



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA**

**PARÁMETROS GENÉTICOS PARA PESO CORPORAL EN UN PROCESO DE SELECCIÓN
INTRAFAMILIAR POR ETAPAS EN *Penaeus (Litopenaeus) vannamei***

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

PSIQUE VICTORIA RIVERO MARTÍNEZ

TUTOR:

HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM

COMITÉ TUTORAL:

GABRIEL RICARDO CAMPOS MONTES
Maestría en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal
HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ
Maestría en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2015.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

RESUMEN

RIVERO MARTÍNEZ PSIQUE VICTORIA. Parámetros genéticos para peso corporal en un proceso de selección intrafamiliar por etapas en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. (Bajo la dirección de HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO, GABRIEL RICARDO CAMPOS MONTES Y HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ).

Se estimaron parámetros genéticos en una población de camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) sometida a un programa de mejoramiento genético, en el Noroeste de México. Las características analizadas fueron el peso corporal a las 12, 14 y 21 semanas (P12, P14, P21) en jaulas familiares dentro de un núcleo genético y peso en estanquería tipo comercial a las 19 semanas (P19). La selección intrafamiliar se realizó a través de una apreciación visual y posteriormente con una máquina clasificadora de tallas. La información se analizó utilizando modelos lineales mixtos multivariados. El modelo base consideró como efectos fijos para P12, P14 y P21 el tanque y la densidad dentro de jaula; para P19 el estanque y el sexo, y la covariable de edad para P12 y P19. Como efectos aleatorios se consideraron los efectos genéticos aditivos y comunes de hermanos; y el modelo más completo incluyó como covariable el peso inicial (PI), definido como el peso promedio familiar de los seleccionados en la etapa previa para P14 y P21, para corregir los efectos de la selección intrafamiliar. Las heredabilidades intrafamiliares (h_w^2) estimadas con el modelo con PI fueron en promedio 29% menores a las estimadas con el modelo base. Las h_w^2 fueron 0.15, 0.16, 0.25 y 0.61 para P12, P14, P19 y P21, respectivamente. Las correlaciones genéticas se estimaron entre 0.26 y 0.82. Los resultados indican que es posible obtener respuesta a la selección intrafamiliar por etapas así como respuesta a la selección indirecta; sin embargo es necesario realizar estudios que valoren las respuestas desde un enfoque costo-beneficio en los programas de selección de este tipo en *P. vannamei*.

Palabras clave. *Penaeus vannamei*, parámetros genéticos, selección intrafamiliar por etapas, peso corporal.

ABSTRACT

RIVERO MARTÍNEZ PSIQUE VICTORIA. Genetic parameters for body weight in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* population with multiple stage and within-family selection. (Directed by HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO, GABRIEL RICARDO CAMPOS MONTES and HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ).

Genetic parameters for body weight were estimated in a genetic nucleus population of Pacific white shrimp (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) undergoing selection in the Northwestern of Mexico. Analyzed traits were body weight for 12, 14 and 21 weeks (P12, P14 and P21, respectively) measured in the inside facilities of the hatchery, and body weight at 19 weeks (P19) measured in a commercial-like conditions pond. Within-family selection was performed using a sorting machine after a previous manual separation of lighter animals based on a subjective size assessment. Data was analyzed using multivariate lineal mixed models. Base model considered tank, and density within cage as fixed effects for P12, P14 and P21 (with age as a covariate for P12), while pond, sex and age as a covariate were used as fixed effects for P19. The additive genetic effect and common to full-sibs effects were used as random effects. The complete model also included initial body weight as a covariate (PI), defined as the average family body weight of the selected shrimp in the previous stage for P14 and P21, in order to adjust for the within-family selection effects. Within-family heritabilities (h_w^2) estimated with the model that included PI were on average 29% smaller that the estimated with the base model. Estimated h_w^2 were 0.15, 0.16, 0.25, and 0.61 for P12, P14, P19, and P21, respectively. Genetic correlations were estimated ranging between 0.26 and 0.82. The results indicate that it is possible to get a multi-stage within-family selection response for body weight, as well as an indirect selection response for this trait. However, cost-benefit analyses are needed to assess the practical value of these multiple selection procedures from an economic point of view in *P. vannamei*.

Keywords. *Penaeus vannamei*, genetic parameters, multistage within-family selection, body weight.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. HIPÓTESIS.....	3
3. OBJETIVO.....	3
4. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
4.1 Desarrollo de la producción y los programas de mejoramiento genético en <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i>	4
4.2 Componentes de (co)varianza y parámetros genéticos	6
4.3 Estimación de los componentes de varianza	7
4.4 Heredabilidad.....	8
4.5 Heredabilidad intrafamiliar.....	9
4.6 Efectos comunes de hermanos.....	10
4.7 Correlación genética	12
4.8 Métodos de selección	13
5. MATERIAL Y MÉTODOS	17
5.1 Ubicación y formación de familias.....	17
5.2 Proceso de selección intrafamiliar.....	18
5.3 Peso inicial e intensidad de selección realizada y esperada.....	20
5.4 Estimación de componentes de (co)varianza	20
5.5 Estimación de parámetros genéticos.....	23
6. RESULTADOS	24
6.1 Peso inicial e intensidad de selección.....	24
6.2 Parámetros genéticos	24
6.3 Parámetros genéticos intrafamiliares.....	25
7. DISCUSIÓN	31
7.1 Efectos ambientales relacionados con el peso corporal de <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i>	31

7.2	Efectos asociados a la selección intrafamiliar sobre los parámetros genéticos para peso corporal de <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i>	33
7.3	Elección del modelo para estimar los componentes de (co)varianza para peso corporal en <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> en un proceso de selección intrafamiliar por etapas	37
7.4	Parámetros genéticos para peso corporal de <i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i> en un proceso de selección intrafamiliar por etapas.....	38
7.4.1	Heredabilidad poblacional (h^2)	38
7.4.2	Proporción de efectos comunes de hermanos (f^2)	38
7.4.3	Correlación genética (r_G).....	39
7.4.4	Correlación de efectos comunes de hermanos (r_f).....	39
7.4.5	Heredabilidad intrafamiliar (h_w^2)	39
7.5	Implicaciones de los parámetros genéticos estimados en esquemas de selección intrafamiliar por etapas	40
8.	CONCLUSIONES.....	43
9.	LITERATURA CITADA	44
10.	ANEXO I. Predicción de la respuesta a la selección con diferentes estrategias de selección (Selección intrafamiliar, intrafamiliar por etapas y correlacionada)	54

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Información general registrada para programas de mejoramiento genético en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).

Cuadro 2. Cuadro de fórmulas de las heredabilidades para los métodos de selección familiares

Cuadro 3. Efectos fijos incluidos en los modelos multivariados probados en este estudio

Cuadro 4. Estadística descriptiva para peso corporal individual de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad

Cuadro 5. Estadística descriptiva para peso promedio familiar de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad

Cuadro 6. Coeficiente de determinación (R^2) y de regresión lineal (β_1) y cuadrático (β_2) para peso inicial a las 14 y 21 semanas

Cuadro 7. Estadística descriptiva para la intensidad de selección realizada y esperada en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* a las 12 y 14 semanas

Cuadro 8. Estadística descriptiva para peso promedio por estanque de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* 19 semanas de edad

Cuadro 9. Componentes de varianza para el peso a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* en un proceso de selección intrafamiliar por etapas

Cuadro 10. Heredabilidades (h^2), proporciones de efectos comunes de hermanos (f^2), correlaciones genéticas aditivas y de efectos comunes de hermanos para el peso a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* en un proceso de selección intrafamiliar por etapas

Cuadro 11. Correlaciones intraclase (t) y heredabilidades intrafamiliares (h_w^2), para el peso a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* en un proceso de selección intrafamiliar por etapas

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Máquina clasificadora de tallas

Figura 2. Efecto de la densidad poblacional sobre el crecimiento en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*

1. INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, entre el años de 1990 y de 2010 la acuicultura fue el sector de la producción de alimentos con mayor crecimiento y con un importante impacto económico (Carole, 2010; Godínez-Siordia *et al.*, 2011; FAO, 2012), lo que ha llevado a este sector a adoptar estrategias para mejorar la producción, como son los programas de mejoramiento genético. La producción de camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) aportó 71.8% de 5.7 millones de toneladas de la producción total de los crustáceos marinos en 2010 (Benzie, 2009; FAO, 2012).

El desarrollo y la aplicación de programas de selección genética es una estrategia común para aumentar la eficiencia económica y sostenibilidad del cultivo de camarón (Olesen *et al.*, 2008; Rye *et al.*, 2010; Neira, 2010; Gjedrem *et al.*, 2012). La eficiencia de estos programas es crucial para el desarrollo de la acuicultura, ya que permite incrementar la producción, reducir los costos, aumentar la resistencia a enfermedades, mejorar la utilización de recursos y la calidad del producto (Gjedrem, 2005; Martínez, 2005; Olesen *et al.*, 2008; Neira, 2010; Rye *et al.*, 2010). Entre los criterios de selección comúnmente utilizados en acuicultura destacan las características relacionadas con el crecimiento y la supervivencia, debido a que el ingreso económico en la industria acuícola cárnica depende de la biomasa, la cual está determinada por la cantidad y el peso corporal de los organismos cosechados (Castillo-Juárez *et al.*, 2007; Martínez y Figueras, 2007; Campos-Montes *et al.*, 2013).

En la camaronicultura, los programas de mejoramiento genético suelen estar basados principalmente en procedimientos de selección familiar e intrafamiliar (Gjedrem, 2005; Rye *et al.*, 2010). La alta capacidad reproductiva de *P. vannamei* invita a considerar el uso de altas intensidades de selección intrafamiliar, pero hay que tomar en cuenta las

restricciones técnicas y operativas para manejar un gran número de candidatos dentro de las instalaciones de los núcleos genéticos con espacio limitado. Estos procedimientos de selección son compatibles con los técnicas de ajustes sucesivos en la densidad, realizados rutinariamente en los estanques en acuicultura para mantener la biomasa de organismos dentro de límites adecuados (Martínez *et al.*, 2006). Se tiene conocimiento de programas de mejoramiento genético en camarón desarrollados en China por Global Gen, en Brasil por Aquatec, en Colombia por CENIACUA, y en México por Maricultura del Pacífico S. A de C. V, los cuales utilizan diversas estrategias de selección que tienen como eje las selecciones familiar e intrafamiliar (Neira, 2010; Montaldo, 2014).

Para instrumentar un programa de mejoramiento genético es de suma importancia conocer los parámetros genéticos de las características de interés, tales como la heredabilidad y la correlación genética, ya que éstos permiten predecir la respuesta a la selección para dichas características (Gall, 1990; Falconer y Mackay, 1996). A pesar de que el uso de la selección intrafamiliar por etapas en la camaronicultura es común (Gjedrem, 2005; Rye *et al.*, 2010), existe poca información acerca de los parámetros genéticos relacionados y de cuáles son los modelos estadísticos más adecuados para predecir la respuesta de este método de selección. Por otro lado, el poder predecir la respuesta a la selección intrafamiliar por etapas e indirecta sobre el objetivo de selección permitiría hacer valoraciones económicas sobre la pertinencia de la implementación de este procedimiento en los núcleos genéticos de camarón.

2. HIPÓTESIS

Existe variación y (co)variación genética aditiva intrafamiliar para el peso corporal de en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad.

3. OBJETIVO

El objetivo de este estudio fue estimar parámetros genéticos (heredabilidad, correlaciones genéticas, componentes de varianza y la heredabilidad intrafamiliar) para peso corporal a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad en un proceso de selección intrafamiliar por etapas en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*).

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1 Desarrollo de la producción y los programas de mejoramiento genético en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*

En los últimos años, la producción global de camarón se incrementó considerablemente (Benzie, 2009; Allan y Burnell, 2013). Esto fue así gracias a la introducción, adaptación y expansión del cultivo de *P. vannamei* (Benzi, 2009; Allan y Burnell, 2013). En el 2010, de acuerdo a *El estado mundial de la pesca y acuicultura 2012* (FAO), la mayor parte de la producción de camarón se obtuvo en Asia y América. *P. vannamei* es la especie de camarón que más aporta a la producción mundial de crustáceos marinos (Benzie, 2009; FAO, 2012) que por sus características biológicas, tales como su alta fecundidad, la fertilización externa y los cortos intervalos generacionales, hace factible la oportunidad de diseñar una amplia variedad de programas de mejoramiento genético.

