1 se resumen las diferencias morfológicas y de hábitos alimenticios de las etapas iniciales de crecimiento.

El aspecto físico de las post larvas es similar al de un camarón y miden entre 5 y 25 mm. Las PL reciben su nombre a partir de los días posteriores a la metamorfosis de nauplio a zoea, de tal forma que una post-larva 10 (PL10), es un organismo que eclosionó 12 días antes. Generalmente en los estanques de engorda comerciales, se siembran organismos entre PL8 y PL15. La alimentación en esta etapa se basa en zooplancton y conforme avanza el tiempo se convierten en omnívoros. A partir del segundo mes, el camarón se encuentra en fase de juvenil y es en esta etapa cuando se alcanzan las tallas comerciales comunes. Aunque es posible distinguir el sexo cuando los individuos tienen entre 50 y 90 días de edad (Campos-Ramos *et al.*, 2006), alcanzan la madurez sexual alrededor de los 8 meses de edad con un peso corporal cercano a los 40 g.

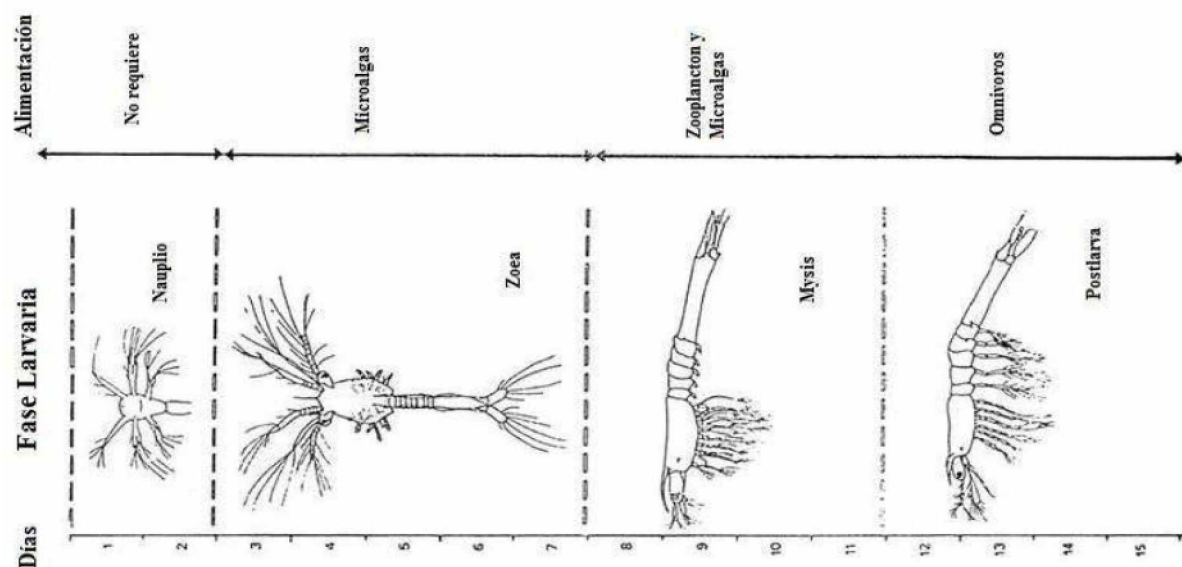


Figura 3.1. Desarrollo larvario de *P. vannamei*. Esquemas morfológicos, tipo de alimentación y edad de cada fase.

3.2. Efecto de la densidad de siembra en el crecimiento de organismos acuáticos.

La densidad poblacional en los tanques de engorda tiene efecto sobre el crecimiento de los organismos acuáticos, como se ha descrito para diversas especies como trucha (Bagley *et al.*, 1994), tilapia (Gall y Bakar, 1999), cangrejo (Oliveira *et al.*, 2008) y además de diferentes especies de camarón como *Penaeus monodon*, *Penaeus (Litopenaeus) setiferus* y *P. vannamei* (Palomino *et al.*, 2001; Arnold *et al.*, 2006; Araneda *et al.*, 2008; Cuvín-Aralar, 2009).

Existe una relación negativa entre la densidad de siembra en los estanques de engorda y el peso corporal y la supervivencia de los individuos. Ello resulta por factores relacionados con la disponibilidad de espacio y alimento, canibalismo y aspectos relativos a la calidad del agua. Cuando aumenta la densidad disminuye la concentración del oxígeno disuelto, aumentan los compuestos nitrogenados y baja el pH, además se acumulan sedimentos orgánicos indeseables (Palomino *et al.*, 2001; Rose *et al.*, 2001; Arnold *et al.*, 2006; Araneda *et al.*, 2008; Cuvín-Aralar, 2009).

Los factores anteriores además de influir de manera importante en el crecimiento de los camarones, también se relacionan con la disparidad de tallas en los estanque de engorda. Estas

diferencias son mayores en estanques de engorda con bajas densidades. Otro aspecto relacionado con la disparidad de tallas en la cosecha, es la siembra de individuos con tallas muy heterogéneas, además de que en esta situación, las conductas predatorias entre los organismos son más comunes (Bagley *et al.*, 1994). En tilapia, se ha observado que las altas densidades favorecen una reducción de la varianza ambiental del peso corporal, por lo que los estimadores de heredabilidad suelen ser mayores que los obtenidos en densidades de siembra baja (Gall y Bakar, 1999).

Cuando en un estanque con alta densidad se disminuye artificialmente de forma abrupta la población (proceso conocido como desdoble), es muy probable que se presente crecimiento compensatorio, siempre y cuando se mantengan condiciones alimenticias adecuadas (Rose *et al.*, 2001). Por crecimiento compensatorio se entiende la tendencia general del crecimiento a recuperar sus características normales después de un período alimenticio adverso o de condiciones de estrés (Bohman, 1955; ver por ejemplo Liu-Zhi *et al.*, 2008). Este crecimiento en crustáceos se explica por el aumento en el consumo de alimento y una mejor conversión alimenticia (Rose *et al.*, 2001; Wu *et al.*, 2001; Wu y Dong, 2002). El crecimiento compensatorio es posible que influya en la estimación de parámetros genéticos y ambientales, haciendo incluso que las correlaciones entre pesos diferentes a través del tiempo puedan ser negativas o cercanas a cero (Bertram *et al.*, 1993; Argue *et al.*, 2000).

3.3. Parámetros poblacionales de interés en acuicultura.

A continuación se hace una revisión de los aspectos relacionados con la estimación de parámetros involucrados en la respuesta a la selección en camaronicultura.

3.3.1. Varianza fenotípica.

La varianza fenotípica (σ_p^2) de una característica está determinada por la suma de las varianzas de los efectos que la constituyen, de forma tal que, si se desglosa teóricamente la σ_p^2 en sus diversos componentes, tendremos de forma general, las varianzas debidas a los efectos ambientales, a los efectos genéticos aditivos y no aditivos, la covarianza entre efectos genéticos y ambientales, la varianza de interacción genotipo por medio ambiente, así como

una porción de la varianza atribuible a causas desconocidas; la cual se denomina varianza residual (Falconer y Mackay, 1996, Visscher *et al.*, 2008).

En el caso de caracteres en edades tempranas, existe una porción de la varianza, atribuible a los efectos maternos, ya sean genéticos o ambientales y a las posibles posible covarianza entre estos y los efectos genéticos aditivos directos. Además en acuicultura, existe una porción de la varianza explicada por las variaciones ambientales dentro de cada tanque de crecimiento (Benzie, 1995; Herbinger *et al.*, 1999). De tal manera que de forma general la σ^2_P quedaría constituida de la siguiente manera:

$$\sigma^2_P = \sigma^2_A + \sigma^2_{NA} + \sigma^2_F + \sigma^2_T + \sigma^2_I + 2\sigma_{AF} + 2\sigma_{GI} + \sigma^2_{GI} + \sigma^2_E$$

Donde σ^2_P es la varianza fenotípica de la característica, σ^2_A es la varianza de efectos genéticos aditivos directos, σ^2_{NA} es la varianza de los efectos genéticos no aditivos, σ^2_F es la varianza de efectos comunes de familia de hermanos, σ^2_T es la varianza de tanque de crecimiento, σ^2_I es la varianza ambiental de la característica, σ_{AF} es la (co)varianza entre los efectos genéticos aditivos y los efectos comunes de familia, σ_{GI} es la (co)varianza entre genotipo y ambiente, σ^2_{GI} es la varianza debida a interacciones entre genotipo y ambiente, y σ^2_E es la varianza residual.

3.3.2. Heredabilidad.

La heredabilidad en sentido estrecho (h^2) se define como la proporción de la varianza fenotípica atribuible a la variación genética aditiva para una característica en una población (Visscher *et al.*, 2008). La heredabilidad se representa como $h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_P$. La h^2 es una propiedad de una característica en una población determinada y nos permite conocer la posible respuesta a programas de mejoramiento genético, de tal forma que cabe esperar que características con h^2 baja tengan poca respuesta a la selección (Falconer y Mackay, 1996). En el Cuadro 3.1 se resumen algunos parámetros estimados para características de crecimiento en *P. vannamei*.

Cuadro 3.1.

Heredabilidades estimadas por diversos autores para características de peso y/o largo corporal a diferentes edades en camarón blanco del Pacífico *P. vannamei*

Autor (año)	Método / Software	Característica	h^2 (e.e.)	Edad
Pérez-Rostro <i>et al.</i> , 1999	ANDEVA / SAS	Largo	0.75 ^P	2 días
		Largo	0.74 ^P	6 días
		Peso	0.86 ^P	17 días
Argue <i>et al.</i> , 2002	ANDEVA / SAS	Peso	0.84(0.43)	16 sem
Pérez-Rostro <i>et al.</i> , 2003a	Animal / MTDFREML	Largo	0.22(0.07)	29 sem
		Peso	0.17(0.06)	29 sem
Pérez-Rostro <i>et al.</i> , 2003b	ANDEVA / REML	Largo	0.15(0.16)	17 sem
		Peso	0.20(17)	17 sem
Gitterle <i>et al.</i> , 2005a	Animal / DMU	Peso	0.24(0.05)	33 sem
Castillo-Juárez <i>et al.</i> , 2007	Animal / AsReml	Peso	0.49 ^P	130 días

^P= promedio de varias edades o condiciones de manejo; sem = semanas post eclosión. (e.e) : error estándar

3.3.3. Efectos comunes de familia de hermanos.

En la acuicultura, una proporción de varianza fenotípica importante es la correspondiente a los efectos comunes de familia (f^2), la cual representa los efectos genéticos no aditivos de la familia y factores de tipo ambiental relacionados con la madre. Aunque en ocasiones estos efectos no son estadísticamente significativos, no incluirlos en los modelos puede conducir a la sobrestimación de los efectos genéticos aditivos directos (Castillo-Juárez *et al.*, 2007; Visscher *et al.*, 2008). Algunos autores han estimado este parámetro para características de crecimiento en *P. vannamei*. Gitterle *et al.* (2005a) lo estimaron como 0.07 (0.01) para peso a las 33 semanas, mientras que Castillo-Juárez *et al.* (2007) estimaron dicho parámetro con un valor promedio de 0.07 para peso corporal a los 130 días en análisis multivariados en diversos ambientes.

3.3.4. Efecto de tanque de crecimiento.

El efecto del tanque de crecimiento está altamente relacionado con los efectos de densidad y los manejos zootécnicos de la unidad de producción. Este efecto de tanque de crecimiento (t^2)

es un factor que puede causar confusión con los efectos comunes de familia, principalmente en las etapas tempranas, si todos los miembros de la familia crecen en el mismo tanque (Benzie *et al.*, 1997). Cuando se separa a la familia en diferentes tanques de crecimiento y este efecto se incluye en el modelo estadístico, el efecto de tanque de crecimiento puede ser separado de los efectos comunes de la familia (Kjølglum *et al.*, 2005), por lo que es importante considerar esta opción en el diseño de los experimentos que investigan los efectos genéticos.

3.3.5. Correlación genética.

La correlación genética (r_G) entre dos características (A1 y A2) indica el grado de asociación genética aditiva existente entre dichas variables. La correlación genética puede tomar valores desde -1.0 hasta 1.0 y puede ser calculada de la siguiente manera:

$$r_G = \frac{\sigma_{A1,A2}}{\sigma_{A1}\sigma_{A2}}$$

Donde $\sigma_{A1,A2}$ es la covarianza genética aditiva entre las variables A1 y A2, σ_{A1} , y σ_{A2} son las desviaciones estándar genéticas aditivas de las características A1 y A2, respectivamente. Dependiendo del signo y la magnitud de la r_G será la manera en que están asociadas las variables involucradas (Falconer y Mackay, 1996).

Existen diversos trabajos en el camarón donde se estimaron correlaciones genéticas entre diferentes características productivas. Pérez-Rostro e Ibarra (2003a) estimaron una correlación de 0.84 (0.07) entre peso y largo corporal a las 29 semanas de edad en *P. vannamei*, y los mismos autores (2003b) estimaron correlaciones genéticas superiores a 0.95 entre peso a edad de 17 y 23 semanas. Algunos trabajos en *P. vannamei*, donde se relacionan características de crecimiento con resistencia a enfermedades son el de Argue *et al.* (2002) quienes estimaron la correlación genética entre peso a las 22 semanas y la supervivencia al Síndrome de Taura en -0.46 (0.18) y el de Gitterle *et al.* (2005b) quienes estimaron la correlación genética entre supervivencia a la enfermedad de Mancha Blanca y peso a las 23 semanas de edad con valores que variaron entre -0.55 y -0.64.

3.4. Estimación de componentes de varianza.

La selección de reproductores en un programa de mejoramiento genético depende en gran medida de del uso de modelos estadísticos adecuados y de la confiabilidad de la información para la correcta estimación de los componentes de (co)varianza, ya que de ello depende la exactitud en la predicción de los valores genéticos aditivos. A continuación se hace una breve descripción de metodologías relacionadas con la estimación de componentes de varianza utilizados comúnmente en el mejoramiento genético animal.

3.4.1. Modelos anidados (Análisis de varianza).

Una forma de estimar los componentes de varianza en una población, es utilizar la información de producción obtenida a partir de grupos de medios hermanos paternos y hermanos maternos. En este caso se emplea un modelo de hembra anidada en semental, que en términos generales se representa como:

$$y_{ijk} = \mu + S_i + D_{i(j)} + e_{ijk}$$

Donde y_{ijk} es la variable de interés, μ es la media general, S_i es el efecto aleatorio del i -ésimo semental, $D_{i(j)}$ es el efecto aleatorio de la j -ésima hembra anidada en el i -ésimo semental y e_{ijk} corresponde al efecto aleatorio residual \sim NIID $(0, \sigma_e^2)$. La estimación de los componentes de varianza a partir de este modelo puede hacerse a partir de metodologías como el análisis de varianza o máxima verosimilitud (Falconer y Mackay, 1996; Thompson *et al.*, 2005). Para la estimación de la σ_P^2 se usa la suma de los componentes de varianza.

A partir de este análisis existen tres posibles estimaciones de heredabilidad: por medio del padre, a partir de la madre y por el genotipo (i.e., utilizando los componentes de ambos progenitores). La heredabilidad a partir de la varianza de semental (σ_s^2) se estima como $h^2_S = 4\sigma_s^2/\sigma_P^2$, mientras que a partir de la varianza de madre anidada ($\sigma_{D(S)}^2$) como: $h^2_D = 4\sigma_{D(S)}^2/\sigma_P^2$ o bien a partir del genotipo como: $h^2_{SD} = 2(\sigma_s^2 + \sigma_{D(S)}^2)/\sigma_P^2$. En tanto que la proporción de efectos comunes de familia de hermanos puede expresarse como $f^2 = (\sigma_{d(s)}^2 - \sigma_s^2)/\sigma_P^2$. Generalmente, los efectos epistáticos y de herencia extra cromosómica se consideran desdeñables (Falconer y Mackay, 1996).

La estimación a partir del semental suele ser la más utilizada por considerar que está libre de los efectos maternos y/o de dominancia. Se supone que las estimaciones a partir del componente de madre y del genotipo, pueden estar sobrestimadas por estos efectos. Sin embargo, en ausencia de dicho efectos el error estándar de la estimación a partir de genotipo es de aproximadamente la mitad con respecto al error estándar de los estimadores obtenidos a partir de los componentes de padre o madre. Lo anterior hace que la estimación de la varianza aditiva a partir del genotipo sea mejor, en ausencia de estos efectos (Roff, 2008).

Se sabe que los estimadores de heredabilidad provenientes de modelos anidados son insesgados cuando (a) no existen relaciones aditivas entre los progenitores, (b) no hay procesos de selección en la población y (c) los apareamientos se realizan de forma aleatoria (van der Werf y de Boer, 1990; Falconer y Mackay, 1996; Herbringer *et al.*, 1999; Thompson *et al.*, 2005).

La mayoría de los trabajos de estimación de parámetros genéticos que utilizan diseños de medios hermanos tienden a presentar sólo los resultados a partir del componente de semental. Además presentan conclusiones con respecto de la presencia de efectos maternos y de dominancia a partir de una valoración cualitativa de los resultados, y rara vez se presentan las estimaciones a partir del genotipo (madre y padre) a pesar de tener estimaciones significativamente menores del error estándar. Una de las principales razones de esta situación, es el problema de decidir si la estimación del componente de hembra está confundida con efectos maternos o de dominancia, o si los componentes de varianza de padre y madre son significativamente diferentes. Es importante utilizar pruebas estadísticas para determinar las diferencias entre los componentes de semental y de hembra y si esta es significativa sería un indicador de la existencia de efectos no aditivos y en tal caso, sólo debería de ser reportada la heredabilidad a partir del componente de semental (Roff, 2008).

3.4.2. Estimadores de Máxima Verosimilitud Restringida.

El uso de Estimadores de Máxima Verosimilitud Restringida (REML, por sus siglas en inglés: *Restricted Maximum Likelihood*) permite estimar componentes de varianza a partir de datos

desbalanceados, considerando la covarianza entre efectos aleatorios. Esta metodología tiene la restricción de que los estimadores obtenidos han de estar dentro del espacio paramétrico. Los estimadores REML toman en cuenta los grados de libertad involucrados en la estimación de efectos fijos, incluida la media y requieren que la variable de interés tenga una distribución normal multivariada. En casos balanceados, el método de la REML coincide con el método de análisis de varianza, con la ventaja de que se elimina el sesgo ocasionado por el desconocimiento de los efectos fijos (Meyer, 1991; Searle *et al.*, 1992).

Los algoritmos utilizados para estimar los componentes de varianza usando REML se dividen en tres grupos: 1) algoritmos libres de derivadas (DF, del inglés *derivative free*). Este grupo tiene la ventaja de usar una búsqueda directa del máximo global del logaritmo de la verosimilitud para la estimación de los componentes de varianza sin la inversión de la matriz de coeficientes de los modelos mixtos, lo que reduce tiempo de cómputo en modelos univariados simples, pero incrementa sensiblemente el tiempo de convergencia en modelos multivariados y siempre se alcanza la convergencia con el valor mínimo de verosimilitud; 2) algoritmos basados en las primeras derivadas, que son de convergencia lenta y garantizan las estimaciones dentro del espacio paramétrico. Dentro de este grupo se encuentra el algoritmo de la Esperanza-Maximización (EM, del inglés *Expectation Maximization*); este algoritmo es de convergencia lenta, especialmente para heredabilidades bajas o cuando hay datos faltantes en modelos multivariados; y 3) algoritmos basados en primeras y segundas derivadas. Este grupo es de convergencia rápida, particularmente en modelos complejos y multivariados. Dentro de este grupo se encuentra el algoritmo de la matriz promedio de información; AI-REML (AI, del inglés *Average Information*), utilizado por el programa AsReml (Gilmour *et al.*, 2002). El método AI-REML se basa en la aproximación de las derivadas parciales de segundo orden del promedio de la matriz de información esperada y observada (Meyer, 1991; Gilmour y Thompson, 1998; Hofer, 1998; Thompson *et al.*, 2005).

3.4.3. Modelo Animal.

El Modelo Animal (MA) permite considerar de forma simultánea, toda la información genealógica y de producción de aquellos individuos que tengan relación de parentesco con el animal que se quiere evaluar y por lo tanto, permite realizar evaluaciones genéticas para

animales con registro de producción propio como para animales sin ellos, siempre y cuando se cuente con información productiva de sus parientes. El MA se popularizó en la evaluación genética de animales a partir de la adopción de las metodologías del mejor predictor lineal insesgado (BLUP, por sus siglas en inglés: *Best Linear Unbiased Predictor*) lo que permite predecir los valores genéticos de los individuos.

La confiabilidad en la predicción del valor genético aditivo a partir del MA aumenta al incorporar la inversa de la matriz de parentesco (A^{-1}) en el análisis de modelos mixtos. Esta matriz de parentesco utiliza eficientemente la información del pedigrí disponible en las soluciones del valor genético, así permitir la estimación de tendencias genéticas. Una matriz de parentesco puede incluir animales con registro de producción, sementales y hembras con registro de progenie y ancestros comunes que no cuentan con registro, también es posible obtener soluciones para animales sin registro de producción, siempre y cuando cuenten con información de parientes (Lukafahr, 1992; Thompson *et al.*, 2005)

Para obtener las estimaciones de los componentes de varianza a partir del MA, es posible utilizar estimadores REML que bajo ciertas restricciones, estiman libre de sesgo los componentes de varianza requeridos para la evaluación de animales, en una población que ha experimentado selección, debido al uso de las ecuaciones del modelo mixto que involucran las relaciones genéticas del pedigrí en la matriz de relación. Estas importantes características han llevado al método de la REML ser muy usado en el mejoramiento genético animal (Meyer, 1991; Lukafahr, 1992; Hofer, 1998; Thompson *et al.* 2005).

