

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

EVOLUCIÓN DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA PARA PESO CORPORAL A EDAD COMERCIAL EN UNA POBLACIÓN SELECCIONADA DE CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA NELSON CALA MORENO

TUTOR:

HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTORAL:

HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ

Maestría en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal

FELIPE DE JESÚS RUÍZ LÓPEZ

Maestría en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal

MÉXICO D.F. 2013





UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A México por abrirme las puertas de su maravillosa cultura, darme la oportunidad de compartir con su hermosa y cálida gente, enseñarme a ser mejor persona, y hacer posible éste y muchos otros proyectos en mi vida presente y futura.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, a la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia por brindarme la oportunidad de realizar mi posgrado.

A Conacyt por brindarme la posibilidad económica que poder realizar mí estudio de posgrado.

Al Dr. Hugo H. Montaldo por permitirme trabajar en un excelente grupo de investigación, facilitarme las herramientas necesarias para poder llevar a cabo este proyecto, brindarme su apoyo, paciencia, conocimientos, enseñanzas, franqueza, honestidad, amistad y confianza.

Al Dr. Héctor Castillo Juárez por darme la oportunidad de compartir y trabajar en el grupo de Maricultura, su ejemplo, su honestidad, su calidez, su rectitud, y su apoyo en mi sostenimiento.

Al Dr. Felipe Ruíz por dedicar su tiempo, su comprensión, sus consejos, confianza, y apoyo.

Al Dr. Gabriel Campos Montes por sus enseñanzas, su amistad, su tiempo, sus consejos, su buen sentido del humor, apoyo y confianza.

Al Maestro y amigo Hugo Toledo por ayudarme a encajar mejor en México, por creer en mi trabajo, en mi capacidad, por comprender mi condición de extranjero, por su paciencia, apoyo y amistad.

A Maricultura del Pacífico por hacer posible ésta investigación económica y académicamente.

A la Dra. Clara Aguillón por su apoyo, su confianza y paciencia.

A la Maestra Alejandra Caballero por sus consejos que fueron la base de ésta investigación.

A la Dra. Rocío por su confianza, y sus sabios consejos.

A todo el personal del departamento de Genética y Bioestadística de la FMVZ – UNAM, por su conocimiento.

A todo el personal del departamento de Posgrado de la FMVZ – UNAM, por su apoyo y paciencia.

DEDICATORIAS

A mi madre, porque me enseñaste a ser meticuloso, crítico, perseverante, curioso, por apoyar mis sueños, por creer en mí, por ser la base de mi formación, de mi familia, gracias a ti soy un investigador.

A mi padre, porque me enseñaste a trabajar, a ser responsable, a siempre generar ideas, por tu ejemplo de fuerza de vida, proyección y perseverancia, por apoyarme en mis estudios.

A mis abuelos, Flor de María por todo tu amor y apoyo, María Emma por tu amor, Juan de la Cruz (QEPD) por enseñarme a ser independiente en la vida, Jorge Cala por tus charlas.

A Víctor Hugo Figueroa Arenas por confiar en mí, su franqueza, sus consejos, sus enseñanzas, su paciencia, su comprensión, por su apoyo y su amistad incondicional.

A Nelly Alejandra Fragoso por tu apoyo, comprensión, paciencia, confianza, por creer en mí, por tu amor, por ser parte primordial de mis metas, por querer ser parte de mis sueños locos.

A Jessica Andrea Cala por crecer a mi lado, por tus consejos, por brindarme la fuerza y objetividad en tus palabras, por ser uno de mis motivos para llegar lejos.

A mi prima Vanessa Moreno Rondón, por ser un motor que me impulsó a creer en que podía cumplir mis metas, por apoyarme en mí llegada a México, y a la facultad de medicina veterinaria y zootecnia.

A Yuliano Moreno por ser mi ejemplo a seguir, por tus consejos de vida, por tu amistad, por creer en mí.

A la familia Fragoso Vargas por haberme recibido en su hogar con los brazos abiertos y ser un apoyo constante en mis sueños.

Al Dr. Hugo y a Maricarmen, por hacerme sentir en familia, por preocuparse por mí, sin ustedes éste sueño y muchos más habrían sido imposibles, gracias por acogerme en su corazón.

A todos aquellos que indirectamente aportaron un grano de arena en mi aprendizaje, mis maestros, mis compañeros, mis colegas, mis amigos, todos los que ayudaron en éste paso de mi vida.

RESUMEN

CALA MORENO NELSON. Evolución de la variabilidad genética para peso a edad comercial en una población seleccionada de camarón blanco del Pacífico *Penaeus* (*Litopenaeus*) vannamei. (Bajo la dirección de HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO, HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ, FELIPE DE JESÚS RUÍZ LÓPEZ).

El presente estudio tuvo como objetivo estimar cambios en la variabilidad genética evaluada como: heredabilidad $(h^2)^3$, la varianza genética aditiva $(\sigma^2)^3$, y el coeficiente de variación genético aditivo (CV_g), para el peso corporal a los 130 días de edad (P130) en una población seleccionada de camarón blanco del Pacífico (Penaeus (Litopenaeus) vannamei). La información para P130 se obtuvo de los ciclos de producción 2003-2010 correspondientes a 8 generaciones de datos. Se analizó un total de 123,561 registros de P130, obtenidos de la descendencia de 1.043 hembras y 746 machos. Se utilizó información completa de pedigrí desde 2002. El tamaño efectivo de la población fue entre 41 y 113. La estimación de componentes de varianza se realizó utilizando modelos animales lineales mixtos con el software ASReml. En el análisis, las varianzas entre los año se consideraron heterogéneas. Se analizaron tanto datos no transformados como transformados a logaritmo natural para examinar los efectos de escala. En el análisis de los datos sin transformar, h^2 y σ^2 _a mostraron tendencias lineales negativas (P <0.0001), sin embargo, las tendencias con los datos transformados fueron positivas (P <0.0001). La tendencia lineal para CV_g fue positiva tanto con los datos no transformados como transformados (P <0.0001). La significancia de las relaciones no lineales indica una influencia de efectos a corto plazo en todos los parámetros estudiados. La mayoría de estas fluctuaciones pueden estar relacionadas con cambios ambientales. Después de considerar los efectos de escala, no hay evidencia de una disminución en la variabilidad genética de esta población, lo que puede indicar que la respuesta a la selección para P130 no lo haría disminuir en un futuro próximo debido a una disminución de la variabilidad genética si el tamaño efectivo de la población se mantiene ≥ 50. Los resultados sugieren que es importante utilizar métodos los cambios en la media y en la varianza fenotípica, cuando se evalúen cambios en la variabilidad genética de características cuantitativas en poblaciones seleccionadas en acuicultura.

ABSTRACT

Evolution of genetic variability of weight at harvest size in a selected population of Pacific white shrimp *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei*.

Nelson Cala, Hugo H. Montaldo, Héctor Castillo-Juárez, Felipe de Jesús Ruiz López, Gabriel Campos-Montes

The present study aimed to estimate changes in genetic variability evaluated as: heritability (h²), additive genetic variance (V_A), and genetic additive coefficient of variation (CV_A), for body weight at 130 days of age (W130) in a selected population of Pacific white shrimp (P. vannamei). Information for W130 was obtained from shrimp production cycles 2003 to 2010, corresponding to 8 generations of data. A total of 123,561 records for W130 were analyzed, obtained from the offspring of 1043 dams and 746 sires. Full pedigree information back to parents in base generation (2002) was available. Effective population size was between 41 and 113. Estimation of variance components was performed using linear mixed animal models with ASReml software. In the analysis, variances were considered as heterogeneous across years. Both untransformed and W130 data transformed to natural logarithms were analyzed to examine scaling effects. In the untransformed data analysis, h² and V_A showed negative linear trends (P < 0.0001), however, their trends in the transformed data were positive (P < 0.0001). Linear trend for CV_A was positive in both non-transformed and transformed data (P < 0.0001). Significance of non-linear relationships indicates short-term influences on all studied parameters. Most of these observed fluctuations in variances may be related to changes in the environment On the overall, after accounting for scale effects, there is no evidence of a decline in the genetic variability for this population, which may indicate that selection response in W130 would not decline in the near future because if the effective population size is maintained ≥50. The results suggests that it is important to use methods that account for changes in the

mean and in total phenotypic variance while measuring changes in the genetic variability of quantitative traits in aquaculture selected populations.