Los principales aportes (cierre del ciclo de producción y la implementación de sistemas de producción intensivos) que establecieron la camaronicultura actual se desarrollaron durante el siglo XX, en las décadas de los 70 y 80 (Fast y Lester, 1992; Martínez, 1993; Benzi, 1998; Cock *et al.*, 2009; Allan y Burnell, 2013). En los años 90 inició el uso de elastómeros como técnica de identificación familiar, que es el método de identificación más utilizado en los programas de selección en camarón de cultivo (Godin *et al.*, 1996; Arce *et al.*, 2003; Neira, 2010). Lo anterior facilitó el empleo de modelos lineales mixtos en los programas de selección para la estimación de parámetros genéticos y la predicción de los valores genéticos familiares empleados desde entonces en los programas de selección en camaronicultura para favorecer el incremento de la producción (Gjerde y Rye, 1997; Castillo-Juárez *et al.*, 2007; Benzi, 2009; Neira, 2010).

Los objetivos de los programas de selección en camaronicultura en México se han enfocado básicamente al incremento de la biomasa en el estanque, es decir, en incrementar la supervivencia y el peso a la cosecha, misma que ocurre usualmente entre

las 17 y 27 semanas de edad (Pérez-Rostro e Ibarra, 2003; Castillo-Juárez *et al.*, 2007; SAGARPA, 2009). Estos programas han hecho, hasta muy recientemente, menos énfasis en criterios como la resistencia a enfermedades, y aún menos en otros como el rendimiento, la eficiencia reproductiva, la calidad cárnica, y la tolerancia a la salinidad (Martínez y Figueras, 2007; Neira, 2010; Caballero-Zamora *et al.*, 2013). A nivel internacional se conocen diversos programas de selección, algunos de los cuales se presentan el Cuadro 1 (Neira, 2010).

Cuadro 1. Información general registrada para programas de mejoramiento genético en camarón blanco del Pacífico (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*)

País	Nombre de la Institución, compañía	Año de inicio	Familias	Características seleccionadas	Fuente de fondos
China	Global Gen	2007	288	3	Privada
Venezuela	Aquamarina de la Costa Shrimp Farm. Universidad de Oriente	1999	300	1	Mixta
Brasil	Genearch Aquacultura/Aquatec	1998	60	2	Privada
Colombia	CENIACUA	1998	140	2	Mixta
México	Maricultura del Pacífico S. A de C. V	2002	170	2	Privada

Modificado de Neira, 2010

Diversos autores han descrito que las características de importancia económica en *P. vannamei* poseen variación genética, lo cual ha permitido que los programas de selección sean un factor clave para el desarrollo eficiente de su producción (Gjerde y Rye, 1997; Rye, 2010). Estos programas de selección se basan principalmente en selección familiar e

intrafamiliar, que en ambos casos se puede realizar en varias etapas (Gjerde y Rye, 1997; Gjedrem, 2005; Rye *et al.*, 2010; Campos-Montes, *et al.* 2013).

Para el diseño óptimo de un programa de selección es necesario estimar parámetros genéticos de manera precisa e insesgada; además de tener determinados el tamaño efectivo de la población así como la estructura de la población base, el método de selección, el desarrollo de estrategias de evaluación, y el seguimiento del progreso genético obtenido (Gall, 1990; Falconer y Mackay, 1996; Gjerde *et al.*, 1996; Gjerde y Rye, 1997; Gjedrem, 2005; Martínez y Figueras, 2007; Bodin, 2008; Montaldo *et al.*, 2012).

4.2 Componentes de (co)varianza y parámetros genéticos

Para explicar la variación fenotípica, es necesario analizarla en sus diferentes componentes, los cuales se atribuyen a diferentes factores, denominados efectos. En forma general, la varianza fenotípica (σ_P^2) se descompone en las varianzas debidas a los efectos ambientales y la explicada por los efectos genéticos (Falconer y Mackay, 1996). La varianza fenotípica se representa de manera general como:

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$$

Donde σ_G^2 corresponde a la varianza genética, σ_E^2 es la varianza ambiental; en tanto que la σ_G^2 se compone por la suma de las varianzas aditiva (σ_A^2), varianza de dominancia (σ_D^2) y la varianza epistática (σ_I^2) (Falconer y Mackay, 1996; Lynch y Walsh, 1998). En acuicultura es común considerar una varianza explicada por los efectos que son comunes a una familia (f), los cuales están asociados a efectos por compartir un ambiente común, así como a efectos genéticos no-aditivos y maternos que son comunes a los hermanos (Falconer y Mackay, 1996; Walsh y Lynch, 1999; Castillo-Juárez *et al.*, 2007).

Sin embargo, para la estimación de componentes de (co)varianza y en la predicción de valores genéticos en camaronicultura es necesario considerar la existencia de efectos confundidos (maternos y de ambiente común), esto es, efectos que no pueden separarse en el análisis. Esto deriva de problemas con las técnicas de identificación ya que, dado el pequeño tamaño corporal de *P. vannamei* en edades tempranas, se mantiene por algunas semanas a las familias de hermanos creciendo en un mismo tanque, en donde comparten un ambiente común (Montaldo *et al.*, 2012) separadas del resto de las familias. Otros efectos que pueden influir en la estimación de los parámetros genéticos en camaronicultura pueden ser los relacionados con los procesos de selección asociados indirectamente con la característica de interés o la existencia de interacciones genotipo por ambiente (Falconer y Mackay, 1996; Cameron, 1997; Schaeffer, 2010).

La selección es un factor que está relacionado con la estimación de los componentes de (co)varianza. Este efecto está determinado por la modificación de la frecuencia de los alelos en la población, originando una reducción en la varianza genética debido al desequilibrio y a la consanguinidad. En caso de no ser considerado este efecto en la estimación de componentes de (co)varianza puede conducir a una sobreestimación de los mismos (Falconer y Mackay, 1996; Cameron, 1997; Muir, 2005; Bijma *et al.*, 2007; Schaeffer, 2010) y por lo tanto a una proyección inadecuada de la respuesta a la selección.

4.3 Estimación de los componentes de varianza

Para la estimación de los componentes de la varianza fenotípica existen varios métodos, entre los que destaca el denominado Modelo Animal - REML (Henderson, 1984; Mrode, 2005; Thompson *et al.*, 2005). Esta metodología permite considerar de forma simultánea la información genealógica y de producción de los individuos de una población corregida para los efectos ambientales así como el cambio de la varianza genética como consecuencia del proceso de selección (Van Vleck, 1993; Lynch y Walsh, 1998; Mrode, 2005; Thompson *et al.*, 2005).

Para realizar una evaluación genética, se utilizan metodologías que consideran y eliminan factores de confusión, lo que permite aumentar la precisión en la selección de los candidatos a reproductores y separar los efectos genéticos aditivos de los demás efectos. Por lo general, la varianza siempre se relaciona a efectos particulares que tienen un impacto en las observaciones, esto quiere decir que entre más efectos aleatorios, habrá más componentes de los cuales se tenga que cuantificar la contribución de cada uno de ellos (Falconer y Mackay, 1996; Van der Werf y Goddard, 2003). Los factores ambientales que tienen un impacto en las observaciones se pueden clasificar en dos: los efectos fijos y los efectos aleatorios (Lynch y Walsh, 1998; Van der Werf y Goddard, 2003; Mrode, 2005; Gjerdem y Baranski, 2009). Los efectos fijos son aquellos en que las clases o grupos definidos comprenden todos los niveles posibles de interés (generalmente un número pequeño de clases), que pueden ser repetidos y que influyen de manera importante la expresión del fenotipo (Van der Werf y Goddard, 2003; Mrode, 2005). En camaronicultura algunos ejemplos de estos efectos son el sexo, la edad, y la densidad de siembra. Los efectos aleatorios son aquellos que consideran un número infinito de niveles y son irrepetibles, entre los cuales están los efectos genéticos no aditivos (explicados por los efectos de epistasia y dominancia), y los efectos genéticos aditivos (los que pueden transmitirse a la progenie). Algunos ejemplos de efectos aleatorios en camaronicultura son el efecto de ambiente común de hermanos y el de tanque de crecimiento (Van der Werf y Goddard, 2003; Mrode, 2005; Montaldo *et al.*, 2012).

4.4 Heredabilidad

La heredabilidad (h^2) es la proporción de la varianza fenotípica que está explicada por los efectos genéticos aditivos, cuyo principal uso está en la predicción de la respuesta a la selección. De manera general, las características de baja heredabilidad presentan menor respuesta a la selección que aquellas con alta heredabilidad (Falconer y Mackay, 1996; Lynch y Walsh, 1998). La heredabilidad se representa como:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

Algunos autores han estimado heredabilidades para el peso corporal en *P. vannamei*, por ejemplo Pérez-Rostro *et al.* (1999) estimaron la heredabilidad para peso corporal a las 17 y 29 semanas de edad como 0.20 y 0.17, respectivamente, mientras que Argue *et al.* (2002) estimaron la heredabilidad para el peso a las 21 semanas de edad como 0.70. Por su parte, Gitterle *et al.* (2005) estimaron heredabilidades para el peso a la cosecha en diferentes ambientes variando entre 0.11 y 0.45, mientras que Castillo-Juárez *et al.* (2007) estimaron heredabilidades para el peso a los 130 días de edad variando entre 0.24 y 0.35 en estanques con diferentes ambientes. De modo similar, Campos-Montes *et al.* (2013) estimaron la heredabilidad para peso corporal a los 28 y 130 días de edad como 0.13 y 0.21, respectivamente.

4.5 Heredabilidad intrafamiliar

La estimación de la respuesta a la selección (cambio en la media poblacional de la siguiente generación explicada por efecto de la selección) intrafamiliar implica realizar modificaciones en los componentes de la ecuación de la respuesta a la selección individual de manera que consideren el tipo y tamaño de las familias. Para estimar la heredabilidad intrafamiliar hay que considerar el coeficiente de parentesco entre los miembros de la familia y la variación intrafamiliar (Falconer y Mackay, 1996; Walsh y Lynch, 1999). La heredabilidad intrafamiliar se estima a partir de la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1996; Walsh y Lynch, 1999):

$$h_w^2 = h^2 \frac{(1-r)}{(1-t)}$$

Donde h^2 es la heredabilidad de los fenotipos individuales, r es el parentesco genético aditivo existente entre los miembros de la familia (0.5 para hermanos y 0.25 para medio hermanos) y t es la correlación fenotípica entre los miembros de la familia, la cual mide la similitud entre los individuos del mismo grupo (Niemann-Sørensen *et al.*, 1985; Falconer y Mackay, 1996) y su valor se estima a partir de la siguiente expresión (Mrode, 2005):

$$t = rh^2 + f^2$$

Donde r es el parentesco genético aditivo existente entre los miembros de la familia, h^2 corresponde a la heredabilidad de los fenotipos individuales y f^2 es igual a la proporción de la varianza fenotípica explicada por los efectos comunes de hermanos.

En comparación con la manera de predecir la respuesta a la selección masal, en la ecuación para predecir la respuesta a la selección intrafamiliar se utiliza una modificación de la h^2 que, como se mencionó anteriormente considera el parentesco entre los miembros de la familia y la variación intrafamiliar (Falconer y Mackay, 1996; Walsh y Lynch, 1999). Cabe esperar que la predicción de la respuesta a la selección intrafamiliar sea menor que la respuesta a la selección masal; ya que la primera únicamente considera la varianza genética aditiva intrafamiliar (Falconer y Mackay, 1996; Walsh y Lynch, 1999).

4.6 Efectos comunes de hermanos

Debido a la dificultad para utilizar métodos de identificación individual originada por el pequeño tamaño corporal de los organismos acuícolas en etapas tempranas, es necesario mantener a los grupos de hermanos creciendo en un mismo tanque, es decir, en un ambiente común hasta que puedan ser identificados al menos familiarmente (Gjerde, 1996; Arce *et al.*, 2003; Ninh *et al.*, 2011; Sang *et al.*, 2012). Lo anterior implica una posible confusión entre las diferencias explicadas por los efectos genéticos de la familia (aditivos y no aditivos), los efectos maternos (genéticos y ambientales) y las explicadas por factores

ambientales comunes a la familia (por ejemplo, calidad de agua en el tanque y las interacciones sociales), lo cual puede disminuir la precisión de la estimación de los parámetros genéticos y, por lo tanto, la precisión de la predicción de la respuesta a la selección, así como de los valores genéticos predichos (Castillo-Juárez, 2007; Ninh *et al.*, 2011).

