



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN
Y DE LA SALUD ANIMAL

**EFEKTOS DE CONSANGUINIDAD SOBRE CARACTERÍSTICAS DE CRECIMIENTO
Y SUPERVIVENCIA EN UNA POBLACIÓN SELECCIONADA DE CAMARÓN
BLANCO DEL PACÍFICO *Penaeus (Litopenaeus) vannamei***

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
PRESENTA:
LIDIA DE LOS RÍOS PÉREZ

TUTOR PRINCIPAL
HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA, UNAM

COMITÉ TUTORIAL
GABRIEL RICARDO CAMPOS MONTES
MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL
HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ
MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

MÉXICO, D.F.

ENERO 2015



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 está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (Méjico).

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.

DEDICATORIA

A mis padres Carlos y Carmen, y a mi hermana Alejandra por siempre apoyarme en cada proyecto.

A José Luis, por motivarme a seguir adelante.

A Tere y Horte, por ser amigas y cómplices.

*A la familia Medina Mondragón
por ser mi segunda familia.*

A mis tutores, por las lecciones enseñadas.

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (Reg. Núm. 447013) para la realización de mis estudios y por proporcionar fondos para esta investigación a través INNOVAPYME 2011, 2012, y 2013 (Reg. Núm. 158798 (2011), 184700 (2012), y 199400 (2013)).

A mi tutor, el Dr. Hugo H. Montaldo Valdenegro por todas las horas dedicadas a mi formación, por su guía y disposición para hacer este proyecto enriquecedor.

Al Dr. Gabriel R. Campos Montes por alentarme a la realización de este trabajo y apoyarme en cada etapa.

Al Dr. Héctor Castillo Juárez por el tiempo dedicado a la elaboración de este proyecto.

A la empresa Maricultura del Pacífico, S.A. de C.V. y todo el personal que labora en ella por el apoyo brindado para la realización de este proyecto.

A mi jurado, los doctores Pedro Ochoa Galván, Miguel Ángel Pérez Razo, Felipe de Jesús Ruiz López y Moisés Montaño Bermúdez por sus observaciones a este trabajo.

RESUMEN

DE LOS RÍOS PÉREZ LIDIA. Efectos de consanguinidad sobre características de crecimiento y supervivencia en una población seleccionada de camarón blanco del Pacífico *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. (Dirigida por: HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO, GABRIEL RICARDO CAMPOS MONTES Y HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ).

En poblaciones animales sometidas a selección, la limitación del tamaño efectivo produce incrementos en los niveles del coeficiente de consanguinidad, lo que a su vez puede deteriorar diversas características asociadas con la eficacia biológica y la productividad. El crecimiento y la supervivencia determinan de manera importante la rentabilidad de las empresas dedicadas al cultivo de camarón. El objetivo de este estudio fue investigar el efecto de la consanguinidad sobre el peso corporal a la cosecha (130 días de edad) y la tasa de supervivencia (65-130 días de edad) en la población de un núcleo genético bajo un programa de selección para características de crecimiento y supervivencia en camarón blanco del Pacífico *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. Se diseñó un experimento para generar familias consanguíneas producto del apareamiento entre hermanos, así como grupos de familias con diferentes coeficientes de consanguinidad en tres generaciones sucesivas. Se analizó la información obtenida a partir de 16,361 organismos provenientes de 320 familias. Los coeficientes de consanguinidad obtenidos variaron entre 0 y 60.4 %. La información fue analizada con modelos lineales mixtos y el método de máxima verosimilitud restringida, incluyendo las relaciones genéticas aditivas. Se encontró una relación negativa significativa entre el peso corporal y la consanguinidad. El cambio estimado para peso corporal por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad fue $-2.19 \pm 0.41\%$ ($P < 0.001$) con respecto a la media predicha de los organismos no consanguíneos (19.63 g). El cambio estimado para tasa de supervivencia por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad fue $-0.009 \pm 0.006\%$ ($P = 0.108$) con respecto a la media predicha de los organismos no consanguíneos (81.72 %). La ausencia de efectos de consanguinidad sobre la tasa de supervivencia puede deberse a que

la selección esté actuando en contra de la fijación de genes deletéreos, purgando la carga genética y evitando la depresión consanguínea para esta característica. Los programas de selección están diseñados para incrementar el mérito genético de una población. Por lo tanto, el seguimiento y control de la consanguinidad son temas clave durante la ejecución de los programas de mejoramiento genético en organismos acuáticos.

Palabras clave: Coeficiente de consanguinidad, Peso corporal, Supervivencia, *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*, Modelo lineal mixto

ABSTRACT

DE LOS RÍOS PÉREZ LIDIA. Effects of inbreeding on growth and survival traits in a selected population of Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. (Directed by: HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO, GABRIEL RICARDO CAMPOS MONTES Y HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ).

In animal populations undergoing selection, the limited effective population size increases the inbreeding coefficient level, which can deteriorate traits associated with biological efficiency and productivity. Growth and survival are determinant traits of the profitability of companies dedicated to shrimp farming. The objective of this study was to investigate the effect of inbreeding on body weight at harvest size (130 days of age) and on grow-out survival rate (65-130 days of age) in a nucleus breeding population undergoing a selection program for growth and survival traits in the Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. An experiment was designed to generate inbred families based on sibling matings, as well as groups of families with different inbreeding coefficients in three successive generations. Information obtained from 16,361 organisms from 320 families was analyzed. Inbreeding coefficients varied between 0 and 60.4 %. Data was analyzed using mixed linear model methodology and restricted maximum likelihood methods, including the use of the additive genetic relationship. A significant negative relationship between body weight and inbreeding was found. Estimated change in body weight per 10 % increase on the inbreeding coefficient was $-2.19 \pm 0.41\%$ ($P < 0.001$) relative to the mean of non-inbred shrimp predicted from the model (19.63 g). Estimated change in survival rate per 10 % increase on the inbreeding coefficient was $-0.009 \pm 0.006\%$ ($P = 0.108$) relative to the mean of non-inbred shrimp predicted from the model (81.72 %). The absence of effects of inbreeding on survival rate may be due to the fact that selection is acting against the fixation of deleterious genes, purging the genetic load and avoiding inbreeding depression for this trait. Selection programs are designed to increase the genetic merit of a population. Therefore, the monitoring and control of inbreeding are key issues for the implementation of breeding programs in aquaculture organisms.

Key words: Inbreeding coefficient, body weight, survival, *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*, linear mixed model.

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
1.1 Producción mundial de camarón.....	3
1.2 Producción nacional de camarón.....	3
1.3 Consanguinidad.....	4
1.4 Estudios de efectos de consanguinidad en organismos acuáticos.....	5
1.5 Estudios de efectos de consanguinidad en camarones del género <i>Penaeus</i>	5
CAPÍTULO II. EFECTOS DE CONSANGUINIDAD EN EL PESO CORPORAL A LA COSECHA Y TASA DE SUPERVIVENCIA EN UNA POBLACIÓN SELECCIONADA DE CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i>	7
CAPÍTULO III. DISCUSIÓN GENERAL.....	26
REFERENCIAS.....	29

INTRODUCCIÓN

En poblaciones animales sometidas a selección, la limitación del tamaño efectivo de la población obliga a utilizar como reproductores a organismos genéticamente relacionados a través del pedigrí, lo que produce incrementos en los niveles de consanguinidad. Esto a su vez puede deteriorar diversas características asociadas con la eficiencia biológica y la productividad (Falconer and Mackay 1996). Con el fin de mejorar la producción y rentabilidad de los cultivos de camarón del género *Penaeus*, el desarrollo de poblaciones domesticadas y la implementación de programas de mejoramiento genético se ha vuelto común (Bentsen and Olesen 2002; Preston and Clifford 2002; Gjedrem *et al.* 2012). Los programas de mejoramiento genético utilizan la selección como una de las principales herramientas para mejorar las características de interés. El uso de programas de selección implica que sólo una parte de la población aporta los genes que se transmiten a la siguiente generación, reduciendo el tamaño efectivo de la población (Vela-Avitúa *et al.* 2013). Esta reducción implica un incremento en la probabilidad de apareamiento entre individuos emparentados, incluso si se toman medidas conducentes a reducir el incremento de la consanguinidad, tales como limitar la co-selección de hermanos o mediohermanos, mantener números adecuados de reproductores o hacer apareamientos de mínimo parentesco basados en el pedigrí (Falconer and Mackay 1996; Ponzoni *et al.* 2010).