3.5. Selección en acuicultura.

En todo programa de selección es importante tener claros sus objetivos, es decir cuáles son las principales variables que se requieren maximizar para incrementar el rendimiento económico y en función de ellos determinar cuales son los criterios de selección que permitan lograrlo (Goddard, 1998). En virtud de lo anterior es fundamental tener claridad en la definición de los criterios de selección, los cuales deben de: i) poder ser medidos sobre el candidato a la selección y/o en sus parientes, ii) ser heredables y positivamente correlacionados a los

objetivos de selección así como a otros caracteres importantes pero que no figuran en los objetivos, iii) que su medición tenga un costo accesible para el programa (Bodin, 2008).

El diseño de un programa de selección implica la determinación del tamaño y estructura del núcleo genético con respecto al número de familias y de candidatos a reproductores en cada ciclo, así como las estrategias de selección y apareamientos a aplicarse. Dentro del diseño de los programas de mejoramiento genético, es importante, establecer estrategias para poder tener un seguimiento de la genealogía de la población, para de esa manera, poder tener un control de la consanguinidad (Gjedrem, 2005). Entre los factores económicos involucrados en los programas de selección, es el tiempo de mantenimiento del grupo de reproductores candidatos a ser seleccionados, mientras más rápido puedan descartarse los individuos que no serán utilizados como progenitores, los costos de mantenimiento de este grupo de animales serán menores (Bodin, 2008). A continuación se presentan dos sistemas de selección utilizados en acuicultura.

3.5.1. Selección Interfamiliar e intrafamiliar.

En este sistema de selección, en una primera etapa las familias completas son aceptadas o rechazadas como unidades de acuerdo con su valor productivo y no se consideran los valores individuales, salvo para determinar el valor de la media familiar, es decir, se da una ponderación de cero a las desviaciones intrafamiliares (Falconer y Mackay, 1996). En tanto que en una segunda fase, en las familias seleccionadas previamente se escogen los mejores dentro de ellas.

La selección familiar es importante en acuicultura dado al alto número de organismos que se obtienen por desove, lo que nos permite usar familias numerosas de hermanos y medios hermanos, con lo que se tiene una buena estimación de la media familiar (Gjedrem, 1992; Martínez *et al.*, 2006a). Sin embargo cuando los efectos comunes de familia de hermanos (f_2) son importantes, se pueden producir sesgos en la estimación de la media familiar, principalmente en edades tempranas, donde por las características propias del sistema, cada familia crece en un mismo tanque (Gjedrem, 1992; Martínez *et al.*, 1999).

La selección dentro de familia considera como criterio la desviación del valor fenotípico individual o a la evaluación BLUP con respecto a la media familiar. Este método no es recomendable cuando el valor de f^2 es pequeño, como cuando los factores ambientales están estandarizados entre tanques de crecimiento o los grupos de hermanos crecieron en diferentes tanques (Gjedrem, 1992; Gall y Bakar, 2002; Gjedrem, *et al.*, 2005).

3.5.2. Selección en etapas.

Cuando los objetivos de selección dependen de muchos rasgos, la selección puede ser difícil en la práctica y económicamente costosa, ya que las familias de los candidatos a reproductores requieren mantenerse vivas hasta que las mediciones de interés estén disponibles. Por ello, una forma de reducir costos de producción en el manejo de un programa de cría es la selección en etapas (Martínez *et al.*, 2006b).

La selección en etapas puede realizarse utilizando un proceso de selección indirecta en una etapa temprana y una segunda etapa de selección del carácter de interés en edades adultas, cuando el criterio de selección temprano está genéticamente relacionado con el objetivo del programa de mejoramiento genético. Este tipo de procesos permite iniciar cada ciclo de selección con un importante número de familias y desechar aquellas cuyo rendimiento productivo en esta etapa no permita considerar avances genéticos en el objetivo de selección, reduciendo considerablemente el número de familias que se evaluarán en las etapas posteriores, permitiendo mejorar la relación entre los costos del programa y la intensidad de selección (Wohlfarth, 1992; Martínez *et al.*, 2006b; Bodin, 2008).

La eficiencia de este sistema depende de que la correlación genética entre las características sea alta y la heredabilidad de la característica temprana sea mayor o igual que la de la segunda característica (Falconer y Mackay, 1996). Además, con la selección temprana la respuesta por unidad de tiempo podría ser mayor debido a la reducción en el periodo de evaluación. Sin embargo, es posible que la respuesta acumulada en la característica de interés sea menor a la esperada, en caso de que la varianza muestral de la respuesta a la selección sea mayor que el error estándar de la correlación genética entre los caracteres, cuando existe falta de precisión

de los parámetros genéticos ó bien cuando las heredabilidades de las características involucradas sean bajas (van Raden *et al.*, 1984; Farfán *et al.*, 2002; Bodin, 2008).

3. 6. Literatura citada.

Araneda, M., Pérez, E.P., Gasca-Leyva, E., 2008. White shrimp *Penaeus vannamei* culture in freshwater at three densities: Condition state based on length and weight. *Aquaculture* 283, 13-18.

Argue, B.J., Arce, S.M., Lotz, J.M., Moss, S.M., 2002. Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus. *Aquaculture* 204, 447-460.

Argue, B.J., Arce, S.M., Moss, S.M., 2000. Correlation between two size classes of Pacific White shrimp *Litopenaeus vannamei* and its potential implications for selective breeding programs *J. World Aquac. Soc.* 31, 119-122.

Arnold, S., Sellars, M., Crocos, P., Coman, G., 2006. Intensive production of juvenile tiger shrimp *Penaeus monodon*: An evaluation of stocking density and artificial substrates. *Aquaculture* 261, 890-896.

Bagley, M.J., Bentley, B., Gall, G.A.E., 1994. A genetic evaluation of the influence of stocking density on the early growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 121, 313-326.

Benzie, J.A.H., 1995. Heritability estimated for size in the giant tiger prawn (*Penaeus monodon*). *Aquaculture* 137, 281.

Benzie, J.A.H., 1998. Penaeid genetics and biotechnology. *Aquaculture* 164, 23-47.

Benzie, J.A.H., Kenway, M., Trott, L., 1997. Estimates for the heritability of size in juvenile (*Penaeus monodon*) prawns from half-sib matings. *Aquaculture* 152, 49-53.

Bertram, D., Chambers, R., Leggett, W., 1993. Negative correlations between larval and juvenile growth rates in winter flounder: implications of compensatory growth for variation in size-at-age. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96, 209-215.

Bodin, L., 2008. Criterios de selección. Lecciones que se han de sacar del pasado para nuevas perspectivas. *Revista de la Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario* 2, 116-126.

Bohman, V.R., 1955. Effect of hay maturity compensatory growth of beef cattle. *J. Anim. Sci.* 14, 249-255.

Campos-Ramos, R., Garza-Torres, R., Guerrero-Tortolero, D.A., Maeda-Martínez, A.M., Obregón-Barboza H., 2006. Environmental sex determination, external sex differentiation and structure of the androgenic gland in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone). *Aquac. Res.* 37, 1583-1593.

Castillo-Juárez, H., Quintana, C.J.C., Campos-Montes, G.R., Cabrera, V.C., Martínez, O.A., Montaldo, H.H., 2007. Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*), from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models. *Aquaculture* 273, 42-49.

Cock, J., Gitterle, T., Salazar, M., Rye, M., 2009. Breeding for disease resistance of Penaeid shrimps. *Aquaculture* 286, 1-11.

Cuvin-Aralar, M.L.A., Lazartigue, A.G., Aralar, E.V., 2009. Cage culture of the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) at different stocking densities in a shallow eutrophic lake. *Aquac. Res.* 40, 181-187.

Doupe, R.G., Lymbery, A.J., 2005. Genetic covariation in production traits of sub-adult black bream *Acanthopagrus butcheri* after grow-out. *Aquac. Res.* 36, 1128-1132.

Falconer D.S., Mackay, T., 1996. Introduction to quantitative genetics, third ed. Longman Scientific & Technical. New York.

Gall, G.A.E., Bakar, Y., 1999. Stocking density and tank size in the design of breed improvement programs for body size of tilapia. *Aquaculture* 173, 197-205.

Gall, G.A.E., Bakar, Y., 2002. Application of mixed-model techniques to fish breed improvement: analysis of breeding-value selection to increase 98-day body weight in tilapia. *Aquaculture* 212, 93-113.

Gianola, D. Los métodos estadísticos en el mejoramiento genético. In: Cardellino, R., Cardellino, R., editors. *Genética Animal: contribuciones en homenaje al Profesor Ing. Agr. Jaime Rovira*. Montevideo: Hemisferio Sur, 2002: 61-90.

Gilmour, A.R., Gogel, B.J., Cullis, B.R., Welham, S.J., Thompson, R., 2002. ASReml user guide. Release 1.0. VSN International Ltd, U.K.

Gilmour, A.R., Thompson, R., 1998. Modeling variance parameters in ASREML for repeated measures data. In: 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production; 1998 January 11-16; Armidale, Australia, p 453-454.

Gitterle, T., Rye, M., Saltec, R., Cock, J., Johansen, H., Lozano, C., Suárez, J., Gjerded, B., 2005a. Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) under standard commercial conditions. *Aquaculture* 243, 83-92.

Gitterle, T., Saltec, R., Gjerde, B., Cock, J., Johansen, H., Salazar, M., Lozano, C., Rye, M., 2005b. Genetic (co)variation in resistance to White Spot Syndrome Virus (WSSV) and harvest weight in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. *Aquaculture* 246, 139-149.

Gjedrem, T. (Editor), 2005. Selection and breeding programs in aquaculture. Ed. Springer. Holanda.

Gjedrem, T., 1992. Breeding plans for rainbow trout. *Aquaculture* 100, 73-83.

Goddard, M.E., 1998. Consensus and debate in the definition of breeding objectives. *J. Dairy Sci.* 81, 6-18.

Herbinger, C.M., O'Reilly, P.T., Doyle, R.W., Wright, J.M., O'Flynn, F., 1999. Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks. *Aquaculture* 173, 105-116.

Hofer, A., 1998. Variance component estimation in animal breeding: a review. *J. Anim. Breed. Genet.* 115, 247-265.

Ibarra, A.M., Racotta, I.S., Arcos, F.G., Palacios, E., 2007. Progress on the genetics of reproductive performance in penaeid shrimp. *Aquaculture* 268, 23-43.

Kjøglum, S., Grimholt, U., Larsen, S., 2005. Non-MHC genetic and tank effects influence disease challenge tests in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 250, 102-109.

Liu-Zhi, W, Xiu-Mei, Z., Jian, L., Guo-Qiang, H., 2008. Compensatory growth of Chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis* following hypoxic exposure. *Aquacult. Int.* 16, 455-470.

Lukefahr, S., 1992. Aplicación de modelo animal en programas de mejoramiento genético de conejos. *Agrociencias* 2, 145-174.

Martínez, V., Kause A., Mäntysaari, E., Mäki-Tanila A., 2006a. The use of alternative breeding schemes to enhance genetic improvement in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): I. One-stage selection. *Aquaculture* 254, 182-194.

Martínez, V., Kause A., Mäntysaari, E., Mäki-Tanila, A., 2006b. The use of alternative breeding schemes to enhance genetic improvement in rainbow trout: II. Two-stage selection. *Aquaculture* 254, 195-202.

Martínez, V., Neira, R., Gall, G.A.E, 1999. Estimation of genetic parameters from pedigreed populations: lessons from analysis of alevin weight populations in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture* 180, 223-236.

Meyer, K., 1991. Estimation of genetic parameters. In Hilland WG, Mackay TFC, editors. *Evolution and animal breeding*. Wallingford: CAB International: 161-167.

Montaldo, H.H., Barría, N.P., Mejoramiento genético de animales. *Ciencia al día* [serial on line on line] 1998 Septiembre [cited 2009 mar 06] Available from: URL: <http://www.ciencia.cl/CienciaAlDia/volumen1/numero2/articulos/articulo3.html>

Oliveira, R., Marçal, A., Manuel, P., 2008. Effects of density on growth and survival of juvenile Red Swamp Crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard), reared under laboratory conditions. *Aquac. Res.* 39, 577-586.

Palomino, G., Contreras, F., Sánchez, A., Rosas, C., 2001. Density and water exchange-dependent growth and survival of *Litopenaeus setiferus* post larvae. *J. World Aquac. Soc.* 32, 167-176.

Pérez-Rostro, C., Ibarra A.M., 2003a. Quantitative genetic parameter estimates for size and growth rate traits in Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone 1931) when reared indoors. *Aquac. Res.* 34, 543-553.

Pérez-Rostro, C., Ibarra, M.A., 2003b. Heritabilities and genetic correlations of size traits at harvest size in sexually dimorphic Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) grown in two environments. *Aquac. Res.* 34, 1079-1085.

Pérez-Rostro, C., Ramírez, J.L., Ibarra, A.M., 1999. Maternal and cage effects on genetic parameter estimation for pacific whit shrimp (*Penaeus vannamei*) Boone. *Aquac. Res.* 30, 681-693.

Roff, D.A. 2008. Comparing sire and dam estimates of heritability: jackknife and likelihood approaches. *Heredity* 100, 32-38.

Rose, K.A., Cowman, J.H., Winemiller, K.O., Myers, R.A., Hilborn, R., 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* 2, 293-327.

Searle, S., Casella, G., and McCulloch, C., 1992. *Variance components*. Ed. John Wiley. New York.

Thompson, R., Brotherstone, S., White, I., 2005. Estimation of quantitative genetic parameters. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 306, 1469–1477.

van der Werf, J.H.J., de Boer, I.J.M., 1990. Estimation of additive genetic variance when base populations are selected. *J. Anim. Sci.* 68, 3124-3132

van Raden, P., Freeman, A., Rothschild, M., 1984. Maximizing genetic gain under multiple-stage selection. *J. Dairy Sci.* 67, 1761-1766.

Visscher, P.M., Hill, W., Wray, N., 2008. Heritability in the genomics era - concepts and misconceptions. *Nature Reviews* 9, 255-266.

Wohlfarth, G., 1992. Association between initial weight and weight gain in brook trout, *Salvelinus fontinalis* Mitchill, and brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture and Fisheries Management* 23, 594-556.

Wu, L., Dong, S., 2002. Compensatory growth responses in juvenile Chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*, at different temperatures. *J. Crustacean Biol.* 22, 511-520.

Wu, L., Dong, S., Wang, F., Tian, X., Ma, S., 2001. The effect of previous feeding regimes on the compensatory growth response in Chinese shrimp, (*Fenneropenaeus chinensis*). *J. Crustacean Biol.* 21, 559-56

4. Estudios preliminares para la estimación de componentes de (co)varianza para características de crecimiento de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*.

Se realizaron estudios preliminares para establecer las condiciones apropiadas de un programa de selección en dos etapas, añadiendo una etapa de selección en los estadios de post larva, a la selección a 130 días post eclosión, con la finalidad de emplear un número mayor de familias y poder incrementar así la intensidad de selección. Existen pocas referencias con respecto a estimación de parámetros genéticos y ambientales de características de interés zootécnico en post larva en camarón blanco del Pacífico y su relación con pesos comerciales. Se realizaron estudios preliminares para establecer las mejores condiciones de manejo y captura de la información de campo, así como análisis exploratorios para conocer las posibles complicaciones y resultados de esta investigación. Estos estudios se sintetizan en tres trabajos los cuales fueron presentados en diversos congresos:

1. Heredabilidad para largo corporal a los 25 días post-eclosión en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).
2. Heredabilidad para peso a los 44 días post-eclosión en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).
3. Parámetros genéticos para largo corporal a los 25 días y peso individual a los 130 días post-eclosión en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).

A continuación se presentan estos trabajos, de los cuales fueron omitidas las introducciones y la literatura citada. Al final se presenta una discusión general sobre los resultados de estos trabajos en función del proyecto de investigación.

4.1. Heredabilidad para largo corporal a los 25 días post-eclosión en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).^b

4.1.1. Objetivo.

Estimación de la heredabilidad para largo corporal a los 25 días post-eclosión en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).

4.1.2. Material y métodos.

El estudio tuvo lugar en mayo de 2005 en un laboratorio ubicado al noroeste de México en el estado de Sinaloa (Maricultura del Pacífico SA de CV), que produce larva para granjas de engorda de camarón.

Producción de Familias.

Un total de 125 machos y 192 hembras fueron utilizados para producir 204 familias por medio de inseminación artificial. Todos los progenitores fueron identificados por medio de anillos oculares. Una vez que las hembras fueron inseminadas y pesadas se colocaron individualmente en un tanque con 650 l de agua para que desovaran. El número de huevos por familia y el porcentaje de eclosión fueron determinados 16 h después, colocando el desove en cubetas con 15 l de agua y usando tres muestreos de 1 ml, donde se contaron el número de huevos y de naupli.

Manejo de las familias.

Quince días después del desove se tomaron 3 muestreos de 1 g de biomasa (post larvas de camarón) de cada uno de los tanques y se colocaron en cubetas con 15 l de agua. Las tres réplicas de cada familia se colocaron en estantes con tres niveles de altura, se utilizaron 612 cubetas. Las tres réplicas de cada familia se ubicaron en los tres niveles pero juntas dentro de

^b Los resultados de este trabajo se presentaron en *8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 13-18, 2006, Belo Horizonte, MG, Brasil* con el título de “HERITABILITY OF BODY LENGTH AT 25 DAYS OF AGE IN THE PACIFIC WHITE SHRIMP (*Litopenaeus vannamei*)”.

los estantes debido a restricciones operativas. Se realizó 100% de recambio diario de agua y la oxigenación fue de forma constante. La temperatura ambiental y del agua, así como los niveles de oxígeno y pH fueron monitoreados periódicamente. Se detectaron diferencias en la temperatura del agua entre los niveles del estante en el nivel más bajo (30° C) y el nivel más alto (32° C). A los 20 y 25 días fue estimada la densidad dentro de cada cubeta a través del conteo de post larvas por litro. Las post larvas fueron alimentadas con micro algas, artemia, espirulina y alimento comercial. Durante el periodo del experimento se registró la pérdida de los organismos de 7 cubetas por diferentes causas, por lo que para el análisis final sólo se utilizó la información de 605 cubetas.

Obtención de la información.

A los 25 días post-eclosión se tomaron 5 individuos por cada cubeta y se guardaron en tubos Ependorf con alcohol al 70%, identificándose la cubeta de procedencia y posteriormente se mantuvieron en refrigeración. Las mediciones de largo se realizaron en noviembre de 2005 en el Departamento de Genética y Bioestadística de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM. Para determinar el largo corporal a los 25 días (L25D) se midió la distancia existente entre el centro del ojo y el final del telson. La densidad de la cubeta se determinó por el conteo de los organismos dentro de la misma, dividido entre los litros de cada cubeta. Para el estudio sólo se consideraron las cubetas con densidades entre 21 y 63 animales por litro. Las cubetas con menos de 21 animales por litro y con inconsistencia en la densidad (i.e. mayor número de individuos que los sembrados) fueron consideradas anormales y fueron excluidas del estudio. Sólo se consideraron los datos de los animales entre 0.5 y 1.8 cm de largo. Las post larvas con daño físico o con pérdida de identificación familiar fueron excluidas del estudio. El número total de post larvas analizadas fue de 2,891 provenientes de 589 cubetas.

Análisis preliminares.

Los análisis preliminares se realizaron utilizando el software estadístico JMP v5.1. Los efectos de densidad a los 20 y 25 días, peso de la hembra y número de huevos al desove y el porcentaje de eclosión no fueron significativos ($P > 0.05$) para la característica L25D. Por otro

lado el nivel del estante donde fueron colocadas las cubetas (alto, medio y bajo) y el efecto de cubeta sí fueron significativos ($P < 0.05$).

Estimación de parámetros genéticos.

Se utilizaron dos modelos mixtos. El nivel del estante fue incluido como efecto fijo y el efecto de cubeta como aleatorio en ambos modelos. El Modelo 1 incluyó el efecto del animal (genético aditivo directo) y el Modelo 2 incluyó el efecto del animal (genético aditivo directo) además del efecto de ambiente permanente materno (c). El efecto de c puede incluir los efectos genéticos maternos, de dominancia, de epistasis y los efectos ambientales maternos. Los análisis se realizaron utilizando el procedimiento AI-REML y el software AsReml.

La heredabilidad en el Modelo 1 fue calculada como $h^2 = \sigma^2_{aditiva} / (\sigma^2_{aditiva} + \sigma^2_{residual})$ y en el Modelo 2 fue calculada como $h^2 = \sigma^2_{aditiva} / (\sigma^2_{aditiva} + \sigma^2_{ambiente\ permanente\ materno} + \sigma^2_{residual})$ y la magnitud del efecto de ambiente permanente materno fue estimada como $c^2 = \sigma^2_{ambiente\ permanente\ materno} / (\sigma^2_{aditiva} + \sigma^2_{ambiente\ permanente\ materno} + \sigma^2_{residual})$.

Para determinar la diferencia entre ambos modelos se empleó una prueba de razón de verosimilitud (PRV) que se obtiene calculando la diferencia de los logaritmos de verosimilitud entre el modelo completo (que incluye los efectos genéticos aditivos y de ambiente permanente maternos (Modelo 2) y un modelo reducido (que sólo contiene el efecto genético aditivo), donde el efecto que se quiere probar es eliminado del modelo: $PRV = -2(\logaritmo\ de\ verosimilitud\ (Modelo\ 1) - \logaritmo\ de\ verosimilitud\ (Modelo\ 2))$. Esta razón de verosimilitud se compara con una distribución de χ^2 donde los grados de libertad dependen de la diferencia en el número de parámetros entre ambos modelos, utilizando una región de rechazo de una cola.

4.1.3. Resultados.

La media de L25D fue de 1.03 cm con desviación estándar de 0.19. La estimación de la h^2 (e.e.) usando el Modelo 1 fue 0.43 (0.05), y cuando se usó el Modelo 2 fue 0.34 (0.09). El efecto de ambiente permanente materno fue cercano a cero y su inclusión no fue significativa

(PRV, P=0.51), pero al ser incluido en el modelo causó una reducción en la heredabilidad de 0.43 a 0.34. Los resultados se muestran en el Cuadro 4.1.

Cuadro 4.1.