En acuicultura f^2 se emplea para referirse a la proporción de la varianza fenotípica explicada por los efectos comunes de la familia de hermanos, los cuales se componen por la suma de las varianzas de los efectos genéticos no-aditivos (σ_{NA}^2) y maternos (σ_m^2) y al efecto del ambiente del tanque de crecimiento (σ_t^2) (Sang *et al.*, 2012; Campos-Montes *et al.*, 2013). En términos generales f^2 se representa con la siguiente expresión:

$$f^2 = \frac{\sigma_{NA}^2 + \sigma_m^2 + \sigma_t^2}{\sigma_P^2}$$

Sin embargo, para poder separar los efectos de familia de los efectos aditivos y de los efectos ambientales es necesario contar con réplicas de las familias creciendo en diferentes ambientes, usualmente en tanques o pequeños estanques (Ninh *et al.*, 2011; Montaldo *et al.*, 2012), o bien utilizando sistemas de marcaje que permitan mezclar las diferentes familias en los tanques o estanques disminuyendo de ese modo la confusión los efectos genéticos y ambientales (Herbinger *et al.*, 1999; Martínez, 2005; Borrell *et al.*, 2006; Martínez y Figueras, 2007).

El efecto de ambiente común de estanque de crecimiento es una combinación de factores ambientales inherentes al mismo, como la densidad poblacional, calidad de agua, disponibilidad de alimento, e interacciones sociales, entre otros (Kjøglum *et al.*, 2005; Cobcroft and Bettaglone, 2009). Estos efectos de ambiente común pueden en algunos casos (por estructura de población, o por uso de modelos inapropiados) generar

sobreestimación de los parámetros genéticos de las poblaciones de camarón (Montaldo *et al.*, 2012). Por ejemplo, en el caso de la calidad de agua, cuando una familia se encuentra en un espacio físico restringido una mayor cantidad de individuos implica mayor cantidad de desechos lo que puede llevar a una menor calidad de agua, influyendo en el desarrollo de los organismos (Avnimelech, 2006). Con respecto, al efecto de las interacciones sociales, principalmente las de competencia (por alimento) entre los individuos tiene un impacto en el desarrollo de un individuo y sobre el rendimiento de los otros individuos, (Falconer y Mackay, 1996; Schaeffer, 2010). Algunos autores como Muir (2005), Bijma *et al.* (2007) y Bayot *et al.* (2014) relacionan la competencia o interacciones sociales dentro de grupos con el cambio genético de la población.

En *P. vannamei*, algunos autores han estimado la magnitud de estos efectos. Castillo-Juárez *et al.* (2007) estimaron la proporción de efectos comunes para peso a los 130 días de edad en diferentes ambientes variando entre 0.06 y 0.13, mientras que Campos-Montes *et al.* (2013) estimaron dicha proporción de efectos comunes para peso a los 28 y 130 días de edad como 0.08 y 0.11, respectivamente.

4.7 Correlación genética

La correlación genética (r_G) mide el grado de asociación genética entre dos características, inducida por la pleiotropía y el ligamiento, que expresa en qué grado las dos características están influenciadas por los mismos genes (Falconer y Mackay, 1996; Lynch y Walsh, 1998). La correlación genética puede tomar valores entre -1.0 y 1.0 y puede ser calculada de la siguiente manera:

$$r_G = \frac{\sigma_{GA,GB}}{\sigma_{GA}\sigma_{GB}}$$

Donde $\sigma_{GA,GB}$ es la covarianza genética aditiva de las características A y B, mientras que σ_{GA} y σ_{GB} corresponden a las desviaciones estándar genéticas aditivas de las

características A y B, respectivamente. La manera en que están asociadas genéticamente las características involucradas dependerá del signo y de la magnitud de la r_G (Falconer y Mackay, 1996; Lynch y Walsh, 1998).

En los programas de mejoramiento genético es importante conocer la magnitud de las correlaciones genéticas existentes entre las características de interés, para optimizar el trabajo de selección y controlar, en lo posible, las respuestas correlacionadas a la selección (Gjedrem, 2005). Para *P. vannamei*, algunos autores han estimado correlaciones genéticas para peso corporal total y la longitud total a las 17 y 23 semanas de edad como 0.53; y a las 17 y 29 semanas de edad como 0.66 (Pérez-Rostro e Ibarra, 2003), así como la correlación genética para peso corporal a los 28 y 130 días de edad como 0.56 (Campos-Montes *et al.*, 2013) y la correlación genética del peso corporal (58 días de edad) con el ancho del cefalotórax como 0.98 (Pérez-Rostro *et al.*, 1999).

4.8 Métodos de selección

La eficiencia de un programa de selección reside de manera importante en los parámetros genéticos de las características de interés, tales como la heredabilidad y la correlación genética, ya que permiten predecir la respuesta a la selección para las características de interés (Gall, 1990; Falconer y Mackay, 1996; Gjerde *et al.*, 1996; Gjerde y Rye, 1997; Gjedrem, 2005; Martínez y Figueras, 2007; Bodin, 2008). Por ello, independientemente del método de selección, se requiere de la estimación precisa de los parámetros genéticos. En el caso de la selección individual o masal, la h^2 juega un papel importante para predecir la respuesta a la selección (R_m) y para hacerlo se utiliza la siguiente fórmula (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_m = i\sigma_p h^2$$

Donde i corresponde a la intensidad de selección, σ_p es la desviación estándar fenotípica y h^2 es la heredabilidad de los fenotipos individuales.

Para predecir la respuesta a la selección cuando se utilizan métodos de selección familiares (familiar e intrafamiliar), se tiene que realizar modificaciones para la estimación de los parámetros genéticos, misma que consideran el tipo y tamaño de familia. En el Cuadro 2 se muestra un resumen de las fórmulas de las heredabilidades modificadas para cada método familiar.

Cuadro 2. Cuadro de fórmulas de las heredabilidades para los métodos de selección familiares

Método de selección	Familiar	Intrafamiliar
Heredabilidad	$h_b^2 = h^2 \frac{1 + (n - 1)r}{1 + (n - 1)t}$	$h_w^2 = h^2 \frac{(1 - r)}{(1 - t)}$

Donde n es el número de individuos de las familias, r es el parentesco genético aditivo existente entre los miembros de la familia y t es la correlación fenotípica entre los miembros de la familia. (Falconer y Mackay, 1996)

En el caso de la selección familiar, que consiste en elegir reproductores en función de los promedios familiares para los criterios de selección según el objetivo de selección del programa (Falconer y Mackay, 1996; Walsh y Lynch, 1999), y para la predicción de la respuesta a la selección familiar (R_b) se hace con base en la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_b = i\sigma_p h^2 \frac{1 + (n - 1)r}{\sqrt{n[1 + (n - 1)t]}}$$

Mientras que, la selección intrafamiliar se basa en la superioridad de los individuos dentro de su familia (Falconer y Mackay, 1996; Walsh y Lynch, 1999). Para predecir la respuesta a la selección intrafamiliar (R_w) se emplea la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_w = i\sigma_P h^2 (1 - r) \sqrt{\frac{n - 1}{n(1 - t)}}$$

Cuando se quiere incrementar el mérito genético empleando características correlacionadas, se utiliza la selección indirecta (correlacionada) y/o la selección por etapas que, en términos generales en acuicultura, son una alternativa para incrementar el peso a la cosecha que consideran como criterios de selección el peso o talla corporal a diferentes edades (Martínez *et al.*, 2006; Campos-Montes *et al.*, 2013). En el caso de la selección indirecta y por etapas, para estimar las respectivas respuestas a la selección se utiliza el producto de la raíz cuadrada de la heredabilidad las características involucradas (A y B) y de la correlación genética entre ellas ($h_A h_B r_G$) que se denomina co-heredabilidad y que es el equivalente de la h^2 en la predicción de la respuesta a la selección masal (Falconer y Mackay, 1996). Por lo que la eficiencia de la respuesta a la selección de los métodos indirectos y por etapas depende de los valores de heredabilidad de las características involucradas (criterios de selección) y de la correlación genética entre ellas (Falconer y Mackay, 1996). Por ejemplo, si en un programa de selección por etapas la r_G entre las características involucradas es baja, la eficiencia del método también será baja, lo mismo cabe esperar si la h^2 de la primera característica es menor que la de la característica evaluada posteriormente (Falconer y Mackay, 1996). La siguiente expresión corresponde a la ecuación para la estimación de la respuesta a la selección correlacionada:

$$RC_B = i h_A h_B r_G \sigma_{P_B}$$

Donde i es la intensidad de selección, h_A es la raíz cuadrada de la heredabilidad de la característica A, h_B es la raíz cuadrada de la heredabilidad de la característica B, r_G

corresponde a la correlación genética entre A y B; y σ_{P_B} es la desviación estándar de la característica B.

En el caso de la respuesta a la selección por etapas, ésta se estima con la siguiente ecuación, en la cual el criterio en el que se mide la última etapa (la característica B) corresponde al objetivo de selección:

$$Rx E = (i_A h_A h_B r_{G_{AB}} \sigma_{B a}) + i_B r_{T1_B} \sigma_{B d}$$

Donde i_A e i_B corresponden las intensidades de selección realizadas en las característica A y B, mientras que h_A y h_B corresponden a la raíz cuadrada de las heredabilidades de las características A y B, respectivamente; $r_{G_{AB}}$ es la correlación genética entre A y B, $\sigma_{B a}$ es la desviación estándar de la característica B antes de la selección, r_{T1_B} corresponde a la precisión, y $\sigma_{B d}$ es la desviación estándar de la característica B después de la selección. Bulmer (1971) corrige la reducción de la varianza ($\sigma_{B d}$) a través de un factor de reducción (k), que está en función de la intensidad de selección por truncación, con la siguiente fórmula:

$$k = i(i - x)$$

Donde i es la intensidad de selección, x corresponde a la desviación de la media poblacional correspondiente al punto de truncación.

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Ubicación y formación de familias

Se utilizó información de 170 familias generadas en el año 2011 en el Núcleo Genético de Maricultura del Pacífico SA de CV, que es una empresa dedicada a la producción de larva de camarón blanco del Pacífico localizada en el municipio El Rosario en el estado de Sinaloa, México.

Los progenitores seleccionados de la generación anterior fueron marcados individualmente con elastómeros de colores inyectados en el último segmento abdominal alrededor de los 45 días posteclosión y, posteriormente con anillos colocados en un pedúnculo ocular entre los 10 y 12 meses de edad. Después fueron colocados, separados por sexo, en estanques de maduración de 12 x 3 m, con una columna de agua de 0.35 m, a una densidad de 8 camarones/m² y mantenidos a una temperatura variando entre 28 y 29° C, con una salinidad de 34 ppt y recambio diario de agua de 400%. La alimentación se basó en alimento comercial con 35 a 40% de proteína. Dos o tres semanas después de la aclimatación de los camarones en los estanques de maduración se realizó la ablación ocular unilateral en las hembras para acelerar el proceso de maduración gonadal. La reproducción se realizó utilizando inseminación artificial (1 macho por 2 hembras) evitando apareamientos donde se obtuviera una consanguinidad mayor a 6.25%.

Las hembras inseminadas fueron colocadas en tanques de 200 L en donde ovopositaron entre 5 y 6 horas después de inseminadas, para luego ser regresadas a los estanques de maduración. Los huevos fueron recolectados y lavados con una solución de yodo a 96 g/L y colocados en cubetas de 15 L, donde se mantuvieron en suspensión empleando aireación constante. Entre 10 y 12 horas después, los nauplios y huevos no eclosionados fueron recolectados y colocados en cubetas con 15 L de agua. El número de huevos y de nauplios por hembra se estimó usando el promedio de los conteos de tres muestras de 1

ml, tomados desde el tanque. Para satisfacer el número de nauplios requerido por familia para las siguientes fases del proceso productivo, se descartaron los desoves con conteos de nauplios menores a 25, 000.

Los nauplios fueron colocadas en tanques blancos de 200 L a una densidad aproximada de 50 nauplios V/L, y sin ajuste de densidad durante el periodo experimental (28 días). La condiciones del agua consistieron en una aireación constante, una salinidad de 33 g/L, y una temperatura promedio de 33°C.