La consanguinidad comúnmente provoca una disminución en la media fenotípica de algunas características, principalmente aquellas relacionadas con la aptitud y la eficiencia fisiológica, fenómeno conocido como depresión consanguínea (Falconer and Mackay 1996; Lynch and Walsh 1998). El efecto de la consanguinidad ha sido estudiado para características de importancia económica en distintas especies acuáticas. Sin embargo, en nuestro conocimiento, existe poca información acerca de los efectos de la consanguinidad en camarones del género *Penaeus*. Dicho género es el de mayor producción a nivel mundial, siendo el camarón blanco del Pacífico *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* la especie de camarón más comercializada (FAO, 2012; FAO, 2014).

En *P. vannamei*, el crecimiento y la supervivencia son características que determinan de manera importante la rentabilidad de las empresas dedicadas a su cultivo, por lo que el conocimiento acerca de los efectos de la consanguinidad en características de importancia económica en el camarón es necesario para el diseño de programas de mejoramiento más eficientes.

El objetivo del trabajo que se presenta en esta tesis fue determinar el efecto de la consanguinidad sobre el peso a la cosecha (130 días de edad) y la tasa de supervivencia (65 - 130 días de edad) en *P. vannamei*.

CAPÍTULO I

REVISIÓN DE LITERATURA

1.1 Producción mundial de camarón

El cultivo de camarón se desarrolló por primera vez a principios de 1970 (Benzie, 2009), por lo que, en comparación con la mayoría de las producciones animales, es una industria joven (Preston y Clifford, 2002). El camarón es, en términos de valor económico, el principal producto pesquero, constituyendo el 15 % del valor total de los productos pesqueros comercializados a nivel internacional, predominando el camarón blanco del Pacífico *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* (FAO, 2012; FAO, 2014). En el 2010, la producción mundial de camarón blanco cultivado se estimó en 2.5 millones de toneladas, lo que representó el 71.8 % de la producción mundial de todas las especies de camarón marino cultivado; siendo China, Tailandia, Vietnam e Indonesia los países con la mayor producción. México se ubica en la sexta posición con una participación del 3.8% de la producción mundial de camarón cultivado (FAO, 2010; FAO, 2012).

1.2 Producción nacional de camarón

En México la producción de camarón es una actividad económica relevante con una tasa media de crecimiento anual entre 2003 y 2012 de 2.71 %. La producción estimada para el 2012 fue de 161,852 toneladas; de las cuales, el 38.02 % fueron obtenidas mediante captura y 61.98 % mediante cultivo. Los principales estados productores de camarón son Sinaloa y Sonora, con una aportación del 39.46 % y 29.11 % de la producción nacional, respectivamente. Los ingresos generados superaron los 7 mil millones de pesos, colocando al camarón en segundo lugar en volumen de producción pero en primer lugar en valor con respecto al resto de las especies pesqueras. Como producto de exportación el camarón ocupa el cuarto lugar de las especies pesqueras, siendo los Estados Unidos, Francia y Japón

sus principales destinos (CONAPESCA, 2012). El camarón blanco del Pacífico *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* es la especie más cultivada debido a su capacidad de adaptación, tolerancia a altas densidades de siembra, sus altas tasas de crecimiento y supervivencia, y aceptación en el mercado internacional (Arredondo-Figueroa, 2002).

1.3 Consanguinidad (F)

La consanguinidad es el resultado del apareamiento entre individuos emparentados. Todas las poblaciones finitas experimentan determinado grado de consanguinidad, basado en el número de individuos que contribuyen a la siguiente generación. La probabilidad de que dos alelos sean idénticos en cualquier locus de un individuo y desciendan de un mismo ancestro, es expresada como el coeficiente de consanguinidad (F). Un individuo puede ser homocigoto en un locus determinado debido a que sus genes se originaron a partir de la replicación de un único gen en una generación previa, lo que se conoce como idéntico por descendencia, y contribuye a la consanguinidad; o bien debido a que se trata de genes iguales pero que no provienen de un ancestro común, lo que se conoce como idéntico en estado (Bowman, 1974; Falconer y Mackay, 1996).

La consecuencia más importante de la consanguinidad desde el punto de vista de producción animal es la reducción en el valor de las medias fenotípicas de características económicamente importantes, lo que se conoce como depresión consanguínea, afectando negativamente en mayor medida, rasgos como la supervivencia, la reproducción y el crecimiento, o incrementando la presencia de deformidades y otras enfermedades (Falconer y Mackay, 1996; Gjedrem, 2005). Se considera que esto se debe a un incremento en la proporción de individuos homocigóticos recesivos, bajo un modelo en el cual los efectos de dominancia son favorables. La depresión consanguínea se refiere al efecto de la consanguinidad normalmente medido como la reducción en el rendimiento de la característica de interés, y que se estima como la diferencia entre el rendimiento promedio de una población consanguínea y una no consanguínea (Kincaid, 1983). La magnitud de la depresión consanguínea varía de acuerdo a la característica, siendo mayor para las que

presenten mayores desvíos por dominancia y epistasis. En términos generales, en caracteres de menor heredabilidad, en los cuales los componentes de dominancia y epistasis tienen mayor importancia, la depresión consanguínea es mayor (Falconer y Mackay, 1996).

1.4 Estudios de efectos de consanguinidad en organismos acuáticos

El efecto de la consanguinidad ha sido estudiado para las características de peso corporal y supervivencia en diversas especies acuáticas. En trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), Pante *et al.* (2001) estimaron un efecto negativo significativo para peso corporal a la cosecha, que varió entre -1.6 a -5.0 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad, con niveles de consanguinidad promedio que variaron entre 0.7 y 2.0 % en tres poblaciones a través de cinco generaciones. En la misma especie, Su *et al.* (1996) no observaron efecto significativo de la consanguinidad en el peso corporal de 160 a 252 días de edad ni de 280 a 336 días de edad, con niveles de consanguinidad que variaron entre 0 y 19.5 %. En salmón del Atlántico (*Salmo salar*) Rye y Mao (1998) estimaron un efecto negativo significativo para peso corporal, que varió entre -0.6 y -2.6 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad, con niveles de consanguinidad que variaron entre 3.2 y 4.8 % para cuatro subpoblaciones estudiadas. En bagre de canal (*Ictalurus punctatus*) Bondari y Dunham (1987) estimaron un efecto negativo significativo para peso corporal de -5.1 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad con niveles de consanguinidad que variaron entre 0 y 37.5 %; sin embargo, no observaron efecto significativo de la consanguinidad sobre la tasa de supervivencia.