CONTENIDO

1. Intr	roducción	13
1.1.	Producción acuícola en el mundo	13
1.2.	Cría de camarón en el mundo	13
1.3.	Producción de camarón en México	14
1.4.	Conservación de la variabilidad genética en poblaciones seleccionadas	.15
1.4.1.	Aspectos teóricos	15
1.4.2.	Estudios de cambios en la variación genética en poblaciones	
selecci	onadas de animales	19
1.5.	Justificación	22
2. Ma	iterial y Métodos	23
2.1.	Datos	23
2.2.	Modelos estadísticos	27
3. Re	sultados	29
3.1.	Estadísticos Descriptivos	29
3.2.	Componentes de varianza y parámetros estimados	31
3.3.	Tendencia Genética	41
3.4.	Tamaño efectivo de la población	41
4. Dis	scusión	42
5. Co	nclusiones	45
6. Bib	oliografía	46

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la varianza genética aditiva33
Figura 2. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la varianza genética aditiva con los datos transformados a logaritmo natural.
Figura 3. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la heredabilidad35
Figura 4. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la heredabilidad con los datos transformados a logaritmo natural36
Figura 5. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para el coeficiente de variación genético aditivo37
Figura 6. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para el coeficiente de variación genético aditivo con los datos transformados a logaritmo natural
Figura 7. Tendencia genética lineal estimada para los años 2003 a 201041

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Producción de <i>Penaeus vannamei</i> en México y el mundo (FAO 2010 ^a ;
FAO 2012)15
Cuadro 2. Estadísticos descriptivos del peso a los 130 días de edad en P.
vannamei30
Cuadro 3. Estimados de componentes de varianza, heredabilidad (h²), proporción
de efectos comunes de familia (f²), y efecto residual (e²) para el peso a los 130
días de edad en <i>P. vannamei.</i> 31
Cuadro 4. Componentes de varianza estimados, heredabilidad (h²), efectos
comunes de familia (f²) para el peso a los 130 días de edad en los años de 2003 a
2010 con datos transformados a logaritmo natural32
Cuadro 5. Parámetros estimados de los modelos polinomiales de regresión de
primer, segundo y tercer grado para la varianza genética aditiva, heredabilidad y
coeficiente de variación genético aditivo39
Cuadro 6. Número de reproductores y tamaño efectivo de la población por año en
P. vannamei

1. Introducción

1.1. Producción acuícola en el mundo

La Acuicultura es definida como la cría de organismos acuáticos como los peces, moluscos, crustáceos y las plantas acuáticas (FAO, 2008; FAO, 2012).

La pesca y la acuicultura suministraron alrededor de 148 millones de toneladas de producción acuícola mundial total en 2010 (con un valor total de 217,500 millones de USD). De ellos, aproximadamente 128 millones de toneladas se destinaron al consumo humano y, según datos preliminares para 2011, la producción se incrementó hasta alcanzar los 154 millones de toneladas, de los que 131 millones de toneladas se destinaron a alimentos de consumo humano (FAO, 2012).

1.2. Cría de camarón en el mundo

La producción acuícola mundial de crustáceos en 2010 se dio tanto con especies de agua dulce (29.4 %) como con especies marinas (70.6 %). Entre las especies marinas predomina el camarón blanco del Pacífico (*Penaeus vannamei*) (FAO, 2009; FAO, 2012).

Según la FAO (2012), la producción de *P. vannamei* aportó más de 2.5 millones de toneladas a la cantidad total de crustáceos producida en 2010, año en el cual las demás especies como langostino jumbo, otros camarones, cangrejos de fango y langostas no superaron el millón de toneladas. Esto evidencia la importancia de *P. vannamei* en la producción acuícola mundial. Entre las actividades practicadas dentro de la maricultura, la cría de camarones es una de

las de más rápido crecimiento, para la cual encontramos avances importantes entre 2002 y 2013 la (Andriantahina et al., 2013)

En 2010 *P. vannamei* representó 71.8% de la producción mundial de todas las especies de camarón marino cultivado, 77.9% del cual se produjo en Asia, y el resto en América. (FAO 2012).

Las estadísticas de la FAO (2010b), muestran que el total de producción de *P. vannamei* en cultivo se incrementó a nivel mundial desde 8,000 toneladas en 1980 a 194,000 toneladas en el año 1998. Posteriormente, experimentó un pequeño descenso en 1999 y uno mayor en el año 2000, debido a la llegada del virus de mancha blanca a América Latina, y un posterior aumento, hasta llegar a una cifra cercana a 2,8 millones de toneladas en el año 2010 (FAO, 2010b).

1.3. Producción de camarón en México

El camarón cultivado representa en México el 83% de la producción de crustáceos en sistemas controlados de cultivo (FAO, 2012). México ocupa el séptimo lugar en el mundo en cuanto a producción de camarón (cultivado y de captura). La especie que más se cultiva en México es el *P. vannamei* (FAO, 2012).

La producción de *P. vannamei* en México y a nivel mundial para los años 2002 al 2011, con su valor se muestran en el cuadro 1.

Cuadro 1. Producción de *Penaeus vannamei* en México y el mundo (FAO 2010^a; FAO 2012).

Producción de <i>Penaeus vannamei</i> (ton)

Año	Prod	ucción Mundial	Producción en México		
	Ton	valor (miles de dólares)	Ton	valor (miles de dólares)	
2002	474,363	2,295,707	45,853	228,202	
2003	988,392	3,465,580	45,857	193,756	
2004	1,313,745	4,546,464	62,361	211,631	
2005	1,667,973	5,948,323	90,008	350,166	
2006	2,121,142	7,629,689	112,495	439,734	
2007	2,348,549	8,825,032	111,787	391,882	
2008	2,314,460	9,282,428	130,201	481,252	
2009	2,429,126	9,572,616	125,778	404,087	
2010	2,720,929	11,284,498	104,612	321,581	
2011	-	-	109,816	362,056	

Ton = toneladas, USD = dólares, - = valor desconocido

1.4. Conservación de la variabilidad genética en poblaciones seleccionadas.

1.4.1. Aspectos teóricos.

La respuesta a la selección por año para una característica cuantitativa en una población seleccionada depende de la intensidad de selección, la precisión de la selección, el intervalo generacional y la varianza genética aditiva.

La variabilidad genética aditiva existente para una característica cuantitativa puede ser evaluada mediante la varianza genética aditiva, y a partir de algunas funciones derivadas de la misma, como el coeficiente de variación genético aditivo y la heredabilidad (Carlson y Seamons, 2008). La heredabilidad de una característica, permite evaluar la capacidad de una población para responder a la selección (Falconer y Mackay, 1996).