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

5.2 Proceso de selección intrafamiliar

Cada familia se dividió en dos grupos, el primer grupo fue utilizado en los procesos de selección intrafamiliar, y el segundo grupo para realizar las evaluaciones genéticas de familias en estanques que simulan las condiciones comerciales de engorda. En el primer grupo se sembraron 2,500 organismos de cada familia, los cuales se mantuvieron separados en jaulas familiares (hermanos) distribuidas en 6 tanques de concreto con capacidad de 40 m³.

A las 12 y 14 semanas de edad se tomó una muestra aleatoria de 40 individuos (población no seleccionada) y se obtuvieron los pesos corporales individuales, a partir de los cuales se estimaron el peso y desviación estándar de cada familia antes del proceso de selección intrafamiliar. Posteriormente, por medio de apreciación visual se desechó una proporción de animales que a criterio de los operarios eran de menor talla. De los organismos restantes se seleccionaron 800 y 200 organismos a las 12 y 14 semanas, respectivamente,

utilizando una máquina clasificadora de tallas (Aquatic EcoSystems®), ajustándose las aperturas de los rodillos para cada familia dependiendo de su talla. En caso de no completar los individuos necesarios, los organismos que no fueron seleccionados previamente volvían a pasar por la máquina clasificadora, a la cual se le había cerrado la distancia entre rodillos. Una vez completada la cantidad necesaria de organismos se tomó otra muestra aleatoria de 40 individuos que fueron considerados para obtener el peso promedio de los seleccionados (población seleccionada). A las 14 semanas los animales seleccionados de cada familia fueron trasladados a una jaula por familia de 1.5 x 2 x 1.5 m en un estanque de 28 x 42 m donde a las 21 semanas de edad se realizó un tercer proceso de selección intrafamiliar con base en el peso corporal individual, seleccionado de 175 individuos el 17% de machos y el 28% de hembras disponibles de cada familia a las 21 semanas de edad.

Del segundo grupo, a los 8 semanas de edad, un conjunto de animales elegidos al azar de cada familia fue identificado con elastómeros de colores inyectados en la masa muscular del último segmento abdominal, cuya combinación de colores (blanco, naranja, rojo, morado, azul y verde) y posiciones (uno a cada lado del camarón y otro en la parte dorsal) representa el código para la identificación de las diferentes familias. Se trasladaron 35 organismos elastomerizados de cada familia a cuatro ambientes diferentes. Dos de ellos ubicados en Los Pozos, Sinaloa en donde se sembraron a densidades 10 y 30 organismos/m²; y los otros ambientes, en 2 estanques del laboratorio de Bahía de Kino, Sonora con una densidad promedio de 38.6 organismos /m². Se obtuvo el peso individual y se identificó el sexo a las 19 semanas de edad.

Para el peso corporal a las 12 y 14 semanas de edad se utilizaron 13,587 y 13,557 registros, respectivamente; 14,442 registros para el peso a las 19 semanas, y 8,696 registros para el peso corporal a las 21 semanas. La información genealógica utilizada corresponde a 10 generaciones, que incluye los años 2002 a 2011.

5.3 Peso inicial e intensidad de selección realizada y esperada

Con la finalidad de considerar el efecto de la selección en la estimación de los parámetros genéticos se consideró el peso inicial o la intensidad de selección en cada etapa como covariables en la modelación. El peso inicial considerado para las 14 y 21 semanas se estimó como el peso promedio familiar de los animales seleccionados en la etapa previa, esto es, a las 12 y 14 semanas, respectivamente. En cuanto a las intensidades de selección realizada (ISR) y esperada (ISE) para 14 y 21 semanas de la etapa previa, es decir las aplicadas a las 12 y 14 semanas, respectivamente, la primera se estimó a partir del diferencial de selección (obtenido a partir de la diferencia del peso promedio de cada familia de la población seleccionada y la población no seleccionada) para las 12 y 14 semanas de edad entre la desviación estándar de la población no seleccionada. Mientras que la intensidad de selección esperada, asumiendo normalidad y selección por truncación (Falconer y Mackay, 1996) se estimó, utilizando la tabla de intensidades de selección presentada por Van Vleck, (1993), a partir de la proporción de seleccionados con el número de candidatos disponibles obtenido a las 12 y 14 semanas de edad, los cuales están definidos por la supervivencia de cada familia.

5.4 Estimación de componentes de (co)varianza

La estimación de los componentes de (co) varianza para peso corporal a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad se realizó utilizando modelos lineales mixtos multivariados (considerando la matriz de relación genética aditiva **A**) usando el programa ASReml (Gilmour *et al.*, 2009). Con la finalidad de evaluar el efecto de la selección en etapas previas en el peso corporal a las 14 y 21 semanas se probaron cuatro modelos con diferentes alternativas, los cuales se presentan en el Cuadro 3. Los efectos aleatorios en todos los modelos para cada característica fueron el efecto genético aditivo del animal, el efecto común de hermanos y el residuo.

El modelo mixto básico (Modelo I) en términos matriciales es:

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

Donde \mathbf{y} representa el vector de observaciones para peso corporal a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad, $\boldsymbol{\beta}$ es el vector de efectos fijos descrito en el Cuadro 7, \mathbf{u} es el vector de efectos genéticos aditivos del animal, $\mathbf{u} \sim \text{MVN}(0, \mathbf{G})$ donde $\mathbf{G} = \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{A}$, donde \mathbf{G}_0 es la matriz simétrica de (co)varianzas entre los efectos del animal para las cuatro características y \mathbf{A} es la matriz de relación genética aditiva entre todos los camarones en el pedigrí (genealogía), mientras que \otimes es el producto de Kronecker, \mathbf{f} es el vector de efectos aleatorios comunes de hermanos para todas las características, $\mathbf{f} \sim \text{MVN}(0, \mathbf{F})$; donde $\mathbf{F} = \mathbf{F}_0 \otimes \mathbf{I}$, donde \mathbf{F}_0 es una matriz de (co)varianzas de efectos comunes de hermanos para todas las características, e \mathbf{I} es una matriz de identidad de orden apropiado, y \mathbf{e} es un vector de efectos aleatorios ambientales, $\mathbf{e} \sim \text{MVN}(0, \mathbf{R})$ donde $\mathbf{R} = \mathbf{R}_0 \otimes \mathbf{I}$, donde \mathbf{R}_0 es la matriz de (co)varianzas entre las características donde las covarianzas entre características se fijaron a cero, ya que las mediciones se realizaron en diferentes animales para todas las características (como en Su *et al.*, 2002), e \mathbf{I} es una matriz de identidad de orden apropiado. En tanto \mathbf{X} , \mathbf{Z} y \mathbf{W} son matrices de incidencia relacionadas a las observaciones de los efectos fijos, los efectos genéticos aditivos del animal, y efectos de ambiente común de hermanos, respectivamente.

Cuadro 3. Efectos fijos incluidos en los modelos multivariados probados en este estudio

Modelo	Variable	Efectos fijos
Modelo I	P12	Estanque, densidad, edad
	P14	Estanque, densidad
	P19	Lugar, sexo, edad
	P21	Densidad
Modelo II	P12	Estanque, densidad, edad
	P14	Estanque, densidad, peso inicial
	P19	Lugar, sexo, edad
	P21	Densidad, peso inicial
Modelo III	P12	Estanque, densidad, edad
	P14	Estanque, densidad, intensidad de selección
	P19	Lugar, sexo, edad
	P21	Densidad, intensidad de selección esperada
Modelo IV	P12	Estanque, densidad, edad
	P14	Estanque, densidad, intensidad de selección, peso inicial
	P19	Lugar, sexo, edad
	P21	Densidad, intensidad de selección, peso inicial

P12= Peso a las 12 semanas, P14= Peso a las 14 semanas, P19= Peso a las 19 semanas y P21= peso a las 21 semanas

Para elegir el modelo más adecuado para la estimación de los componentes de varianza, los modelos se compararon utilizando la prueba de razón de verosimilitud (LRT), en la cual el modelo completo incluyó el peso inicial o la intensidad de selección y el modelo reducido no: $LRT = 2 (\log (mc) - \log (mr))$, donde mc es la verosimilitud del modelo

completo y mr es la verosimilitud del modelo reducido. Posteriormente la LRT se comparó con una distribución χ^2 con un grado de libertad utilizando una región de una cola de rechazo.

5.5 Estimación de parámetros genéticos

La heredabilidad (h^2) y la proporción del efecto común de familia (f^2) se estimaron como la proporción de cada efecto aleatorio con respecto a la varianza fenotípica, mientras que la correlación genética (r_G) y la correlación entre los efectos comunes de familia fueron estimados con las respectivas covarianzas divididas entre el producto de sus correspondientes desviaciones estándar. Una vez estimados h^2 y f^2 se construyeron intervalos de confianza a partir de sus respectivos errores estándar (suponiendo normalidad) para determinar si los estimados obtenidos son diferentes de cero ($p < 0.05$).

La h^2_w se estimó de acuerdo a la ecuación presentada por Falconer y Mackay (1996), y Walsh y Lynch (1999). En donde el valor de el parentesco genético aditivo entre los miembros de la familia (r) se consideró como 0.5 dado que se trata de familias de hermanos. Mientras que la correlación intraclase se estimó como:

$$t = rh^2 + f^2$$

Donde f^2 representa la proporción de la varianza fenotípica explicada por los efectos comunes para hermanos y h^2 corresponde a la heredabilidad de los fenotipos individuales (Falconer y Mackay, 1996; Walsh y Lynch, 1999).

6. RESULTADOS

La estadística descriptiva para el peso corporal individual, peso promedio familiar, el peso promedio por estanque y de la intensidad de selección (realizada y esperada para las 12 y 14 semanas se muestra en los Cuadros 4, 5, 6 y 7 respectivamente. En el Cuadro 8 se muestran los coeficientes de determinación y regresión para el peso inicial y la intensidad de selección de las regresiones múltiples probadas para peso a las 14 y 21 semanas. En el Cuadro 9 se muestran los componentes de varianza y en el Cuadro 10 se muestran los parámetros genéticos estimados con los modelos I y II. Mientras que en el Cuadro 11 se encuentran los parámetros genéticos intrafamiliares.

6.1 Peso inicial e intensidad de selección

En los análisis preliminares ISR e ISE se probaron como covariables, en donde se observó que el efecto de la ISR no fue significativo ($P > 0.05$), pero el efecto la ISE fue significativo ($P < 0.05$); por lo que se incluyó ISE en la modelación final. Los valores de ISE se encontraron entre 0.09 y 1.12 desviaciones estándar para el peso a las 12 semanas, y entre 1.118 y 1.400 desviaciones estándar para el peso a las 14 semanas (Cuadro 7). En cuanto a la asociación del peso inicial y la ISE para ambas etapas (14 y 21 semanas) el coeficiente de determinación ajustado de los modelos fue inferior a 0.10. En el caso del peso a las 14 semanas los coeficientes de regresión lineal y cuadrático fueron negativos ($P < 0.05$) mientras que en el caso del peso a las 21 semanas el coeficiente de regresión lineal fue negativo ($P < 0.05$) y el coeficiente de regresión cuadrático fue negativo pero no significativo ($P > 0.05$), por lo que fueron considerados ambos efectos en la modelación.

6.2 Parámetros genéticos

Como se observa en el Cuadro 10, las heredabilidades estimadas dentro del núcleo para el peso corporal a las 12, 14 y 21 semanas de edad con los Modelos I y III variaron entre 0.22 y 0.67, mientras que con los Modelos II y IV fluctuaron entre 0.23 y 0.61. En todos los modelos la heredabilidad muestra un incremento en su magnitud a través de cada una de

las etapas. Con los Modelos II y IV las heredabilidades para las 12 y 14 semanas de edad fueron similares y a las 21 semanas de edad aumentó, mientras que para el peso a las 19 semanas de edad (peso a la cosecha) en todos los modelos, las heredabilidades obtenidas tuvieron un valor intermedio. En cuanto a los valores de las proporciones de efectos comunes de hermanos variaron entre 0.07 y 0.18 con los Modelos I y III, en tanto que con los Modelos II y IV oscilaron entre 0.07 y 0.12. Por otra parte, en todos los casos las correlaciones genéticas fueron positivas y con los Modelos I y III se encontraron en un rango que varió entre 0.29 y 0.95, mientras que con los Modelos II y IV variaron entre 0.26 a 0.82. Asimismo, las correlaciones de efectos comunes de hermanos variaron entre 0.08 y 0.50 con los Modelos I y III; y entre -0.02 y 0.47 con los Modelos II y IV.