1.5 Estudios de efectos de consanguinidad en camarones del género *Penaeus*

En un experimento para investigar los efectos de la consanguinidad en *P. vannamei* durante las etapas de eclosión a postlarva 8 (PL8) (18 días post-eclosión) y de engorda en estanques (PL8 a PL60), en familias consanguíneas (25 y 37.5 %) obtenidas mediante el apareamiento de dos generaciones de hermanos, y no consanguíneas (0 %), Moss *et al.* (2008) estimaron efectos significativos de la consanguinidad en la tasa de eclosión, la

supervivencia de la eclosión a PL8, y la supervivencia de PL8 a PL60, con cambios de $-12.3 \pm 10.1\%$ ($P < 0.05$), $-11.0 \pm 5.7\%$ ($P < 0.01$) y $-3.8 \pm 2.9\%$ ($P < 0.05$) (por cada 10 % de incremento en F) respectivamente, mientras que para crecimiento, cuando los camarones fueron sembrados con pesos de entre 1 y 2 g y cosechados entre los 12 y 15 g, el efecto no fue significativo ($P > 0.05$). Estos resultados no concuerdan con los estimados en un estudio con consanguinidad pasiva (generada de manera no intencional) realizado en la misma población (Moss *et al.*, 2007), en el cual estimaron un cambio de -2.6 a -3.9 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad para crecimiento (con peso a la cosecha de 15 a 25 g) ($P < 0.05$), y un valor no significativo ($P > 0.05$) para supervivencia. En un estudio realizado para cuantificar el efecto de la consanguinidad en el crecimiento de PL30 a PL156 y la supervivencia de PL30 a PL156 en camarón japonés *Penaeus (Marsupenaeus) japonicus* utilizando familias consanguíneas ($F = 28.13$ y 30.56%) y no consanguíneas ($F = 6.25$ y 9.38%), Keys *et al.* (2004) estimaron un cambio de $-3.34 \pm 2.55\%$ por cada 10 % de incremento en F para crecimiento y de $-3.43 \pm 3.59\%$ por cada 10 % de incremento en F para supervivencia; sin embargo estos valores no fueron estadísticamente diferentes de cero ($P>0.05$).

CAPÍTULO II

EFFECTOS DE CONSANGUINIDAD SOBRE EL PESO CORPORAL A LA COSECHA Y TASA DE SUPERVIVENCIA EN UNA POBLACIÓN SELECCIONADA DE CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*.

Artículo aceptado para publicación

Fecha de aceptación: 16-Jul-2014

Fecha de publicación: Febrero, 2015

Journal of the World Aquaculture Society

Inbreeding effects on body weight at harvest size and grow-out survival rate in a genetic selected population of Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*.

De los Ríos-Pérez L^a, G. R. Campos-Montes^b, A. Martínez Ortega^c, H. Castillo-Juárez^d, H. H. Montaldo^a

^a Departamento de Genética y Bioestadística, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria 04510 Coyoacán, D.F., México,
^b Departamento de El Hombre y su Ambiente, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco, Calzada del Hueso 1100, 04960 Coyoacán, D.F., México,

^c Maricultura del Pacífico S.A. de C.V. Av. Dr. Carlos Canseco 5994 2º piso, Colonia El Cid, 82110 Mazatlán, Sinaloa , México, ^d Departamento de Producción Agrícola y Animal, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco, Calzada del Hueso 1100, 04960 Coyoacán, D.F., México.

Corresponding author: Tel. +52 5556225894; fax. +52 5556225956. E-mail address: montaldo@unam.mx
(H.H Montaldo)

Inbreeding effects on body weight at harvest size and grow-out survival rate in a genetic selected population of Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*

Lidia de los Ríos-Pérez^a, Gabriel R. Campos-Montes^b, Alfonso Martínez Ortega^c, Héctor Castillo-Juárez^d, Hugo H. Montaldo^{a*}

^a Departamento de Genética y Bioestadística, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria 04510 Coyoacán, D.F., México.

^b Departamento de El Hombre y su Ambiente, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco, Calzada del Hueso 1100, 04960 Coyoacán, D.F., México.

^c Maricultura del Pacífico S.A. de C.V. Av. Dr. Carlos Canseco 5994 2° piso, Colonia El Cid, 82110 Mazatlán, Sinaloa , México.

^d Departamento de Producción Agrícola y Animal, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco, Calzada del Hueso 1100, 04960 Coyoacán, D.F., México.

*Corresponding author: Tel. +52 5556225894; fax. +52 5556225956. E-mail address: montaldo@unam.mx (H.H Montaldo)

Abstract

The objective of this study was to investigate the effect of inbreeding on body weight at harvest size (130 days of age) and grow-out survival rate (65-130 days of age) in a nucleus breeding population of Penaeus (Litopenaeus) vannamei. An experiment was designed to generate inbred families the product of sibling matings, as well as groups of families with different inbreeding coefficients in three successive generations. The families came from a broodstock line selected for growth and survival. Inbreeding coefficients varied between 0 and 60.4 %. A total of 16,361 shrimp from 320 families were produced. Data was analyzed using mixed linear model methodology and restricted maximum likelihood methods. Estimated change on body weight per 10 % increase on the inbreeding coefficient was $-2.19 \pm 0.41\%$ ($P < 0.001$) relative to the mean of non-inbred shrimp predicted from the model (19.63 g). Regression coefficient for grow-out survival rate on inbreeding was not significant. Estimated change in survival rate per 10 % increase on the inbreeding coefficient was $-0.009 \pm 0.006\%$ ($P = 0.108$) relative to the mean of non-inbred shrimp predicted from the model (81.72 %). It is important to control inbreeding level in breeding programs.

In order to improve production and profitability in penaeid shrimp aquaculture, the use of domesticated stocks and breeding programs is becoming more common (Bentsen and Olesen 2002; Preston and Clifford 2002; Gjedrem et al. 2012). The use of selection programs implies that only a portion of the population contributes genes that are transmitted to the next generation, reducing effective population sizes (Vela-Avitúa et al. 2013). This reduction implies an increased probability of mating between relatives, even if the mating between related animals is kept under control, making unavoidable a certain degree of increase on inbreeding over time (Falconer and Mackay 1996; Ponzoni et al. 2010). Inbreeding is often associated with a reduction in mean phenotypic values of some traits, mainly those related to fitness and physiological efficiency, a phenomenon known as inbreeding depression (Falconer and Mackay 1996; Lynch and Walsh 1998).

Inbreeding depression has been reported for body weight and grow-out survival for different aquaculture species. In rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) Pante et al. (2001),

estimated a significant detrimental effect for body weight at harvest, ranging from -1.6 to -5.0 % per 10 % increase on inbreeding coefficients with average inbreeding levels ranging from 0.7 to 2.0 % in 3 populations across 5 generations. In the same species, Su et al. (1996) found no effect of inbreeding on body weight from 160 to 252 days of age, nor from 280 to 336 days of age, with an inbreeding level ranging from 0 to 19.5 %. In Atlantic salmon (*Salmo salar*) Rye and Mao (1998) estimated a significant detrimental effect for body weight ranging from -0.6 to -2.6 % per 10 % increase on inbreeding coefficients with average inbreeding level varying from 3.2 to 4.8 % for four sub-populations studied. In channel catfish (*Ictalurus punctatus*) Bondari and Dunham (1987) estimated a significant detrimental effect for body weight of -5.1 % per 10 % increase on inbreeding coefficients with the inbreeding level varying from 0 to 37.5 % and found no effect of inbreeding on survival rate.

Little is known about the effects of inbreeding in penaeid shrimp on economically important traits, including the Pacific white shrimp. Moss et al. (2007), in a retrospective analysis of *P. vannamei* pedigree data, reported a small but highly significant effect of inbreeding on growth (-2.6 to -3.9 % per 10 % inbreeding) and no effect on grow-out survival. In an experimental study, Moss et al. (2008) found no effect of inbreeding on grow-out but a significant detrimental effect on grow-out survival (-3.8 % per 10 % inbreeding). In *P. japonicus*, Keys *et al.* (2004) estimated negative regression coefficients of growth and survival on inbreeding level, but they were not statistically significant. In *Fenneropenaeus chinensis*, Luo et al. (2014) in an experiment with inbreeding levels of 0, 25, 37.5 and 50 %, estimated a significant inbreeding effect on growth that ranged from -8.86 to -23.68 % and found no effect of inbreeding on survival. Therefore, estimates of inbreeding effects on traits in penaeid shrimp are limited to a few experiments based on relatively small populations and with differing results across studies, even some of them within the same population. Knowledge about inbreeding effects on economically important traits in shrimp will allow the designing of more efficient breeding programs.