Heredabilidad (h^2), efecto común materno (c^2) y efecto de tanque (t^2) estimados para largo corporal a los 25 días post-eclosión de *P. vannamei*.

	h^2 (e.e.)	c^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	LV
Modelo 1	0.43 (0.05)		0.33 (0.27)	3449.51
Modelo 2	0.34 (0.09)	0.03 (0.03)	0.34 (0.27)	3449.98

(e.e.): error estándar. LV.: Logaritmo de verosimilitud.

4.2. Heredabilidad para peso a los 44 días post-eclosión en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).^c

4.2.1. Objetivo.

Estimación de la heredabilidad para peso a los 44 días de edad (P44) en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*.

4.2.2. Material y métodos.

El estudio se realizó en el laboratorio de cría de larva de la empresa Maricultura del Pacífico SA de CV, el cual se encuentra ubicado en el estado de Sinaloa, en el Noroeste de México. Se utilizaron los pesos de 11,000 individuos provenientes de 110 familias de hermanos completos de *P. vannamei*, que forman parte de su programa de mejoramiento genético. Las familias recibieron alimento comercial y se encontraban separadas por jaulas que se colocaron dentro de estanques de concreto con recubrimiento plástico con aireación y recambios de agua constantes. Las familias se criaron en sus fases previas en estanques de 650 l y al momento de la transferencia a las jaulas se encontraban a diferentes densidades de siembra. Se colocaron 500 individuos en cada jaula y se pesaron de manera individual 100 individuos de cada familia, para lo cual se les retiró lo más posible de residuos de agua superficial y fueron

^c La base de este trabajo se presentó en el I Congreso internacional de producción animal en la Ciudad de la Habana Cuba, Noviembre de 2005, con el título de "HEREDABILIDAD PARA PESO A LOS 44 DÍAS DE EDAD EN CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO LITOPENAEUS VANNAMEI."

colocados en una báscula. La edad de los organismos fue entre los 39 y 49 días de edad, con un promedio de 44 y una desviación estándar de 3.09 días.

La h^2 se estimó usando dos modelos animales en el programa DFREML con un criterio de convergencia de 1×10^{-8} ; en el primero (modelo 1) no se consideró el efecto común de familia y en el segundo (modelo 2) si fue tomado en cuenta. Se usaron como efectos fijos: el estanque de ubicación de la jaula y la densidad de siembra anterior a la transferencia y edad al pesaje como covariables, los cuales fueron significativos ($P < 0.01$) en los análisis preliminares.

4.2.3. Resultados.

La media (\pm desviación estándar) del peso individual a los 44 días (P44) fue 0.267 ± 0.126 g. La h^2 (e.e.) estimada para esta característica con el modelo 1 fue 0.57 ± 0.06 en tanto que para el modelo 2 fue 0.08 (0.06). El valor de h^2 se encuentra en el rango de valores de otras características de crecimiento en camarón. Los resultados muestran que existe una importante confusión entre los efectos aleatorios en el P44.

Cuadro 4.2.

Heredabilidad (h^2) y efecto común de familia de hermanos (f^2) de peso individual a los 44 días post-eclosión de *P. vannamei*.

	h^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	LV
Modelo 1	0.57 (0.06)		19755.90
Modelo 2	0.08 (0.06)	0.15 (0.03)	19766.42

(e.e.) : error estándar, LV : logaritmo de verosimilitud

4.3. Parámetros genéticos para largo corporal a los 25 días y peso individual a los 130 días en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).^d

4.3.1. Objetivo.

Estimar parámetros genéticos para largo a los 25 días (L25D) y peso a los 130 días (P130D) en el camarón blanco del Pacífico (*P. vannamei*).

4.3.2. Material y métodos.

El estudio se realizó en las instalaciones de Maricultura del Pacífico SA de CV, ubicadas en el municipio de Los Pozos, Sinaloa (POZOS) y Bahía de Kino, Sonora (KINO). En POZOS se generaron 204 familias a partir de inseminación artificial, cada hembra inseminada era colocada en un tinaco (TIN) para que desovara. A los 10 días post-desove se sembró un gramo de biomasa de cada familia en 3 cubetas y se colocaron en estantes de tres niveles (NIV). Quince días después se determinó la densidad de cosecha en la cubeta (DEN). Se tomaron muestras de 5 individuos de cada cubeta y se midió su longitud desde el centro del ojo hasta el final del telso (L25D). Se utilizaron un total de 2,891 post larvas

De las 108 mejores familias se sembraron 500 individuos provenientes de los tanques donde ocurrió la ovoposición de cada familia en jaulas que se colocaron dentro de estanques de concreto con recubrimiento plástico con aireación y recambios de agua constantes.

A los 44 días se marcaron con elastómeros y 16 días después fueron sembrados en dos estanques de tierra en POZOS a densidades de 10 y 30 camarones/m² y en KINO en estanques de concreto a densidades de 130 y 180 camarones/m². A los 130 días edad se cosecharon, sexaron y pesaron 21,484 camarones de manera individual de los 4 estanques de engorda. Para estimar los componentes de varianza se utilizó un modelo bivariado con el procedimiento AI-REML utilizando el programa AsReml. Los efectos fijos para L25D fueron

^d Los resultados de este trabajo se presentaron en la *XLII Reunión de investigación pecuaria. Veracruz, México, Noviembre de 2006* con el título “PARAMETROS GENETICOS PARA LARGO CORPORAL A LOS 25 DIAS Y PESO INDIVIDUAL A LOS 130 DIAS EN CAMARON BLANCO DEL PACIFICO (*Litopenaeus vannamei*)”.

el nivel del estante, densidad a la cosecha a los 25 días post desove como covariable y cubeta como efecto aleatorio de ambiente común. Los efectos incluidos para P130D fueron densidad, sexo y edad como covariable, además de incluirse el efecto (aleatorio) común materno.

4.3.3. Resultados.

El promedio \pm desviación estándar para L25D fue 1.03 ± 0.19 cm. y para P130D fue 18.99 ± 3.87 g. Los estimadores de heredabilidad (h^2 (e.e.)) y ambiente común para ambas características se resumen en el Cuadro 4.3. La correlación genética entre L25D y P130D fue 0.68 ± 0.17 .

Cuadro 4.3.

Heredabilidad (h^2) y proporciones de ambiente común de tanque (L25D) y materno (P130D) para *P. vannamei*.

	h^2 (e.e.)	Ambiente común (e.e.)*
Largo 25 días	0.28 (0.12)	0.33 (0.27)
Peso a los 130 días	0.22 (0.09)	0.21 (0.04)

Para L25D se consideró el efecto aleatorio común de tanque de crecimiento (Cubeta), en tanto que para P130D se consideró el efecto aleatorio común materno.(e.e) : error estándar

4.4. Conclusiones de los estudios preliminares.

En el primer experimento quedó de manifiesto que las condiciones de manejo establecidas implicaron una importante utilización de recursos para su realización. Debido a fallas en el manejo se perdió la información de los largos corporales a los 15 y 20 días post eclosión, información que había sido incluida en el diseño inicial. La inclusión de réplicas de cada familia hace posible, aparentemente, una mejor estimación de la varianza aditiva de las características en edades tempranas, al permitir una separación parcial de los efectos correspondientes al ambiente común materno y al ambiente común de tanque.

La medición del peso corporal a los 44 días, tuvo como finalidad explorar el pesaje en el momento de colocar la marca de familia. Ello permite reducir el manejo y recursos necesarios para obtener esta información. Sin embargo, estas familias compartieron durante este periodo el mismo ambiente, lo que tuvo un importante efecto en la sobreestimación de la heredabilidad. Esto es observable al comparar los estimadores de la heredabilidad obtenidos con modelos con y sin el efecto de hermanos completos, el cual cambió de 0.57 a 0.08. Lo anterior confirmó la existencia de un importante efecto ambiental en etapas tempranas que produce confusión en la estimación de la heredabilidad (sesgo positivo).

En virtud de estos resultados en etapa temprana, se mantuvo el manejo de separar a las familias en tanques durante las primeras 4 semanas de vida, omitir el pesaje al momento de la marca (44 días) y utilizar modificaciones menores a los protocolos operativos cotidianos de la empresa para el manejo zootécnico de las post larvas.

La correlación genética y los valores de h^2 entre L25D y P130D permiten considerar la inclusión de una etapa de selección en edades tempranas, que impacte en el peso a los 130 días. Sin embargo estos resultados no fueron concluyentes debido a los múltiples factores involucrados en la medición temprana, tanto en el diseño del experimento como en diversos factores zootécnicos, como el manejo de la densidad en las cubetas y el control de la alimentación y de la calidad del agua.

5. Estudio 1.

Heredabilidad y efectos de ambiente común de peso y largo corporal en post-larvas de camarón blanco del Pacífico, *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*, bajo condiciones experimentales.

5.1. Introducción.

Las características relacionadas al crecimiento son de relevancia económica en las granjas de producción de camarón. Por ello, para poder tomar las mejores decisiones en el diseño y ejecución de los programas de mejoramiento genético es fundamental contar con estimadores apropiados de sus parámetros genéticos y definir los modelos adecuados para la correcta selección de los mejores reproductores en los programas.

La selección en etapas tempranas puede ayudar a obtener mayores progresos genéticos en características seleccionadas en etapas posteriores. Su eficiencia depende de los valores de heredabilidad de las características involucradas y de la correlación genética entre ellas (Martínez *et al.*, 2006b). Existen diversos estudios relacionados con la estimación de parámetros genéticos de características de crecimiento en edades comerciales en *P. vannamei* (Argue *et al.*, 2002; Pérez-Rostro e Ibarra, 2003a, b; Gitterle *et al.*, 2005a, b; Castillo-Juárez *et al.*, 2007). En cambio, el número de este tipo de estudios en camarón para características del crecimiento en edades tempranas es menor (Benzie *et al.*, 1997; Pérez-Rostro *et al.*, 1999) y con resultados poco claros.

Un problema frecuente en la estimación de parámetros genéticos en organismos acuáticos es la posible confusión entre los efectos comunes de familia con los efectos genéticos aditivos. Esto se debe a la imposibilidad de identificar a los animales de manera individual en edades tempranas, lo que obliga a crecer cada familia en un ambiente diferente en los programas de cría, generando condiciones ambientales propias para cada familia. (Benzie *et al.*, 1997; Martínez *et al.*, 1999; Hetzel *et al.*, 2000; Gjerde *et al.*, 2004). Esto es particularmente importante cuando sólo se usan familias de hermanos en los programas de mejoramiento genético.

En el caso de caracteres medidos en edades tempranas, es importante considerar que puede existir una porción de la varianza atribuible a los efectos maternos y de familia de hermanos, ya sean genéticos o ambientales. Estos efectos pueden estar confundidos con los efectos ambientales del tanque de crecimiento (Benzie, 1995; Herbinger *et al.*, 1999). Además pueden existir covarianzas entre los efectos genéticos aditivos directos y maternos. Adicional a lo anterior, para la estimación de efectos genéticos maternos es importante contar con una estructura de información adecuada tanto de producción como de relaciones de parentesco, principalmente de las madres (Martínez *et al.*, 1999; Maniatis y Pollott, 2003) circunstancia que es difícil de establecer en las poblaciones de camarón. Para características de crecimiento en *P. vannamei* Gitterle *et al.* (2005a) y Castillo-Juárez *et al.* (2007) encontraron efectos de ambiente común de familia de hermanos en estanques de engorda, por lo que se esperaría que éstos estuvieran presentes también en las etapas tempranas de su crecimiento.

5.2. Objetivo.

El objetivo de este estudio fue estimar parámetros genéticos y de efectos comunes de familia y de tanque de crecimiento para peso y largo corporal en post-larvas de *P. vannamei* a los 28 días post eclosión, usando réplicas del tanque de crecimiento para cada familia.

5.3. Material y métodos.

5.3.1. Lugar experimental.

Se realizaron tres experimentos durante los ciclos productivos de los años 2006 a 2008 que se desarrollaron en las instalaciones del Núcleo Genético una empresa^e que se dedica a la producción de larva de camarón blanco del Pacífico, localizada en el municipio de Rosarito en el estado de Sinaloa, México.

^e Maricultura del Pacífico SA de CV

5.3.2. Manejo de los reproductores.

Las familias empleadas provienen originalmente de una población formada a partir de camarones silvestres del Pacífico mexicano y de camarones cultivados de Colombia, Ecuador, Estados Unidos, México y Venezuela. Desde 1998 a 2002 el criterio de selección se basó en las medias fenotípicas familiares y en selección masal dentro de familia. A partir de 2003 la selección de familias se basó en las medias de los valores genéticos aditivos familiares obtenidos con el procedimiento BLUP utilizando un modelo animal, así como procedimientos de selección masal dentro de las familias seleccionadas para peso a los 130 días post eclosión. A partir de 2005 se incluyó un criterio de selección familiar basado en largo y peso corporal medidos en las primeras cuatro semanas de vida.

Los progenitores seleccionados en cada ciclo previo fueron marcados individualmente, entre los 10 y 12 meses de edad, con anillos colocados en un pedúnculo ocular. Después fueron colocados, separados por sexo, en estanques de maduración de 12 x 3 m, con una columna de agua de 0.35 m, a una densidad de 8 camarones/m² y mantenidos a una temperatura entre 28 y 29° C con una salinidad de 34 ppt y recambio diario de agua de 400%. La alimentación se basó en alimento comercial con 35 a 40% de proteína. Dos o tres semanas después de la aclimatación de los camarones a los estanques de maduración se realizó la ablación ocular unilateral en las hembras para acelerar el proceso de maduración gonadal.

5.3.3. Producción de familias.

En el año de 2006 se utilizó la mezcla de los dos espermatozoides de cada macho para inseminar a tres hembras diferentes y producir familias de hermanos y de medios hermanos, en tanto que en los años 2007 y 2008 se utilizó un espermatozoides por hembra para producir dos familias por cada macho. Al realizar los apareamientos entre los reproductores en cada ciclo, se evitaron aquellos que produjeran familias con 6.25% o más de consanguinidad.

Las hembras inseminadas fueron colocadas en tanques de 500 l en donde ovipositaron y 6 horas después fueron regresadas a los estanques de maduración. Los huevos fueron recolectados en cubetas de 10 l donde se lavaron con una solución de yodo a 96 ppm y se

regresaron a los tanques de 500 l, donde se mantuvieron en suspensión empleando aireación constante. Entre 10 y 12 horas después, los naupli y huevos no eclosionados fueron recolectados y colocados en cubetas con 15 l de agua. El número de huevos no eclosionados y de naupli por hembra se estimó usando el promedio de los conteos de tres muestras de 1 ml y extrapolando estas cantidades a 15 l. Para satisfacer el número de naupli requerido para cada experimento, se desecharon los desoves con conteos de naupli menores a 18,000 (en 2006), 30,000 (en 2007) y 20,000 (en 2008). La estructura familiar de los animales usados en los experimentos se presenta en el Cuadro 5.1.

Cuadro 5.1.

Estructura familiar de los experimentos de crecimiento en edades tempranas.

Año	2006	2007	2008
Número de hembras inseminadas por semental.	3	2	2
Promedio de familias por semental.	1.64	1.46	1.68
Promedio de familias por hembra.	1.04	1.01	1.05
Número de sementales con descendencia.	116	134	183
Número de hembras con descendencia.	183	193	283
Número de familias generadas.	200	201	300
Número de tanques evaluados.	552	563	589
Número de familias evaluadas.	190	196	298
Número de registros utilizados en el estudio.	5,520	11,260	23,560

5.3.4. Cultivo larvario.

Las familias del año 2006 se sembraron en la fase de zoea 1 y las de 2007 y 2008 en la fase de nauplio. Las familias en 2006 y 2007 fueron sembradas en tres tanques de 200 l. En ambos años se utilizaron densidades máximas de 100 organismos/l y un mínimo de 30 organismos/l en 2006 y 50 organismos/l en 2007, hasta que éstos llegaron a la fase de mysis 3 a partir de la cual se realizó un ajuste de densidad a un máximo de 50 organismos/l. En 2008 se sembró cada familia en dos tanques con 200 l a una densidad aproximada de 100 organismos/l y no se realizaron ajustes de densidad durante el experimento. La temperatura del agua en los tres años se mantuvo en promedio a 33° C, con una salinidad de 33 ppt y con aireación constante.

En el año 2008 se detectaron inconsistencias en algunas familias en la densidad inicial de siembra, que no afectaron los resultados en la estimación de parámetros.

Los tanques fueron colocados con una separación de 10 cm entre ellos. El edificio donde se desarrolló el estudio mide 16 x 36 x 3.5 m. Está techado con policarbonato, dos de sus paredes son muros de tabique y las otras dos son cortinas plásticas que se mantuvieron cerradas durante el desarrollo de los experimentos. En estudios preliminares se encontraron diferencias de temperatura del agua basada en la localización del tanque dentro del larvario. Por este motivo en los análisis estadísticos se consideraron 4 áreas físicas correspondientes cada una a un cuadrante del larvario

Por razones de disponibilidad, en 2006 las familias se sembraron en tanques de tres colores (blanco, gris y azul) y las tres réplicas de cada familia se ubicaron en forma consecutiva. En 2007 y 2008 se utilizaron solamente tanques blancos y la distribución de las réplicas de cada familia se realizó de forma tal que cada familia quedara en al menos dos zonas de las cuatro definidas, sin embargo debido al diseño arquitectónico del larvario, en 2007 todas las réplicas de 17 familias quedaron ubicadas en una sola zona.

5.3.4.1. Alimentación.

La alimentación de los organismos en los tres años estuvo basada en micro-pellets comerciales con un contenido de proteína entre 40 y 50% y de 8 a 10% de lípidos, microalgas del género *Chaetoceros spp.* y espirulina comercial, además de *Artemia spp.* La dieta fue ajustada de acuerdo al estadio de crecimiento de los animales.

5.3.5. Recolección de datos.

5.3.5.1. Densidad a la cosecha.

En todos los años se obtuvo el peso total de la biomasa de cada tanque y se tomó una muestra de post-larvas, que se pesó y en la que se estimó el número de organismos que la conformaban.

5.3.5.2. Peso de la post larva.

Para determinar el peso corporal de las post-larvas a los 28 días post-eclosión(P28D) de 2006 a 2008, se colocó un portaobjetos en una báscula analítica^f tarándose a cero. Se tomó una muestra aleatoria de individuos de cada tanque y cuando no presentaban movimiento corporal, se colocó una post-larva en papel secante durante 3 segundos y se le colocó en el extremo izquierdo del portaobjetos. Una vez registrado el peso (mg) y posición del primer individuo, la báscula se volvió a tarar a cero y se colocó y pesó un segundo individuo a lado del primero. Este procedimiento se repitió hasta completar el total de individuos de la muestra en el portaobjetos. En 2006 y 2007 se registraron 10 y 20 individuos por tanque, respectivamente. En 2008 se utilizaron 40 individuos por tanque y no se realizaron mediciones de largo corporal.

5.3.5.3. Largo de la post larva.

El largo corporal (cm) se determinó sólo en los años de 2006 y 2007. Se basó en la distancia existente entre el ojo y el final del telso cuando el individuo fue extendido en toda su longitud contra una regla, tal como lo describen Pérez-Rostro *et al.*, 1999. El largo corporal de 2006 y 2007 se obtuvo en la misma secuencia en que fue registrado el peso de cada post-larva.

5.3.6. Edición de los datos.

En 25 tanques de 2006 y en 35 de 2007 ocurrió la mortalidad del total de las post larvas. Para 2006 no se consideraron los registros de los individuos de 9 tanques de crecimiento localizados en una zona del larvario donde ocurrieron accidentes severos de manejo. Además se excluyeron del estudio los registros de producción de 14 tanques en 2006 y de 5 en 2007 con una densidad al momento de medición menor a 2 organismos/l. En 2008 se presentó mortalidad total en 2 tanques y se descartaron 9 tanques con densidad menor a 5 organismos/l.

En 2006 se detectaron 4 inconsistencias en la identificación de reproductores (4 hembras), correspondientes a 4 familias, en tanto que en 2007 se detectaron 4 inconsistencias en la

^f Explorer Pro de Ohaus ®

identificación de reproductores (3 hembras y 1 macho), correspondientes a 5 familias. La genealogía de dichos reproductores se consideró como desconocida en el análisis.

5.3.7. Análisis estadísticos.

El análisis exploratorio de los datos reveló que la distribución de P28D se alejaba de la normalidad (Asimetría 1.071), con asimetría hacia la izquierda, por lo que se probaron diversas transformaciones para normalizar los datos. La raíz cuadrada fue la transformación que mejor normalizó los datos (Asimetría 0.174) y es la medida que se utilizó en los análisis. En lo sucesivo P28D en los análisis se refiere a la variable transformada. En el caso de L25D y L28D no se realizó ninguna transformación.

Para determinar la significancia de cada efecto fijo en el modelo se emplearon pruebas de F con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. Los efectos fijos que se incluyeron en los modelos fueron zona de ubicación dentro del larvario, así como densidad en el tanque a los 28 días post-eclosión. En 2006 se añadió el efecto de la combinación del color del tanque y la zona de ubicación. Para la determinar la inclusión de los efectos fijos y la estimación de los componentes de (co)varianza se utilizó el programa AsReml (Gilmour *et al.*, 2002).

5.3.7.1. Estimación de componentes de varianza.

Para determinar la significancia de los efectos aleatorios en los distintos modelos se empleó una prueba de razón de verosimilitud (PRV), utilizando una región de rechazo de una cola con un nivel de significancia $\alpha=0.05$. La estimación de los componentes de varianza obtenidos con modelos univariados para peso y largo, para los años 2005 a 2008 se hizo por medio de modelos anidados y animales. Para los años 2006 y 2007 se realizaron análisis bivariados considerando P28D y L28D. También se realizaron análisis multigeneracionales, utilizando la información de producción disponible de cada variable, en este caso el año de nacimiento se consideró como un efecto fijo, además de los efectos mencionados anteriormente. La matriz de parentesco incluyó todas las relaciones de parentesco de los progenitores nacidos desde el año 2002 y de los camarones con registro de producción nacidos en cada año. En todos los

casos además se realizó la estimación de los componentes de varianza omitiendo el efecto fijo de densidad a la cosecha por estar confundido con el efecto de familia.