De acuerdo a la LRT los mejores modelos fueron el II y el IV. Al considerar las características de los efectos de la selección involucrados y la simplicidad del modelo, se eligió el Modelo II como el mejor. Los parámetros genéticos intrafamiliares se estimaron a partir de los componentes de varianza obtenidos con los Modelos I y II.

6.3 Parámetros genéticos intrafamiliares

Las heredabilidades intrafamiliares para las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad, con el Modelo I fueron estimadas como 0.14, 0.23, 0.24 y 0.72, respectivamente, mientras que con el Modelo II fueron estimadas como 0.15, 0.16, 0.25 y 0.53, respectivamente. También puede observarse una reducción de la heredabilidad intrafamiliar estimadas con el Modelo II con respecto a las estimadas con el Modelo I del 30% y del 26% en las edades con efectos de la selección (14 y 21 semanas de edad).

Cuadro 4. Estadística descriptiva para peso corporal individual de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad

Edad (Semanas)	N	Media± D.E (g)	C. V (%)	Min (g)	Max (g)	Edad (días± D.E)
12	6798	3.6 ± 1.0	28.4	0.4	9.4	80.4 ± 5.3
14	6781	12.2 ± 1.7	13.8	1.3	20.3	94.4 ± 5.3
19	14442	23.4 ± 3.9	16.8	8.2	45.5	135.9 ± 6.0
21	1696	27.2 ± 3.1	11.4	17.5	41.5	148.4 ± 5.4

N= Núm de registros, **D.E** = desviación estándar, **C.V** = coeficiente de variación, **Min**= mínimo, **Max**= máximo y **Edad** = edad promedio en días

Cuadro 5. Estadística descriptiva para peso promedio familiar de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad

Edad (Semanas)	N	Media± D.E (g)	C. V (%) Media± D.E	Min (g)	Max (g)	Edad (días± D.E)
12	170	3.6 ± 0.6	23.1 ± 5.9	2.5	6.8	80.4 ± 5.4
14	170	12.2 ± 1.0	11.2 ± 2.3	9.9	14.9	94.4 ± 5.4
19	170	23.4 ± 1.7	15.1 ± 2.4	18.7	27.4	136.0 ± 5.4
21	170	27.2 ± 2.2	8.1 ± 2.2	21.4	32.7	148.4 ± 5.4

N= Núm de registros, **D.E** = desviación estándar, **C.V**= coeficiente de variación, **Min**= mínimo, **Max**= máximo y **Edad** = edad promedio en días

Cuadro 6. Estadística descriptiva para peso promedio por estanque de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* 19 semanas de edad

Estanque	N	Media± D.E (g)	C. V (%)	Min (g)	Max (g)	Edad (días± D.E)
1	3312	25.1 ± 4.0	15.9	8.8	45.5	131.9 ± 5.3
2	1973	26.6 ± 3.8	14.2	9.9	39.0	133.8 ± 5.4
3	4851	23.0 ± 3.2	13.7	8.9	35.4	138.3 ± 5.4
4	4306	21.1 ± 3.1	14.8	8.2	31.5	137.3 ± 5.4

N= Núm de registros, **D.E** = desviación estándar, **C.V**= coeficiente de variación, **Min**= mínimo, **Max**= máximo y **Edad** = edad promedio en días

Cuadro 7. Estadística descriptiva para la intensidad de selección realizada (ISR) y esperada (ISE) en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* a las 12 y 14 semanas

Edad	N	Media± D.E	C. V (%)	Min	Max
ISR					
12	170	0.55± 0.3	58.9	-1.44	1.54
14	170	0.39± 0.3	71.4	-0.39	1.28
ISE					
12	170	0.67± 0.3	41.8	0.09	1.12
14	170	1.24± 0.0	3.5	1.12	1.40

N= Núm de registros, **D.E** = desviación estándar, **C.V**= coeficiente de variación, **Min**= mínimo, **Max**= máximo

Cuadro 8. Coeficiente de determinación (R^2) y de regresión lineal (β_1) y cuadrático (β_2) para peso inicial e intensidad de selección a las 14 y 21 semanas

	R^2	β_1 (P)	β_2 (P)
P14	0.07	-0.436 (0.0106)	-2.830 (0.0005)
P21	0.02	-2.847 (0.0304)	-1.714 (0.9005)

P14= peso inicial a las 14 semanas, **P21**= peso inicial a las 21 semanas y **P**= significancia

Cuadro 9. Componentes de varianza para el peso a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* en un proceso de selección intrafamiliar por etapas

Modelo	M-I	M-II	M-III	M-IV
VA				
12	0.21	0.21	0.21	0.21
14	0.88	0.62	0.92	0.64
19	4.14	4.32	4.14	4.31
21	7.27	5.68	4.41	5.59
VF				
12	0.10	0.09	0.09	0.09
14	0.35	0.30	0.35	0.30
19	0.85	0.79	0.86	0.79
21	1.96	1.13	2.00	1.08
VE				
12	0.64	0.64	0.64	0.64
14	1.54	1.66	1.52	1.65
19	6.72	6.63	6.72	6.63
21	1.70	2.48	1.63	2.52
VP				
12	0.94	0.94	0.94	0.94
14	2.77	2.59	2.79	2.59
19	11.71	11.74	11.71	11.79
21	10.93	9.29	11.03	9.19
LL	-3724.39	-3713.95	-3723.71	-3711.78

VA= varianza genética aditiva, VF= varianza de efectos comunes de hermanos, VE= Varianza residual y VP= varianza fenotípica. M-I= Modelo I, M-II= Modelo II, M-III= Modelo III y M-IV= Modelo IV. LL= logaritmo de verosimilitud.

M-I sin efectos
M-II Peso inicial
M-III ISE
M-IV Peso inicial e ISE

Cuadro 10. Heredabilidades (h^2), proporciones de efectos comunes de hermanos (f^2), correlaciones genéticas aditivas y de efectos comunes de hermanos para el peso a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* en un proceso de selección intrafamiliar por etapas

Modelo	Edad semanas	12	14	19	21	f^2
M-I	12	0.22±0.07	0.48±0.18	0.29±0.19	0.48±0.19	0.10±0.03
M-II		0.23±0.07	0.29±0.19	0.31±0.19	0.46±0.20	0.10±0.03
M-III		0.22±0.07	0.47±0.19	0.29±0.19	0.45±0.20	0.10±0.03
M-IV		0.23±0.07	0.26±0.23	0.32±0.19	0.41±0.21	0.10±0.03
M-I	14	0.47±0.17	0.32±0.09	0.34±0.18	0.95±0.07	0.13±0.04
M-II		0.27±0.20	0.24±0.08	0.44±0.17	0.82±0.13	0.12±0.03
M-III		0.50±0.18	0.33±0.09	0.34±0.18	0.95±0.07	0.12±0.04
M-IV		0.30±0.20	0.25±0.08	0.43±0.17	0.81±0.13	0.12±0.03
M-I	19	0.08±0.29	0.40±0.22	0.35±0.08	0.48±0.16	0.07±0.03
M-II		0.05±0.26	0.44±0.22	0.37±0.09	0.52±0.16	0.07±0.03
M-III		0.08±0.24	0.42±0.22	0.35±0.08	0.47±0.16	0.07±0.03
M-IV		0.06±0.26	0.47±0.22	0.37±0.09	0.51±0.16	0.07±0.03
M-I	21	0.22±0.22	0.10±0.19	0.15±0.28	0.67±0.17	0.18±0.07
M-II		-0.02±0.28	0.07±0.28	0.06±0.35	0.61±0.16	0.12±0.06
M-III		0.28±0.22	0.40±0.19	0.21±0.28	0.67±0.17	0.18±0.07
M-IV		0.05±0.28	-0.02±0.31	0.16±0.34	0.61±0.16	0.12±0.06

Las heredabilidades se presentan en la diagonal, las correlaciones genéticas sobre la diagonal y las correlaciones de efectos comunes de hermanos debajo de la diagonal. M-I= Modelo I, M-II= Modelo II, M-III= Modelo III y M-IV= Modelo IV. LL= logaritmo de verosimilitud.

M-I sin efectos de selección

M-II Peso inicial

M-III ISE

M-IV Peso inicial e ISE

Cuadro 11. Correlaciones intraclase (t) y heredabilidades intrafamiliares (h_w^2) para el peso a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* en un proceso de selección intrafamiliar por etapas

Modelo	Edad (semanas)	t	h_w^2
M-I	12	0.21	0.14
M-II		0.22	0.15
M-I	14	0.29	0.23
M-II		0.24	0.16
M-I	19	0.25	0.24
M-II		0.26	0.25
M-I	21	0.52	0.72
M-II		0.43	0.53

M-I= Modelo I y M-II= Modelo II, $r=0.5$
M-I sin efectos de selección
M-II incluye el peso inicial

7. DISCUSIÓN

7.1 Efectos ambientales relacionados con el peso corporal de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*

Las unidades de producción acuícolas se clasifican en extensivas, semi-intensivas, intensivas e hiperintensivas de acuerdo al tipo de instalaciones, equipo, manejo del agua disponible, las prácticas aplicadas de cultivo y a las biomásas finales obtenidas a la cosecha; (Gall y Bakar, 1999; Timmons *et al.*, 2002). El sistema de producción tiene impacto en el crecimiento de *P. vannamei*, dado que el grado de tecnificación y las prácticas de cultivo tales como las diferentes densidades de siembra, el tipo de alimentación y el control sanitario, entre otros, influyen en la supervivencia y el crecimiento de *P. vannamei* (Kongkeo, 1997; Coman *et al.*, 2007; Duy *et al.*, 2012).

En el estudio se contó con información de dos sistemas de producción. El que se utilizó dentro del núcleo genético para generar los datos de peso a las 12, 14 y 21 semanas, y un sistema semi-intensivo, similar a las condiciones de producción comercial, para generar la información de peso a las 19 semanas. Esta estructura de información permite valorar la posible respuesta correlacionada resultante de la selección intrafamiliar dentro del núcleo con las condiciones de engorda comercial (Gitterle *et al.*, 2005; Martínez y Figueras, 2007). En este estudio, el núcleo genético funciona como un sistema intensivo que cuenta con tanques de concreto, techados, oxigenación e intercambios de agua continuos y un estricto control sanitario, donde cada familia creció en una jaula diferente. En tanto que, en el sistema comercial los estanques son de tierra a cielo abierto, cubiertos con plástico negro, con recambios de agua y apoyo de aireación eventuales.

Para el análisis de los datos de peso a las 12, 14 y 21 semanas (los camarones que crecieron dentro del núcleo genético), el efecto del estanque y la densidad poblacional dentro de la jaula tuvieron efecto significativo sobre el peso a las diferentes edades y fueron incluidos en los modelos para la estimación de los componentes de varianza en

este estudio. El efecto de estanque, como describen Pérez-Rostro e Ibarra (2003), Gitterle *et al.* (2005), Castillo-Juárez *et al.* (2007) y Campos-Montes *et al.* (2013) está relacionado con las condiciones intrínsecas del estanque como son calidad del agua y la biomasa dentro del estanque (Kjøglum *et al.*, 2005; Cobcroft y Bettaglione, 2009).

Sobre el efecto de la densidad de siembra dentro de la jaula, Campos-Montes *et al.*, (2013) detectaron efectos en el peso corporal a 28 días post eclosión, para animales que crecieron dentro de ambientes independientes. En este estudio, la densidad final tuvo un efecto lineal negativo sobre el peso corporal, lo cual fue corroborado empleando modelos lineales, y aunque el coeficiente de determinación fue inferior a 0.15, el efecto de la densidad fue siempre negativo y significativo ($P < 0.05$). Normalmente, la densidad poblacional suele afectar el crecimiento debido a la disminución en la calidad de agua así como por el incremento de la competencia por alimento y espacio (Araneda *et al.*, 2008; Campos-Montes *et al.*, 2009; Gaber *et al.*, 2012); sin embargo en un sistema como el utilizado en este estudio, las jaulas dentro de cada estanque comparten la calidad del agua; por lo que el efecto se explicaría principalmente por las interacciones sociales.