The objective of this study was to investigate the effect of inbreeding on body weight at harvest size (130 days of age) and on grow-out survival rate (65-130 days of age) in a nucleus breeding population of P. vannamei.

Materials and Methods

This experiment was conducted in the Mexican hatchery Maricultura del Pacífico (Los Pozos, Sinaloa, Mexico) over the years 2010 to 2012 with three successive generations of families being produced. The experiment was designed in order to generate inbred families the product of sibling matings in successive generations, as well as groups of families with different inbreeding coefficients, including families with relatively low inbreeding level. Mating was done so as to obtain families in the inbreeding level range between 0 to 60.5 %. The number of families obtained per group in each year is shown in Table 1. A total of 16,361 shrimp from 320 families were produced. Inbred families were mainly the product of mating between siblings and cousins (Fig. 1), while the rest of the families were the product of several mating schemes between individuals with different level of genetic relationship involving several generations. All mating were performed using artificial insemination (AI). Inbreeding coefficients were calculated using the pedigree information, which comprises 11 generations (2002-2012), and were estimated using the software ENDOG (Gutiérrez and Goyache 2005).

Shrimp used in this experiment came from one breeding line formed in 2007 with the aim of conserving genetic variability. In this line, selection was mainly performed within families and therefore inbreeding level increase across the years was low. This line was derived from an original selected line formed in 1998 from wild shrimp from the Mexican Pacific Ocean and aquaculture shrimp from Colombia, Ecuador, Venezuela, and the United States. From 1998 to 2002, the selection was based on (1) full-sib family phenotypic means of body weight at harvesting around 130 days of age, and (2) within-family selection for weight at 130 days of age. From 2003 to 2007, the selection criteria were family predicted breeding values (using BLUP) and within family information for body weight at 130 days of age.

In 2007, this conservation line incorporated about 7 % of non-related families from other populations. From 2008 onwards, a selection index including mean family predicted breeding values (FBV) was included. It was calculated as $(1/2)\hat{u}_s + (1/2)\hat{u}_d$, where \hat{u}_s and \hat{u}_d are the predicted breeding values of the sire and the dam of every family. This index considered survival from 65 to 130 days of age and body weight at 130 days of age with relative weights 5:1. Approximately the top 95 % of the families were selected each generation. Within-family selection was also performed based on individual body weight at three stages (approximately 85, 100, and 145 days of age), keeping at the last stage approximately 20 % of heaviest shrimp. It is important to mention that within-family selection procedure is carried out on a second group of full-sibs kept in separated family cages in the genetic nucleus. In other words, selected broodstock are full-sibs of those evaluated in the ponds at 130 days of age. In this population AI (one spermatophore per female) and till year 2010, directed mating was performed, so the expected progeny inbreeding coefficient did not exceed 3.25 %. Pedigree information used for inbreeding coefficient estimation began in 2002.

Broodstock management and family production

For the production of the families, mature broodstock selected in each production cycle were individually tagged using numbered rings placed in one ocular peduncle and were stocked into maturation tanks at a density of 8 shrimp/m². Maturation tank dimensions were 12 x 3 m with a water column of 0.35 m, kept at 28–29 C with a salinity of 34 g/L and daily water exchange rate of 400 %. Broodstock diet was based on commercial pellets containing 35 to 40 % protein and fresh food consisting of a mixture of squid, mussel, polychaetes, crustaceans of the genus Euphausia, paprika and vitamin C to promote gonadal development. Mature and ready to spawn female breeders were AI using 1:1 sire:dam mating ratio. Inseminated females were placed in individual 200 L spawning tanks, where they remained for a period of 6 h for spawning and then placed back into maturation tanks. Eggs were collected in 15 L tanks, washed with 96 g/L iodine, and placed back into another 15 L tanks with continuous aeration. Spawns with less than 25,000 estimated nauplii were discarded.

Larvae culture

At the stage of nauplii V, each family was seeded in two 200 L tanks at a density of 50 shrimp/L. Water conditions consisted of continuous aeration, salinity of 33 g/L and average temperature of 33 C. Diet was adjusted according to the larvae growth stage, being based on Chaetoceros spp microalgae, Spirulina spp, Artemia spp and commercial micro-pellets containing 40–50 % protein, and 8–10 % fat.

Post larvae management from 28 to 130 days of age

At 28 days of age families were transferred into cages of 1.5 x 0.5 x 0.85 m, the cages were placed in tanks of 24 x 3.5 m with a water column of 0.35 m. Tanks were maintained with continuous aeration, water exchange rate of 300 % every 24 hours and average temperature of 30 C. Animals were fed with commercial pellets containing between 35 % and 40 % protein, particle size and percentage of protein was adjusted according to the shrimp age. Between 45 and 60 days of age, random samples of 25 to 40 shrimp of each family were tagged using three elastomers of six different colors that were injected in three anatomical areas, one at each side of the last abdominal segment of the shrimp, and the other one in the dorsal area of this segment. Combination of colors and positions represented the code to identify each family. After tagging, families were seeded in growth ponds of 0.2 ha at a density of 15 shrimp/m² in the years 2010 and 2012 and densities of 10 and 30 shrimp/m² in 2011. Contemporary untagged animals from a multiplication line were used to adjust the density. Growth ponds were kept with a water column of 1.4 m, average temperature of 32 C, average salinity of 33 ppm, and water exchange rate of 5 to 20 %, depending on the water quality. Shrimp were fed with commercial pellets containing between 35 % and 40 % protein according on the growth stage of the shrimp, daily diet consisted of 3 % of the biomass of the pond.

Collection and edition of body weight at 130 days of age data

Between 11 and 12 weeks after seeding, all shrimp in each pond were harvested. Family origin and sex were identified in tagged shrimp and were examined to identified individuals that were dead, molting, flaccid, or with evident deformities. Animals with the latter

conditions or with tagging code misidentification, or undefined sex information were discarded from the final edited file. The records discarded represented 0.36 % of the initial dataset.

Survival rate from 65 to 130 days of age

Shrimp survival from 65 to 130 days of age was considered as a binary trait in the analysis and its value (0, 1) was determined based on the number of seeded and harvested PL from each family in the pond.

Statistical analysis

To estimate the effect of inbreeding on body weight at harvest size (BW) and grow-out survival rate (SR), data was analyzed using mixed linear model methodology and restricted maximum likelihood (REML) methods with ASReml software (Gilmour et al. 2002). Model specification was based on results from previous research made on the same population for the studied traits (Castillo-Juárez et al. 2007; Campos-Montes et al. 2009; Montaldo et al. 2012; Campos-Montes et al. 2013). Single trait mixed linear models used in the analysis of BW and SR were:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{W}\mathbf{c} + \mathbf{e},$$

where

\mathbf{y} is the vector of observations (BW or SR),

$\boldsymbol{\beta}$ is the vector of fixed effects,

\mathbf{u} is the vector of random animal additive genetic effects, $\mathbf{u} \sim N(0, \sigma_u^2 \mathbf{A})$,

\mathbf{c} is the random effect common to full-sibs, $\mathbf{c} \sim N(0, \sigma_c^2 \mathbf{I})$

\mathbf{e} is the vector of residual environmental random effects, $\mathbf{e} \sim N(0, \sigma_e^2 \mathbf{I})$

\mathbf{X} is a known incidence matrix relating observations to fixed effects. For BW the effects included in vector $\boldsymbol{\beta}$ were: the combined effect of grow-out pond, year and sex, age at harvest as a covariate, and inbreeding coefficient (F) as covariate. For SR the effects included in vector $\boldsymbol{\beta}$ were: the combined effect of grow-out pond and year, age at seeding as a covariate, and inbreeding coefficient (F) as covariate.

Z and **W** are known incidence matrices relating observations to random **u** and **c** effects, respectively.