5.3.7.2. Modelos anidados.

Se consideraron tres modelos anidados (SF, ST y SFT), que incluyeron los efectos fijos mencionados y el efecto aleatorio de semental. El modelo SF consideró también el efecto aleatorio de madre anidada en el semental. El modelo ST no incluyó el efecto de madre, pero si el efecto aleatorio de tanque de crecimiento, y el modelo SFT incluyó ambos efectos aleatorios. Se presenta a continuación la descripción del modelo SFT:

$$y_{ijklm} = \mu + L_i + \beta(x_{ijklm} - \bar{x}) + S_j + D_{k(j)} + T_l + e_{ijklm}$$

Donde y_{ijklm} es la variable de interés (L25D, L28D y P28D), μ es la media general, L_i corresponde al efecto de zona de ubicación dentro en el larvario, en el caso del año 2006 representó la combinación del color del tanque y zona de ubicación en el larvario, $\beta(x_{ijklm} - \bar{x})$ es el efecto lineal de la covariable densidad a la cosecha, S_j es el efecto aleatorio del j-ésimo semental, $D_{k(j)}$ es el efecto aleatorio de la k-ésima hembra anidada en el j-ésimo semental, T_l es el efecto aleatorio del l-ésimo tanque de crecimiento y e_{ijklm} corresponde al efecto aleatorio residual \sim NIID $(0, \sigma_e^2)$.

La varianza total (σ_p^2) se estimó como la suma de los componentes de varianza aleatorios de cada modelo. La heredabilidad se calculó a partir de la varianza de semental como $h_s^2 = 4\sigma_s^2/\sigma_p^2$ y a partir de la varianza de ambos progenitores como $h_{SD}^2 = 2(\sigma_s^2 + \sigma_{D(S)}^2)/\sigma_p^2$, en tanto que la proporción de efectos comunes de familia de hermanos como $f^2 = (\sigma_{D(S)}^2 - \sigma_s^2)/\sigma_p^2$, la cual contiene los efectos genéticos aditivos maternos, los efectos genéticos no-aditivos, condiciones ambientales comunes a la familia previas a la siembra en los tanques, así como las posibles covarianzas entre los efectos genéticos y ambientales (Bailey y Loudenslager, 1986). Finalmente, la proporción del efecto de ambiente común de tanque de crecimiento se estimó como $t^2 = \sigma_T^2/\sigma_p^2$, la cual contiene los efectos del tanque de crecimiento, esto es, las condiciones ambientales del tanque y los efectos genéticos comunes a la familia de hermanos (Gjerde *et al.*, 2004).

5.3.7.3. Modelo Animal.

Se utilizaron tres modelos animales univariados (AF, AT y AFT) que consideraron como efectos aleatorios el efecto genético aditivo directo del animal y el efecto residual. El modelo AF consideró además el efecto aleatorio común de familia de hermanos (i.e., efectos genéticos aditivos maternos, genéticos no-aditivos y efectos ambientales comunes a la familia previos a la siembra), el modelo AT consideró el efecto aleatorio de tanque crecimiento (i.e., ambiente común de tanque de crecimiento y efectos genéticos comunes a la familia de hermanos (Gjerde *et al.*, 2004)) y el modelo AFT incluyó los efectos comunes de familia de hermanos y los de tanque de crecimiento. Matricialmente el modelo AFT fue:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Wf} + \mathbf{St} + \mathbf{e}$$

Donde \mathbf{y} es un vector de observaciones (L25D, L28D y P28D, según el caso), \mathbf{b} es un vector desconocido de efectos fijos, \mathbf{u} es un vector desconocido de efectos aleatorios genéticos aditivos directos, $\mathbf{u} \sim N(0, \sigma_u^2 \mathbf{A})$, \mathbf{f} es un vector desconocido de efectos aleatorios comunes de familia de hermanos, $\mathbf{f} \sim N(0, \sigma_f^2 \mathbf{I})$, \mathbf{t} es un vector desconocido de efectos aleatorios del ambiente en el tanque de crecimiento para hermanos, $\mathbf{t} \sim N(0, \sigma_t^2 \mathbf{I})$, \mathbf{e} es el vector de efectos aleatorios residuales, $\mathbf{e} \sim N(0, \sigma_e^2 \mathbf{I})$ y \mathbf{X} , \mathbf{Z} , \mathbf{W} y \mathbf{S} son matrices de incidencia conocidas que relacionan los datos con los efectos fijos, animales genéticos aditivos, comunes de hermanos y de ambiente de tanque de crecimiento, respectivamente. Suponiendo normalidad tenemos que:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{f} \\ \mathbf{t} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mathbf{X}\beta \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{ZG} & \mathbf{WF} & \mathbf{ST} & \mathbf{R} \\ \mathbf{GZ}' & \mathbf{G} & 0 & 0 & 0 \\ \mathbf{FW}' & 0 & \mathbf{F} & 0 & 0 \\ \mathbf{TS}' & 0 & 0 & \mathbf{T} & 0 \\ \mathbf{R}' & 0 & 0 & 0 & \mathbf{R} \end{bmatrix} \right),$$

Con $\mathbf{V} = \text{var}(\mathbf{y}) = \mathbf{ZGZ}' + \mathbf{WFW}' + \mathbf{STS}' + \mathbf{R}$, donde $\mathbf{G} = \mathbf{gA} = \text{var}(\mathbf{u})$, la matriz de (co)varianzas genéticas ($\mathbf{gA} = \sigma_u^2 \mathbf{A}$), \mathbf{g} representa la varianza genética aditiva y \mathbf{A} es la matriz de relaciones genéticas aditivas entre todos los camarones en el archivo de pedigrí, $\mathbf{F} = \text{var}(\mathbf{f})$, la matriz de (co)varianzas de los efectos comunes de familia de hermanos ($\mathbf{F} = \sigma_f^2 \mathbf{I}$), $\mathbf{T} =$

$\text{var}(\mathbf{t})$, la matriz de (co)varianzas de los efectos de ambiente común de tanque de crecimiento ($\mathbf{T} = \sigma^2_t \mathbf{I}$), y $\mathbf{R} = \text{var}(\mathbf{e})$, la matriz de (co)varianzas de los residuos ($\mathbf{R} = \sigma^2_e \mathbf{I}$).

5.3.7.4. Análisis Bivariados.

Los componentes de covarianza se obtuvieron en 2006 y 2007 con modelos similares a los empleados en los análisis univariados. En el caso de los modelos anidados bivariados, suponiendo normalidad, la representación matricial del modelo SFT es:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zm} + \mathbf{Wd} + \mathbf{St} + \mathbf{e}$$

Donde \mathbf{y} es el vector de observaciones de P28D y L28D, \mathbf{b} es un vector de soluciones para los efectos fijos que fueron descritos para los modelos univariados, \mathbf{m} , \mathbf{d} y \mathbf{t} son vectores de efectos aleatorios desconocidos para los efectos de semental, hembra anidada en semental y efecto de tanque de crecimiento respectivamente, para P28D y L28D y \mathbf{e} es un vector de efectos aleatorios residuales. Las matrices \mathbf{X} , \mathbf{Z} , \mathbf{W} y \mathbf{S} son matrices de incidencia que relacionan los efectos correspondientes con los registros de producción. Suponiendo que $\mathbf{m} \sim N(0, \sigma^2_m \mathbf{I})$, $\mathbf{d} \sim N(0, \sigma^2_d \mathbf{I})$, $\mathbf{t} \sim N(0, \sigma^2_t \mathbf{I})$ y $\mathbf{e} \sim N(0, \sigma^2_e \mathbf{I})$ y que todas las covarianzas entre \mathbf{m} , \mathbf{d} , \mathbf{t} y \mathbf{e} son nulas, tenemos que:

$$\text{var} \begin{bmatrix} m_p \\ m_l \\ d_p \\ d_l \\ t_p \\ t_l \\ e_p \\ e_l \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} m_{pp}I & m_{pl}I & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ m_{lp}I & m_{ll}I & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_{pp}I & d_{pl}I & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_{lp}I & d_{ll}I & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & t_{pp}I & t_{pl}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & t_{lp}I & t_{ll}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{pp}I & e_{pl}I \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{lp}I & e_{ll}I \end{bmatrix}$$

Donde:

\mathbf{m}_{ij} representa los elementos de la matriz \mathbf{M} de (co)varianzas de los efectos de semental para P28D y L28D, \mathbf{d}_{ij} corresponde a los elementos de la matriz \mathbf{D} de (co)varianzas de los efectos de hembra anidada en semental para P28D y L28D, \mathbf{t}_{ij} son los elementos de matriz \mathbf{T} de

(co)varianzas de los efectos de tanque de crecimiento para P28D y L28D y \mathbf{e}_{ij} corresponde a los elementos de la matriz \mathbf{R} de (co)varianzas de los efectos residuales para P28D y L28D.

De tal forma que las ecuaciones de los modelos mixtos quedan expresadas de la siguiente manera:

$$\begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{m}} \\ \hat{\mathbf{d}} \\ \hat{\mathbf{t}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{Z} & \mathbf{X}'\mathbf{W} & \mathbf{X}'\mathbf{S} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{Z} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{M}^{-1} & \mathbf{Z}'\mathbf{W} & \mathbf{Z}'\mathbf{S} \\ \mathbf{W}'\mathbf{X} & \mathbf{W}'\mathbf{Z} & \mathbf{W}'\mathbf{W} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{D}^{-1} & \mathbf{W}'\mathbf{S} \\ \mathbf{S}'\mathbf{X} & \mathbf{S}'\mathbf{Z} & \mathbf{S}'\mathbf{W} & \mathbf{S}'\mathbf{S} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{T}^{-1} \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{y} \\ \mathbf{W}'\mathbf{y} \\ \mathbf{S}'\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

Donde, y en lo subsecuente, \otimes es el producto de Kronecker.

Para el análisis bivariado utilizando el modelo animal se analizaron los modelos animales descritos anteriormente, donde se consideran correlacionados los efectos aleatorios. Suponiendo normalidad, la representación matricial del modelo bivariado AFT es:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{W}\mathbf{f} + \mathbf{S}\mathbf{t} + \mathbf{e}$$

Donde \mathbf{y} representa el vector de observaciones (P28D y L28D), los vectores \mathbf{b} , \mathbf{u} , \mathbf{f} , \mathbf{t} y \mathbf{e} , así como las matrices \mathbf{X} , \mathbf{Z} , \mathbf{W} y \mathbf{S} son iguales a lo descrito para los modelos animales univariados. Se supuso que $\mathbf{u}_i \sim N(0, \mathbf{A}\sigma_u^2 = \mathbf{G})$, $\mathbf{f}_i \sim N(0, \mathbf{I}\sigma_f^2 = \mathbf{F})$, $\mathbf{t}_i \sim N(0, \mathbf{I}\sigma_t^2 = \mathbf{T})$, $\mathbf{e}_i \sim N(0, \mathbf{I}\sigma_e^2 = \mathbf{R})$ y que todas las covarianzas entre \mathbf{u} , \mathbf{f} , \mathbf{t} y \mathbf{e} son nulas, por lo tanto:

$$\text{var} \begin{bmatrix} u_p \\ u_l \\ f_p \\ f_l \\ t_p \\ t_l \\ e_p \\ e_l \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} g_{pp}A & g_{pl}A & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ g_{lp}A & g_{ll}A & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{pp}I & f_{pl}I & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{lp}I & f_{ll}I & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & t_{pp}I & t_{pl}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & t_{lp}I & t_{ll}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{pp}I & e_{pl}I \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{lp}I & e_{ll}I \end{bmatrix}$$

Donde g_{ij} representa los elementos de la matriz G , esto es, las (co)varianzas aditivas de P28D y L28D. A es la matriz de relaciones genéticas aditivas, en tanto que f_{ij} , t_{ij} y e_{ij} son los elementos de las matriz F , T y E que representan las (co) varianzas de efectos de comunes de hermanos, de tanque de crecimiento y de los efectos residuales, respectivamente de P28D y L28D. Las ecuaciones de los modelos mixtos quedan expresadas de la siguiente manera:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \\ \hat{f} \\ \hat{t} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W & X'S \\ Z'X & Z'Z + A^{-1} \otimes G^{-1} & Z'W & Z'S \\ W'X & W'Z & W'W + I \otimes F^{-1} & W'S \\ S'X & S'Z & S'W & S'S + I \otimes T^{-1} \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \\ S'y \end{bmatrix}$$

Las heredabilidades y proporciones de efectos comunes se estimaron igual que en los modelos univariados, en tanto que las correlaciones genéticas y de los efectos comunes se estimaron como la covarianza respectiva dividida entre el producto de las desviaciones estándar correspondientes.

5.3.7.5. Análisis multigeneracional.

Se realizaron análisis univariados para cada característica, con ambas metodologías utilizando toda la información de producción disponible a través de los años, considerando al año como efecto fijo, además de los efectos fijos mencionados anteriormente.

5.4. Resultados y discusión.

Los estadísticos descriptivos del peso y largo corporal, así como de la densidad a la cosecha se presentan en el Cuadro 5.2. Los componentes de varianza y los estimadores de heredabilidad (h^2), las proporciones de efectos comunes de hermanos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2) obtenidos con los modelos anidados para P28D se muestran en el Cuadro 5.3 y para L28D en el Cuadro 5.4. En tanto que los componentes de varianza y los estimadores de h^2 , f^2 y t^2 para peso y largo corporal con los modelos animales se presentan en los Cuadros 5.5 y 5.6, respectivamente.

Cuadro 5.2.

Estadística descriptiva de largo y peso corporal (directo y transformado a raíz cuadrada del peso) y densidad a la cosecha en *P. vannamei* para los años 2005 a 2008.

Característica / Año	N	Media	DS	CV	Min.	Max.
Largo Corporal (cm)						
2006	5,520	1.41	0.31	22.19	0.40	2.60
2007	11,260	1.38	0.30	22.46	0.50	2.50
Peso corporal (mg)						
2006	5,520	24.16	16.34	67.63	0.60	151.00
2007	11,260	27.41	17.08	63.77	0.10	138.40
2008	23,560	27.57	15.21	55.16	0.50	115.60
Raíz cuadrada de peso corporal (mg^{1/2})						
2006	5,520	4.64	1.61	34.70	0.77	12.28
2007	11,260	4.98	1.62	32.53	0.32	11.61
2008	23,560	5.04	1.44	28.72	0.71	10.75
Densidad a la cosecha						
	Tanques					
2006	552	16.41	7.63	46.49	2.00	38.80
2007	563	17.16	7.77	45.28	2.28	53.91
2008	589	26.31	12.59	47.84	5.30	137.70

N: número de observaciones DS: desviación estándar, CV: coeficiente de variación. Min.: valor mínimo, Max.: valor máximo

Con la idea de tener mejores estimaciones de los componentes de varianza genéticos y ambientales se utilizaron réplicas de tanques de crecimiento de cada familia, lo que teóricamente podría permitir una mejor separación de estos efectos. (Willham, 1980; Lutz, 2001). Sin embargo, al comparar los resultados de los modelos anidados con los modelos animales fue posible detectar que no hubo una adecuada separación de los efectos de tanque y de familia de hermanos.

Se utilizaron diversos enfoques para distinguir las relaciones existentes entre los relacionados con las características de crecimiento temprano en el camarón. El uso de los modelos anidados permitió detectar la existencia de factores de confusión entre los efectos comunes de

Cuadro 5.3.

Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para peso corporal a los 28 días post-eclosión (P28D) en los años 2006 a 2008 estimados a partir de 3 modelos anidados.

	σ^2_S (e.e.)	$\sigma^2_{D(S)}$ (e.e.)	σ^2_T (e.e.)	σ^2_R (e.e.)	σ^2_P (e.e.)	h^2_S (e.e.)	h^2_{SD} (e.e.)	f^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	LV
2006										
SF	0.406(0.108)	0.404(0.076)		1.626(0.031)	2.43(0.10)	0.66(0.15)	0.66(0.06)	-0.004(0.06)		-4372.60
ST	0.554(0.096)		0.428(0.039)	1.434(0.028)	2.42(0.10)	0.92(0.13)			0.18(0.02)	-4253.18
SFT	0.371(0.103)	0.290(0.074)	0.296(0.033)	1.434(0.028)	2.40(0.10)	0.62(0.15)	0.55(0.06)	-0.034(0.06)	0.12(0.01)	-4233.04
2007										
SF	0.291(0.064)	0.188(0.041)		2.125(0.028)	2.60(0.06)	0.45(0.09)	0.37(0.04)	-0.039(0.03)		-10135.8
ST	0.258(0.055)		0.599(0.047)	1.728(0.023)	2.58(0.06)	0.40(0.08)			0.23(0.02)	-9367.94
SFT	0.258(0.055)	0.72 ⁻⁹ (0.99 ⁻¹¹) \ddagger	0.598(0.047)	1.728(0.023)	2.58(0.06)	0.40(0.08)	0.20(0.03)	-0.100(0.01)	0.23(0.02)	-9367.94
2008										
SF	0.162(0.033)	0.248(0.032)		1.612(0.014)	1.93(0.04)	0.33(0.07)	0.42(0.03)	0.04(0.03)		-7178.47
ST	0.122(0.029)		0.408(0.031)	1.329(0.012)	1.86(0.03)	0.26(0.06)			0.22(0.01)	-5965.18
SFT	0.110(0.036)	0.025(0.036)	0.394(0.035)	1.329(0.012)	1.86(0.04)	0.23(0.07)	0.15(0.04)	-0.05(0.03)	0.21(0.02)	-5965.15

h^2_S : h^2 partir del semental, h^2_{SD} : h^2 a partir de ambos progenitores, \ddagger = estimado en el límite del espacio parametral, σ^2_S : varianza de semental, $\sigma^2_{D(S)}$:

varianza de madre anidada en semental, σ^2_T : varianza de efecto común de tanque de crecimiento, σ^2_R : varianza residual, σ^2_P : varianza fenotípica, (e.e.) = error estándar.

Cuadro 5.4.

Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para largo corporal a los 28 días (L28D) post-eclosión 2006 y 2007 estimados a partir de 3 modelos anidados.

	σ^2_S (e.e.)	$\sigma^2_{D(S)}$ (e.e.)	σ^2_T (e.e.)	σ^2_R (e.e.)	σ^2_P (e.e.)	h^2_S (e.e.)	h^2_{SD} (e.e.)	f^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	LV
2006										
SF	0.017(0.004)	0.013(0.002)		0.061(0.001)	0.09(0.004)	0.71(0.16)	0.56(0.06)	-0.04 (0.06)		4639.69
ST	0.022(0.004)		0.016(0.001)	0.054(0.001)	0.09(0.004)	0.96(0.13)			0.17(0.02)	4774.73
SFT	0.016(0.004)	0.009(0.003)	0.016(0.001)	0.054(0.001)	0.09(0.004)	0.71(0.15)	0.61(0.07)	-0.07(0.06)	0.13(0.01)	4790.62
2007										
SF	0.009(0.002)	0.006(0.001)		0.074(0.0010)	0.09(0.002)	0.40(0.08)	0.34(0.04)	-0.03 (0.03)		8765.41
ST	0.008(0.002)		0.019(0.001)	0.062(0.0008)	0.09(0.002)	0.38(0.07)			0.21(0.01)	9421.35
SFT	0.008(0.002)	$0.5^{-10}(0.63^{-12})\ddagger$	0.019(0.001)	0.062(0.0008)	0.09(0.002)	0.38(0.07)	0.19(0.03)	-0.09 (0.02)	0.21(0.01)	9421.35

h^2_S : h^2 partir del semental, h^2_{SD} : h^2 a partir de ambos progenitores, \ddagger = estimado en el límite del espacio parametral, σ^2_S : varianza de semental, $\sigma^2_{D(S)}$: varianza de madre anidada en semental, σ^2_T : varianza de efecto común de tanque de crecimiento, σ^2_R : varianza residual, σ^2_P : varianza fenotípica, (e.e.) = error estándar.

Cuadro 5.5.

Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para peso corporal a los 28 días de edad (P28D) de 2006 a 2008 estimados a partir de 3 modelos animales.

Modelo	σ^2_A (e.e.)	σ^2_F (e.e.)	σ^2_T (e.e.)	σ^2_R (e.e.)	σ^2_P (e.e.)	h^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	LV
2006									
AF	1.359(0.407)	0.279(0.127)		0.947(0.206)	2.58(0.13)	0.53(0.14)	0.11(0.05)		-4378.91
AT	1.774(0.252)		0.300(0.034)	0.548(0.129)	2.62(0.13)	0.68(0.07)		0.11(0.01)	-4238.82
AFT	1.191(0.396)	0.183(0.126)	0.296(0.033)	0.839(0.199)	2.51(0.12)	0.47(0.14)	0.07(0.05)	0.12(0.01)	-4237.90
2007									
AF	0.573(0.240)	0.250(0.084)		1.840(0.123)	2.66(0.07)	0.21(0.08)	0.09(0.03)		-10145.7
AT	0.592(0.141)		0.617(0.051)	1.433(0.074)	2.64(0.07)	0.22(0.05)		0.23(0.01)	-9376.95
AFT	0.271(0.204)	0.119(0.087)	0.612(0.052)	1.593(0.104)	2.60(0.07)	0.10(0.07)	0.04(0.03)	0.23(0.02)	-9376.65
2008									
AF	0.558(0.132)	0.188(0.042)		1.245(0.067)	1.99(0.05)	0.28(0.06)	0.09(0.02)		-17176.70
AT	0.290(0.079)		0.402(0.033)	1.185(0.041)	1.88(0.04)	0.15(0.04)		0.21(0.01)	-15963.23
AFT	0.279(0.108)	0.005(0.043)	0.400(0.035)	1.191(0.055)	1.88(0.04)	0.15(0.06)	0.003(0.02)	0.21(0.02)	-15963.23

σ^2_A : varianza aditiva, σ^2_F : varianza de efecto común de familia, σ^2_T : varianza de efecto común de tanque de crecimiento, σ^2_R : varianza residual y σ^2_P : varianza fenotípica, (e.e.) = error estándar, LV = logaritmo de verosimilitud.