La media y las varianzas genética y ambiental pueden cambiar a través de generaciones en las poblaciones, como consecuencia de cambios sistemáticos o aleatorios en el ambiente, así como por cambios genéticos por selección, consanguinidad, heterosis, y deriva génica (Wolc et al., 2010). Con frecuencia los cambios en la media y la varianza están asociados, por este motivo, resulta conveniente evaluar no solamente los cambios en la varianza y la heredabilidad, sino también usar medidas como el coeficiente de variación genético aditivo (Carlson y Seamons, 2008), y transformar los datos a logaritmo natural, que ayudan a estudiar los cambios de la variabilidad en forma más completa (Wolc et al., 2010).

La varianza y la heredabilidad son propiedades de la población en un ambiente determinado, y dependen de la frecuencia y los efectos de los genes segregantes, pero, para la misma característica o tipo de característica, ellos tienden a ser similares, no solo a través de poblaciones, sino incluso a través de especies (Hill, 2010).

Hay dos razones para realizar comparaciones de la variación genética en características cuantitativas: la primera es comparar la capacidad para responder a la selección, y la segunda es hacer inferencias acerca de las fuerzas que mantienen la variabilidad genética (Houle, 1992).

Los cambios en la variación genética pueden ser debidos a desequilibrio de ligamiento, cambios en las frecuencias alélicas, o deriva génica (Dempfle, 1990). La estimación de la variación genética en características cuantitativas, además de ser importante en la conservación de especies (Storfer, 1996), también lo es en el desarrollo de programas de mejoramiento genético para una o más características cuantitativas, debido a que indica que tanto se puede extender el programa en el tiempo, o para evaluar la posibilidad de cambiar la característica seleccionada en dichos programas (Hill, 2000).

En la estimación del cambio en la variabilidad genética debido a la influencia de la selección, se debe tener en cuenta el tipo de modelo genético propuesto. Existen dos modelos: el modelo con número finito de loci, y el modelo infinitesimal (Strandberg y Malmfors, 2006). El modelo con número finito de loci es usado comúnmente en genética de poblaciones, y su versión más simple, el modelo de un locus (Strandberg y Malmfors, 2006), apoya la teoría de que la selección sobre una característica puede disminuir la variabilidad de la misma hasta agotarla (fijación de alelos). Por otro lado, aunque la selección natural, junto con la deriva genética en poblaciones finitas, tienden a reducir la variación genética aditiva de los caracteres cuantitativos, observamos en poblaciones naturales, variación genética aditiva prácticamente en todos los caracteres (Falconer y Mackay, 1996).

El modelo infinitesimal fue introducido por Fisher (1918) y en este se contempla que para cada característica actúa un número infinito de genes, por lo tanto el efecto de cada gen tiende a cero. En tal caso, la selección no cambiaría las frecuencias alélicas (Strandberg y Malmfors, 2006).

Si una característica cuantitativa es sometida a un proceso de selección recurrente, la variación fenotípica en cada generación se reduce al eliminar observaciones extremas, por lo que se esperaría que la varianza genética también

se redujera proporcionalmente en cada generación y en última instancia se eliminara por completo (Bulmer, 1971).

Ante el argumento expuesto en el párrafo anterior, Bulmer formuló que si una característica cuantitativa es controlada por un número infinito de loci, la selección no causaría ningún cambio permanente en la varianza genética, pero podría causar un cambio temporal que rápidamente desaparecería en ausencia de selección. Esto se debe a la correlación generada entre efectos de pares de loci en respuesta a la selección aplicada. Este efecto se conoce como el efecto Bulmer (Bulmer, 1971) y no requiere especificar efectos individuales de genes.

Crow y Kimura (1970) afirman que si el número de genes que afecta una característica es muy grande, la variación se mantendrá constante en presencia de selección en una población de tamaño infinito.

En características como tamaño corporal, el valor óptimo desde el punto de vista de la aptitud es intermedio, de manera que la selección, en estos casos, tiende a suprimir los extremos. Si el número de loci que afectan una característica cuantitativa es finito, la selección cambia la varianza. Si la varianza aumenta o disminuye, dependerá de las frecuencias alélicas, efectos de dominancia, efectos de epistasis, y del sistema de apareamiento (Crow y Kimura, 1970).

La variación genética se pierde como resultado de muestreo o deriva génica, debido a un tamaño finito de población, y como resultado de selección (Hill, 2000). En el modelo infinitesimal, cuando la variación se pierde por deriva génica y es compensada por la mutación, el tamaño de la población para mantener la variación genética está en función de la tasa mutacional (Hill, 2000).

En condiciones naturales, al igual que en condiciones de selección artificial para la mayoría de las características cuantitativas, los procesos selectivos involucran un gran número de loci, por lo tanto el cambio en la varianza por selección, es lento. La probabilidad de que se agote la varianza génica en la

población es limitada a menos que esta sea pequeña, que el número de loci involucrados en la características sean pocos, o el proceso de selección muy intenso (Crow y Kimura, 1970). De alguna manera esta afirmación coincide con la teoría del modelo infinitesimal (Fisher, 1918).

1.4.2. Estudios de cambios en la variación genética en poblaciones seleccionadas de animales

Meyer y Hill (1991) realizaron un estudio de selección por 23 generaciones en ratones usando como criterio de selección, el consumo de alimento entre las 4 y 6 semanas de edad. La selección se llevó a cabo dentro de familia. Se analizaron datos de 10,941 ratones, la estructura de la población para el estudio constó de tres líneas, una de bajo peso, una de alto y una línea control, y se utilizaron tres réplicas de cada una. El tamaño efectivo de la población varió de 35 a 65, a través de las generaciones. El objetivo del estudio fue, examinar la aplicación del modelo animal para el análisis de datos obtenidos de una selección a largo plazo. Los análisis se llevaron a cabo usando los datos de las generaciones 2 a la 7, 8 a la 13 y 14 a la 23 por separado con información de parentesco para evaluar los cambios en la varianza genética aditiva entre los años. Un segundo objetivo fue investigar la heredabilidad del consumo de alimento y su asociación con el peso corporal. Estos autores encontraron una disminución en la varianza genética y en la heredabilidad para la característica. Estos estimados sugieren que puede ser que el modelo infinitesimal no es el apropiado para analizar el consumo de alimento entre las semanas 4 y 6. Los estimados de σ^2 a disminuyeron al incrementar el número de generaciones, sugiriendo que el modelo infinitesimal no fue apropiado y que las varianzas cambiaron como consecuencia del cambio en las frecuencias génicas debido a la selección.

Martínez et al. (2000) realizaron un análisis de la respuesta a la selección en 20 generaciones de ratones, usando un modelo infinitesimal, para una

característica (proporción de grasa de la almohadilla gonadal con respecto al peso corporal). Los datos fueron obtenidos de 16 familias divididas en 3 líneas, y con tres réplicas en cada línea. El objetivo de la selección fue cambiar la proporción de grasa corporal. El criterio de selección fue la relación del peso de la almohadilla de grasa gonadal y el peso corporal total de los machos. El tamaño de la almohadilla de grasa gonadal está altamente correlacionado con el total de grasa corporal. Los datos fueron analizados sin transformar y convertidos a logaritmos naturales para intentar disminuir la heterogeneidad de varianzas entre las generaciones. Los parámetros fueron estimados con todas las generaciones y el pedigrí completo, con las últimas generaciones y el pedigrí completo, y dividiendo los datos en grupos de tres generaciones, donde se esperó encontrar diferencias significativas entre grupos causadas por la pérdida de la variabilidad genética. Los autores sin embargo, no encontraron una diferencia significativa entre los grupos de generaciones para la heredabilidad que apoyara la idea de la pérdida de dicha variabilidad genética por la deriva génica o la selección aplicada en ésta población para el periodo considerado.