The complete pedigree data set (2002 – 2012) was used to generate the additive genetic relationship matrix (**A**) with 29,027 organisms so that animal models were fitted. Total number of measured organisms was 13,355 for BW and 16,361 for SR, from a total of 320 families.

Results

The mean (SD) for the inbreeding level of the study population was 9.80 (13.58) %, with a minimum of 0 % and a maximum of 60.4 %. As sire: dam ratio in the analyzed data was 1:1, animal additive genetic effect and the effect common to full sibs may be partially confounded within generations. All the mixed model analyzes which contained both effects converged, showing that some statistical separation between these effects was possible through the use of pedigree data from several generations (Campos-Montes et al. 2013). Heritability estimates for BW and SR obtained here (Table 2) were approximately similar to estimates from the production line of the same hatchery (Campos-Montes et al. 2013).

There was a significant negative relationship between BW and *F*. Estimated change on BW per 10 % increase on the inbreeding coefficient was -2.19 ± 0.41 % ($P < 0.001$; Table 3) relative to the mean of non-inbred shrimp predicted from the model (19.63 g). Regression coefficients for SR were not significant (Table 3). Estimated change in SR per 10 % increase on the inbreeding coefficient was -0.009 ± 0.006 % ($P = 0.108$) relative to the mean of non-inbred shrimp predicted from the model (81.72 %).

For BW and SR, analysis to determine the existence of a quadratic effect for *F*, age at seeding, and age at harvesting were performed, as well as, analysis within year - grow-out pond, however, not significant effects were found ($P > 0.05$). Therefore, there was no evidence for the existence of any non linear effect of *F* on the studied traits, or for the existence of genotype-environment interaction.

Discussion

Inbreeding is unavoidable in closed populations undergoing selection programs. In the genetic management of a single breeding line, inbreeding is in general considered harmful, and breeders try to avoid levels that produce inbreeding depression (Falconer and Mackay 1996). The magnitude of inbreeding depression varies depending on the genetic characteristics of the population, such as the allele frequencies, and the level of inbreeding achieved, therefore it is trait and population specific (Bentsen and Olesen 2002; Kristensen and Sorensen 2005).

Studies about the effect of inbreeding in aquaculture species support that inbreeding depression is of general concern (Bondari and Dunham 1987; Su et al. 1996; Rye and Mao 1998; Pante et al. 2001; Evans et al. 2004), including penaeid shrimp (Keys et al. 2004; De Donato 2005; Moss et al. 2007; Moss et al. 2008; Luo et al. 2014).

In the present study, inbreeding had a significant negative effect on body weight at harvest size (130 days of age) with an estimated effect of -2.14 % of the phenotypic mean per 10 % increase on inbreeding coefficient. This is consistent to the estimated by Luo et al. (2014) in an experiment in *F. chinensis* with inbreeding levels of 0, 25, 37.5 and 50 %, were inbreeding had an effect on growth in three post-larval stages (PL80, PL100, and PL140) that ranged from -3.06 to -4.74 % per 10 % increase on inbreeding coefficient. Our results differed from those obtained in the experiments by Moss et al. (2008) in *P. vannamei* and those by Keys et al. (2004) in *P. japonicus*, were inbreeding has no effect on grow-out. However, Moss et al. (2007) in a retrospective observational study in *P. vannamei*, estimated a significant inbreeding effect on growth that ranged from -2.6 to -3.9 % of the phenotypic mean per 10 % increase on inbreeding coefficient, which is similar to our findings. Contradictory results observed in these studies may be due to the use of a relatively low number of families in the experiments reported, where estimation errors might be large. The experimental design of our study allowed to have a greater statistical power and to reduce the probability of under or over estimating inbreeding effects by analyzing a large number of families and observations.

Survival is a fitness trait, and inbreeding is considered to affect these types of traits (Falconer and Mackay 1996). However, our results showed that inbreeding had no effect on

grow-out survival rate. Estimated change in grow-out survival rate was -0.009 % per 10 % increase on the inbreeding coefficient. This is consistent with the results estimated by Moss et al. (2007) in *P. vannamei*, which indicate that grow-out survival was unaffected by inbreeding in shrimp that were stocked at 1-3 g and harvested at 15-25 g with an estimated inbreeding effect on survival that ranged from -0.1 to 0.5 % per 10 % increase on inbreeding coefficient. Similarly, Keys et al. (2004) found no effect of inbreeding on survival in *P. japonicus* at three different growth stages (PL30-PL80, PL80- PL124 and PL124-PL156) with a non significant estimated inbreeding effect of -3.3 % per 10 % increase on inbreeding coefficient. Likewise, Luo et al. (2014) found a non-significant estimated inbreeding effect on survival in *F. chinensis* that ranged from -0.85 to -2.49 % per 10 % increase on inbreeding coefficient. In contrast, Moss et al. (2008) found a significant effect of inbreeding on grow-out survival in *P. vannamei* that were seeded at 1-2 g and harvested at 12-15 g with an estimated inbreeding effect of -3.8 % of the phenotypic mean per 10 % increase of inbreeding coefficient. Non significant effects of inbreeding on grow-out survival rate may be due to the fact that selection may act against fixation of deleterious genes, purging the genetic load and avoiding inbreeding depression for this trait, but not for body weight (Charlesworth and Charlesworth 1999, Frankham et al. 2001; Keller and Waller 2002).

The relationship between inbreeding and inbreeding depression is not always linear (Gjerde et al. 1983). In the present study, the existence of non-linear relationships was tested and found non significant, suggesting that the relation between inbreeding and body weight or grow-out survival rates is linear. Previous studies in Penaeus shrimp do not mention whether they tested or not for the existence of non-linear relationships (Keys et al. 2004; Moss et al. 2007; Moss et al. 2008; Luo et al. 2014).

Selection programs are designed to increase the genetic merit of a population and to control inbreeding. Slowly accumulated inbreeding allows selection to act over several generations, so this type of inbreeding is not expected to be as harmful as the inbreeding resulting from mating closely related individuals in designed experiments (Hedrick 1994; Reed 2003). A decrease of fitness due to inbreeding depression and an increase of fitness due to selection balance one to another (Meuwissen and Woolliams 1994). In our study, the effect of

selection was accounted by using an animal model for the analysis (Henderson 1984; Mrode 2005).

In this population an increase of inbreeding of 1 % per generation (year) would lead to a decrease in the average harvest body weight of approximately 0.2 % of its mean. Therefore, the maintenance of a relatively large effective population size (> 50 organisms) per generation and the monitoring and control of inbreeding are key issues during the implementation of breeding programs to limit inbreeding depression (Ponzoni et al. 2010). In conclusion, inbreeding depressed body weight at harvest size (130 days of age) but it did not have an effect on grow-out survival rate (65-130 days of age) in a genetic selected population of P. vannamei.

Acknowledgments

Authors are thankful to CONACyT, Mexico for (1) funding the first author's M.Sc. scholarship (Reg. No: 447013), and for (2) providing funds for this research through INNOVAPyME 2011, 2012, and 2013(Reg. No 158798 (2011), 184700 (2012), and 199400 (2013)). The fourth and last authors are members of the National Research System of Mexico.