Cuadro 5.6.

Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para largo corporal a los 28 días de edad (L28D) 2006 y 2007 estimados a partir de 3 modelos animales.

Modelo	σ_A^2 (e.e.)	σ_F^2 (e.e.)	σ_T^2 (e.e.)	σ_R^2 (e.e.)	σ_P^2 (e.e.)	h^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	LV
2006									
AF	0.059(0.016)	0.008(0.0048)		0.032(0.0083)	0.10(0.005)	0.59(0.14)	0.09(0.05)		4632.59
AT	0.068(0.009)		0.012(0.0013)	0.020(0.0047)	0.10(0.005)	0.68(0.06)		0.12(0.01)	4783.37
AFT	0.052(0.016)	0.005(0.0047)	0.012(0.0013)	0.027(0.0080)	0.10(0.005)	0.54(0.14)	0.05(0.05)	0.12(0.01)	4783.83
2007									
AF	0.021(0.0079)	0.007(0.0026)		0.063(0.0040)	0.09(0.002)	0.22(0.08)	0.08(0.03)		8765.41
AT	0.020(0.0046)		0.019(0.0016)	0.052(0.0024)	0.09(0.002)	0.22(0.04)		0.21(0.02)	9421.35
AFT	0.006(0.0059)	0.005(0.0026)	0.019(0.0016)	0.058(0.0030)	0.09(0.002)	0.07(0.07)	0.05(0.03)	0.21(0.01)	9421.35

σ_A^2 : varianza aditiva, σ_F^2 : varianza de efecto común de familia, σ_T^2 : varianza de efecto común de tanque de crecimiento, σ_R^2 : varianza residual y σ_P^2 : varianza fenotípica, (e.e.) = error estándar, LV = logaritmo de verosimilitud.

familia de hermanos y de tanque. Al estimar los componentes de varianza correspondientes al semental y a la madre anidada en semental, sin considerar el efecto de t (modelos SF) y con base en los intervalos de confianza contruidos usando su error estándar, se observó que ambas varianzas no difirieron ($P < 0.05$) además de que el estimador de f^2 no fue significativo (diferente de cero) en ningún caso. Sin embargo, al incluir el efecto de t , la varianza de madre anidada en semental se redujo de forma importante, siendo en la mayoría de los casos no diferente de cero, lo que indicó una confusión de los efectos de tanque y de madre anidada en semental. Lo anterior pudo estar relacionado con los cambios de los estimadores de heredabilidad en los modelos animales AT y AFT.

Esta situación donde el componente de varianza de madres es menor que la de semental también fue reportada por Kettunen *et al.* (2007), quienes sugieren que ambos efectos están confundidos debido a la estructura familiar, lo que produce inadecuada estimación de los componentes de varianza. Castillo-Juárez *et al.* (2007) mencionan que las estructuras de población donde existe un reducido número de hembras por macho, no permite una adecuada estimación de componentes de varianza.

Cuando se excluyó la densidad a la cosecha en los análisis de 2006 y 2007, no se detectaron cambios significativos en la estimación de los parámetros poblacionales, sin embargo en 2008, si existieron modificaciones importantes, principalmente en h^2 y f^2 (Cuadro 5.7), este cambio es un indicador de que el manejo de la densidad es uno de los factores que afecta las diferencias entre familias.

5.4.1. Efecto común de familia de hermanos completos (Análisis univariados).

Los estimadores de f^2 de los modelos anidados fueron en general negativos y no significativos ($P > 0.05$) lo cual puede atribuirse a la replicación de cada familia en diversos tanques de crecimiento, que pudo haber producido una disminución de los efectos comunes de familia. En tanto que, basados en sus errores estándar, los valores de f^2 estimados con el modelo animal AF (0.08 a 0.11) fueron significativos, con excepción del estimado para largo corporal de los ciclos 2005 y 2006, en tanto que f^2 en ninguno de los modelos AFT fue diferente de

1 Cuadro 5.7.

2 Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), para
 3 peso corporal a los 28 días de edad (P28D) de 2006 a 2008 estimados a partir de 3 modelos animales, sin considerar el efecto de densidad a
 4 la cosecha.

Modelo	σ^2_A (e.e.)	σ^2_F (e.e.)	σ^2_T (e.e.)	σ^2_R (e.e.)	σ^2_P (e.e.)	h^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	LV
2006									
AF	1.411(0.449)	0.380(0.147)		0.931(0.226)	2.273(0.144)	0.52(0.15)	0.14(0.06)		-4401.53
AT	2.204(0.298)		0.310(0.0034)	0.333(0.151)	2.848(0.149)	0.77(0.07)		0.11(0.01)	-4253.30
AFT	1.231(0.449)	0.299(0.150)	0.306(0.033)	0.819(0.226)	2.657(0.139)	0.46(0.15)	0.11(0.06)	0.11(0.01)	-4252.30
2007									
AF	0.503(0.224)	0.276(0.082)		1.878(0.115)	2.658(0.072)	0.19(0.08)	0.10(0.03)		-10144.8
AT	0.596(0.141)		0.619(0.051)	1.431(0.074)	2.646(0.075)	0.22(0.05)		0.23(0.02)	-9373.30
AFT	0.189(0.184)	0.154(0.084)	0.612(0.051)	1.633(0.094)	2.589(0.067)	0.07(0.07)	0.06(0.03)	0.24(0.02)	-9372.71
2008									
AF	0.973(0.212)	0.301(0.065)		1.059(0.106)	2.330(0.080)	0.41(0.08)	0.13(0.03)		-17386.94
AT	0.796(0.149)		0.470(0.040)	0.936(0.074)	2.204(0.069)	0.36(0.06)		0.21(0.02)	-16048.01
AFT	0.414(0.161)	0.155(0.064)	0.441(0.039)	1.125(0.080)	2.136(0.061)	0.19(0.07)	0.07(0.03)	0.21(0.02)	-16045.14

5 σ^2_A : varianza aditiva, σ^2_F : varianza de efecto común de familia, σ^2_T : varianza de efecto común de tanque de crecimiento, σ^2_R : varianza residual, σ^2_P :

6 varianza fenotípica, (e.e.) = error estándar, LV = logaritmo de verosimilitud.

cero (Cuadros 5.5 y 5.6). El cambio de los valores de f^2 en presencia de t en los modelos animales pudo deberse a que los efectos de f y t no son en realidad independientes.

En el año 2008 cuando no se incluyó el efecto de densidad en el modelo no hubo diferencia significativa entre los modelos AT y AFT, sin embargo el valor de f^2 del modelo AFT fue diferente de cero y hubo una disminución del valor de heredabilidad. Efecto consistente con los resultados de Gitterle *et al.* (2005a) y Castillo-Juárez *et al.* (2007) observados para peso corporal en edades posteriores.

En general los valores estimados de f^2 difirieron de forma importante de lo señalado por Benzie *et al.* (1997) y Pérez-Rostro *et al.* (1999) quienes mencionan que los efectos comunes de familia tienen un efecto importante en la variabilidad del crecimiento en etapas tempranas. Sin embargo, en sus estudios las estimaciones fueron realizadas a partir de familias de hermanos creciendo en condiciones de ambiente común, lo que implica una confusión de los efectos de ambiente común de familia con los efectos de tanque de crecimiento (Kinghorn, 1983).

5.4.2. Efecto de tanque (Análisis univariados).

Los estimadores de t^2 de de los modelos AT y AFT fueron similares dentro de año en todos los casos, en tanto que con los modelos anidados, con excepción del año 2006, también produjeron estimadores de t^2 similares con los modelos ST y SFT. Los valores de t^2 estimados con ambas métodos fueron similares entre sí y no presentaron diferencias dentro de año (Cuadros 5.3 al 5.6).

En 2006 la ubicación continua de los tanques de cada familia en la misma zona del larvario, y la siembra de las réplicas de familias en tanques de un mismo color pudo haber reducido las diferencias entre los tanques dentro de familia y magnificado las diferencias entre familias. Por otra parte, en 2007 y 2008 los valores de t^2 fueron similares y no se vieron afectados por la estimación conjunta de f^2 . En estos años, todos los tanques fueron blancos y las réplicas de cada familia se ubicaron en zonas diferentes de larvario, lo que pudo aumentar las diferencias entre tanques dentro de familia.

La importancia del efecto de ambiente de tanque de crecimiento en edades tempranas en especies acuícolas ha sido discutida por diversos investigadores (Winkelman y Peterson 1994a; Benzie *et al.*, 1997; Herbinger *et al.*, 1999; Pérez-Rostro *et al.*, 1999; Martínez-Cárdenas y Purser, 2007). De igual manera, otros autores han destacado la importancia de crecer a los grupos de hermanos en diferentes tanques, para evitar la confusión de los efectos genéticos y de ambiente común materno con los efectos de tanque de crecimiento (Bailey y Loudenslager, 1986; Gjerde *et al.*, 2004; Kjøglum *et al.*, 2005).

5.4.3. Heredabilidad (Análisis univariados).

En términos generales, las heredabilidades estimadas con los modelos anidados fueron superiores a las estimadas con los modelos animales, sin embargo estas diferencias fueron menores cuando en la estimación de las mismas se utilizaron los componentes de varianza de ambos progenitores. En el año 2008 la h^2_{SD} y la h^2 del modelo animal para P28D de los modelos SFT y AFT tuvieron el esencialmente el mismo valor.

En los años 2005 y 2006, donde las réplicas de las familias estuvieron colocadas de forma consecutiva, se observó que los valores de heredabilidad en los modelos que incluyeron t (Modelos ST y AT) fueron mayores que los otros modelos correspondientes a esos años (0.53 a 0.96). Este rango de valores altos pudo tener relación con la creación de microclimas para cada familia, generando una confusión entre efectos ambientales y efectos genéticos aditivos, magnificando las diferencias entre familias y sobrestimando la heredabilidad.

En el año 2007, donde las réplicas de cada familia estuvieron separadas entre sí, no hubo diferencias entre los modelos ST y SFT ($P > 0.05$) y los estimadores de heredabilidad de ambos modelos fueron esencialmente iguales cuando se utilizó sólo el componente de semental para estimarla. En tanto que los modelos AT y AFT tampoco fueron estadísticamente diferentes entre sí ($P > 0.05$). Sin embargo, las h^2 estimadas con el modelo AFT no fueron estadísticamente diferentes de cero. El ajuste de densidad diferenciado en la etapa de mysis 3 pudo causar una fase de crecimiento compensatorio de diferente magnitud en cada familia

(Rose *et al.*, 2001; Pérez-Rostro e Ibarra 2003a) y con ello una confusión entre los efectos incluidos en el modelo.

En 2008, la inclusión del efecto de densidad en el modelo tuvo efectos importantes en la estimación de la heredabilidad. Cuando los modelos AT y AFT incluyeron el efecto de densidad las heredabilidades fueron iguales, sin embargo cuando no se consideró este efecto estos estimadores cambiaron de forma importante, siendo menor la heredabilidad del modelo AFT. En tanto las h^2_{SD} del modelo SFT con y sin el efecto de densidad difirieron de forma importante, siendo superior la h^2_{SD} cuando no se incluyó este efecto en el modelo. Lo anterior sugiere que los factores relacionados a la densidad pueden causar sesgos importantes en la estimación de los parámetros genéticos, efecto que ha sido encontrado en otras especies acuícolas (Bagley *et al.*, 1994; Gall y Bakar, 1999).

Los estimadores de heredabilidad de P28D y L28D cambiaron a través de los años, independientemente de la metodología empleada para su estimación. Estos cambios podrían estar asociados principalmente a las diversas modificaciones en el manejo zootécnico, que estuvieron relacionadas de manera importante con los cambios de densidad y la separación de microclimas dentro de familias (Bagley *et al.*, 1994), más que como un resultado de los procesos de selección.

En otros estudios de estimación de parámetros genéticos en *P. vannamei* se ha observado una alta heterogeneidad en cuanto a valores de heredabilidad para las características de crecimiento. Castillo-Juárez *et al.* (2007) encontraron que la h^2 de peso a los 130 días varió de 0 a 0.35 entre diferentes ambientes de engorda, en tanto que en los estimadores de heredabilidad obtenidos por Gitterle *et al.* (2005a) se encontraron en un rango de 0.01 a 0.54 en evaluaciones en diferentes granjas en Colombia. Esto puede ser considerado una forma de interacción genotipo por ambiente (Montaldo, 2001).

Son escasos los trabajos en *P. vannamei* que estiman parámetros genéticos de características de crecimiento en post larvas. Pérez-Rostro *et al.* (1999) observaron valores de heredabilidad estimados a partir de modelos de análisis de varianza para peso corporal de PL 15 (peso a los 25 días post eclosión) similares a los obtenidos en este estudio con los modelos SF de 2006

para P28D. Aunque dichos autores también estimaron en algunos casos valores superiores a 1, lo que reveló problemas metodológicos (modelos empleados, estructura de datos, tamaño de la población).

5.4.4. Análisis bivariado.

En los análisis bivariados de P28D y L28D de los años 2006 y 2007 los valores de h^2 , f^2 y t^2 para ambas características fueron consistentes con respecto a los análisis univariados. Las correlaciones fenotípicas, genéticas, de efecto de ambiente común de familia y de ambiente común de tanque entre P28D y L28D fueron superiores a 0.96 en todos los casos (Cuadros 5.8 y 5.9), tanto con los modelos anidados como con los modelos animales. Las correlaciones genéticas, de ambiente común de familia y de tanque de crecimiento entre L28D y P28D fueron mayores a 0.95 en los años 2006 y 2007. Ello indica que los genes y los factores ambientales de ambas variables están fuertemente ligados y que dichas características pueden ser utilizadas de manera indistinta en un programa de selección. Las correlaciones genéticas y fenotípicas en ambos años son superiores a las estimadas por Pérez-Rostro e Ibarra (2003b) para 21 semanas de edad. Debido a que la estimación de la correlación genética entre L28D y P28D en los años 2006 y 2007 fue alta, en 2008 se decidió dejar de utilizar el L28D, ya que la medición de esta variable representaba mayores dificultades operativas en la unidad de producción.

5.4.5. Análisis multigeneracional.

Para L28D la estimación de f^2 con los modelos anidados y el uso del componente de semental fue negativa en todos los casos, excepto con el modelo SF, aunque no fue significativamente diferente de cero (Cuadro 5.10). Estos resultados fueron, en general, consistentes con las estimaciones anuales. Con los modelos animales, el estimador de f^2 fue significativo en todos los casos con y sin efecto de t^2 (Cuadro 5.9). Estos resultados que coincidieron con los modelos AF anuales, pero difirieron de los modelos anuales AFT, donde el efecto de f^2 no fue significativo en ningún caso ($P > 0.05$). En tanto que las estimaciones de t^2 con los modelos anidados y animales fueron consistentes entre sí y similares a las obtenidas en los años 2007 y 2008.

Cuadro 5.8.

(Co)varianzas y correlaciones genéticas aditivas, de ambiente común de familia de hermanos y de ambiente común de tanque de crecimiento entre P28D y L28D en los años 2006 y 2007 usando modelos anidados.

Modelo	σ_A (e.e.)	σ_F (e.e.)	σ_T (e.e.)	r_A (e.e.)	r_F (e.e.)	r_T (e.e.)
2006						
SF	0.081(0.020)	0.075(0.014)		0.99(0.003)	0.99(0.002)	
ST	0.109(0.019)		0.082(0.007)	0.99(0.002)		0.99(0.002)
SFT	0.074(0.019)	0.054(0.014)	0.057(0.006)	0.99(0.004)	0.99(0.003)	0.98(0.003)
2007						
SF	0.050(0.011)	0.033(0.007)		0.99(0.003)	0.96(0.009)	
ST	0.045(0.009)		0.103(0.008)	0.99(0.003)		0.97(0.003)
SFT	0.045(0.0) ‡	0.5 ⁻⁵ (0.0) ‡	0.103(0.0) ‡	0.99(0.0) ‡	0.99(0.0) ‡	0.97(0.0) ‡

σ_A : covarianza aditiva, σ_F : covarianza de efectos comunes de familia de hermanos, σ_T : covarianza de efectos comunes de ambiente de tanque de crecimiento, r_A : correlación genética, r_F : de efectos comunes de familia de hermanos, r_T : de efectos comunes de tanque de crecimiento, (e.e.): error estándar, ‡= estimado en el límite del espacio parametral

Cuadro 5.9.

(Co)varianzas y correlaciones genéticas aditivas, de ambiente común de familia de hermanos y de ambiente común de tanque de crecimiento entre P28D y L28D en los años 2006 y 2007 usando modelos animales.

Modelo	σ_A (e.e.)	σ_F (e.e.)	σ_T (e.e.)	r_A (e.e.)	r_F (e.e.)	r_T (e.e.)
2006						
AF	0.306(0.048)	0.043(0.0) ‡		0.99(0.001)	0.99(0.0) ‡	
AT	0.350(0.050)		0.058(0.006)	0.99(0.001)		0.98(0.003)
AFT	0.269(0.046)	0.026(0.0) ‡	0.057(0.006)	0.99(0.001)	0.99(0.0) ‡	0.98(0.003)
2007						
AF	0.113(0.042)	0.039(0.014)		0.99(0.004)	0.97(0.009)	
AT	0.108(0.025)		0.106(0.009)	0.99(0.002)		0.97(0.003)
AFT	0.072(0.0) ‡	0.011(0.0) ‡	0.105(0.01)	0.99(0.0) ‡	0.99(0.0) ‡	0.97(0.002)

σ_A : covarianza aditiva, σ_F : covarianza de efectos comunes de familia de hermanos, σ_T : covarianza de efectos comunes de ambiente de tanque de crecimiento, r_A : correlación genética, r_F : de efectos comunes de familia de hermanos, r_T : de efectos comunes de tanque de crecimiento, (e.e.): error estándar, ‡= estimado en el límite del espacio parametral

Cuadro 5.10.

Heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) y de tanque de crecimiento (t^2), estimados con información multigeneracional para L28D de los años 2006 y 2007 y para P28D de los años 2006 a 2008 utilizando 3 modelos anidados y 3 modelos animales.

Modelos	L28D (2006-2007)				P28D (2006-2008)			
	h^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	LV	h^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	LV
Anidados								
SF	0.54 (0.08)	-0.02 (0.03)		3373.74	0.41 (0.06)	0.03 (0.03)		-31928.06
ST	0.67 (0.07)		0.19 (0.01)	4180.44	0.52 (0.05)		0.22 (0.01)	-29750.15
SFT	0.52 (0.08)	-0.08 (0.03)	0.17 (0.01)	4190.43	0.41 (0.06)	-0.05 (0.02)	0.20 (0.01)	-29740.87
Animales								
AF	0.30 (0.07)	0.14 (0.02)		13339.75	0.31 (0.05)	0.13 (0.02)		-31958.93
AT	0.49 (0.04)		0.17 (0.01)	14153.16	0.39 (0.04)		0.20 (0.01)	-29773.68
AFT	0.16 (0.07)	0.11 (0.03)	0.17 (0.01)	14160.47	0.12 (0.04)	0.09 (0.02)	0.20 (0.01)	-29758.87

LV = logaritmo de verosimilitud, (e.e.) = error estándar.

Los estimadores multigeneracionales de h^2 de los modelos anidados SF y SFT fueron similares entre sí, en tanto que las del modelo ST fueron mayores, lo mismo para peso que para largo corporal. Con el modelo animal las h^2 de los modelos AT fueron mayores con respecto a los otros dos modelos (0.40 para P28D y 0.51 para L28D) y el modelo AFT produjo heredabilidades más bajas (0.16 para L28D y 0.13 para P28D).

Aunque en general a partir de un conjunto de datos con información de varias generaciones se esperarían estimadores más precisos de heredabilidad, los valores obtenidos en el análisis multigeneracional deben tomarse con reserva debido a que las diferentes condiciones de manejo de los tanques a través de los años provocaron inconsistencias en los estimadores de los parámetros de cada año.

Cabe señalar que las condiciones experimentales cambiaron cada año con la intención de crear mejores condiciones para la evaluación genética. Esto tuvo un efecto sobre las estimaciones de los parámetros genéticos, principalmente relacionados con factores aleatorios más que con efectos sistemáticos. Por esta razón se consideró que fue en 2008 donde posiblemente se consiguieron las condiciones operativas con mayor control dentro de los procedimientos del núcleo genético de la unidad de producción.

5.5. Conclusiones.

El peso y el largo corporal en etapas temprana tienen valores de heredabilidad intermedios y pueden de ser incluidos de manera indistinta en los programas de mejoramiento genético de *P. vannamei*. Sin embargo es fundamental conocer cuál es la correlación genética de estas características con otras de importancia en la industria del camarón.

Es importante incluir los efectos de ambiente común (de familia y de tanque de crecimiento) en los modelos y análisis para evitar sesgos en la estimación de la heredabilidad. El uso de varias réplicas de tanques de crecimiento por familia permitió obtener mejores estimaciones de los componentes genéticos aditivos en algunos años; sin embargo esta replicación, en general, no permitió separar los efectos de familia de hermanos y de tanque de crecimiento.

La reducción observada en la varianza de hembra en comparación con la de semental podría estar asociada a la estructura de datos, efectos de densidad, prácticas de manejo, efectos de competencia o efectos de interacción genotipo-ambiente, que pueden causar confusión en la estimación de los efectos genéticos en las etapas tempranas en camarón.

5.6. Literatura citada.

Argue, B.J., Arce, S.M., Lotz, J.M., Moss, S.M., 2002. Selective breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus. *Aquaculture* 204, 447-460.

Bagley, M.J., Bentley, B., Gall, G.A.E, 1994. A genetic evaluation of the influence of stocking density on the early growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 121, 313-326.