La disminución en la varianza también se puede presentar ante tamaños efectivos (Ne) limitados de la población. Al disminuir Ne, la varianza entre familias disminuye, al tiempo que el coeficiente de consanguinidad crece (Martínez et al., 2000). Éstos autores concluyen que aunque se generó una diferencia en las medias de hasta cuatro veces entre las líneas sometidas a selección en direcciones opuestas, no se encontró dificultad para analizar y estimar los parámetros mediante el modelo infinitesimal. La varianza en la población base siempre pudo ser estimada de forma insesgada aun cuando hubiera sido sometida a varias generaciones de selección, expresando que los resultados del trabajo, desde luego no implica que exista un número infinito de genes independientes con un efecto mínimo sobre la grasa corporal, pero sí muestra que en éstas líneas no se presentó un efecto lo suficientemente grande de genes individuales sobre la

característica, como para violar las predicciones del cambio en la media y la varianza genética debidas a la selección con el modelo infinitesimal.

Wolc et al. (2010) analizaron los cambios en la variabilidad del peso corporal a las 35 semanas de edad en 6 generaciones de selección, en poblaciones de gallinas que fueron mantenidas bajo condiciones de manejo similares durante el estudio. En ese estudio, se utilizaron 89,186 registros de peso a las 35 semanas de edad, principalmente hembras, provenientes de 7 líneas diferentes. Los datos se analizaron sin transformar y transformados a logaritmo natural. Se usó un modelo con varianzas homogéneas, un modelo con varianzas heterogéneas, uno donde se mantuvo constante la varianza aditiva, otro con la varianza ambiental constante y por ultimo uno donde se tomó la heredabilidad como constante.

Estos autores encontraron una tendencia positiva significativa aunque pequeña para la varianza genética aditiva. Se evidenció una alta heterogeneidad entre generaciones en las varianzas genética y ambiental. El incremento en la varianza genética aditiva pudo estar asociado con cambios ambientales entre los años. Generalmente el incremento en la variabilidad en las poblaciones estudiadas estuvo asociado al incremento de la media del peso, lo que no parece compatible con la presencia de enfermedades. De este modo, se supone que, el incremento observado en la variabilidad genética aditiva en el estudio de Wolc et al. (2010), puede, deberse a cambios menores en la dieta en las líneas a través del tiempo, ya que se encontró cierta correlación de cambios en las medias, a través de las líneas, sin embargo el coeficiente de variación tampoco fue constante.

Un estudio previo sobre selección para crecimiento, durante 5 generaciones, en una población de *P. vannamei* (Andriantahina et al., 2013), los estimados de h^2 variaron de 0.41 ± 0.11 a 0.50 ± 0.16 , sugiriendo una tendencia negativa, aunque no fue significativa.

1.5. Justificación

En programas de mejoramiento genético en poblaciones animales, es importante evaluar los posibles cambios en la variabilidad genética de las características cuantitativas, como un medio para saber si las poblaciones pueden mantener su capacidad para responder a la selección (Storfer, 1996; Hill, 2000; Carvajal-Rodríguez, 2005).

Se han realizado pocos estudios en animales domésticos y en particular en especies acuícolas sobre la evolución de la variabilidad genética en poblaciones seleccionadas (Wolc et al., 2010; Hill, 2000; Martínez et al., 2000). En *P. vannamei*, en nuestro conocimiento, únicamente existe un estudio publicado sobre este tema, pero que contempla únicamente 5 generaciones (Andriantahina et al., 2013).

1.6. Objetivo

Estimar los cambios en los componentes de variabilidad genética aditiva para el peso a los 130 días durante 8 generaciones, en una población seleccionada de camarón blanco del Pacífico.

1.7. Hipótesis

La selección aplicada sobre P130 a una población de camarón blanco del Pacífico, ha disminuido la variabilidad genética aditiva para la característica.

2. Material y Métodos

2.1. Datos

Los datos fueron obtenidos de la empresa Maricultura del Pacífico SA de CV, ubicada en el municipio de Rosarito, Sinaloa, 64 Km al sur de Mazatlán, Sinaloa, México (Campos-Montes et al., 2006), de los años 2003 a 2010.

La población estudiada fue formada en 1998 con camarones de Sinaloa, México, Venezuela, Colombia, Florida y Ecuador. A continuación se presenta una descripción de los principales cambios en el programa de selección a través del tiempo.

1998 - 2002. El programa consistió en selección intrafamiliar para peso a la cosecha a partir de medias fenotípicas familiares. Cada familia crecía en un ambiente separado.

2003 - 2004. Los camarones fueron marcados con elastómeros y distribuidos en 4 estanques en dos diferentes localidades. Se realizó una selección familiar donde se conservó el 60% superior de las familias a partir de la media de los valores genéticos predichos familiares (VGFP) a los 130 días. Posteriormente se realizó selección intrafamiliar a partir de peso individual de los animales recuperados en los estanques de prueba.

2005 - 2006. El ciclo del programa se inició con 200 familias de las cuales fueron seleccionadas 150 familias superiores a partir de VGFP para peso a los 28 días de edad (P28). Una vez elastomerizadas fueron sembradas para la evaluación en 2 tanques en Los Pozos Sinaloa y 2 tanques en Bahía de Kino Sonora, a partir de la información generada en estos estanques, se realizó un proceso de selección familiar para P130, donde se conservó el 60% superior. Los candidatos a reproductores se obtuvieron igual que en periodo anterior.

2007 - 2008. El manejo de la población es similar al periodo de 2005 - 2006, las dos principales diferencias son: la selección familiar a los 28 días se realizó a partir de 300 familias y los candidatos a reproductores de la próxima generación provinieron de un programa de selección intrafamiliar dentro de un núcleo genético, donde cada familia creció en una jaula separada.

2009 - 2010. El manejo es similar al descrito en el periodo 2007 – 2008 pero se incorporó un índice de selección que considero los valores genéticos familiares de peso y supervivencia con una importancia relativa de 5 a 1.

2.1.1. Formación de familias.

El intervalo generacional fue de un año, y las generaciones son discretas, debido a que cada generación es producida anualmente y los reproductores usados son descartados. Las familias se realizaron a partir de la implementación de inseminación artificial utilizando un macho por cada dos hembras, realizando apareamientos para evitar incrementos sustanciales en la consanguinidad de la población. Estas restricciones establecieron que durante el periodo de 1998 a 2006 se evitaran apareamientos entre hermanos y de 2006 a 2010 se evitaran los apareamientos que produjeran 6.5% o más de coeficiente de consanguinidad en la progenie.

Una vez realizada la inseminación cada hembra fue colocada en un tanque individual con la finalidad de mantener la identidad de la familia. Los desoves con menos de 25000 nauplios fueron desechados, la cría larvaria fue realizada en tanques familiares dependiendo de las necesidades del programa de selección, cada familia pudo crecer en 1, 2 o 3 tanques diferentes (Campos Montes, 2009). La alimentación de los organismos en

su etapa larvaria consistió en alimento comprimido comercial con contenido de proteína que varió entre 40% y 50% y de 8% a 10% de lípidos, microalgas del género Chaetoceros, espirulina comercial y Artemia. La dieta se ajustó de acuerdo con la etapa de crecimiento de los camarones (Campos-Montes et al., 2013).

Cuando los organismos alcanzaron entre 2 y 3 gramos de peso corporal, las familias fueron identificadas mediante la aplicación de elastómeros (Northwest Marine Technology ™) de seis diferentes colores (blanco, azul, morado, naranja, rojo y verde) cuya combinación representaba el código de familia, las marcas se colocaron en el sexto segmento abdominal en tres posiciones diferentes.