Literature Cited

- Bentsen, H. B., and I. Olesen.** 2002. Designing aquaculture mass selection programs to avoid high inbreeding rates. *Aquaculture* 204: 349-359.
- Bondari, K. and R. A. Dunham.** 1987. Effects of inbreeding on economic traits of channel catfish. *Theoretical and Applied Genetics* 74: 1-9.
- Campos-Montes, G. R., H. H. Montaldo, A. Martínez-Ortega and H. Castillo-Juárez.** 2009. Genotype by environment interaction effects for body weight at 130 days of age in the Pacific white shrimp [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*]. *Veterinaria México* 40: 255-267.
- Campos-Montes, G. R., H. H. Montaldo, A. Martínez-Ortega, A. Martínez-Jiménez and H. Castillo-Juárez.** 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.
- Castillo-Juárez H., J. C. Quintana Casares, G. Campos-Montes, C. Cabrera Villela, A. Martínez Ortega and H. H Montaldo.** 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.
- Charlesworth, B. and D. Charlesworth.** 1999. The genetic basis of inbreeding depression. *Genetical Research* 74: 329-340.
- De Donato, M., R. Manrique, R. Ramírez, L. Mayer and C. Howell.** 2005. Mass selection and inbreeding effects on a cultivated strain of *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* in Venezuela. *Aquaculture* 247: 159-167.
- Evans, F., S. Matson, J. Brake and C. Langdon.** 2004. The effects of inbreeding on performance traits of adult Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Aquaculture* 230: 89-98.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay.** 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th edition. Logman Group Essex, England.
- Frankham, R., D. M. Gilligan, D. Morrison and D. A. Briscoe.** 2001. Inbreeding and extinction: effects of purging. *Conservation Genetics* 2: 279-285
- Gilmour, A. R., B. J. Gogel, B. R. Cullis, S. J. Welham and R. Thompson.** 2002. ASReml UserGuide. Release 1.0. VSN International Ltd, U.K.

- Gjedrem, T., N. Robinson and M. Rye.** 2012. The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: A review. Aquaculture 330-353: 117-129.
- Gjerde, B., K. Gunnes and T. Gjedrem.** 1983. Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. Aquaculture 34: 327-332.
- Gutiérrez, J. P. and F. Goyache.** 2005. ENDOG: a computer program for analyzing pedigree information. Journal of Animal Breeding and Genetics 122: 172-176.
- Hedrick, P. W.** 1994. Purging inbreeding depression and the probability of extinction: full-sib mating. Heredity 73: 363-372.
- Henderson, C. R.** 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph, Guelph, Ontario.
- Keller, L. F. and D. M. Waller.** 2002. Inbreeding effects in the wild populations. Trends in Ecology and Evolution 17: 230-241.
- Keys, S. J., P. J. Crocos, C. Y. Burridge, G. J. Coman, D. P. Gerard, and P. P. Preston.** 2004. Comparative growth and survival of inbred and outbred Penaeus (Marsupenaeus) japonicus, reared under controlled environment conditions: indications of inbreeding depression. Aquaculture 241:151–168.
- Kristensen, T. N. and A. C. Sørensen.** 2005. Inbreeding – lessons from animal breeding, evolutionary biology and conservation genetics. Animal Science 80: 121-133.
- Luo, K., J. Kong, S. Luan, X. H. Meng, T. S. Zhang and Q. Y. Wang.** 2014. Effect of inbreeding on survival, WSSV tolerance and growth at the postlarval stage of experimental full-sibling inbred populations of the Chinese shrimp Fenneropenaeus chinensis. Aquaculture 420-421: 32-37.
- Lynch, M. and B. Walsh.** 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Meuwissen, T. H. E. and J. A. Woolliams.** 1994. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. Theoretical and Applied Genetics 89: 1019-1026.
- Montaldo, H. H., H. Castillo-Juárez, G. Campos-Montes and M. Pérez-Enciso.** 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 44: 1-9.

- Moss, D. R., S. M. Arce, C. A. Otoshi, R. W. Doyle, and S. M. Moss.** 2007. Effects of inbreeding on survival and growth of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. Aquaculture 272S1:S30-S37.
- Moss, D. R., S. M. Arce, C. A. Otoshi, and S. M. Moss.** 2008. Inbreeding effects on hatchery and growout performance of Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. Journal of the World Aquaculture Society 39: 467-476.
- Mrøde, R. A.** 2005. Linear models for the prediction of animal breeding values, 2nd edition, CAB international, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- Preston, N. P. and H. C. Clifford.** 2002. Genetic improvement of farmed shrimp. Global Aquaculture Advocate 5: 48-50.
- Pante, M. J. R., B. Gjerde, and I. McMillan.** 2001. Effects of inbreeding on body weight at harvest in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Aquaculture 192: 201–211.
- Ponzoni, R. W., H. L. Khaw, N. H. Nguyen and A. Hamzah.** 2010. Inbreeding and effective population size in the Malaysian nucleus of the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). Aquaculture 302: 42-48.
- Reed, D. H., E. H. Lowe, D. A. Briscoe, and R. Frankham.** 2003. Inbreeding and extinction: effects of rate of inbreeding. Conservation Genetics 4: 405-410.
- Rye, M. and I. L. Mao.** 1998. Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for body weight in Atlantic salmon (*Salmo salar* l.). Livestock Production Science 57: 15–22.
- Su, G. S., L. E. Liljedahl, and G. Gall.** 1996. Effects of inbreeding on growth and reproductive traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture 142: 139–148.
- Vela-Avitúa, S., H. H. Montaldo, L. Márquez-Valdelamar, G. R. Campos-Montes, H. Castillo-Juárez.** 2013. Decline of genetic variability in a captive population of Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* using microsatellite and pedigree information. Electronic Journal of Biotechnology 16 (4): <http://dx.doi.org/10.2225/vol16-issue4-fulltext-11>

Tables

TABLE 1. Number of families and organisms by inbreeding group for years 2010 to 2012.

F (%)	2010		2011		2012		Total families	Total organisms
	No. families	No. organisms	No. families	No. Organisms	No. families	No. organisms		
0.0 - 3.25	53	1949	65	4547	70	2887	188	9383
3.26 - 5.0	4	152	14	962	12	475	30	1589
5.1 - 10.0	0	0	12	814	17	712	29	1526
10.1 - 20.0	0	0	5	314	6	244	11	558
20.1 - 30.0	10	373	10	700	10	446	30	1519
30.1 - 40.0	4	146	13	890	6	257	23	1293
40.1 - 60.5	3	113	5	344	1	36	9	493
Total	74	2733	124	8571	122	5057	320	16361

TABLE 2. Variance components and genetic parameter estimates for body weight and survival.

Parameter	Body weight	Survival
σ_p^2	7.45	0.1496
σ_a^2	1.48	0.0020
σ_c^2	1.17	0.0047
h^2	0.20 ± 0.05	0.0131 ± 0.0075
c^2	0.16 ± 0.02	0.0314 ± 0.0051

σ_p^2 : phenotypic variance; σ_a^2 : additive genetic variance; σ_c^2 : common environmental variance; h^2 : heritability; c^2 : proportion of phenotypic variance due to common environmental variance.

TABLE 3. Predicted mean of non-inbred shrimp, regression coefficient estimates, and percentage inbreeding effect (PIE) expressed as percent change in non-inbred mean per 10 % increase in F .

Trait	Predicted mean of non-inbred	<i>b</i>	PIE
BW (g)	19.63 ± 0.30	- 0.043 ± 0.008**	- 2.19 ± 0.41**
SR (%)	81.72 ± 1.19	- 0.0007 ± 0.0005	- 0.009 ± 0.006