Bailey, J.K., Loudenslager, E.J., 1986. Genetic and environmental components of variation for growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 57, 125-132.

Benzie, J.A.H., 1995. Heritability estimated for size in the giant tiger prawn (*Penaeus monodon*). *Aquaculture* 137, 281.

Benzie, J.A.H., Kenway, M., Trott, L., 1997. Estimates for the heritability of size in juvenile (*Penaeus monodon*) prawns from half-sib matings. *Aquaculture* 152, 49-53.

Castillo-Juárez, H., Quintana, C.J.C., Campos-Montes, G.R., Cabrera, V.C., Martínez, O.A., Montaldo, H.H, 2007. Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*), from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models. *Aquaculture* 273, 42-49.

Falconer D.S., Mackay, T., 1996. Introduction to quantitative genetics, third ed. Longman Scientific & Technical. New York.

Gall, G.A.E., Bakar, Y., 1999. Stocking density and tank size in the design of breed improvement programs for body size of tilapia. *Aquaculture* 173, 197-205.

Gilmour, A.R., Gogel, B.J., Cullis, B.R., Welham, S.J., Thompson, R., 2002. ASReml User Guide. Release 1.0. VSN International Ltd, U.K.

Gitterle, T., Rye, M., Saltec, R., Cock, J., Johansen, H., Lozano, C., Suárez, J., Gjerded, B., 2005. Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) under standard commercial conditions. *Aquaculture* 243, 83-92.

Gjerde, B., Terjesen, B.F., Barr, Y., Lein, I., Thorland, I., 2004. Genetic variation for juvenile growth and survival in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquaculture* 236, 167-177.

Herbinger, C.M., O'Reilly, P.T, Doyle, R.W., Wright, J.M., O'Flynn, F., 1999. Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks. *Aquaculture* 173, 105-116.

Hetzel, D.J.S., Crocos, P.J., Davis G.P., Moore, S.S., Preston, N.C., 2000. Response to selection and heritability for growth in the Kuruma prawn, *Penaeus japonicus*. *Aquaculture* 181, 215-223.

Kettunen, A., Serenius, T., Fjalestad, T.K., 2007. Three statistical approaches for genetic analysis of disease resistance to vibriosis in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *J. Anim. Sci.* 85, 305-313.

Kinghorn, B.P., 1983. A review of quantitative genetics in fish breeding. *Aquaculture* 31, 283-304.

Kjøglum, S., Grimholt, U., Larsen, S., 2005. Non-MHC genetic and tank effects influence disease challenge tests in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 250, 102-109.

Lutz, C.G., 2001. Practical genetics for aquaculture. Blackwell Science Ltd. Oxford.

Maniatis, N., Pollott, G.E., 2003. The impact of data structure on genetic (co)variance components of early growth in sheep, estimated using an animal model with maternal effects. *J. Anim. Sci.* 81, 101-108.

Martínez, V., Kaune A., Mäntysaari, E., Mäki-Tanila, A., 2006. The use of alternative breeding schemes to enhance genetic improvement in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): I. One-stage selection. *Aquaculture* 254, 182-194.

Martínez, V., Neira, R., Gall, G.A.E, 1999. Estimation of genetic parameters from pedigreed populations: lessons from analysis of alevin weight populations in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture* 180, 223-236.

Martinez-Cardenas, L., Purser, G.J., 2007. Effect of tank colour on Artemia ingestion, growth and survival in cultured early juvenile pot-bellied seahorses (*Hippocampus abdominalis*). *Aquaculture* 264, 92-100.

Montaldo, H.H., 2001. Genotype by environment interactions in livestock breeding programs: A review. *Interciencia* 26, 229-235.

Pérez-Rostro, C., Ibarra A.M., 2003a. Quantitative genetic parameter estimates for size and growth rate traits in Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone 1931) when reared indoors. *Aquac. Res.* 34, 543-553.

Pérez-Rostro, C., 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. *Aquac. Res.* 34, 1079-1085.

Pérez-Rostro, C., Ramírez, J.L., Ibarra, A.M., 1999. Maternal and cage effects on genetic parameter estimation for pacific whit shrimp (*Penaeus vannamei*) Boone. *Aquac. Res.* 30, 681-693.

Rose, K.A., Cowman, J.H., Winemiller, K.O., Myers, R.A., Hilborn, R., 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* 2, 293-327.

Solanes, F.X, Grandinson, K., Rydhmer, L., Stern, S., Anderson, K., Lundeheim, N., 2004. Direct and maternal influences on the early growth fattening performance, and carcass traits of pigs. *Livest. Prod. Sci.* 88, 199-212.

Van Vleck, D., 1993. Selection index and introduction to mixed model methods. CRC Press Inc. Nebraska.

Willham, R.L., 1980. Problems in estimating maternal effects. *Livest. Prod. Sci.* 7, 405-418.

Winkelman, A.M., Peterson, R.G., 1994. Heritabilities, dominance variation, common environmental effects and genotype by environment interactions for weight and length in chinook salmon. *Aquaculture* 125, 17-30.

6. Estudio 2.

Estimación de componentes de (co)varianza e interacción genotipo-ambiente para peso corporal de camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) a los 130 días post-eclosión, en dos densidades comerciales.

6.1. Introducción.

Dentro de un programa de mejoramiento genético es importante definir los objetivos y criterios de selección de manera adecuada, respondiendo a los requerimientos del sector productivo (Olsen *et al.*, 2000). En el caso del camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*), las características de crecimiento y supervivencia determinan de manera importante la rentabilidad de las unidades de producción. Dado que el peso en edad comercial (talla) establece el precio del producto en el mercado, éste debe ser considerado en los programas de selección, por lo que es indispensable la estimación de componentes de varianza del peso en edades comerciales

Existen diversos trabajos en esta especie donde se ha estimado la heredabilidad (h^2) para peso en edades comerciales (entre 16-25 semanas post eclosión). Pérez-Rostro e Ibarra (2003a,b) estimaron la heredabilidad para peso corporal a las 17 semanas de edad como 0.20, en tanto que Gitterle *et al.* (2005b) calcularon la heredabilidad como 0.06 y 0.45 para peso corporal a las 23 semanas post-eclosión en dos líneas diferentes, y Castillo-Juárez *et al.* (2007) estimaron la heredabilidad en diferentes condiciones de manejo como 0.49 a los 130 días post-eclosión.

En acuicultura, debido a las condiciones de manejo, las familias de hermanos permanecen separadas hasta que pueden ser marcadas. Ello acentúa los efectos comunes de familia (f^2). Aunque éstos tienden a desaparecer al aumentar la edad, deben de ser considerados en la modelación para la estimación de parámetros genéticos. Su omisión puede provocar sobrestimación de la heredabilidad (Robison, 1981; Martínez *et al.*, 1999; Castillo-Juárez *et al.*, 2007).

Hay que destacar la importancia de que las evaluaciones genéticas se realicen en condiciones ambientales similares a las que prevalecerán donde se desempeñaran los descendientes de los animales seleccionados. Esto es así porque las condiciones de manejo pueden hacer variar la expresión genética aditiva (i.e., interacción genotipo-ambiente (IGA)), produciendo respuestas a la selección que dependen del ambiente (Chow y Sandifer, 1991; Montaldo, 2001). Entre los principales factores que determinan las diferencias de manejo en las granjas camaroneras está la densidad de siembra, la cual es un factor que influye en el crecimiento del camarón (Cuvin-Aralar *et al.*, 2009). Por ello, es importante considerarla en las evaluaciones genéticas, como ocurre en otras especies acuícolas (Bagley *et al.*, 1994; Gall y Bakar, 1999; Aragón-Noriega *et al.*, 2001).

En otras especies acuícolas existen informes que reportan la presencia de IGA, como muestran Winkelman y Peterson (1994a) en el salmón (*Oncorhynchus tshawytscha*), donde se observó un cambio en el ordenamiento de los valores genéticos de la población dependiendo de las condiciones de manejo. Saillant *et al.* (2007) presentaron evidencia de IGA en róbalo (*Dicentrarchus labrax*) relacionada con la densidad en el estanque y la temperatura del agua. Por su parte en *P. vannamei*, Gitterle *et al.* (2005a) encontraron evidencia de baja IGA en el rango de salinidad de 0 a 35 ppt en granjas del Atlántico colombiano, Pérez-Rostro e Ibarra (2003a) no encontraron diferencia del ordenamiento entre los valores genéticos de las familias sembradas en dos estanques con densidades de siembra de 2.5 y 4.3 organismos/m², en tanto que Castillo-Juárez *et al.* (2007) encontraron evidencia de IGA, en relación a la magnitud de la estimación de componentes de varianza entre ambientes densidades de siembra (9 y 14 organismos/m²) para el peso corporal en *P. vannamei* a los 130 días, sin embargo las correlaciones genéticas entre ambientes fueron muy altas y positivas.

6.2. Objetivo.

Los objetivos de este estudio fueron (a) estimar componentes de (co)varianza, heredabilidad y efectos comunes de familia para peso corporal a los 130 días de edad, así como (b) determinar la posible existencia de interacción genotipo por ambiente para peso corporal a los 130 días empleando dos densidades de siembra (10 y 30 camarones/m²) en condiciones comerciales.

6.3. Material y métodos.

El manejo de los reproductores y de las familias hasta los 28 días post-eclosión fue descrito en el Estudio 1.

6.3.1. Manejo en pre-engorda.

Se seleccionaron las 150 familias con valores genéticos más altos para las características de peso y largo a los 28 días post eclosión. Dos días después de ser medido el último lote de familias, se realizó una mezcla de los tanques de cada familia y se trasladaron 2,100 animales a jaulas de 0.85 x 1.5 x 1.5 m las cuales fueron colocadas en tanques de 24 x 3.5 m con una columna de agua de 0.35 m. En 2006 el intervalo de edades al momento del traslado fue de 30 a 44 días, de 30 a 36 días en 2007 y en 2008 de 30 a 35 días.

El agua de los tanques donde fueron colocadas las jaulas se mantuvo con oxigenación constante, en un sistema de biofiltros que registra un recambio de agua del estanque de 300% cada 24 horas y temperatura constante de 30° C. Los animales recibieron alimento comercial con 35 a 40% de proteína ajustándose el tamaño de la partícula y el porcentaje de proteína a la edad de los organismos.

A los 28 días después del traslado se realizó un ajuste a la población de cada jaula dejando 500 individuos por jaula. Catorce días después los individuos de cada familia fueron marcados con elastómeros de colores^g colocados en 3 de las 4 posiciones posibles en el último segmento abdominal: dos del lado izquierdo (ventral y dorsal) y dos del lado derecho (ventral y dorsal). La combinación de colores y posiciones representó la identificación de cada familia.

6.3.2 Manejo en tanques de engorda.

Una semana posterior al marcaje de los individuos, fueron trasladados a tanques de engorda, ubicados en Los Pozos, Municipio de Rosario, Sinaloa. Ahí se sembraron 50 animales de cada familia en dos estanques de tierra de 0.2 ha a densidades de 10 (Pozos10) y 30 (Pozos30)

^g Northwest Marine Technology®

camarones/m² , que son representativas de los sistemas comerciales comunes en el México. Para ajustar la población requerida en cada estanque se utilizaron animales comerciales. Los tanques tuvieron una columna de agua de 1.4 m con temperatura entre 30 y 34 °C y salinidad en un rango de 30 a 35 ppt. La alimentación fue con alimento comercial con 35 a 40% de proteína, y la cantidad correspondió al 3% de la biomasa existente en el estanque.

6.3.3 Colección y edición de datos de peso corporal a los 130 días.

Todos los individuos de cada tanque fueron cosechados entre 7 y 9 semanas posteriores a la siembra. A los animales con marca de familia se les determinó el sexo y la ausencia o presencia de defectos físicos. Posteriormente, para obtener el peso a la cosecha (P130D) se les retiró el agua residual con una toalla de tela y se colocaron, de forma individual, dentro de un vaso en una báscula tarada a cero gramos.

Se descartaron los individuos con deformidades, enanismo, sexo indefinido y marcas de familia incompletas o con errores de lectura, que representaron el 9.5% de los registros iniciales. Para los análisis se utilizaron los registros de producción de 2006 (9,330), 2007 (11,089) y 2008 (11,838). En el pedigrí del año 2006 se consideraron 762 ancestros sin registros de producción, provenientes de tres generaciones previas al estudio, en tanto que en 2007 fueron 990 de cuatro generaciones previas y 1,174 de las cinco generaciones anteriores en 2008.

6.3.4 Análisis de la información.

Para determinar la significancia de cada efecto fijo en el modelo se emplearon pruebas de F con una significancia de $\alpha=0.05$. Los efectos fijos que se incluyeron en los modelos fueron sexo, edad a la cosecha (covariable lineal) además de tanque de crecimiento como efecto aleatorio. Para determinar la inclusión de los efectos fijos y la estimación de los componentes de (co)varianza se utilizó el programa AsReml (Gilmour *et al.*, 2002)

6.3.4.1 Estimación de componentes de varianza.

La estimación de los componentes de varianza se realizó de manera univariada y bivariada. Para los análisis univariados se utilizaron 3 enfoques: 1) para cada año (general), para lo cual la densidad a la siembra fue considerada como un efecto fijo; 2) considerando cada densidad a la siembra como una variable diferente dentro de cada año (Pozos 10 y Pozos 30); y 3) los dos enfoques anteriores de manera multigeneracional. En tanto que para los análisis bivariados los pesajes de cada densidad a la siembra se consideraron como características diferentes (P130D-10 y P130D-30) considerando el análisis dentro de cada año y de manera multigeneracional. Para los análisis multigeneracionales se utilizó la información de producción disponible de cada variable; en este caso el año de nacimiento se consideró como un efecto fijo, además de los mencionados anteriormente. La matriz de genealogía incluyó todas las relaciones de parentesco de los progenitores nacidos desde el año 2002 y de los camarones con registro de producción nacidos en cada año.

6.3.4.2 Análisis univariados.

El modelo animal univariado matricialmente quedó expresado como:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Wf} + \mathbf{e}$$

Donde \mathbf{y} es un vector de observaciones (P130D), \mathbf{b} es el vector desconocido de efectos fijos, \mathbf{u} es el vector desconocido de efectos aleatorios genéticos aditivos directos, $\mathbf{u} \sim N(0, \sigma_u^2 \mathbf{A})$, \mathbf{f} es el vector desconocido de efectos aleatorios comunes de familia de hermanos, $\mathbf{f} \sim N(0, \sigma_f^2 \mathbf{I})$, y \mathbf{e} es el vector de efectos aleatorios residuales, $\mathbf{e} \sim N(0, \sigma_e^2 \mathbf{I})$ y \mathbf{X} , \mathbf{Z} , y \mathbf{W} son matrices de incidencia conocidas que relacionan los datos con los efectos fijos, animales genéticos aditivos y comunes de familia de hermanos, respectivamente. Suponiendo normalidad tenemos que:

$$\begin{bmatrix} y \\ u \\ f \\ e \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} X\beta \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} V & ZG & WF & R \\ GZ' & G & 0 & 0 \\ FW' & 0 & G & 0 \\ R' & 0 & 0 & R \end{bmatrix} \right),$$

Con $V = \text{var}(y) = ZGZ' + WFW' + R$, donde $G = gA = \text{var}(u)$, la matriz de (co)varianzas genéticas ($gA = \sigma_u^2 A$), g representa la varianza genética aditiva y A es la matriz de relaciones genéticas aditivas entre todos los camarones en el archivo de pedigrí, $F = \text{var}(f)$, la matriz de (co)varianzas de los efectos comunes de familia de hermanos ($F = \sigma_f^2 I$) y $R = \text{var}(e)$, la matriz de (co)varianzas de los residuos ($R = \sigma_e^2 I$).

6.3.4.3. Análisis bivariado.

Para el modelo bivariado, suponiendo normalidad, la representación matricial es:

$$y = Xb + Zu + Wf + e$$

Donde y representa el vector de observaciones (P130D-10 y P130D-30), los vectores b , u , f , y e , así como las matrices X , Z y W son iguales a lo descrito para el modelo univariado. Se supuso que $u_i \sim N(0, A\sigma_u^2 = G)$, $f_i \sim N(0, I\sigma_f^2 = F)$, $e_i \sim N(0, I\sigma_e^2 = R)$ y que todas las covarianzas entre u , f y e son nulas, por lo tanto:

$$\text{var} \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ f_1 \\ f_2 \\ e_1 \\ e_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} g_{11}A & g_{12}A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ g_{21}A & g_{22}A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{11}I & f_{12}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{21}I & f_{22}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & e_{11} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{22} \end{bmatrix}$$

Donde g_{ij} representa los elementos de la matriz G , esto es, las (co)varianzas aditivas de P130D-10 y P130D-30. A es la matriz de relaciones genéticas aditivas, en tanto que f_{ij} y e_{ij} son los elementos de las matrices F y R que representan las (co)varianzas de efectos comunes

de familia de hermanos y de los efectos residuales, respectivamente de P130D-10 y P130D-30. Las ecuaciones de los modelos mixtos quedan expresadas de la siguiente manera:

$$\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{u} \\ \hat{f} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ ZX & Z'Z + A^{-1} \otimes G^{-1} & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + I \otimes F^{-1} \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}$$

6.3.4.4. Estimación de parámetros.

Tanto para los modelos univariados como bivariados el cálculo de la varianza fenotípica (σ^2_P) se realizó a partir de la suma de los componentes de varianza aleatorios de cada variable en cada caso, y los parámetros se estimaron como la proporción de la varianza fenotípica correspondiente de cada componente en cada modelo. Las correlaciones genéticas y de los efectos comunes se estimaron como la covarianza respectiva dividida entre el producto de las desviaciones estándar correspondientes.

La significancia de los parámetros estimados, se determinó con base en los intervalos de confianza construidos a partir sus errores estándar. La existencia de interacción genotipo por ambiente se determinó cuando la correlación genética entre ambas densidades fue estadísticamente diferente de uno (Montaldo, 2001) para lo cual se utilizaron los intervalos de confianza construidos a partir de los errores estándar de cada caso.

6.4. Resultados y discusión.

Los estadísticos descriptivos para los años 2006 a 2008 de P130D se muestran en el Cuadro 6.1. Los componentes de varianza y los estimadores para h^2 y f^2 del modelo univariado se presentan en el Cuadro 6.2 y los estimadores de h^2 , f^2 , covarianzas y correlaciones de los modelos bivariados en el Cuadro 6.3.

A través del estudio en todos los años se observó que los pesos de Pozos30 fueron entre un 13 y 33% menores a los de Pozos10 (Cuadro 6.1). Esta reducción del peso al incrementarse la densidad, puede estar explicada por efectos de la competencia por el espacio, el alimento y la

Cuadro 6.1.

Estadísticos descriptivos para peso corporal a los 130 días de los años 2006 a 2008.

	n	Media	D.S.	Min.	Max.
2006					
Pozos 10	4719	14.96	2.04	5.93	22.81
Pozos 30	4611	10.01	1.57	3.78	22.81
Machos	4444	12.48	2.99	3.78	22.81
Hembras	4886	12.55	3.14	4.56	22.06
General	9330	12.51	3.07	3.78	22.81
2007					
Pozos 10	5753	15.56	2.56	3.52	31.16
Pozos 30	5336	12.26	2.42	3.31	25.86
Machos	5242	13.92	2.85	4.00	31.16
Hembras	5847	14.02	3.10	3.31	29.29
General	11089	13.97	2.99	3.31	31.16
2008					
Pozos 10	6058	13.71	2.26	4.77	30.94
Pozos 30	5780	11.98	2.01	4.3	27.77
Machos	5616	12.77	2.23	4.5	29.19
Hembras	6222	12.93	2.38	4.3	30.94
General	11838	12.87	2.31	4.3	30.94
Multigeneracional					
Pozos 10	16530	14.71	2.44	3.52	31.16
Pozos 30	15727	11.50	2.26	3.31	27.77
Machos	15302	13.08	2.76	3.78	31.16
Hembras	16955	13.20	2.94	3.31	30.94
General	32257	13.14	2.85	3.31	31.16

n: número de registros, D.S.: desviación estándar, Min.: valor mínimo, Max.: valor máximo

modificación de factores químicos como el oxígeno disuelto, pH y nitratos resultantes del incremento de la biomasa. Lo anterior induce a un estado fisiológico de estrés en los organismos, modificando las respuestas metabólicas y por lo tanto el aprovechamiento del alimento, además de aumentar la susceptibilidad a enfermedades (Palomino *et al.*, 2001; Araneda *et al.*, 2008; Cuvín-Aralar *et al.*, 2009).

Sin embargo, al estimar las correlaciones de las medias fenotípicas familiares entre ambos estanques dentro de año, éstas resultaron de 0.82, 0.75 y 0.89 para 2006, 2007 y 2008, respectivamente, lo que implica una alta correlación entre el ordenamiento fenotípico de las familias en ambas densidades. Ello implica que los factores ambientales relacionados a la densidad del estanque no afectan a las familias de manera diferencial.

6.4.1 Heredabilidad.

La estimación de la heredabilidad y el error estándar (h^2 (e.e.)) con el modelo univariado multigeneracional fue de 0.15 (0.03), en tanto que las estimadas dentro de densidad-año variaron entre 0.11 y 0.24 (Cuadro 6.2). En 2006 y 2007 la h^2 estimada para Pozos10 fue menor que para Pozos30. En tanto que en 2008 las estimaciones de la h^2 para ambas densidades fueron iguales (Cuadro 6.2). Las heredabilidades estimadas en este estudio con los modelos bivariados fueron superiores que las estimadas con los modelos univariados por densidad a la siembra. Los valores estimados de heredabilidad en este estudio son concordantes con los encontrados por Pérez-Rostro e Ibarra (2003a,b) y Gitterle *et al.* (2005a,b) en edades similares. Mientras que en *Panaeus monodon*, Kenway *et al.* (2006) estimaron la h^2 (e.e.) para el peso a las 16 semanas como 0.56 (0.04) y Macbeth *et al.* (2007) la calcularon como 0.55 (0.07) para peso a las 30 semanas; hay que destacar que en ninguno de los dos casos anteriores se consideró en el modelo la existencia de efectos comunes de familia, por lo que dichos estimadores podrían estar sobrestimados.