2.1.2. Manejo de la evaluación genética en estanques.

Durante el periodo analizado se utilizaron dos tipos de estanques con diferentes densidades, a continuación se describen las características de cada ubicación:

Los Pozos Sinaloa, donde se contó con dos estanques de tierra de 0.2 ha a densidades de 10 (POZOS10) y 30 (POZOS30) camarones/m², representativas de los sistemas comerciales comunes en México. Los estanques contaron con una columna de agua de 1.4 m con temperatura de entre 30 y 34°C con salinidad en rango de 30 a 35 ppt y recambio diario de agua de entre 5 y 20%, según la etapa de crecimiento. Se proporcionó alimento comercial con 35% a 40%, la cantidad diaria correspondió a 3% de la biomasa de los estanques (Campos-Montes et al., 2009).

Bahía de Kino Sonora, donde los organismos fueron sembrados en estanques de concreto de 4 m de ancho, 16 m de largo y 2 m de profundidad a densidades que variaron de 85 a 180 camarones/ m² durante las generaciones a estudio, con temperatura promedio de 30°C, salinidad de 35 ppt con aireación

artificial constante y recambio diario de agua menor a 5%. La alimentación en estos estanques consistió en alimento comercial con una proporción de proteína de 35 a 40%, la cantidad diaria correspondió a 6% de la biomasa del estanque (Campos-Montes et al., 2009).

2.1.3. Obtención y edición de datos de P130.

Todos los individuos de cada tanque fueron cosechados entre las semanas 11 y 12 posteriores a la siembra. A los animales de cada familia se les determinó el sexo y la ausencia o presencia de defectos físicos. Luego, para obtener el peso a la cosecha, se les retiró el agua residual con una toalla y se colocaron de forma individual en una báscula tarada a cero gramos. Se descartaron del análisis los individuos con deformidades, enanismo, sexo indefinido y marcas de familia incompletas o con errores evidentes de lectura, que representaron 2.0% de los registros iniciales (Campos-Montes et al., 2009).

Se utilizó información de P130 de organismos de los ciclos de producción de 2003 a 2010, correspondientes a 8 generaciones. En total se analizaron 123,561 registros, procedentes de la progenie de 1043 madres y 746 padres. El pedigrí completo de la población está disponible desde los animales nacidos en 2002en adelante.

2.1.4. Tamaño efectivo de la población

El tamaño efectivo de la población (N_e) es un parámetro crucial en la determinación de la extensión de la variabilidad genética que puede mantenerse en la población (Lande and Barrowclough, 1987).

El Ne se estimó en este estudio a partir de los datos del pedigrí, mediante un análisis de pedigrí, y el software PopReport (Groeneveld et al., 2009) usando datos desde 2002 al 2010. El tamaño efectivo de la población fue estimado basándose en el número de machos seleccionados y hembras seleccionadas, que produjeron descendencia en cada generación (Falconer y Mackay, 1996), así:

$$Ne = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f}$$

donde, N_m y N_f son el número de machos y de hembras seleccionadas respectivamente.

2.2. Modelos estadísticos.

La estimación de los componentes de varianza del P130 se realizó utilizando el siguiente modelo lineal mixto:

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

Con esperanzas y varianzas:

$$\begin{bmatrix} u \\ f \\ e \end{bmatrix} \sim MVN \left\{ \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} 0 & G & 0 & 0 \\ 0 & 0 & F & 0 \\ 0 & 0 & 0 & R \end{bmatrix} \right\}$$

donde:

y = vector de observaciones para P130 de los camarones.

b = vector de año-estanque-sexo así como la covariable edad en su forma lineal y cuadrática.

u = vector de efectos aleatorios genéticos aditivos animales.

f = vector de efectos aleatorios de ambiente común de familia de hermanos.

e = vector de efectos aleatorios residuales.

X = matriz de incidencia que relaciona los registros con los elementos de **b**.

Z = matriz de incidencia que relaciona los registros con los elementos de u.

W = matriz de incidencia que relaciona los registros con los elementos de **p**.

 $\mathbf{G} = \mathbf{A} \otimes \mathbf{Do}$, donde \mathbf{A} es una matriz de relaciones aditivas, \mathbf{Do} es una matriz diagonal de varianzas genéticas aditivas por año y \otimes es el operador de Kronecker.

F = Es una matriz diagonal de varianzas de ambiente común de hermanos por año.

R = Es una matriz diagonal de varianzas residuales por año.

Además de analizar los datos obtenidos sin transformar, se realizó un análisis similar con los datos transformados en logaritmos naturales (ln) con el fin de reducir la heterogeneidad de varianzas (Martínez et al., 2000; Wolc et al., 2010) y estudiar posibles efectos de escala.

El efecto común de familia representa los efectos maternos (genéticos y ambientales), los efectos genéticos no aditivos y de condiciones ambientales comunes a la familia durante el crecimiento previo a la siembra de los animales marcados con todas las familias en un mismo estanque (Montaldo et al., 2012; Gjerde et al., 2004). Está en el correo la cita de Montaldo.

Para la estimación de los parámetros se utilizó el programa AsReml (Gilmour et al., 2009).

De igual forma se utilizó el programa ASReml para la aplicación de un modelo similar al antes descrito, pero suponiendo varianzas homogéneas para estimar las varianzas aditiva (σ^2_a), de ambiente común (σ^2_f), del error (σ^2_e) y fenotípica (σ^2_p) que es la suma de las tres anteriores ($\sigma^2_p = \sigma^2_a + \sigma^2_f + \sigma^2_e$). Se estimó la tendencia genética en las 8 generaciones del estudio usando un modelo animal, donde se consideraron las varianzas homogéneas, teniendo en cuenta todos los años simultáneamente, la tendencia genética se calculó con el promedio de los valores genéticos de los individuos contemporáneos para cada uno de los años analizados. Adicionalmente se estimaron las medias de mínimos cuadrados por año para P130.

Los estimados de heredabilidad (h²), se obtuvieron como la razón entre la varianza genética aditiva y la varianza total o fenotípica (σ^2_a / σ^2_p). Los estimados del coeficiente de variación genético aditivo (CV_g) se obtuvieron como la razón entre la desviación estándar genética aditiva y la media ajustada de la población ($\sqrt{\sigma_a^2}/\hat{\mu}$).

Con el fin de medir los cambios en los parámetros usados para medir la variabilidad genética aditiva de P130 se utilizaron modelos de regresión polinómicos de primer (lineales), segundo y tercer orden en los años, con los datos sin transformar, y transformados a logaritmos naturales.

3. Resultados

3.1. Estadísticos Descriptivos

Los estadísticos descriptivos para el peso a los 130 días de edad para los años de 2003 a 2010 se presentan en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Estadísticos descriptivos del peso a los 130 días de edad en *P. vannamei*.

Año	N	Medias de mínimos cuadrados (g)	Mínimo (g)	Máximo (g)	D.E.	CVg (%)	CVp (%)	CVe (%)
2003	1265 8	18.17	8.40	30.00	2.4	6.06	11.44	9.21
2004	1763 6	17.10	6.50	30.64	2.8	6.01	15.58	13.96
2005	2191 1	18.39	5.11	34.10	3.9	5.21	14.96	12.75
2006	1306 6	11.72	3.78	22.81	2.9	6.69	16.01	14.00
2007	1758 8	13.55	3.16	31.16	2.8	7.76	18.36	16.34
2008	1808 7	11.91	4.10	30.94	2.6	8.66	19.00	16.16
2009	9369	14.02	5.13	29.80	2.9	7.09	17.29	14.72
2010	1324 6	13.65	4.58	25.99	2.5	6.54	16.62	14.13
Prom	1544 5	14.81	5.10	29.43	2.9	6.75	16.16	13.91

N = Número de individuos, g = gramos, D.E. = Desviación estándar, CVg = Coeficiente de variación genético aditivo, CVp = Coeficiente de variación fenotípico, CVe = Coeficiente de variación residual.