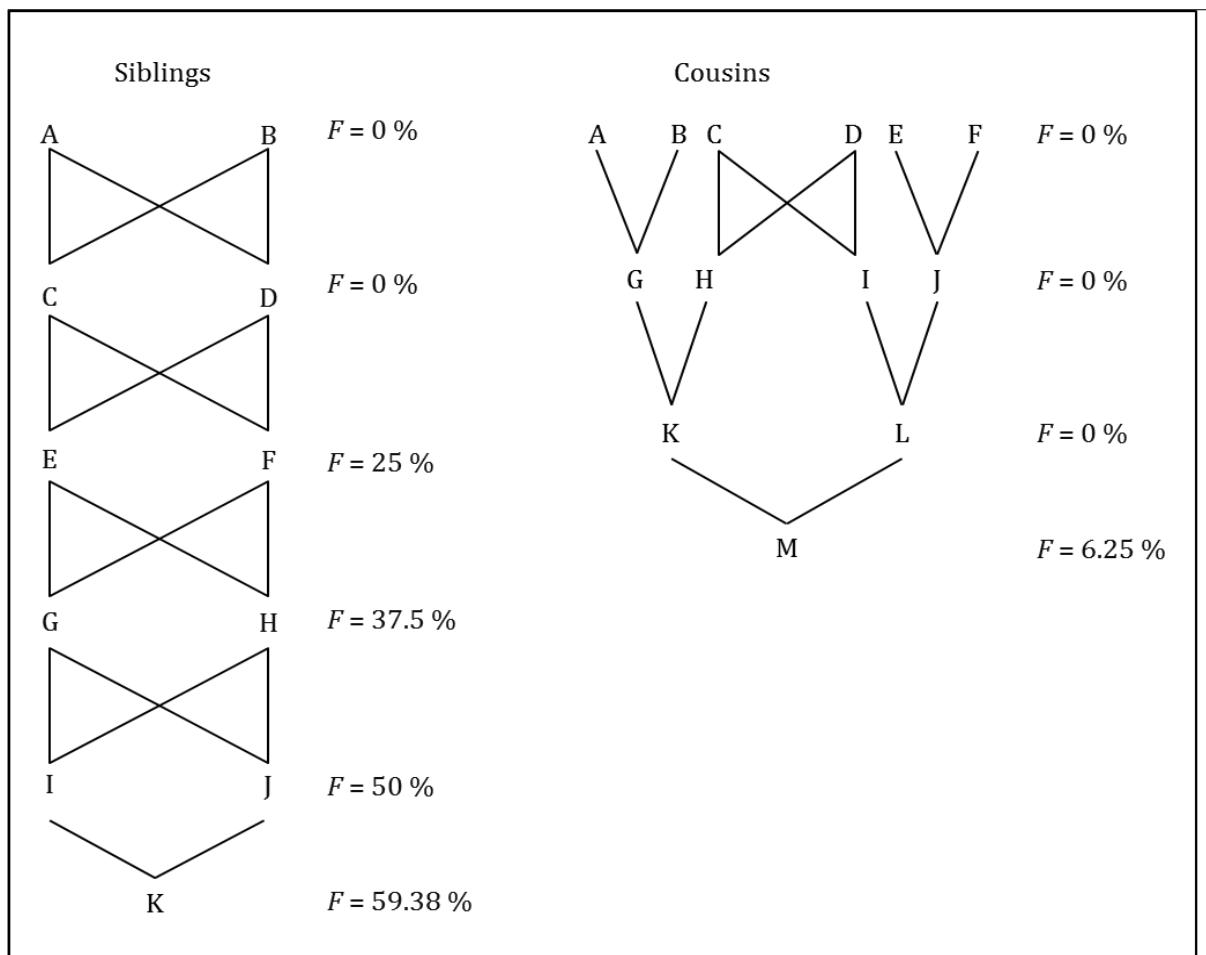
BW: body weight at harvest size (130 days of age); SR: survival rate (65-130 days of age)

PIE: [(*b* / Predicted mean of non-inbred) x 100] x 10

** $P < 0.001$

Figure caption

FIGURE 1. Examples of mating between siblings and cousins and approximate levels of inbreeding (F) obtained (%).



CAPÍTULO III

DISCUSIÓN GENERAL

El incremento en los niveles de consanguinidad en poblaciones animales sometidas a procesos de selección es inevitable. En el manejo genético de una sola línea de cría, la consanguinidad es en términos generales considerada perjudicial, y los productores tratan de evitar niveles de consanguinidad que produzcan depresión consanguínea (Falconer and Mackay, 1996). La magnitud de la depresión consanguínea varía de acuerdo a la característica y población estudiada, ya que dependerá de las frecuencias alélicas de la población y el nivel de consanguinidad alcanzado (Bentsen and Olesen, 2002; Kristensen and Sorensen, 2005). La base genética de la depresión consanguínea es explicada por dos hipótesis principales. La primera hipótesis, la hipótesis de dominancia, explica que la depresión consanguínea es causada por la expresión de alelos recesivos deletéreos en individuos homocigotos. Dado que la consanguinidad incrementa la frecuencia de homocigotos, los alelos recesivos deletéreos ocultos en los heterocigotos, se expresarán en mayor proporción. La segunda hipótesis, la hipótesis de la sobredominancia, explica que los heterocigotos son superiores a ambos homocigotos, y una frecuencia reducida de heterocigotos, debido a la consanguinidad, reducirá las oportunidades de expresar esta sobredominancia (Charlesworth and Charlesworth, 1999; Kristensen and Sorensen, 2005).

En el presente estudio la consanguinidad tuvo un efecto negativo significativo en el peso corporal a la cosecha (130 días de edad), con un efecto estimado de -2.14 % de la media fenotípica por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad. Este resultado es consistente con lo estimado por Luo *et al.* (2014) en un experimento en *F. chinensis* con niveles de consanguinidad de 0, 25, 37.5 y 50 %, en donde la consanguinidad tuvo un efecto en el crecimiento en tres etapas post larvarias (PL80, PL100, and PL140) que varió entre -3.06 y -4.74 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad. Los resultados en este estudio fueron diferentes a los obtenidos en los

experimentos realizados por Moss *et al.* (2008) en *P. vannamei* y por Keys *et al.* (2004) en *P. japonicus*, en donde el efecto de la consanguinidad sobre el crecimiento no fue significativo. Sin embargo, Moss *et al.* (2007) en un estudio observacional retrospectivo en *P. vannamei*, estimaron un efecto significativo de la consanguinidad sobre el crecimiento que varió entre -2.6 y -3.9 % de la media fenotípica por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad, lo que es similar a los resultados obtenidos en nuestro estudio. Los resultados inconsistentes observados entre estudios pueden deberse a el uso de un número relativamente bajo de familias en los experimentos descritos, donde los errores de estimación pueden ser grandes. El diseño experimental de nuestro estudio permitió tener una mayor potencia estadística y reducir la probabilidad de subestimar o sobreestimar los efectos de la consanguinidad al analizar un mayor número de familias y observaciones comparado con estudios previos.

La consanguinidad comúnmente provoca una disminución en la media fenotípica de características relacionadas con la aptitud, como la supervivencia (Falconer and Mackay, 1996; Lynch and Walsh, 1998). Sin embargo en el presente estudio el efecto de la consanguinidad sobre la tasa de supervivencia (65-130 días de edad) no resultó estadísticamente significativo, siendo de -0.009 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad. Estos resultados son consistentes con los obtenidos por Moss *et al.* (2007) en un estudio con *P. vannamei* en el cual no observaron efecto de la consanguinidad sobre la supervivencia en camarones sembrados entre 1 y 3 g y cosechados entre 15 y 35 g, con un efecto estimado no significativo que varió entre -0.1 y 0.5 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad. De igual manera, Keys *et al.* (2004) no observaron efecto de la consanguinidad sobre la supervivencia en *P. japonicus* en tres etapas larvarias (PL30-PL80, PL80- PL124 and PL124-PL156) con un efecto estimado no significativo de -3.3 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad. Así mismo, Luo *et al.* (2014) no observaron efecto de la consanguinidad sobre la supervivencia en *F. chinensis* con un efecto estimado no significativo que varió entre -0.85 y -2.49 % por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad. Contrario a esto, Moss *et al.* (2008) en *P. vannamei* encontraron un efecto significativo de

la consanguinidad sobre la supervivencia en camarones sembrados entre 1 y 2 g y cosechados entre 12 y 15 g, con un efecto estimado de -3.8 % de la media fenotípica por cada 10 % de incremento en el coeficiente de consanguinidad. En términos generales, se espera que la depresión consanguínea sea mayor en características de menor heredabilidad, en las cuales los componentes de dominancia y epistasis tienen mayor importancia (Falconer y Mackay, 1996); sin embargo, el efecto no significativo de la consanguinidad sobre la tasa de supervivencia puede deberse al hecho de que la selección esté actuando en contra de la fijación de los genes deletérios. Es decir, que los alelos recesivos estén siendo purgados de la población. Esto puede haber ocurrido en cualquier etapa previa a la edad de reproducción, evitando la depresión consanguínea para esta característica (Charlesworth and Charlesworth, 1999; Frankham *et al.*, 2001; Keller and Waller, 2002). Por lo tanto, la disminución de la aptitud debido a la depresión consanguínea y el incremento en la aptitud debido a la selección generan un balance (Meuwissen and Woolliams, 1994). Esto comprueba que es difícil generalizar acerca del efecto de la consanguinidad a partir de los valores de los parámetros genéticos.