El estudio para el peso a las 19 semanas se realizó en 4 estanques en 2 lugares diferentes (Bahía de Kino, Sonora y Los Pozos, Sinaloa) y con densidades entre 10 y 40 org/m², por lo que el efecto de lugar fue incluido para el peso a las 19 semanas. Como se mencionó anteriormente el efecto del estanque es el efecto de las condiciones internas del estanque, además de las condiciones geográficas propias de cada lugar (Gitterle *et al.*, 2005; Castillo-Juárez *et al.*, 2007)

En el análisis preliminar de los datos del peso a las 19 semanas, el efecto de sexo fue significativo ($P < 0.05$) como en otros estudios, en los cuales generalmente las hembras son más pesadas que los machos (Gitterle *et al.*, 2005; Castillo-Juárez *et al.*, 2007; Campos-Montes *et al.*, 2009), por lo que fue incluido en los modelos para la estimación de los

parámetros genéticos. Por otro lado, las familias se formaron en un intervalo de 10 días debido a factores de manejo, provocando que existieran diferencias explicadas por la edad ($P < 0.05$). En consecuencia, este efecto fue utilizado como covariable para el peso a las 12 semanas.

7.2 Efectos asociados a la selección intrafamiliar sobre los parámetros genéticos para peso corporal de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*

La intensidad de selección intrafamiliar es la diferencia entre la media de la familia y la de los individuos seleccionados dentro de ella, la cual está expresada en desviaciones estándar fenotípicas y considera que la selección es por truncación y es la misma en todas las familias involucradas. El incremento de la media familiar y la reducción de la varianza fenotípica de la familia serían las consecuencias inmediatas de la selección intrafamiliar (Bulmer, 1971; Falconer y Mackay, 1996; Cameron, 1997) sobre la población. Lo anterior podría interferir en la estimación de los componentes de varianza, y por lo tanto, de los parámetros genéticos intrafamiliares en un programa de selección intrafamiliar por etapas (Meyer y Thompson, 1984).

En el presente trabajo, en el núcleo genético la selección intrafamiliar por etapas se realizó eligiendo un número fijo de candidatos en todas las familias; 800 individuos de 2500 sembrados a las 12 semanas y 200 individuos de 800 sembrados a las 14 semanas, sin embargo, el número de animales dentro de cada jaula se vio afectado por la supervivencia familiar, donde el promedio de la proporción de seleccionados por familia (desviación estándar) a las 12 y 14 semanas osciló entre 0.59 (0.19) y 0.26 (0.02), respectivamente; lo que implica la existencia de intensidades de selección diferenciadas a través de las familias. Por otra parte, el proceso de selección al ser realizado con una máquina clasificadora de tallas que discriminaba por el ancho del cefalotórax (Figura 1) no permitió seleccionar por truncamiento directamente por el peso corporal, aunque es importante destacar que el ancho del cefalotórax tiene una correlación 0.98 con el peso

corporal según lo descrito por Pérez-Rostro *et al.* (1999) por lo que la máquina clasificadora permite una buena aproximación con el peso corporal de aquellos camarones involucrados en este proceso. Sin embargo, el procedimiento previo al uso de la máquina clasificadora no permitió realizar una selección por truncación, debido a que no existe la certeza de que los individuos de mayor talla eliminados por los operarios tuvieran un peso menor que los de menor talla seleccionados con la máquina clasificadora, lo que impide estimar las intensidades de selección reales de cada familia permitiendo solo una aproximación de las intensidades de selección reales.



Figura 1. Máquina clasificadora de tallas

Dentro del núcleo los resultados muestran una reducción del coeficiente de variación (CV) del peso corporal a través del tiempo tanto de manera individual como familiar ($P < 0.05$); sin embargo en este estudio no se contó con una población de referencia que permita conocer el comportamiento del CV en una población sin selección por etapas. En el estudio de Wyban *et al.* (1995) en el que midieron características de crecimiento en diferentes edades sin procesos de selección, no se observa una reducción del CV. En otros estudios, donde existe un proceso de selección se ha encontrado una reducción

progresiva del CV (Pérez- Rostro e Ibarra, 2003; Coman *et al.*, 2004; Campos-Montes *et al.*, 2013), por lo que se puede suponer que la selección intrafamiliar por etapas tiene como consecuencia la reducción en la σ_p^2 y consecuentemente afecta los parámetros genéticos. Por ello es necesario considerar los efectos derivados de la selección en etapas previas al momento de realizar la estimación de los componentes de varianza.

Es necesario encontrar alternativas para corregir este efecto de la selección. Una manera de mejorar la estimación de los componentes de varianza cuando se evalúan múltiples características a través del tiempo es el uso de modelos multivariados, los cuales permiten corregir parte del efecto de selección dentro de generación (Pollak *et al.*, 1984). En este estudio al realizar los análisis univariados se obtuvo una sobrestimación de la heredabilidad y se presentaron problemas de convergencia. También, debido a que el peso inicial es el peso promedio de los seleccionados en la etapa previa, la inclusión del peso promedio familiar en la modelación permite considerar el proceso de selección en etapas previas (Janhunen *et al.*, 2014). Por otro lado, las variaciones de la intensidad de selección entre familias debido a la supervivencia pueden involucrar cambios en la variabilidad dentro de cada familia, por lo que, la incorporación en el modelo de la intensidad de la selección podría ser una opción para corregir de alguna manera el efecto de la selección.

En este estudio, las intensidades de selección se pudieron ver afectadas por la imperfección del proceso de selección además del número final de candidatos disponibles, y la falta de normalidad de las distribuciones de los pesos dentro de cada familia. Las intensidades de selección realizadas para el peso a las 12 y 14 semanas se encontraron entre -1.44 y 1.54; y -0.39 y 1.28, respectivamente; sin embargo al considerar la supervivencia las intensidades de selección fluctuaron entre 0.09 y 1.12 para el peso a las 12 semanas, y para el peso a las 14 semanas entre 1.118 y 1.400.

Sin embargo, es importante mencionar que la intensidad de selección estuvo asociada de manera negativa con el peso inicial familiar en la siguiente etapa ($P < 0.05$). Esto se debe en parte a que en el proceso de selección que se lleva a cabo en el núcleo genético se busca tener el mismo número de candidatos por familia en cada etapa, lo que origina que la intensidad de selección difiera de acuerdo a la supervivencia de la familia en el momento de la selección. De igual manera la densidad poblacional al momento de la selección esta definida por el número de supervivientes ya que todas las familias se mantiene con el mismo espacio, lo que repercute de manera negativa sobre el crecimiento ($P < 0.05$). Es decir, a mayor supervivencia, mayor intensidad de selección y menor peso inicial en la siguiente etapa (Figura 2).

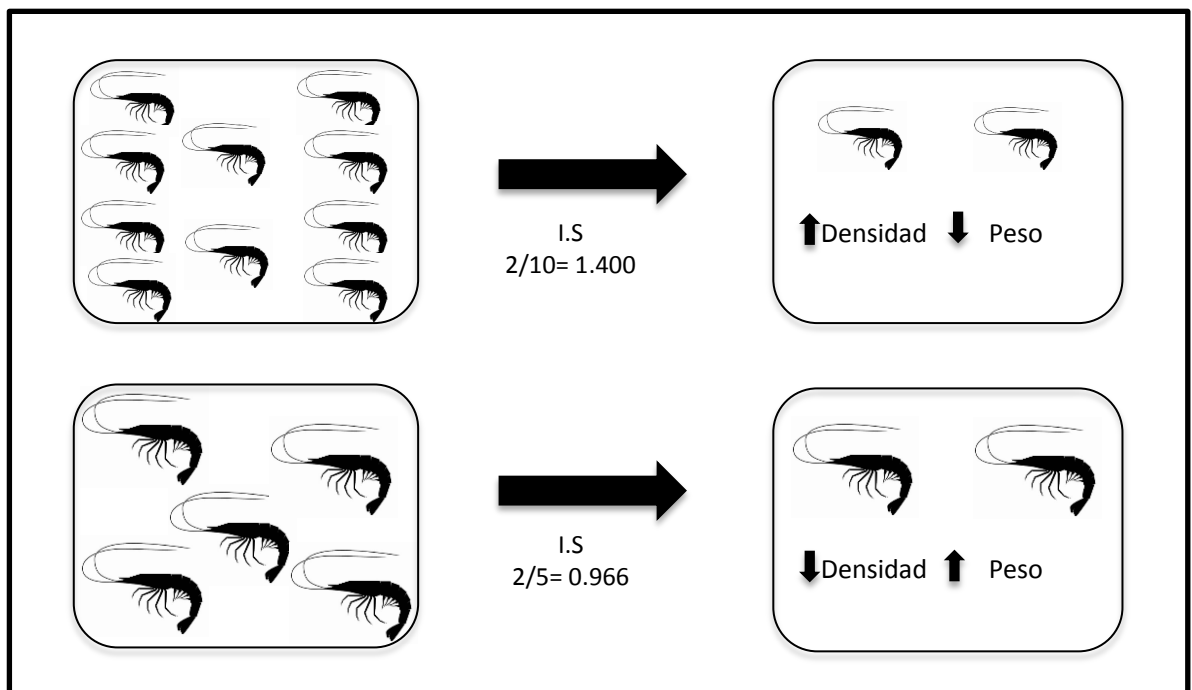


Figura 2. Efecto de la densidad poblacional sobre el crecimiento en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*

7.3 Elección del modelo para estimar los componentes de (co)varianza para peso corporal en *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* en un proceso de selección intrafamiliar por etapas

Para determinar la posible inclusión del peso inicial y/o la intensidad de selección de la etapa previa en la modelación, fue necesario conocer la relación entre ambas variables para el peso a las 14 y 21 semanas. Para ello se probó un modelo lineal con el peso inicial como variable de respuesta y con la intensidad de selección (lineal y cuadrática) como covariables y que además incluyó como efectos la edad, la densidad y el estanque.

De los modelos evaluados, aquellos que contenían efectos relacionados a la selección (peso inicial e intensidad de selección) tuvieron mejor ajuste que los modelos que no. A pesar de que el modelo que contenía ambos efectos asociados a la selección ofrece un mejor ajuste, no brinda una estimación distinta de los componentes de varianza del que sólo tiene al peso de los seleccionados en la etapa previa como peso inicial. La inclusión de los efectos asociados a la selección en el modelo para los camarones que crecieron dentro del núcleo reflejó una reducción de las varianzas aditivas para el peso a las 14 y 21 semanas de edad de 27% y 23% respectivamente, en relación con las estimadas con el modelo que no incluye los efectos de la selección. Sin embargo, en este estudio, la intensidad de selección es en realidad una mezcla de los efectos de la selección natural (mortalidad) y artificial, con otros factores ambientales (derivados de la densidad poblacional dentro de familia y del proceso de selección) que no permiten conocer cuál es la intensidad de selección real. En cambio, aunque el peso inicial es en parte resultado del proceso de selección y de la densidad resultante por la supervivencia de cada familia, es una medida verificable y por ello se consideró al Modelo II como la mejor propuesta para el análisis.

7.4 Parámetros genéticos para peso corporal de *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* en un proceso de selección intrafamiliar por etapas

7.4.1 Heredabilidad poblacional (h^2)

En términos generales, las heredabilidades poblacionales estimadas (Cuadro 10) para el peso a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad tuvieron valores de 0.23, 0.25, 0.37, y 0.61, respectivamente, las cuales fueron superiores a las heredabilidades estimadas por otros autores a edades similares. Pérez-Rostro *et al.* (1999) estimaron la heredabilidad para peso corporal a las 17 semanas como 0.20, en tanto que Gitterle *et al.* (2005) para el peso a edades cercanas a las 38 semanas de edad estimaron heredabilidades entre 0.11 y 0.45. Por su parte, Castillo-Juárez *et al.* (2007), Caballero-Zamora *et al.* (2013) y Campos-Montes *et al.* (2013) estimaron heredabilidades para el peso a los 130 días en esta misma población pero en ciclos anteriores con valores que oscilan entre 0.19 y 0.35. En contraparte, la heredabilidad para peso a las 21 semanas fue inferior a la estimada por Argue *et al.* (2002) en una edad cercana a las 21 semanas.

7.4.2 Proporción de efectos comunes de hermanos (f^2)

Los resultados muestran que la proporción de efectos comunes de hermanos varía en un rango de 0.07 y 0.12 (Cuadro 10), los cuales son similares a los que se encuentran en la literatura (Gitterle *et al.*, 2005; Castillo-Juárez *et al.*, 2007; Campos-Montes *et al.*, 2009; Campos-Montes *et al.*, 2013). El valor de f^2 obtenido de los individuos que crecieron en estanquería es inferior a los obtenidos de los camarones que crecieron dentro del núcleo. Es importante mencionar que incluir en el modelo los efectos comunes de hermanos es indispensable para la estimación adecuada de la h_w^2 y que de no incluirse y entre mayor sea su efecto, mayor será la sobrestimación de la h_w^2 y al mismo tiempo, la predicción respuesta a la selección intrafamiliar será menos confiable.