3.2. Componentes de varianza y parámetros estimados.

Los componentes de varianza obtenidos con los modelos animales univariados y los estimados de heredabilidad y coeficiente de variación aditivo para peso a los 130 días de edad, obtenidos con el modelo lineal mixto con varianzas heterogéneas se muestran en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Estimados de componentes de varianza, heredabilidad (h²), proporción de efectos comunes de familia (f²), y efecto residual (e²) para el peso a los 130 días de edad en *P. vannamei*.

Año	σ_a^2	$\sigma_{\rm f}^2$	σ_e^2	σ_P^2	h ²	f^2	e^2
2003	1.21	0.31	2.81	4.33	0.28 ± 0.16	0.07 ± 0.07	0.65 ± 0.10
2004	1.06	0.34	5.70	7.10	0.15 ± 0.07	0.05 ± 0.03	0.80 ± 0.05
2005	0.92	1.15	5.50	7.57	0.12 ± 0.07	0.15 ± 0.03	0.73 ± 0.05
2006	0.62	0.22	2.69	3.53	0.17 ± 0.06	0.06 ± 0.02	0.76 ± 0.04
2007	1.11	0.18	4.90	6.19	0.18 ± 0.06	0.03 ± 0.02	0.79 ± 0.04
2008	1.06	0.35	3.70	5.12	0.21 ± 0.07	0.07 ± 0.03	0.72 ± 0.05
2009	0.99	0.63	4.26	5.88	0.17 ± 0.09	0.11 ± 0.03	0.72 ± 0.06
2010	0.79	0.63	3.72	5.15	0.16 ± 0.07	0.12 ± 0.03	0.72 ± 0.05

 $[\]sigma_a^2$ Varianza aditiva, σ_f^2 Varianza del efecto común de familia, σ_e^2 Varianza residual, σ_P^2 Varianza fenotípica,

Los componentes de varianza estimados, la heredabilidad y coeficiente de variación aditivo para P130 con los datos transformados a logaritmo natural, obtenidos con el modelo lineal mixto con varianzas heterogéneas se muestran en la Cuadro 5.

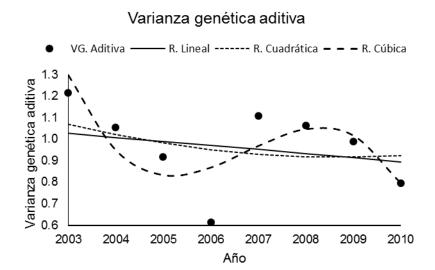
Cuadro 4. Componentes de varianza estimados, heredabilidad (h²), efectos comunes de familia (f²) para el peso a los 130 días de edad en los años de 2003 a 2010 con datos transformados a logaritmo natural.

Año	σ_a^2	σ_f^2	σ_e^2	σ_P^2	h ²	f^2	e^2
2003	0.003	0.001	0.01	0.01	0.23 ± 0.16	0.09 ± 0.07	0.68 ± 0.09
2004	0.003	0.001	0.02	0.02	0.13 ± 0.07	0.05 ± 0.03	0.82 ± 0.05
2005	0.003	0.004	0.02	0.03	0.12 ± 0.07	0.15 ± 0.03	0.73 ± 0.05
2006	0.004	0.002	0.02	0.03	0.17 ± 0.06	0.06 ± 0.02	0.78 ± 0.04
2007	0.006	0.001	0.03	0.04	0.15 ± 0.05	0.04 ± 0.02	0.81 ± 0.04
2008	0.008	0.003	0.03	0.04	0.20 ± 0.07	0.07 ± 0.03	0.73 ± 0.05
2009	0.005	0.003	0.02	0.03	0.16 ± 0.08	0.11 ± 0.03	0.73 ± 0.06
2010	0.004	0.003	0.02	0.03	0.17 ± 0.07	0.11 ± 0.03	0.72 ± 0.05

 $[\]sigma_a^2$ Varianza aditiva, σ_f^2 Varianza del efecto común de familia, σ_e^2 Varianza residual, σ_P^2 Varianza fenotípica, h^2 Heredabilidad, f^2 Efecto común de familia de hermanos, e^2 Efecto del error.

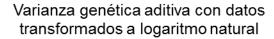
La tendencia de los estimados de la varianza genética aditiva (σ^2 a) para los años 2003 al 2010, con los datos sin transformar a logaritmo natural, se muestra en la figura 1.

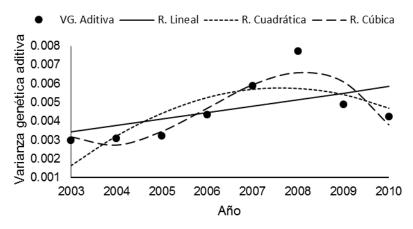
Figura 1. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la varianza genética aditiva.



La tendencia de los estimados de la varianza genética aditiva (σ^2 a) para los años 2003 al 2010, con los datos transformados a logaritmo natural, se muestra en la figura 2.

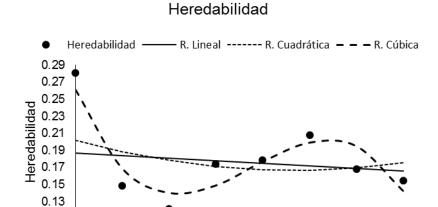
Figura 2. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la varianza genética aditiva con los datos transformados a logaritmo natural.





La tendencia de los estimados de heredabilidad (h²) para los años 2003 a 2010, con los datos sin transformar a logaritmo natural, se muestra en la figura 3.

Figura 3. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la heredabilidad.

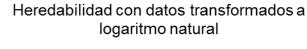


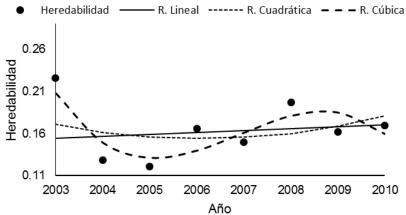
Año

0.11

La tendencia de los estimados de la heredabilidad (h²) para los años 2003 a 2010, con los datos transformados a logaritmo natural, se muestra en la figura 4.

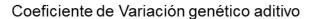
Figura 4. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la heredabilidad con los datos transformados a logaritmo natural.

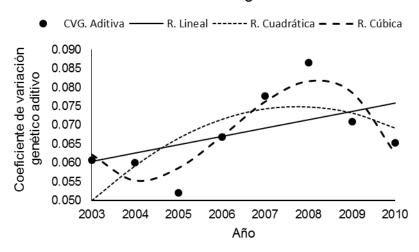




La tendencia de los estimados del coeficiente de variación genético aditivo (CV_g) para los años 2003 a 2010, con los datos sin transformar a logaritmo natural, se muestra en la figura 5.

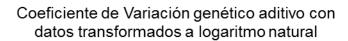
Figura 5. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para el coeficiente de variación genético aditivo.

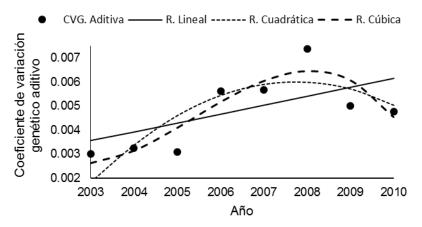




La tendencia de los estimados del coeficiente de variación genético aditivo (CV_g) para los años 2003 a 2010, con los datos transformados a logaritmo natural, se muestra en la figura 6.

Figura 6. Modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para el coeficiente de variación genético aditivo con los datos transformados a logaritmo natural.