Los programas de selección son diseñados para incrementar el mérito genético de una población y controlar la consanguinidad. La consanguinidad acumulada de manera pasiva permite a la selección actuar sobre varias generaciones, por lo que este tipo de consanguinidad podría no ser tan perjudicial como la resultante de apareamientos entre individuos estrechamente relacionados (Hedrick, 1994; Reed, 2003). Para diseñar programas eficientes de mejoramiento genético en camarón es necesario cuantificar los efectos de la consanguinidad e incorporar esta información de manera que nos permita balancear adecuadamente la respuesta a la selección y la depresión por consanguinidad.

En conclusión, la consanguinidad tuvo un efecto negativo sobre el peso corporal a la cosecha (130 días de edad), pero no sobre la tasa de supervivencia (65 - 130 días de edad) en una población seleccionada de *P. vannamei*.

REFERENCIAS

- Arredondo-Figueroa J. 2002. El cultivo de camarón en México, actualidades y perspectivas. Contactos 43, 41-54.
- Bentsen HB and Olesen I. 2002. Designing aquaculture mass selection programs to avoid high inbreeding rates. *Aquaculture* 204: 349-359.
- Benzie JAH. 2009. Use and exchange of genetic resources of penaeid shrimps for food and aquaculture. *Reviews in Aquaculture* 1, 232-250.
- Bondari K and Dunham RA. 1987. Effects of inbreeding on economic traits of channel catfish. *Theoretical and Applied Genetics* 74: 1-9.
- Bowman JC. 1974. An introduction to animal breeding. Edward Arnold. London.
- CONAPESCA. 2012. Comisión Nacional de Pesca y Acuacultura. Anuario Estadístico de Acuacultura y Pesca 2012. Sinaloa, México.
- Campos-Montes GR, Montaldo HH, Martínez-Ortega A and Castillo-Juárez H. 2009. Genotype by environment interaction effects for body weight at 130 days of age in the Pacific white shrimp [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*]. *Veterinaria México* 40: 255-267.
- Campos-Montes GR, Montaldo HH, Martínez-Ortega A, Martínez-Jiménez A and 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.
- Castillo-Juárez H, Quintana Casares JC, Campos-Montes GR, Cabrera Villela C, Martínez Ortega A and 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.
- Charlesworth B. and Charlesworth D. 1999. The genetic basis of inbreeding depression. *Genetical Research* 74: 329-340.
- De Donato M, Manrique R, Ramírez R, Mayer L and Howell C. 2005. Mass selection and inbreeding effects on a cultivated strain of *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* in Venezuela. *Aquaculture* 247: 159-167.

- Evans F, Matson S, Brake J and Langdon C. 2004. The effects of inbreeding on performance traits of adult Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Aquaculture* 230: 89-98.
- Falconer D S and Mackay TFC. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th edition. Logman Group Essex, England.
- Frankham R, Gilligan DM, Morrison D and Briscoe DA. 2001. Inbreeding and extinction: effects of purging. *Conservation Genetics* 2: 279-285
- FAO. 2010. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. El Estado Mundial de la Pesca y la Acuicultura 2010. Roma, Italia.
- FAO. 2012. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. El Estado Mundial de la Pesca y la Acuicultura 2012. Roma, Italia.
- FAO. 2014. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. El Estado Mundial de la Pesca y la Acuicultura 2014. Roma, Italia.
- Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Welham SJ and Thompson R. 2002. ASReml UserGuide. Release 1.0. VSN International Ltd, U.K.
- Gjedrem, T., 2005. Selection and breeding programs in aquaculture. Springer. Dordrecht, The Netherlands.
- Gjedrem T, Robinson N and Rye M. 2012. The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: A review. *Aquaculture* 330-353: 117-129.
- Gjerde B, Gunnes K and Gjedrem T. 1983. Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. *Aquaculture* 34: 327-332.
- Gutiérrez JP and Goyache F. 2005. ENDOG: a computer program for analyzing pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122: 172-176.
- Hedrick PW. 1994. Purging inbreeding depression and the probability of extinction: full-sib mating. *Heredity* 73: 363-372.
- Henderson CR. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph, Guelph, Ontario.
- Keller LF and Waller DM. 2002. Inbreeding effects in the wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 230-241.

- Keys SJ, Crocos PJ, Burridge CY, Coman GJ, Gerard DP and Preston PP. 2004. Comparative growth and survival of inbred and outbred *Penaeus (Marsupenaeus) japonicus*, reared under controlled environment conditions: indications of inbreeding depression. *Aquaculture* 241:151–168.
- Kincaid, H., 1983. Inbreeding in fish populations used for aquaculture. *Aquaculture* 33, 215–227.
- Kristensen TN and Sørensen AC. 2005. Inbreeding – lessons from animal breeding, evolutionary biology and conservation genetics. *Animal Science* 80: 121-133.
- Luo K, Kong J, Luan S, Meng XH, Zhang TS and Wang QY. 2014. Effect of inbreeding on survival, WSSV tolerance and growth at the postlarval stage of experimental full-sibling inbred populations of the Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis*. *Aquaculture* 420-421: 32-37.
- Lynch M. and Walsh B. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Meuwissen THE and Woolliams JA. 1994. Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness. *Theoretical and Applied Genetics* 89: 1019-1026.
- Montaldo HH, Castillo-Juárez H, Campos-Montes G and 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* 44: 1-9.
- Moss DR, Arce SM, Otoshi CA, Doyle RW, and Moss SM. 2007. Effects of inbreeding on survival and growth of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture* 272S1:S30-S37.
- Moss DR, Arce SM, Otoshi CA and Moss SM. 2008. Inbreeding effects on hatchery and growout performance of Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. *Journal of the World Aquaculture Society* 39: 467-476.
- Mrode RA. 2005. Linear models for the prediction of animal breeding values, 2nd edition, CAB international, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- Preston NP and Clifford HC. 2002. Genetic improvement of farmed shrimp. *Global Aquaculture Advocate* 5: 48-50.

- Pante MJR, Gjerde B and McMillan I. 2001. Effects of inbreeding on body weight at harvest in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* 192: 201–211.
- Ponzoni RW, Khaw HL, Nguyen NH and Hamzah A. 2010. Inbreeding and effective population size in the Malaysian nucleus of the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* 302: 42-48.
- Reed DH, Lowe EH, Briscoe DA and Frankham R. 2003. Inbreeding and extinction: effects of rate of inbreeding. *Conservation Genetics* 4: 405-410.
- Rye M and Mao IL. 1998. Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for body weight in Atlantic salmon (*Salmo salar l.*). *Livestock Production Science* 57: 15–22.
- Su GS, Liljedahl LE and Gall G. 1996. Effects of inbreeding on growth and reproductive traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 142: 139–148.
- Vela-Avitúa S, Montaldo HH, Márquez-Valdelamar L, Campos-Montes GR, Castillo-Juárez H. 2013. Decline of genetic variability in a captive population of Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*_using microsatellite and pedigree information. *Electronic Journal of Biotechnology* 16 (4): <http://dx.doi.org/10.2225/vol16-issue4-fulltext-11>