Las heredabilidades de este trabajo fueron inferiores a las estimadas por Castillo-Juárez *et al.* (2007) para la población que dio origen a la que se evalúa en este estudio. Esta diferencia puede estar explicada por los tipos de selección que se realizaron a través del tiempo, así como por la profundidad del pedigrí utilizado. Para el estudio de Castillo-Juárez *et al.* (2007)

Cuadro 6.2.

Componentes de varianza, heredabilidad (h^2), efectos comunes de familia de hermanos completos (f^2) para peso corporal a los 130 días de 2006 a 2008 estimados a partir de modelos animales univariados.

Modelo	σ^2_A (e.e.)	σ^2_F (e.e.)	σ^2_R (e.e.)	σ^2_P (e.e.)	h^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	LV
2006							
Pozos 10	0.448(0.221)	0.312(0.093)	3.206(0.132)	3.96(0.16)	0.11(0.05)	0.08(0.02)	-5401.38
Pozos 30	0.494(0.169)	0.089(0.055)	1.786(0.095)	2.36(0.07)	0.21(0.07)	0.04(0.02)	-4071.79
General	0.494(0.178)	0.187(0.064)	2.518(0.098)	3.20(0.07)	0.15(0.05)	0.06(0.02)	-9588.40
2007							
Pozos 10	1.343(0.542)	0.291(0.182)	5.034(0.291)	6.66(0.18)	0.20(0.08)	0.04(0.02)	-8029.85
Pozos 30	1.407(0.426)	0.111(0.127)	4.443(0.235)	5.96(0.16)	0.24(0.07)	0.02(0.02)	-7170.06
General	1.326(0.427)	0.179(0.130)	4.823(0.225)	6.32(0.15)	0.21(0.06)	0.03(0.02)	-15161.95
2008							
Pozos 10	0.942(0.425)	0.489(0.161)	3.827(0.226)	5.26(0.16)	0.18(0.08)	0.09(0.03)	-7611.34
Pozos 30	0.750(0.334)	0.382(0.128)	3.001(0.177)	4.13(0.13)	0.18(0.08)	0.09(0.03)	-6569.29
General	1.032(0.387)	0.386(0.137)	3.334(0.198)	4.75(0.14)	0.22(0.08)	0.08(0.03)	-14108.95
Multigeneracional							
Pozos 10	0.575(0.184)	0.528(0.073)	4.254(0.105)	5.35(0.09)	0.11(0.03)	0.10(0.01)	-21212.26
Pozos 30	0.666(0.159)	0.313(0.053)	3.252(0.089)	4.23(0.071)	0.16(0.04)	0.07(0.01)	-18321.07
General	0.715(0.166)	0.380(0.056)	3.741(0.089)	4.84(0.07)	0.15(0.03)	0.08(0.01)	-39446.58

σ^2_A : varianza aditiva, σ^2_F : varianza de efecto común de familia, σ^2_R : varianza residual y σ^2_P : varianza fenotípica, (e.e.) = error estándar, LV = logaritmo de verosimilitud

se utilizó la primera generación con registro de la genealogía de esta población y los reproductores venían de procesos de selección masal, en tanto que los animales de este estudio provienen de procesos de selección familiar en dos diferentes edades a partir de predictores de valores genéticos familiares (BLUP) y con mayores profundidades de pedigrí.

Las heredabilidades de P130D-30 del análisis multigeneracional y de los años 2006 y 2007 fueron superiores a las de P130D-10. La varianza aditiva es similar en ambas variables, sin embargo la varianza residual en P130D-30 es menor, lo que derivó en una disminución de su varianza fenotípica y en el consiguiente aumento en el valor de la heredabilidad. Aunque estas heredabilidades no fueron significativamente diferentes entre sí ($P > 0.05$), los resultados parecen indicar que probablemente los ambientes de mayor densidad permiten diferenciar mejor a las familias genéticamente superiores. La heterogeneidad de varianzas genéticas aditivas y residuales en el estudio de características en diferentes ambientes también ha sido descrita en especies no acuícolas (Vieira *et al.*, 2000; Castillo-Juárez *et al.*, 2002; Fikse *et al.*, 2003) y generalmente está relacionada con factores de manejo, donde a menor nivel de manejo zootécnico, mayor varianza residual; en tanto que en especies acuícolas, los ambientes restrictivos provocan altas mortalidades y canibalismo, disminuyendo la varianza fenotípica de los individuos sobrevivientes (Bagley *et al.*, 1994; Gall y Bakar, 1999)

6.4.2. Efectos comunes de familia de hermanos.

En las especies acuícolas es frecuente observar la existencia de efectos comunes de familia de hermanos, como son los efectos maternos (genéticos y ambientales), efectos genéticos no aditivos y de condiciones ambientales del tanque de crecimiento previo a la siembra (Gjerde *et al.*, 2004). Aunque en términos generales estos efectos disminuyen conforme avanza la edad, su inclusión en los modelos provoca una disminución en la estimación de la heredabilidad. En este estudio los valores de f^2 fueron en general bajos. En el caso del año 2007 los valores de f^2 estimados con los modelos univariados no fueron significativamente diferentes de cero (Cuadro 6.2). Los valores de f^2 de los modelos bivariados fueron consistentes con los estimados con los modelos univariados (Cuadro 2.2) y similares a los estimados en la mayoría de los ambientes estudiados por Gitterle *et al.* (2005a,b) y a los calculados por Castillo-Juárez *et al.* (2007).

6.4.3. Correlaciones genéticas y de efectos comunes de familia.

Las correlaciones entre los efectos comunes de familia a través de los años entre ambas densidades fueron altas. En los análisis de los años 2006 y 2007 sólo se logró la convergencia cuando estas correlaciones fueron estimadas fuera del espacio parametral (i.e. $r_f > 1.0$), esto puede estar relacionado con la pequeña magnitud de los efectos comunes de familia (i.e., varianzas muy pequeñas) (Visscher, 1998). En tanto que en todos los casos las correlaciones genéticas fueron superiores a 0.90 (Cuadro 6.3) y no fueron significativamente diferentes de uno ($P > 0.05$). Las correlaciones genéticas estimadas en este estudio fueron superiores a las de otros trabajos donde se analizó para *P. vannamei* la existencia de IGA para peso comercial debido a la densidad de siembra (Pérez-Rostro e Ibarra, 2003a). En tanto que Castillo-Juárez *et al.* (2007) encontraron evidencias de IGA relacionada con las densidades de siembra con valores de h^2 diferentes.

6.5. Conclusiones.

El P130D de *P. vannamei* es una característica que puede incluirse en programas de mejoramiento genético, cuya respuesta a la selección depende de la densidad de siembra utilizada. El cambio de heredabilidad en función de la densidad es un factor que puede ser observado para determinar la densidad más propicia para la elección de reproductores. La alta correlación genética entre el peso corporal en ambas densidades de siembra permitió considerar que el ordenamiento de los posibles reproductores en ambas densidades es similar, por lo que el efecto de la interacción genotipo por ambiente sobre los componentes de varianza no afecta en la selección de reproductores. Es importante realizar análisis enfocados a la detección de interacción genotipo-ambiente en función de las zonas geográficas donde se desarrolla la engorda de camarón, ya que en este estudio sólo se consideró el efecto de la densidad de siembra y no otros factores como calidad del agua, temperatura ambiental u otros.

A pesar de que en este estudio no se encontró evidencia de IGA en relación al ordenamiento de los posibles reproductores, quedó de manifiesto que en ambientes de alta densidad y a partir de análisis multivariados por ambiente se puede realizar una mejor selección de familias genéticamente superiores.

1

2

Cuadro 6.3.

Heredabilidad (h^2), efecto común de familia (f^2), covarianzas y correlaciones genéticas y entre efectos comunes de familia para peso corporal a los 130 días estimados con modelos animales bivariados.

Año/Densidad	h^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	σ_g (e.e.)	r_g (e.e.)	σ_f (e.e.)	r_f (e.e.)	LV
2006							
Pozos 10	0.14(0.06)	0.07(0.02)	0.486(0.177)	0.90(0.07)	0.169(0.06)	‡1.03(0.12)	-9412.09
Pozos 30	0.21(0.06)	0.04(0.02)					
2007							
Pozos 10	0.15(0.07)	0.06(0.02)	1.138(0.397)	0.98(0.07)	0.195(0.131)	0.85(0.22)	-15143.66
Pozos 30	0.23(0.07)	0.02(0.02)					
2008							
Pozos 10	0.20(0.08)	0.09(0.03)	1.027(0.385)	0.99(0.02)	0.382(0.136)	‡1.01(0.04)	-14067.81
Pozos 30	0.24(0.08)	0.08(0.03)					
Multigeneracional							
Pozos 10	0.11(0.03)	0.10(0.01)	0.640(0.15)	0.99(0.02)	0.38(0.05)	0.93(0.03)	-39308.63
Pozos 30	0.17(0.04)	0.07(0.01)					

(e.e.): error estándar, σ_g : covarianza genética, σ_f : covarianza entre efectos comunes de familia, r_g : correlación genética, r_f : correlación entre efectos comunes de familia, LV: logaritmos de verosimilitud, ‡: estimado fuera del espacio parametral.

3

4

6.6. Literatura citada.

Aragón-Noriega, E.A., Córdova-Murueta, J.H., Trías Hernández, H.L., García-Juárez, A.R., 2001. Efecto de la densidad de siembra y la estacionalidad en la producción de camarón azul *Litopenaeus stylirostris*. Ciencia Pesquera 14, 39-46.

Araneda, M., Pérez, E.P., Gasca-Leyva, E., 2008. White shrimp *Penaeus vannamei* culture in freshwater at three densities: Condition state based on length and weight. Aquaculture 283, 13-18.

Bagley, M.J., Bentley, B., Gall, G.A.E., 1994. A genetic evaluation of the influence of stocking density on the early growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture 121, 313-326.

Castillo-Juárez, H., Oltenacu, P.A., Cienfuegos-Rivas, E.G., 2002. Genetic and phenotypic relationships among milk production and composition traits in primiparous Holstein cows in two different herd environments. Livest. Prod. Sci. 78, 223-231.

Castillo-Juárez, H., Quintana, C.J.C., Campos-Montes, G.R., Cabrera, V.C., Martínez, O.A., Montaldo, H.H., 2007. Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*), from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models. Aquaculture 273, 42-49.

Chow, S., Sandifer, P.A., 1991. Differences in growth, morphometric traits, and male sexual maturity among Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*, from different commercial hatcheries. Aquaculture 92, 165-178.

Cuvin-Aralar, M.L.A., Lazartigue, A.G., Aralar, E.V., 2009. Cage culture of the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) at different stocking densities in a shallow eutrophic lake. Aquac. Res. 40, 181-187.

Fikse, W.F., Rekaya, R., Weigel, K.A., 2003. Genotype \times environment interaction for milk production in Guernsey cattle. J. Dairy Sci. 86, 1821-1827.

Gall, G.A.E., Bakar, Y., 1999. Stocking density and tank size in the design of breed improvement programs for body size of tilapia. *Aquaculture* 173, 197-205.

Gilmour, A.R., Gogel, B.J., Cullis, B.R., Welham, S.J., Thompson, R., 2002. ASReml user guide. Release 1.0. VSN International Ltd, U.K.

Gitterle, T., Rye, M., Saltec, R., Cock, J., Johansen, H., Lozano, C., Suárez, J., Gjerded, B., 2005a. Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) under standard commercial conditions. *Aquaculture* 243, 83-92.

Gitterle, T., Saltec, R., Gjerde, B., Cock, J., Johansen, H., Salazar, M., Lozano, C., Rye, M., 2005b. Genetic (co)variation in resistance to White Spot Syndrome Virus (WSSV) and harvest weight in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. *Aquaculture* 246, 139-149.

Gjerde, B., Terjesen, B.F., Barr, Y., Lein, I., Thorland, I., 2004. Genetic variation for juvenile growth and survival in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquaculture* 236, 167-177.

Kenway, M., Macbeth, M., Salmon, M., McPhee, C., Benzie, J., Wilson, K., Knibb, W., 2006. Heritability and genetic correlations of growth and survival in black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks. *Aquaculture* 259, 138-145.

Macbeth, M., Kenway, M., Salmon, M., Benzie, J., Knibb, W., Wilson, K., 2007. Heritability of reproductive traits and genetic correlations with growth in the black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks. *Aquaculture* 270, 51-56.

Martínez, V., Neira, R., Gall, G.A.E, 1999. Estimation of genetic parameters from pedigreed populations: lessons from analysis of alevin weight populations in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture* 180, 223-236.

Montaldo, H.H., 2001. Genotype by environment interactions in livestock breeding programs: A review. *Interciencia* 26, 229-235.

Olensen, I., Groen, A.F., Gjerde, B., 2000. Definition of animal breeding goals for sustainable production systems. *J. Anim. Sci.* 78, 570-582.

Palomino, G., Contreras, F., Sánchez, A., Rosas, C., 2001. Density and water exchange-dependent growth and survival of *Litopenaeus setiferus* post larvae. *J. World Aquac. Soc.* 32, 167-176.

Pérez-Rostro, C., Ibarra A.M., 2003a. Quantitative genetic parameter estimates for size and growth rate traits in Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone 1931) when reared indoors. *Aquac. Res.* 34, 543-553.

Pérez-Rostro, C., Ibarra, M.A., 2003b. Heritabilities and genetic correlations of size traits at harvest size in sexually dimorphic Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) grown in two environments. *Aquac. Res.* 34, 1079-1085.

Robison, O.W., 1981. The influence of maternal effects on the efficiency of selection; A review. *Livest. Prod. Sci.* 8, 121-137.

Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Chatain, B., 2007. Estimates of heritability and genotype-environment interactions for body weight in sea bass (*Dicentrarchus labrax L.*) raised under communal rearing conditions. *Aquaculture* 254, 139-147.

van der Werf, J.H.J., de Boer, I.J.M., 1990. Estimation of additive genetic variance when base populations are selected. *J. Anim. Sci.* 68, 3124-3132

Vieira, C., Pasyukova, E.G., Zeng, Z., Hackett, J.B., Lyman, R.F., Mackay, T.F.C., 2000. Genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting life span in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 154, 213-227.

Visscher, P.M., 1998. On the sampling variance of intraclass correlations and genetic correlations. *Genetics* 149, 1605-1614.

Winkelman, A.M., Peterson, R.G., 1994a. Heritabilities, dominance variation, common environmental effects and genotype by environment interactions for weight and length in chinook salmon. *Aquaculture* 125, 17-30.

7. Estudio 3.

Estimación de componentes de (co)varianza para la asociación existente entre peso corporal a los 28 y 130 días post-eclosión de camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) en dos diferentes densidades comerciales.

7.1. Introducción.

La selección en varias etapas es una alternativa para reducir costos en el manejo de los programas de mejoramiento genético. Este esquema puede incluir una etapa de selección temprana que consiste en seleccionar para una característica que se manifiesta en etapas iniciales con el fin de mejorar alguna característica en edades posteriores. Su eficiencia depende de las heredabilidades de las características involucradas y de la correlación genética (r_G) existente entre ellas, por lo que contar con estimadores confiables de estos parámetros es fundamental antes de decidir integrar etapas de selección temprana en los programas de mejoramiento genético (Farfán *et al.*, 2002; Martínez *et al.*, 2006b).

En los esquemas de selección por etapas, mientras más rápido puedan seleccionarse los potenciales reproductores (individuos ó familias) en la primera etapa, menores serán los costos derivados del mantenimiento de los animales ó familias candidatas. Sin embargo, en términos generales entre más tiempo pase entre las etapas de selección, la r_G entre dos variables se reduce (Pérez-Rostro e Ibarra, 2003a), lo que implica la posibilidad de obtener una menor respuesta correlacionada a la selección.

Diversos autores han estimado en especies acuícolas r_G positivas entre características de crecimiento medidas en etapas tempranas y edades posteriores. Guo-Sheng *et al.* (2002) estimaron una r_G de 0.24 entre el peso a los 168 y 364 días de edad en truchas arco iris (*Oncorhynchus mykiss*); Doupé y Lymbery (2005) en Sargo aleta amarilla (*Acanthopagrus butcheri*) estimaron la r_G (e.e.) entre el peso de juveniles a los 6 meses y el peso de adultos de 18 meses como 0.66 (0.15) mientras que Winkelman y Peterson (1994b) estimaron en salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) la r_G entre el peso a los 9 y 22 meses de edad como 0.74. Sin embargo, en camarones peneidos, existe poca información publicada con respecto a correlaciones genéticas entre pesos a diferentes edades. Estos trabajos estiman correlaciones genéticas dentro de una misma etapa de

desarrollo o bien han tenido problemas de modelación. Kenway *et al.* (2006) indican que no pudieron lograr convergencia en los análisis entre peso a las 10 y 16 semanas en *P. monodon* y sugieren que esto probablemente se debió al uso de modelos inadecuados, en tanto que Pérez-Rostro e Ibarra (2003a) estimaron la correlación genética entre peso corporal a las 17 y 29 semanas en *P. vannamei* como 0.56.

La estimación de la correlación genética entre características de crecimiento en una etapa temprana y en edades de cosecha comercial en *P. vannamei* permitiría valorar la opción de incorporar una etapa temprana de selección adicional a la realizada a los 130 días la que podría iniciar con un mayor número de familias en cada ciclo, lo que permitiría en una mayor intensidad final de selección (Martínez *et al.*, 2006b). Sin embargo, cuando se establecen programas de selección en etapas es importante valorar la concordancia del comportamiento de la característica medida en la primera etapa con el comportamiento de la característica medida en la segunda etapa a través de diversos ambientes, dado que es posible que los genotipos seleccionados se desarrollen de manera distinta a través de los diferentes ambientes (Falconer y Mackay, 1996; Montaldo, 2001; Pérez-Rostro e Ibarra, 2003b).

7.2. Objetivo.

Estimar correlaciones genéticas en condiciones experimentales entre el peso corporal a los 28 días y el peso a los 130 días en *P. vannamei* en dos diferentes densidades comerciales.

7.3. Material y métodos.

7.3.1. Componentes de (co)varianza para P28D y P130D.

A partir de los resultados de las etapas anteriores de este estudio se construyeron modelos bivariados para los años de 2006 a 2008 con la finalidad de estimar los componentes de (co)varianza para los pesos corporales a los 28 (P28D) y 130 (P130D) días post-eclosión en *P. vannamei*. Para P28D se consideró el efecto fijo de zona en el larvario y como efectos aleatorios el tanque de crecimiento y los efectos comunes de familia. En tanto que para P130D se consideraron el estanque de engorda, el sexo y la

covariable lineal edad a la cosecha como efectos fijos y el efecto común de familia de hermanos como efecto aleatorio. En ambas características se consideraron el efecto del animal y de residuo como efectos aleatorios.

Se usaron dos modelos para estimar la covarianza genética entre P28D y P130D: i) el modelo RG que sólo incluyó la covarianza genética entre ambos pesos, y ii) el modelo RF que consideró además la covarianza entre los efectos comunes de familia (r_F) de ambas características. En los dos casos se utilizó el modelo AFT (descrito en el Estudio 1) para P28D. Para determinar la significancia de la r_F se empleó una prueba de razón de verosimilitud (PRV) utilizando una región de rechazo de una cola con un nivel de significancia $\alpha=0.05$. La expresión matricial del modelo RF es:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{St} + \mathbf{Wf} + \mathbf{e}$$

Donde, \mathbf{y} representa el vector de observaciones para ambas características, \mathbf{b} es un vector de los efectos fijos mencionados anteriormente, \mathbf{u} es el vector desconocido de efectos aleatorios genéticos aditivos directos, $\mathbf{u} \sim N(0, \sigma_u^2 \mathbf{A})$, \mathbf{t} es un vector que representa los efectos de tanque de crecimiento para P28D, $\mathbf{t} \sim N(0, \sigma_t^2 \mathbf{I})$, el vector \mathbf{f} representa los efectos comunes para la familia de hermanos para P130D, $\mathbf{f} \sim N(0, \sigma_f^2 \mathbf{I})$ y \mathbf{e} representa un vector de efectos aleatorio residuales, $\mathbf{e} \sim N(0, \sigma_e^2 \mathbf{I})$. En tanque que \mathbf{X} , \mathbf{Z} , \mathbf{S} y \mathbf{W} son matrices de incidencia conocidas que relacionan los efectos fijos, los efectos genéticos aditivos, los efectos de tanque de crecimiento, y de efectos comunes de familia de hermanos, respectivamente. Suponiendo que los efectos residuales son independientes, con distribución normal, y varianza σ_e^2 , y $\text{cov}(\mathbf{e}, \mathbf{u})$ tenemos que:

$$\begin{bmatrix} \hat{u}_{11} \\ \hat{u}_{22} \\ \hat{f}_{11} \\ \hat{f}_{22} \\ \hat{t} \\ \hat{e}_{11} \\ \hat{e}_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} g_{11A} & g_{12A} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ g_{21A} & g_{22A} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{11I} & f_{12I} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{21I} & f_{22I} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & t_{11I} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{11I} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{11I} \end{bmatrix}$$

Donde \mathbf{g}_{ij} representa los elementos de la matriz \mathbf{G} , esto es, las (co)varianzas aditivas de P28D y P130D, \mathbf{A} es la matriz de relaciones genéticas aditivas, en tanto que \mathbf{f}_{ij} son los elementos de la matriz \mathbf{F} , que representan los efectos de ambiente de hermanos completos, \mathbf{t}_{ij} , son los elementos del vector \mathbf{t} que representan los efectos comunes de tanque de crecimiento y \mathbf{e}_{ij} son los elementos de la matriz \mathbf{E} que representan las (co)varianzas de los efectos residuales para P28D y P130D. En este caso, la covarianza de los efectos residuales fue fijada en cero debido a que las mediciones se hicieron en animales diferentes para cada característica (como en Guo-Sheng *et al.*, 2002). Las ecuaciones de los modelos mixtos quedan expresadas de la siguiente manera:

$$\begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{u}} \\ \hat{\mathbf{t}} \\ \hat{\mathbf{f}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{Z} & \mathbf{X}'\mathbf{W} & \mathbf{X}'\mathbf{S} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{Z} + \mathbf{A}^{-1} \otimes \mathbf{G}^{-1} & \mathbf{Z}'\mathbf{W} & \mathbf{Z}'\mathbf{S} \\ \mathbf{S}'\mathbf{X} & \mathbf{S}'\mathbf{Z} & \mathbf{S}'\mathbf{S} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{T}^{-1} & \mathbf{S}'\mathbf{W} \\ \mathbf{W}'\mathbf{X} & \mathbf{W}'\mathbf{Z} & \mathbf{W}'\mathbf{S} & \mathbf{W}'\mathbf{W} + \mathbf{I} \otimes \mathbf{F}^{-1} \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{y} \\ \mathbf{S}'\mathbf{y} \\ \mathbf{W}'\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

Se realizaron los análisis para cada año usando dos enfoques: i) cuando los datos de P130D de ambos estanques de engorda se consideraron como una misma variable y la densidad como un efecto fijo, y ii) considerando los P130D de cada densidad como diferentes variables (P130D-10 y P130D-30). En la estimación de los componentes de covarianza se utilizó el método de máxima verosimilitud restringida (REML) con el programa AsReml (Gilmour *et al.*, 2002). El archivo de pedigrí usado para obtener la matriz de parentesco incluyó la información de los progenitores desde el año 2002, de los progenitores de cada año (sin registro de producción propio) y de los individuos con registro de producción.