Los parámetros estimados con los modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la varianza genética aditiva, la heredabilidad y el coeficiente de variación genético aditivo con datos sin transformar y transformados a logaritmo natural observados en las 8 generaciones analizadas, se muestran en la Cuadro 6.

Cuadro 5. Parámetros estimados de los modelos polinomiales de regresión de primer, segundo y tercer grado para la varianza genética aditiva, heredabilidad y coeficiente de variación genético aditivo.

Datos	Р	Modelo	R ² aj	b_0	b_1	b_2	b_3
ST	σ_a^2	Lineal	0.05	38.86±5.8*	-0.02±0.003*		
Т	σ_a^2	Lineal	0.23	-0.69±0.05*	3.4x10-4±2.3x10-6*		
ST	$\sigma_a^2 \\$	Cuadrático	0.65	34.08±5.94*	-0.02±0.003*	0.005±0.001*	
Т	σ_a^2	Cuadrático	0.53	-0.49±0.04*	2.5x10-4±1.8x10-6*	-1.9x10-4±8.8x10-7*	
ST	$\sigma_a^2 \\$	Cúbico	0.53	-208.43±9.79*	0.1±0.005*	-0.01±0.001*	-0.01±0.001*
Т	$\sigma_a^2 \\$	Cúbico	0.80	-2.09±0.06*	0.001±2.8x10-5*	-2.9x10-4±6.6x10-7*	-9.5x10-6±3x10-7*
ST	h^2	Lineal	0.03	6.25±1.24*	-0.003±0.001*		
Т	h^2	Lineal	0.03	-4.45±0.94*	0.002±4.7x10-4*		
ST	h^2	Cuadrático	0.07	4.57±1.26*	-0.002±0.001*	0.002±3x10-4*	
Т	h^2	Cuadrático	0.10	-6.26±0.93*	0.003±4.6x10-4*	0.002±2.2x10-4*	
ST	h^2	Cúbico	0.75	-57.38±1.52*	0.03±7.6x10-4*	-0.002±1.8x10-4*	-0.004±8.1x10-5*
Т	h^2	Cúbico	0.59	-45.49±1.47*	0.02±7.3x10-4*	-7.4x10-4±1.7x10-4*	-0.002±7.9x10-5*
ST	CV_g	Lineal	0.21	-3.25±0.28*	0.002±1.6x10-4*		
Т	CV_{g}	Lineal	0.32	-0.74±0.04*	3.7x10-4±2x10-6*		

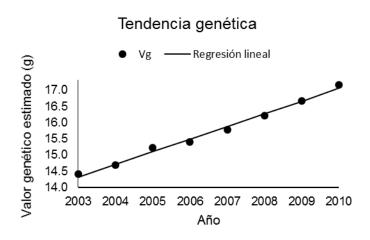
ST	CV_g	Cuadrático	0.43	-3.25±0.28*	0.002±1.4x10-4*	-0.001±6.7x10-6*	
Т	CV_g	Cuadrático	0.66	-0.55±0.03*	2.8x10-4±1.4x10-6*	-1.9x10-4±6.9x10-7*	
ST	CV_g	Cúbico	0.80	-16.26±0.38*	0.008±1.9x10-4*	-0.002±4.5x10-5*	-7.7x10-4±2.1x10-5*
T	CV_{g}	Cúbico	0.76	-1.42±0.06*	7.1x10-4±2.9x10-5*	-2.5x10-4±6.7x10-6*	-5.2x10-5±3.1x10-6*

P=Parámetro, R^2 aj= Coeficiente de determinación ajustado, b_0 =Intercepto, b_1 =Efecto lineal, b_2 =Efecto cuadrático, b_3 =Efecto cúbico, ST=Sin transformar a logaritmo natural, T=Transformados a logaritmo natural, σ_a^2 =Varianza genética aditiva, h^2 =Heredabilidad, CV_g =Coeficiente de variación genético aditivo, *=p<0.0001.

3.3. Tendencia Genética.

El modelo de regresión lineal de la tendencia genética estimada con un modelo de varianzas homogéneas para los años 2003 a 2010 se muestra en la figura 7.

Figura 7. Tendencia genética lineal estimada para los años 2003 a 2010.



3.4. Tamaño efectivo de la población

Los cambios en el Ne necesitan ser evaluados durante los procesos de domesticación y selección artificial a razón de predecir la acumulación de consanguinidad, que puede causar depresión consanguínea. La evaluación de Ne también permite determinar el potencial para el mejoramiento genético en la población (Hill, 2000).

El N_e de la población calculado en base al número de padres, se muestra en el cuadro 6.

Cuadro 6. Número de reproductores y tamaño efectivo de la población por año en P. vannamei.

Año	Crías	Padres	Madres	Ne
2003	86	26	33	41
2004	149	36	41	54
2005	176	55	65	83
2006	285	72	91	113
2007	142	48	55	72
2008	131	40	49	62
2009	157	44	50	66
2010	216	65	75	97

4. Discusión.

Las heredabilidades estimadas con el modelo lineal mixto variaron desde 0.12 ± 0.065 hasta 0.28 ± 0.164 y concuerdan con estimados previos de heredabilidad para peso a edad de cosecha en *P. vannamei* que fueron de 0.15 a 0.56 (Pérez-Rostro et al., 2003; Castillo-Juárez et al., 2007; Campos-Montes et al., 2009; Andriantahina et al., 2012; Campos-Montes et al., 2013), con datos de la misma población. Esto comprueba que existe variación genética suficiente en esta población para sostener un programa de selección.

El progreso genético de la población para P130 para el periodo estudiado fue de un 2.75g, equivalente a un 18.6% del promedio de P130 para todas las generaciones.

El N_e varió entre 41 y 113 para el periodo estudiado, con una tendencia hacia el incremento entre 2003 a 2006 y una posterior estabilización entre 2007 y 2010. Estas fluctuaciones están relacionadas con cambios en los procedimientos

de selección y con la incorporación de animales menos relacionados en 2006 y 2010 de otra línea a la población (Cuadro 6). El N_e de la población en este estudio, a pesar de las fluctuaciones, es suficiente para mantener la variación genética, la teoría indica que un tamaño efectivo de población mínimo de 50 es suficiente para mantener la variabilidad genética en una población cerrada en mejoramiento genético (Meuwisen, 2009). En parte este valor de N_e se debe a varias medidas tomadas en el programa de selección, tales como establecer un número máximo de miembros de cada familia co-seleccionados y realizar apareamientos entre progenitores con un límite de relación genética. En teoría si se practica una selección intrafamiliar estricta el N_e en ese caso es al menos el doble que con apareamiento aleatorio (Hill et al., 1996; Martínez et al., 2000).

Utilizando la tendencia lineal con los datos sin transformar, se estimó que la varianza genética aditiva se redujo en un 19.8% para el periodo estudiado, en tanto que con los datos transformados a logaritmo natural se estimó un incremento de 50.0%. Estos resultados contradictorios, posiblemente indiquen más cambios relacionados con el valor de la media de la característica que cambios reales en la variabilidad genética.

Las heredabilidades estimadas con los datos sin transformar tuvieron una tendencia lineal negativa aunque pequeña, (-0.0030 ± 0.00062) (P<0.0001), coincidiendo en signo con el resultado de Andriantahina et al. (2013), sin embargo, al realizar el análisis con los datos transformados a logaritmo natural, la tendencia lineal fue positiva 0.0023 ± 0.00047 (P<0.0001). De este modo, la tendencia de la h², tampoco permite concluir que existe una reducción en la variabilidad. Algunos autores plantean que la h² tiene un valor limitado para estimar cambios en la variabilidad genética dado que su magnitud puede incrementarse junto con la media. (Carlson et al., 2008). En este estudio sin embargo encontramos una asociación negativa entre la media con la h² y la varianza genética aditiva. Por otro lado hubo una asociación positiva entre la varianza ambiental y la varianza genética aditiva. Esto sugiere que al reducirse la media, por efectos ambientales

(por ejemplo enfermedades o efectos sociales), la varianza ambiental se incrementa y esto arrastra hacia abajo la h² y la varianza genética aditiva.