7.4.3 Correlación genética (r_G)

Las correlaciones genéticas estimadas para las características evaluadas dentro del núcleo (Cuadro 10) fueron positivas y variaron entre 0.26 y 0.81, las cuales son similares a las estimadas por Pérez-Rostro e Ibarra (2003) para el peso a las 17, 23 y 29 semanas, las cuales oscilaron entre 0.30 y 0.77. Las correlaciones genéticas entre los pesos dentro y fuera del núcleo tuvieron valores de 0.32, 0.43 y 0.51, para 12-19, 14-19 y 19-21 semanas, respectivamente, pero fueron inferiores a la estimada por Campos-Montes *et al.* (2013) para pesos entre los 28 días y 130 días (19 semanas de edad). Lo anterior puede dar como resultado una pobre respuesta a la selección intrafamiliar correlacionada a las 19 semanas, tanto al seleccionar los reproductores (a las 21 semanas de edad) como al seleccionar a una edad temprana (12 o 14 semanas).

7.4.4 Correlación de efectos comunes de hermanos (r_f)

Las correlaciones estimadas de efectos comunes de hermanos con el peso corporal en diferentes edades variaron entre -0.02 y 0.47, y fueron menores a las estimadas por Campos-Montes *et al.* (2009), tanto para peso corporal a los 130 días en diferentes ambientes y así como en distintas edades (Campos-Montes *et al.*, 2013). La variación de r_f resulta de la asociación de efectos como son los efectos maternos, efectos genéticos no aditivos o efectos ambientales que permanecen a través del tiempo (Falconer y Mackay, 1996; Campos-Montes *et al.*, 2013).

7.4.5 Heredabilidad intrafamiliar (h_w^2)

Teniendo en cuenta que la h_w^2 es un ajuste de la h^2 que incorpora el tipo y tamaño de la familia y que sólo considera la varianza genética aditiva intrafamiliar, es de esperar una reducción con respecto a h^2 (Walsh y Lynch, 1999). En este estudio las h_w^2 estimadas para las cuatro variables de peso (Cuadro 11) variaron entre 0.15 y 0.54, y estos valores son en promedio 29% menores a las heredabilidades poblacionales, lo cual refleja el efecto de f^2 en la estimación de h_w^2 , ya que en cuanto más tiempo compartieron un ambiente en

común mayor es la correlación intraclase y mayor el valor de h_w^2 . Es importante mencionar, que a pesar de que en la camaronicultura es común el uso de la selección intrafamiliar no hay información disponible sobre heredabilidades intrafamiliares. En acuicultura existen pocos trabajos en los que se hayan estimado parámetros genéticos intrafamiliares. Bolivar y Newkirk (2002) estimaron la heredabilidad intrafamiliar en una población de tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) para peso corporal a las 16 semanas como 0.56.

Por otro lado, la inclusión de los efectos asociados a la selección en el modelo para los pesos a las 14 y 21 semanas de edad causó una reducción de la h_w^2 de 38% y 25%, respectivamente en relación a las estimadas con el modelo que no incluye los efectos de la selección. En tanto que en el caso de la h^2 la reducción observada para las 14 semanas fue de 25% y de 9% para las 21 semanas, reducción que es menor comparada con la obtenida en la h_w^2 , ya que la h_w^2 solo considera la varianza genética aditiva dentro de familia.

7.5 Implicaciones de los parámetros genéticos estimados en esquemas de selección intrafamiliar por etapas

Las h_w^2 estimadas permiten predecir avances por selección por generación para peso corporal en todas las edades analizadas para la población bajo estudio. Las etapas tempranas son el peso a las 12 y 14 semanas, de las cuales sólo el peso a las 14 semanas tiene importancia económica ya que aquí se alcanza el peso mínimo comercial. Mientras que a las 21 semanas es la edad en la que se seleccionan en esta población los reproductores para la siguiente generación.

El peso a las 19 semanas es un componente importante del objetivo de selección, y hay que destacar que las correlaciones genéticas permiten predecir la respuesta indirecta a la selección esperada a las 19 semanas cuando se selecciona a las 12, 14 y 21 semanas. Según Falconer y Mackay (1996) la selección indirecta es más eficiente cuando la h^2 de la

característica en la que se selecciona es mayor a la del objetivo de selección y la r_G entre las características es alta y positiva. Teniendo en cuenta lo anterior, con los parámetros estimados se puede considerar que la respuesta a la selección indirecta para el peso corporal a las 19 semanas cuando se selecciona en la semana 12 y 14 es poco eficiente debido a que las r_G son menores a 0.50 y la h^2 del peso a las 12 y 14 semanas es inferior a la del peso considerado en el objetivo de selección (19 semanas). Y en el caso de la respuesta indirecta entre en el peso corporal a las 21 semanas, cuando se selecciona en la semana 12 y 14, también se esperaría que fuera poco eficiente debido a que en ambos casos la h^2 es inferior a la del peso a las 21 semanas, aunque la r_G entre las 14 y 21 semanas sea de 0.82.

Por otro lado, de acuerdo con Falconer y Mackay (1996) la eficiencia de la respuesta a la selección por etapas, se condiciona a que las r_G entre las características sean altas y positivas, y que la h^2 de la primera característica sea mayor a la de la segunda; sin embargo, los parámetros estimados en este estudio permiten inferir que la respuesta a la selección intrafamiliar por etapas dentro del núcleo será poco eficiente en esta población.

Teniendo en cuenta los parámetros estimados en este estudio y las consideraciones teóricas (Falconer y Mackay, 1996), usando selección intrafamiliar por etapas, con los parámetros estimados en este estudio y la ISA promedio en cada caso, se esperaría un avance genético sobre la media poblacional de 1.8%, 3.59% y 4.14% para la selección por etapas de 12 y 14 semanas, 12 y 21 semanas y 14 y 21 semanas respectivamente. En tanto que, con selección intrafamiliar para el peso a las 14 y 21 semanas la respuesta predicha sobre la media poblacional sería de 9.6% y 16%, respectivamente (Anexo I). Al comparar las respuestas de selección obtenidas en cada método, la selección intrafamiliar por etapas no parece ser muy eficaz, lo cual posiblemente este asociado a que las h^2 de la primera característica son menores a la h^2 de la segunda y por otro lado que la selección en cada etapa lleva a una reducción de la σ_p^2 , lo cual se relaciona con una reducción en el

diferencial de selección. Por lo que es importante considerar opciones que permitan obtener una mejor respuesta a la selección. Sin embargo, es importante tener en cuenta las consideraciones económicas de cada método de selección para elegir el que ofrezca una mejor respuesta.

8. CONCLUSIONES

- 1) La estimación de los componentes de (co)varianza para peso corporal a las 12, 14, 19 y 21 semanas de edad y por lo tanto, de parámetros genéticos a partir de información proveniente de procesos de selección intrafamiliar en etapas, está influenciada por los efectos comunes de familia y de la selección (peso inicial e intensidad de selección), por lo que es importante considerar la inclusión del peso inicial promedio familiar en el modelo, para reducir el efecto de la selección previa en la estimación de los parámetros genéticos.
- 2) Los parámetros genéticos estimados en este estudio indican que es posible obtener una respuesta positiva a la selección intrafamiliar para peso corporal en *P. vannamei* a las 12, 14 y 21 semanas de edad. Es posible considerar respuesta correlacionada en el peso a las 19 semanas de edad en estanquería al realizar selección intrafamiliar para peso a las 12, 14 y 21 semanas.
- 3) Es importante evaluar la selección intrafamiliar para peso por etapas dentro de un núcleo genético y la selección correlacionada para peso en condiciones comerciales desde el punto de vista de la relación beneficio-costos en los programas de mejoramiento genético en *P. vannamei*.

9. LITERATURA CITADA

ALLAN G, BURNELL G. Advances in aquaculture hatchery technology. Philadelphia, USA 2013. Woodhead Publishing Limited.

ARANEDA M, PÉREZ EP, GASCA-LEYVA E. White shrimp *Penaeus vannamei* culture in freshwater at three densities: Condition state based on length and weight. *Aquaculture* 2008; 283: 13-18.

ARCE SM, ARGUE BJ, THOMPSON DA, MOSS SM. Evaluation of a fluorescent, alphanumeric tagging system for penaeid shrimp and its application in selective breeding programs. *Aquaculture* 2003; 228: 267-278.

ARGUE BJ, ARCE SM, LOTZ JM, MOSS, SM. Selective of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) for growth and resistance to Taura Syndrome Virus. *Aquaculture* 2002; 204: 447-460.

AVNMELECH Y. Biofilters. The need for a new comprehensive approach. *Aquaculture engineering* 2006; 34: 172-178.

BAYOT B, RODRÍGUEZ J, ARGUELLO W, CORNEJO-RODRÍGUEZ MH, SONNENHOLZNER S. An evaluation of intraspecific competition for Pacific White shrimp *Penaeus vannamei* (Boone) in extensive/semi-intensive ponds. *Aquacult Int* 2014; 22: 1025-1039.

BENZIE, JAH. Penaeid genetics and biotechnology. *Aquaculture* 1998; 164: 23-47.

BENZIE JAH. Use and exchange of genetic resources of penaeid shrimps for food and aquaculture. *Reviews in Aquaculture* 2009 (1): 232-250.

BIJMA P, MUIR WM, VAN ARENDONK JAM. Multilevel selection 1: Quantitative genetics of inheritance and response to selection. *Genetics* 2007; 175: 277-288.

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

BOLIVAR RB, NEWKIRK GF. Response to within family selection for body weight in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) using a single-trait animal model. *Aquaculture* 2002; 204: 371-381.

BORRELL YJ, ESPINOSA G, VÁZQUEZ E, SÁNCHEZ JA, BLANCO G. Variabilidad genética de loci microsatélites en los primeros lotes de *Litopenaeus vannamei* introducidos en Cuba para la acuicultura. *Rev. Invest. Mar.* 2006; 27(3): 237-244.

BULMER MG. The effect of selection on genetic variability. *Am Nat.* 1971. 105: 201-211.

CABALLERO- ZAMORA A, CIENFUEGOS-RIVAS EG, MONTALDO HH, CAMPOS-MONTES GR, MARTÍNEZ-ORTEGA A, CASTILLO-JUÁREZ H. Genetic parameters for spawning and growth traits in the Pacific white shrimp (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*). *Aquaculture research* 2013; 1-7.

CAMERON ND. Selection indices and prediction of genetic merit in animal breeding. UK: CAB International, 1997.

CAMPOS-MONTES GR, MONTALDO HH, MARTÍNEZ-ORTEGA A, CASTILLO-JUÁREZ H. Efectos de interacción genotipo por ambiente para peso corporal a los 130 días en

camarón blanco del Pacífico [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*]. Vet. Mex. 2009; 40(3): 255-267.

CAMPOS-MONTES GR, MONTALDO HH, MARTÍNEZ-ORTEGA A, MARTÍNEZ JA, CASTILLO-JUÁREZ H. Genetic parameters for growth and survival traits in Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* from nucleus population undergoing a two-stage selection program. Aquacult Int 2013; 21: 299-310.

CAROLE RE. Aquaculture economics and financing: Management and analysis. 1st Ed. Singapore: Blackwell Publishing, 2010.

CASTILLO-JUÁREZ H, QUINTANA CJC, CAMPOS-MONTES G, CABRERA VC, MARTÍNEZ OA, MONTALDO HH. Heredability 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 2007; 273: 42-49.

COCK J, GITTERLE T, SALAZAR M, RYE M. Breeding for disease resistance of Penaeid shrimps. Aquaculture 2009; 286 (1-2): 1-11.

COBCROFT JM, BETTAGLENE SC. Jaw malformation in striped trumpeter *Latris lineata* larvae linked to walling behaviour and tank colour. Aquaculture 2009; 289: 274-282.

COMAN GJ, CROCOS PJ, PRESTON NP, FIELDER D. The effects of density on the growth and survival of different families of juvenile *Penaeus japonicus* Bate. Aquaculture 2004; 229: 215-223.

COMAN GJ, ARNOLD SJ, JONES MJ, PRESTON NP. Effect of rearing density on growth, survival and reproductive performance of domesticated *Penaeus monodon*. *Aquaculture* 2007; 264: 175-183.