Los estimadores de la varianza fenotípica, h^2 , f^2 y t^2 , así como de r_G y r_F fueron estimadas como en los estudios 1 y 2. La significancia estadística de los parámetros se determinó a partir de un intervalo de confianza de aproximadamente el 95% construido empleando más o menos dos veces el error estándar del estimador.

7.3.2. Respuesta a la selección para P130D.

Para tener una aproximación de la consecuencia del aprovechamiento de la correlación genética entre P28D y P130D en un programa mejoramiento genético cuyo objetivo sea

el incremento del peso de *P. vannamei* a edad comercial (P130D), se estimaron las respuestas a la selección individual para P130D (RSD) y la acumulada en dos etapas de selección (RSA) (P28D y P130D), considerando intensidades de selección del 50% en cada caso, a partir de las siguientes expresiones:

$$RSD = i_{P130D} h_{P130D} \sigma_{A_{P130D}}$$

$$RAS = \left(i_{P28D} h_{P28D} h_{P130D} r_{G(P28D, P130D)} \sigma_{A_{P130D}} \right) + \left(i_{P130D} h_{P130D} \sigma_{A_{P130Ds}} \right)$$

Donde i_{P28D} e i_{P130D} son las intensidades de selección para P28D y P130D respectivamente, $\sigma_{A_{P130D}}$ es la desviación estándar genética aditiva para P130D del año 2007, h_{P28D} es la exactitud de la predicción de la RS para P28D, calculada a partir de la raíz cuadrada de heredabilidad estimada con el modelo AFT del año 2008 (Estudio 1), h_{P130D} es la exactitud de la predicción de la RS para P130D, calculada a partir de la raíz cuadrada de heredabilidad estimada en el año 2008 (Estudio 2) y $r_{G(P28D, P130D)}$ es la correlación genética entre P28D y P130D del año 2008 estimada con el modelo RG . En tanto que $\sigma_{A_{P130Ds}}$ representó la desviación estándar genética aditiva de P130D después de la selección en etapa temprana y se estimó como (Bulmer, 1971):

$$\sigma_{A_{P130Ds}} = \sqrt{(1 - h_{P130D}^2 k) \sigma_{A_{P130D}}^2}$$

Donde $k = i' (i' - x)$ siendo i' la intensidad de selección y x la desviación de la media poblacional correspondiente al punto de truncamiento (Falconer y Mackay, 1996).

7.4. Resultados y discusión.

Los componentes de (co)varianza estimados para peso a los 28 días (P28D) y peso a los 130 días de edad (P130D) se resumen en el Cuadro 7.1, en tanto que las h^2 , t^2 y f^2 , así como las r_G y r_F estimadas en cada año se encuentran el Cuadro 7.2. Las r_G y las correlaciones fenotípicas familiares (r_{FF}) por densidad de siembra dentro de año se encuentran en Cuadro 7.3. Los estimadores de h^2 , t^2 y f^2 de los dos modelos bivariados analizados en este estudio fueron similares a través de los modelos y consistentes con

Cuadro 7.1.

Componentes de (co)varianza para peso a los 28 días (P28D) y peso a los 130 días de edad (P130D) de *P. vannamei*, estimados a partir de modelos animales bivariados.

	σ_F^2 (e.e.)	σ_A^2 (e.e.)	σ_T^2 (e.e.)	σ_F^2 (e.e.)	σ_R^2 (e.e.)	σ_A (e.e.)	σ_F (e.e.)
2006							
Modelo RG							
P28D	2.69 (0.14)	1.44 (0.46)	0.30 (0.03)	0.24 (0.15)	0.71 (0.23)	0.54 (0.17)	
P130D	3.23 (0.08)	0.56 (0.19)		0.18 (0.06)	2.48 (0.10)		
Modelo RF							
P28D	2.68 (0.15)	1.38 (0.46)	0.30 (0.03)	0.26 (0.15)	0.74 (0.23)	0.35 (0.22)	0.08 (0.07)
P130D	3.22 (0.07)	0.52 (0.19)		0.20 (0.06)	2.50 (0.10)		
2007							
Modelo RG							
P28D	2.58 (0.07)	0.14 (0.15)	0.61 (0.05)	0.18 (0.08)	1.66 (0.08)	0.32 (0.13)	
P130D	6.36 (0.15)	1.44 (0.43)		0.15 (0.12)	4.76 (0.23)		
Modelo RF							
P28D	2.64 (0.07)	0.13 (0.16)	0.62 (0.05)	0.18 (0.08)	1.66 (0.43)	0.21 (0.20)	0.05 (0.07)
P130D	6.35 (0.15)	1.37 (0.44)		0.18 (0.13)	4.80 (0.23)		
Año 2008							
Modelo RG							
P28D	2.16 (0.06)	0.52 (0.15)	0.43 (0.03)	0.13 (0.06)	1.07 (0.08)	0.86 (0.18)	
P130D	4.91 (0.17)	1.57 (0.45)		0.29 (0.13)	3.05 (0.23)		
Modelo RF							
P28D	2.14 (0.06)	0.40 (0.16)	0.43 (0.04)	0.16 (0.06)	1.31 (0.08)	0.59 (0.22)	0.10 (0.07)
P130D	4.84 (0.16)	1.25 (0.45)		0.38 (0.15)	3.21 (0.23)		

σ_F^2 : varianza fenotípica, σ_A^2 : varianza aditiva, σ_T^2 : varianza de ambiente de tanque de crecimiento, σ_F^2 : varianza de efectos comunes de familia de hermanos, σ_R^2 : varianza residual, σ_A : covarianza aditiva entre peso corporal a 28 y 130 días, σ_F : covarianza de efectos comunes de familia de hermanos entre peso corporal a 28 y 130 días (e.e.): error estándar

Cuadro 7.2.

Heredabilidad (h^2), efectos de tanque de crecimiento (t^2), efectos comunes de familia de hermanos (f^2), correlación genética (r_G) y de efectos comunes de familia de hermanos (r_F) entre peso corporal a los 28 y 130 días post-eclosión de *P. vannamei*, estimados a partir de dos modelos animales bivariados.

	h^2 (e.e.)	t^2 (e.e.)	f^2 (e.e.)	r_G (e.e.)	r_F (e.e.)	LV
2006						
Modelo RG						-13,834.73
P28D	0.53 (0.15)	0.11 (0.01)	0.08 (0.06)	0.60 (0.15)		
P130D	0.20 (0.06)		0.05 (0.02)			
Modelo RF						-13,834.16
P28D	0.51 (0.15)	0.11 (0.01)	0.09(0.06)	0.42 (0.23)	0.37 (0.30)	
P130D	0.16 (0.05)		0.06(0.02)			
2007						
Modelo RG						-24,532.45
P28D	0.05 (0.05)	0.24 (0.02)	0.07 (0.03)	0.72 (0.40)		
P130D	0.23 (0.06)		0.02 (0.02)			
Modelo RF						-24,532.28
P28D	0.05 (0.06)	0.24 (0.02)	0.07 (0.03)	0.49 (0.47)	0.30 (0.41)	
P130D	0.22 (0.06)		0.02 (0.02)			
2008						
Modelo RG						-29,779.76
P28D	0.24 (0.06)	0.20 (0.02)	0.06 (0.02)	0.95 (0.11)		
P130D	0.32 (0.08)		0.06 (0.02)			
Modelo RF						-30,221.03
P28D	0.19 (0.07)	0.20 (0.02)	0.08 (0.03)	0.83 (0.18)	0.40 (0.25)	
P130D	0.26 (0.09)		0.08 (0.03)			

(e.e.): error estándar, LV: logaritmo de verosimilitud

Cuadro 7.3.

Correlaciones genéticas, de efectos comunes de familia de hermanos y de medias fenotípicas familiares entre P28D y P130D de *P. vannamei* en dos densidades de siembra (10 y 30 organismos/m²).

	Correlaciones					
	Genéticas		Ambiente común. De hermanos completos		Medias fenotípicas familiares	
	10 org./m ²	30 org./m ²	10 org./m ²	30 org./m ²	10 org./m ²	30 org./m ²
Modelo RG						
2006	0.79 (0.13)	0.51 (0.14)			0.33	0.31
2007	0.86 (0.49)	0.55 (0.29)			0.11	0.11
2008	0.85 (0.14)	0.99 (0.00) ‡			0.26	0.35
Modelo RF						
2006	0.56 (0.23)	0.69 (0.39)	0.43 (0.21)	0.28 (0.46)		
2007	0.93 (0.45)	0.30 (0.15)	-0.15(0.46)	0.98 (0.00) ‡		
2008	0.74 (0.21)	0.96 (0.17)	0.31 (0.28)	0.43 (0.23)		

‡ = estimado en el límite del espacio parametral

los obtenidos a partir de los análisis univariados de los estudios 1 y 2 (Cuadros 5.5 para P28D y 6.2 para P130D).

Las correlaciones entre las medias fenotípicas familiares de ambas características fueron significativas ($P < 0.05$), y se encontraron en un rango de 0.11 a 0.35 (Cuadro 7.3), lo que implica que la media fenotípica familiar del P28D no es un indicador confiable de la media fenotípica familiar del P130D. En cambio, la estimación de las correlaciones genéticas fueron positivas y en un rango entre 0.42 a 0.95 (Cuadro 7.2) indistintamente del modelo empleado. Lo anterior podría implicar que ambas características comparten componentes genéticos aditivos, pero posiblemente la correlación ambiental entre ambas características sea negativa (Falconer y Mackay, 1996); sin embargo, no fue posible estimar dicha correlación en este estudio. Por lo que para obtener una respuesta positiva en el P130D al seleccionar sobre la base de P28D es importante considerar la utilización de esquemas de evaluación genética basados en modelos mixtos, en lugar de información fenotípica sin considerar ningún tipo de ajuste.

Existe poca literatura sobre correlaciones genéticas entre peso corporal a diferentes etapas de crecimiento en *P. vannamei*. Pérez-Rostro e Ibarra (2003a) estimaron la correlación genética entre los pesos corporales de juveniles de 17 y 29 semanas como 0.56, valor similar a los obtenidos en este trabajo. Sin embargo, estos autores no consideraron los efectos comunes de familia de hermanos, por lo que probablemente se trata de una sobreestimación de dicha correlación. En otras especies acuícolas se han descrito r_G positivas entre medianas y altas para pesajes en edades juveniles y adultas, sin considerar la r_F (Winkelman y Peterson, 1994b; Guo-Sheng *et al.*, 2002; Doupé y Lymbery, 2005) lo que es concordante con los resultados de este trabajo.

Las estimaciones de las r_F se mantienen de forma aproximadamente constante a través de los años, en un rango que varió entre 0.30 y 0.40 (Cuadro 7.2). Sin embargo, aunque son valores moderados, no fueron significativamente diferentes de cero debido a que sus errores estándar eran grandes en relación al estimador, probablemente debido a que los componentes de varianza para los efectos de f en ambas características son de pequeña magnitud (Visscher, 1998). La inclusión de r_F en el modelo no fue significativa en los años de 2006 y 2007, pero sí lo fue en 2008. En los tres años se observó una reducción de la r_G cuando se estimó en forma conjunta con la r_F , sin que los estimadores de h^2 , t^2 y f^2 se modificaran de manera substancial. Este cambio en la r_G fue de menor magnitud en 2008 cuando cambió de 0.95 con el modelo RG a 0.83 con el modelo RF (Cuadro 7.2). Los cambios debidos a la inclusión de los la r_F pudieron estar relacionados a factores de confusión entre los efectos comunes de familia y los efectos genéticos aditivos, como lo mencionan otros autores cuando utilizan modelos univariados en características de crecimiento en camarones (Gitterle *et al.*, 2005a; Castillo-Juárez *et al.*, 2007).

7.4.1. Componentes de (co)varianza entre los pesos corporales a 28 y 130 días post-eclosión por densidad de siembra.

Las r_G estimadas con el modelo RG para la subpoblación con una densidad de 10 organismos/m² fueron más altas que las estimadas para la subpoblación con densidad de 30 organismos/m², en tanto que en 2008 ambas r_G fueron muy similares entre las dos densidades (Cuadro 7.3). Las estimaciones de r_G utilizando el modelo RF, variaron entre densidades y años, con valores estimados entre 0.30 y 0.96, en tanto que los

estimadores de r_F mostraron importantes inconsistencias con valores que fluctuaron entre -0.15 y 0.99. Sólo en la densidad de 10 organismos/m² del año 2006 la r_F fue significativamente diferente de cero. La fluctuación en las estimación de las correlaciones, tanto genéticas como de efectos comunes de familia entre P28D y el P130D en ambas densidades pueden estar relacionadas a factores como: 1) las variaciones de manejo en las etapas tempranas; 2) las diferencias en la expresión de las características de crecimiento asociadas a la densidad poblacional en el estanque (Bagley *et al.*, 1994; Gall y Bakar, 1999; Aragón-Noriega *et al.*, 2001); 3) la confusión de los efectos comunes de familia con los efectos genéticos aditivos en ambas características (Gitterle *et al.*, 2005a; Castillo-Juárez *et al.*, 2007); y 4) la posible existencia de interacciones genotipo por ambiente (Montaldo, 2001).

7.4.2. Respuesta a la selección para P130D.

La RSD para P130D fue de 0.42 g y para RSA de 0.52 g, lo que representó una ganancia del 24% debida a la inclusión de una etapa temprana de selección. La inclusión de una etapa de selección temprana permite incrementar la intensidad de la selección en la población, con la característica de evitar los costos del mantenimiento de un mayor número de candidatos a reproductores, lo que tiene un impacto económico dentro del programa (Toro y Pérez-Enciso, 1990), sin embargo es fundamental estimar la relación entre el beneficio y el costo de este tipo de sistemas de selección en camarinocultura. El incremento en la intensidad de selección, también reduce el tamaño efectivo poblacional, por lo que se deben de considerar estrategias complementarias para evitar las consecuencias desfavorables de esta (Lynch, 1988).

7.5. Conclusiones.

El P28D y P130D están asociados genéticamente de manera positiva. Esto hace posible considerar el diseño de programas de selección en dos etapas, para obtener mayores progresos genéticos en P130D. Sin embargo, es fundamental establecer los criterios de manejo zootécnico para generar la información requerida, así como llevar a cabo la modelación adecuada para poder obtener las mejores respuestas a la selección.

Por otro lado, es importante estudiar cuáles son las condiciones experimentales que permitan avanzar en el conocimiento de la asociación entre los efectos comunes de familia en ambas características. Ello permitirá seleccionar de manera adecuada en las etapas tempranas y hará posible la elaboración de índices de selección que incluyan estas características.

7.6. Literatura citada.

Aragón-Noriega, E.A., Córdova-Murueta, J.H., Trías Hernández, H.L., García-Juárez, A.R., 2001. Efecto de la densidad de siembra y la estacionalidad en la producción de camarón azul *Litopenaeus stylirostris*. *Ciencia Pesquera* 14, 39-46.

Bagley, M.J., Bentley, B., Gall, G.A.E., 1994. A genetic evaluation of the influence of stocking density on the early growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 121, 313-326.

Castillo-Juárez, H., Quintana, C.J.C., Campos-Montes, G.R., Cabrera, V.C., Martínez, O.A., Montaldo, H.H., 2007. Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*), from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models. *Aquaculture* 273, 42-49.

Doupé, R.G., Lymbery, A.J., 2005. Genetic covariation in production traits of sub-adult black bream *Acanthopagrus butcheri* after grow-out. *Aquac. Res.* 36, 1128-1132.

Falconer D.S., Mackay, T., 1996. Introduction to quantitative genetics, third ed. Longman Scientific & Technical. New York.

Farfán, V.E., Jasso, M.J., López U.J., Vargas, H.J. Ramírez, H.C., 2002. Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite ehren*. *Var ayacahuite. Rev Fit. Mex.* 3, 239-246.

Gall, G.A.E., Bakar, Y., 1999. Stocking density and tank size in the design of breed improvement programs for body size of tilapia. *Aquaculture* 173, 197-205.

Gall, G.A.E., Bakar, Y., 2002. Application of mixed-model techniques to fish breed improvement: analysis of breeding-value selection to increase 98-day body weight in tilapia. *Aquaculture* 212, 93-113.

Gilmour, A.R., Gogel, B.J., Cullis, B.R., Welham, S.J., Thompson, R., 2002. ASReml user guide. Release 1.0. VSN International Ltd, U.K.

Gitterle, T., Rye, M., Saltec, R., Cock, J., Johansen, H., Lozano, C., Suárez, J., Gjerded, B., 2005a. Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in (*Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei*) under standard commercial conditions. *Aquaculture* 243, 83-92.

Guo-Sheng, S., Lars-Erik, L., Graham, A.E.G., 2002. Genetic correlations between body weight at different ages and with reproductive traits in rainbow trout. *Aquaculture* 213, 85-94.

Kenway, M., Macbeth, M., Salmon, M., McPhee, C., Benzie, J., Wilson, K., Knibb, W., 2006. Heritability and genetic correlations of growth and survival in black tiger prawn *Penaeus monodon* reared in tanks. *Aquaculture* 259, 138-145.

Lynch, M., 1988. Design and analysis of experiments on random drift and inbreeding depression. *Genetics* 120, 791-807.

Martínez, V., Kause A., Mäntysaari, E., Mäki-Tanila, A., 2006b. The use of alternative breeding schemes to enhance genetic improvement in rainbow trout: II. Two-stage selection. *Aquaculture* 254, 195-202.

Montaldo, H.H., 2001. Genotype by environment interactions in livestock breeding programs: A review. *Interciencia* 26, 229-235.

Pérez-Rostro, C., Ibarra A.M., 2003a. Quantitative genetic parameter estimates for size and growth rate traits in Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone 1931) when reared indoors. *Aquac. Res.* 34, 543-553.

Pérez-Rostro, C., Ibarra, M.A., 2003b. Heritabilities and genetic correlations of size traits at harvest size in sexually dimorphic Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) grown in two environments. *Aquac. Res.* 34, 1079-1085.

Toro, M., Pérez-Enciso, M., 1990. Optimization of selection response under restricted inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 22, 91-107.

Visscher, P.M., 1998. On the sampling variance of intraclass correlations and genetic correlations. *Genetics* 149, 1605-1614.

Winkelman, A.M., Peterson, R.G., 1994b. Genetic parameters (heritabilities, dominance ratios and genetic correlations) for body weight and length of Chinook salmon after 9 and 22 months of saltwater rearing. *Aquaculture* 125, 31-36.

8. Conclusiones generales.

En este trabajo sólo fue posible tener una aproximación de la manera de realizar la adecuada estimación de los efectos comunes de familia de hermanos y de tanque de crecimiento en etapas tempranas. Lo anterior permitió tener mejores estimaciones de los parámetros genéticos para características de crecimiento en post larvas. En este estudio quedó de manifiesto la importante influencia de los factores ambientales en la estimación de parámetros poblacionales del peso corporal, principalmente los relacionados a los tanques de crecimiento. Fue posible determinar la existencia de efectos de interacción genotipo por ambiente, relacionada con los efectos de densidad, que se reflejaron en la magnitud de los estimadores de los componentes de varianza, pero que no afectaron de forma importante el ordenamiento de los valores genéticos.

Los efectos comunes de familia de hermanos están relacionados con los efectos genéticos aditivos, por lo que es importante considerarlos en las evaluaciones genéticas. Si bien su inclusión en los modelos no es significativa y suelen tener valores cercanos a cero, su exclusión puede producir sobrestimación de la heredabilidad en las características de crecimiento. Es importante establecer estudios que permitan entender de mejor manera la relación existente entre los efectos de familia de hermanos y los efectos genéticos aditivos, tanto en las etapas de post larva como en la etapa de juveniles.

Es posible obtener avances genéticos debidos a la selección en el peso corporal del camarón, tanto en la post larva en edades empleadas al momento de su siembra en estanques de engorda, como en juveniles en tallas comerciales. Estas características de crecimiento pueden ser utilizadas en un esquema de selección en etapas, donde el crecimiento en post larva puede considerarse como una primera etapa de selección para incrementar la intensidad de selección en el peso corporal de juveniles. Pero es fundamental establecer las condiciones zootécnicas relacionadas a estas etapas de crecimiento, así como la modelación adecuada para poder obtener mejores respuestas a la selección finales en estos esquemas de selección.