La tendencia lineal para CV_a fue positiva tanto al ser estimada con datos sin transformar o transformados a logaritmo natural. Estas tendencias refuerzan la idea de que las tendencias negativas de la va y la h² con datos sin transformar, y positivas con datos transformados a logaritmo natural, se pueden deber a cambios en la media de la característica (efectos de escala).

Estos resultados, son compatibles con un modelo infinitesimal, en el cual, no hay una reducción en las varianzas debido a que probablemente los efectos de cada gen son demasiado pequeños como para afectar las frecuencias alélicas en el periodo estudiado, lo que coincide con los resultados de Martínez et al. (2000).. Sin embargo, esto no puede ser proyectado a periodos más largos de selección o para poblaciones de menores tamaños efectivos (Meyer y Hill, 1991; Martínez et al., 2000; Hill, 2000).

En este estudio los modelos de regresión polinomiales de segundo y tercer grado, en particular los últimos, tuvieron un mejor ajuste que los modelos de regresión lineal para todos los parámetros de variabilidad estudiados, tanto con datos transformados, como sin transformar. Estas tendencias, sugieren la presencia de factores ambientales que ocasionan cambios a corto plazo. Este tipo de cambios a corto plazo en las medidas de variabilidad también han sido observadas por otros autores (Martínez et al., 2000; Wolc et al., 2010; Andriantahina et al., 2013). Esto sugiere que hay que tener datos de muchas generaciones para poder sacar conclusiones sólidas sobre cambios en los parámetros genéticos.

5. Conclusiones

Existe variación genética aditiva para el peso corporal a 130 días de edad en la población estudiada, aunque las varianzas genéticas aditivas y las heredabilidades fueron heterogéneas.

No se encontró que el proceso de selección aplicado a la población de camarón blanco del Pacífico haya disminuido la variabilidad genética disponible en la población para el peso a los 130 días.

Algunos de los cambios observados a corto plazo podrían ser atribuibles a cambios en la media, y pueden tener origen principalmente en efectos ambientales.

6. Bibliografía

Andriantahina F, Liu X, Huang H, Xiang J. 2012. Response to selection, heritability and genetic correlations between body weight and body size in Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 30(2): 200-205.

Andriantahina F, Liu X, Huang H. 2013. Selection for growth performance of tank-reared pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei. Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 31: 534-541.

Bulmer, M G., 1971. The effect of selection on genetic variability. *The American naturalist* 105 (943): 201-211.

Campos-Montes GR, Montaldo HH, Castillo-Juárez H. 2006. Genetic correlation between body weight at 28 and 130 days post-hatching in the pacific white shrimp (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*): 28-30.

Campos Montes GR. 2009. Componentes de (CO) varianza para características de crecimiento temprano y a los 130 días de edad en camarón blanco del Pacífico *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. Tesis de grado. Universidad Nacional Autónoma de México: México, Distrito Federal.

Campos-Montes, GR, Montaldo HH, Martínez-Ortega A, Martínez-Jiménez A, Castillo-Juárez H. 2013. Genetic parameters for growth and survival traits in pacific White shrimp *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* from a nucleus population undergoing a two-stage selection program. *Aquaculture International* 21: 299-310.

Campos-Montes GR, Montaldo HH, Martínez-Ortega A, Castillo-Juárez H., 2009. Efectos de interacción genotipo por ambiente para peso corporal a los 130 días en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*). *Veterinaria México*. 40: 255-267.

Carlson SM, Seamons TR. 2008. A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: Implications for adaptation to future change. *Evolutionary Applications* 1: 222-238.

Carvajal-Rodríguez A, Rolán-Alvarez E, Caballero A. 2005. Quantitative variation as a tool for detecting human-induced impacts on genetic diversity. *Biological Conservation* 124: 1-13

Castillo-Juárez H, Quintana CJC, Campos-Montes GR, Cabrera VC, Martínez Ortega A, Montaldo HH. 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.

Crow, J F, y Kimura M., 1970. An introduction to population genetics theory. 1971st ed. Harper International edition.

Dempfle, Leo., 1990. Conservation, creation, and utilization of genetic variation. *Journal of dairy science* 73: 2593-2600.

Falconer DS, Trudy F C Mackay., 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th ed.

FAO, 2009. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2009. Roma, Italia.

FAO, 2010a. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Programa de información de especies acuáticas. *Penaeus vannamei*.

Disponible en

http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Litopenaeus_vannamei/es#tcNA00FE

FAO, 2010b. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Producción mundial de acuicultura de peces, crustáceos, moluscos, etc., por especies principales en 2010. Disponible en ftp://ftp.fao.org/FI/STAT/summary/a-6.pdf

FAO, 2012. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2012. Roma, Italia.

Fisher RA. 1918. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. *Transactions of the royal society of Edinburgh*. 52: 399-433.

Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Thompson R. 2009. ASReml user guide release 3.0. VSN International Ltd Hemel Hempstead.

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

Groeneveld E, Westhuizen BVD, Maiwashe A, Voordewind F, Ferraz JBS. 2009. POPREP: a generic report for population management. *Genetics and Molecular Ressearch* 8(3): 1158-1178.

Hill WG. 2000. Maintenance of quantitative genetic variation in animal breeding programmes. *Livestock production science*. 63: 99-109.

Hill WG. 2010. Understanding and using quantitative genetic variation. *Biological sciences*. 365: 73-85.

Houle D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130: 195-204.

Lande R y Barrowclough GF. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. p. 87-124. In: Soule M (ed) Viable populations for Conservation. Cambridge University Press. Cambridge, England.

Martínez V, Bünger L, Hill WG. 2000. Analysis of response to 20 generations of selection for body composition in mice: fit to infinitesimal model assumptions. *Genetics selection evolution*. 32: 3-21.

Meuwisen T. 2009. Genetic management of small populations: A review. *Acta 389 Agriculturae Scandinavica*, *Section A-Animal Science*. 59(2):71-79.

Meyer K, Hill WG. 1991. Mixed model analysis of a selection experiment for food intake in mice. *Genetical research*. 57: 71-81.

Montaldo HH, Castillo-Juárez H, Campos-Montes G, Pérez-Enciso M. 2012. Effect of the data family structure, tank replication and the statistical model, on the estimation of Genetic parameters for body weight at 28 days of age in the Pacific white shrimp (*Penaeus* (*Litopenaeus*) vannamei Boone, 1931). Aquaculture Research. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2109.2012.03176.x.

Storfer A, 1996. Quantitative genetics: a promising approach for the assessment of genetic variation in endangered species. *Trends in ecology and evolution*. 11: 343-348.

Strandberg E, y Malmfors B. 2006. Appendices to selection and genetic change. Swedish university of agricultural sciences. Disponible en http://agtr.ilri.cgiar.org/agtrweb/Documents/Compendia/Comp%20Selection.pdf

Pérez-Rostro CI, Ibarra AM. 2003. Quantitative Genetic parameters estimates for size and growth rate traits in Pacific White shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone 1931). *Aquaculture Research*. 34:543-553.

Wolc A, White IMS, Lisowske M, Hill WG. 2010. Contributions of genetic and environmental components to changes in phenotypic variation between generations. *Journal of animal breeding and genetics*. 127: 255-60.