DUY HN, COMAN GJ, WILLE M, WOUTERS R, QUOC HN, VU T, KIM DT, VAN HN, SORGELOOS P. Effect of water exchange, salinity regime, stocking density and diets on growth and survival of domesticated black tiger shrimp *Penaeus monodon* (Fabricius, 1798) reared in sand based recirculating systems. *Aquaculture* 2012; 338-341: 253-259.

FALCONER DS, MACKAY TFC. Introducción a la Genética Cuantitativa. 4ª ed. España: Acribia, 1996.

FAO. ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA ALIMENTACIÓN Y LA AGRICULTURA. Departamento de Pesca y Acuicultura. El estado mundial de la pesca y la acuicultura. Italia: Roma, 2012.

FAST AW, LESTER JL. Marine shrimp culture: Principles and practices. Elsevier Science Publishers B. V. 1992.

GABER MM, OMAR EA, ABDEL-RAHIM M, NOUR AM, ZAKI MA, SROUR TM. Effects of stocking density and water exchange rates on growth performance of tiger shrimp, *Penaeus semisulcatus* cultured in earthen ponds. *Aquaculture Research & Development* 2012; 3(7): doi:10.4172/2155-9546.1000152.

GALL GAE. Basis for evaluating breeding plans. *Aquaculture* 1990; 85: 125-142.

GALL GAE, BAKAR Y. Stocking density and tank size in the design of breed improvement programs for body size of tilapia. *Aquaculture* 1999; 173:197-205.

GILMOUR AR, GOGEL BJ, CULLIS BR, THOMPSON R. 2009 ASReIm User Guide Release 3.0. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, UK.

GITTERLE T, SALTE R, GJERDE B, COCK J, JOHNSANSEN H, SALAZAR M, *et al.* Genetic (co)variation in resistance to White Spot Syndrome Virus (WSSV) and harvest weight in *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. *Aquaculture* 2005; 246: 139-149.

GJERDE B, GJØEN HM, VILLANUEVA B. Optimum designs for fish breeding programmes with constrained inbreeding mass selection for a normally distributed trait. *Aquaculture* 1996; 47: 59-72.

GJERDE B, RYE M. Design of breeding programmes in aquaculture species: Possibilities and constraints. Proc. Of the Genetics and Breeding of Mediterranean Aquaculture Species, Seminar of the CIHEAM Network on Technology of Aquaculture in the Mediterranean (TECAM). Zaragoza, Spain. *Options Mediterr* 1997; 34-181-192.

GJEDREM T. Selection and breeding programs in aquaculture. The Netherlands: Springer, 2005.

GJEDREM T, BARANSKI M. Selective breeding in aquaculture: an introduction. Series: Review: Methods and technologies in fish biology and fisheries. The Netherlands: Springer, 2009.

GJEDREM T, ROBINSON N, RYE M. The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: A review. *Aquaculture* 2012; 350-353:117-129.

GODIN DM, CARR WH, HAGINO G, SEGURA F, SWEENEV JN, BLANKENSHIP L. Evaluation of a fluorescent elastomer internal tag in juvenile and adult shrimp *Penaeus vannamei*. Aquaculture 1996; 139: 243-248.

GODÍNEZ-SIORDIA DE, CHÁVEZ-SÁNCHEZ MC, GÓMEZ-JIMÉNEZ S. Review: Epicontinental aquaculture of the Pacific White shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931). Tropical and Subtropical Agroecosystems 2011; 14: 55-62.

HERBINGER CM, O'REILLY PT, DOYLE RW, WRIGHT JM, O'FLYNN F. Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks. Aquaculture 1999; 173 (1-4): 105-116.

HENDERSON CR. Applications of linear models in animal breeding. 3rd ed. Guelph, ON: CGL Publications, 1984.

JANHUNEN M, KAUSE A, VEHVILÄINEN H, NOUSIAINEN A, KOSKINEN H. Correcting within-family pre-selection in genetic evaluation of growth- a simulation study on rainbow trout. Aquaculture 2014; 434: 220-226.

KONGKEO H. Comparison of intensive shrimp farming systems in Indonesia, Philippines, Taiwan and Thailand. Aquaculture Research 1997; 28: 789-796.

KJØGLUM S, GRIMHOLT U, LARSEN S. Non-MHC genetic and tank effects influence disease challenge tests in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture 2005; 250: 102-109.

LYNCH M, WALSH B. Genetics and analysis of quantitative traits. USA: Sunderland, MA. Sinauer Associates, Inc., 1998.

MARTÍNEZ CLR. Camaronicultura bases técnicas y científicas para el cultivo de camarones peneidos. AGT editor, S.A: México, D.F. 1993

MARTÍNEZ P. Aplicaciones de la genética para la mejora de la acuicultura. Bol. Inst. Esp. Oceanogr. 2005; 21(1-4): 225-238.

MARTÍNEZ PP, FIGUERAS HA. Genética y genómica en acuicultura. Madrid, España: Publicaciones científicas y tecnológicas del Observatorio Español en Acuicultura, 2007.

MARTÍNEZ V, KAUSE A, MÄNTYSAARI E, MÄKI-TANILA A. The use of alternative breeding schemes to enhance genetic improvement in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): II. One-stage selection. Aquaculture 2006; 254:195-202.

MEYER K, THOMPSON R. Bias in variance and covariance component estimators due to selection on a correlated trait. Z. Tierzüchtgsbiol 1984; 101: 33-50.

MONTADO HH, CATILLO-JUÁREZ H, CAMPOS-MONTES G, PÉREZ-ENCISO M. 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 2012: 1-9.

MONTALDO HH, CATILLO-JUÁREZ H, CAMPOS-MONTES GR. Mejoramiento genético en camarón blanco del Pacífico. 1as Jornadas Acuícolas; 2014 31 marzo - 2 abril; México, D.F. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México.

MRODE RA. Linear models for the prediction of animal breeding values. 2nd ed. UK: CABI Publishing. Cromwell Press, 2005.

MUIR WM. Incorporation of competitive effects in forest tree or animal breeding programs. *Genetics* 2005; 170: 1247-1259.

NEIRA R. Breeding in aquaculture species: Genetic improvement programs in developing countries. 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Leipzig Alemania, August 1-10. 2010.

NIEMANN-SØRENSEN A, TRIBE DE. General and quantitative genetics. World animal science, A4. Elsevier science published B.V. Amsterdam, The Netherlands. 1985.

NINH HN, PONZONI RW, NGUYEN HN, WOOLLIAMS JA, TAGGART JB, MCANDREW BJ, *et al.* A comparison of communal and separate rearing of families in selective breeding of common carp (*Cyprinus carpio*): Estimation of genetic parameters. *Aquaculture* 2011; 322-323: 39-46.

OLESEN I, GJEDREM T, BENTSEN HB, GJERDE B, RYE M. Breeding programs for sustainable aquaculture. *Journal of Applied Aquaculture* 2008; 13(3-4): 179-204.

PÉREZ-ROSTRO CI, RAMÍREZ JL, IBARRA AM. Maternal and cage effects on genetic parameter estimation for Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* Boone. *Aquaculture Research* 1999; 30: 681-693.

PÉREZ-ROSTRO CI, IBARRA AM. Quantitative genetic parameter estimates for size and growth rate traits in Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Boone 1931) when reared indoors. *Aquaculture Research* 2003; 34: 543-553.

POLLAK EJ, VAN DER WERF J, QUAAS RL. Selection bias and multiple trait evaluation. *J Dairy Sci* 1984; 67: 1590- 1595.

RYE M, GERDE B, GJEDREM T. Genetic improvement programs for aquaculture species in developed countries. 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Leipzig Alemania, August 1-10. 2010.

SAGARPA. SECRETARÍA DE AGRICULTURA, GANADERÍA, DESARROLLO RURAL, PESCA Y ALIMENTACIÓN. COMISIÓN NACIONAL DE ACUACULTURA Y PESCA (CONAPESCA). Programa maestro de comité sistema producto camarón de cultivo en Sonora. México (Sonora): SAGARPA, 2009.

SANG NV, KLEMTSDAL G, ØDEGÅRD J, GJØEN HM. Genetic parameters of economically important traits recorded at a given age in striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*). *Aquaculture* 2012; 344-349: 82-89.

SCHAEFFER L. Animal models. Notes of teaching course. Guelph, Canada. 2010

SU GS, LILJEDAHN LE, GALL G. Genetic correlations between body weight at different ages and with reproductive traits in rainbow trout. *Aquaculture* 2002; 213: 85-94

THOMPSON R, BROTHERSTONE S, WHITE MS. Estimation of quantitative genetic parameters. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2005; 360: 1469-1477.

THOMPSON R. Review Estimation of quantitative genetic parameters. *Proc. R. Soc. B* 2008; 275: 679-686.

TIMMONS MB, EBELING JM, WHEATON FW, SUMMERFELT ST, VINCI BJ. Recirculating aquaculture systems. 2nd edition. Northeastern Regional Aquaculture Center. Cayuga Aqua Ventures. NRAC Publication. United States. 2002.

VAN DER WERF J, GODDARD M. Models and methods for genetic analysis. Armidale Animal Breeding Summer Course 2003. Part 2. The University of New England. New South Wales, Australia.

VAN VLECK D. Selection index and introduction to mixed model methods for genetic improvement of animal: the green book. CRC Press, Inc. 1993. Florida, United States of America.

WALSH B, LYNCH M. Evolution and selection of quantitative traits. USA: Sunderland, MA. Sinauer Associates, Inc. 1999.

WYBAN J, WALSH WA, GODIN DM. Temperature effects on growth, feeding rate and feed conversion of the Pacific White shrimp (*Penaeus vannamei*). Aquaculture 1995; 138:267-279.

10. ANEXO I. Predicción de la respuesta a la selección con diferentes estrategias de selección (Selección intrafamiliar, intrafamiliar por etapas y correlacionada)

A. Parámetros Genéticos									
Peso	σ_p^2	σ_p	h^2	h	r	f^2	t	%p	i
Núcleo									
12	0.94	0.97	0.23	0.48	0.50	0.10	0.22	0.32	0.67
14	2.77	1.66	0.24	0.49	0.50	0.12	0.24	0.26	1.25
21	10.93	3.31	0.61	0.78	0.50	0.12	0.43	0.06	2.01
Estanquería									
19	11.71	3.42	0.37	0.61	0.50	0.07	0.26		

B. Correlaciones genéticas	
Peso	r_G
Núcleo	
12_14	0.29
12_21	0.46
14_21	0.82
Estanquería	
12_19	0.31
14_19	0.44
21_19	0.52

C. Parámetros genéticos intrafamiliares				
Edad	h_w^2	h_w	σ_w^2	σ_w
Núcleo				
12	0.15	0.38	0.22	0.47
14	0.16	0.40	0.72	0.85
21	0.53	0.73	4.80	2.19
Estanquería				
19	0.25	0.50	3.20	1.79

D. Varianza ajustada por el factor de reducción de Bulmer						
Peso	%p	i	x	k	σ_p^2 ajustada	σ_p
12	0.32	1.10	0.44	0.72	0.06	0.25
14	0.25	1.27	0.67	0.76	0.17	0.42
21	0.20	3.17	2.88	0.93	0.36	0.60

k = factor de reducción, i = intensidad de selección y x = desviación de la media poblacional al punto de truncación

E. Respuesta a la Selección Intrafamiliar por Etapas				
Peso	Parte 1	Parte 2	$R_w \times E$	%
12_14	0.01	0.21	0.22	1.80
12_21	0.04	0.94	0.98	3.59
14_21	0.65	0.48	1.13	4.14

Parte 1 y Parte 2= corresponde a $(i_A h_A h_B r_{GAB} \sigma_{B0})$ y $i_B r_{12} \sigma_{Bd}$

de la ecuación para la estimación de la respuesta a la selección por etapas

**NOTA. Para E, F y G %= avance genético sobre la media poblacional

F. Respuesta a la Selección Intrafamiliar				
Peso	Parte 1	Parte 2	Rw	%
14	1.04	1.13	1.18	9.64
21	3.32	1.30	4.33	15.91

Parte 1 y Parte 2= corresponde a $(i \sigma_p h^2 (1-r))$ y $\sqrt{\frac{n}{n(1-r)}}$

de la ecuación para la estimación de la respuesta a la selección intrafamiliar

G. Respuesta Correlacionada*		
Peso	RC	%
12_19	0.17	0.71
14_19	0.45	1.94
19_21	1.58	6.77

*Respuesta correlacionada de los pesos del núcleo con el peso de estanquería