



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

MAESTRIA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCION Y DE LA SALUD ANIMAL

EFFECTOS GENETICOS Y AMBIENTALES EN LA
SOBREVIVENCIA DEL CAMARON BLANCO DEL PACIFICO
Litopenaeus vannamei DE LOS 70 A LOS 135 DIAS DE EDAD

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ERIKA CELINA TRANI HERRERA

TUTOR: HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ

COMITÉ TUTORAL: HUGO H. MONTALDO VALDENEGRO

MIGUEL E. ARECHAVALETA VELASCO

MÉXICO D.F.

2007

DEDICATORIA

Ofrezco y dedico esta tesis de Maestría

A todas las personas que han estado en momentos fundamentales de mi vida, que han forjado quien soy.

A mi familia por avanzar siempre a mi lado, aunque físicamente no estemos frecuentemente, sabemos que siempre estamos unidos. Los quiero mucho.

A Eddie, Azulita, Edric y los angelitos que faltan por venir, por darle ese sabor de inocencia a mi ser.

A Nubí Poullan.

A mis amigos porque su estímulo es un gran combustible a lograr lo que me propongo.

A Dios.

Alef Caf Alef

Erika

AGRADECIMIENTOS

A la FMVZ de la UNAM por todas las oportunidades que genera para labrar un mejor porvenir al país y brindarme una segunda oportunidad de conocimiento y crecimiento.

A Mamá por ese optimismo y proporcionar tanta confianza en mi, Enrique por proveerme de pacientitos y clientes “Wankantankas”.

A Eric y Karina, por estar al pendiente y de abrir su casa siempre a nosotros, Eliana por enseñarme paciencia y la master-Jedi Anubis con esos ojos que transmiten vida.

A mis amigos, las especiales Tatiana y Mariana por darme animo y compartir tantas sucesos, eventos, diversión y libros, Gaby y Neto en Playa del Carmen, Andresito, David, Mr Coordinator, mi esposito en Ensenada, Shofas, Mai ¡Jalea jalea!, Tiago y su nuevo hígado, Itzelly, Florecita, Aby, Giselle, Domínguez donde estés, Gaby en Ámsterdam, a la que aunque esté lejos siempre está conmigo April, a los que conocí en esta nueva etapa: Jorge, por motivarme siempre, Toñito por permitirme ser la pezuña y aguantarme, Ivan por ayudarme en lo que pudiera, Kaliman por tanto tiempo de conocerte sin ti no me habria integrado a este proyecto, Pollution por hacerme reir, a los geniales del IFC, a Elihú por llegar aunque sea poco tarde... y a los que la ardilla olvidó.

A mis tutores, Doctores Héctor Castillo, Hugo Montaldo y Miguel Arechavaleta por su guía y conducción a través de este nuevo caudal de conocimientos. A Maricultura S. A. de C. V., por apoyar mi proyecto y darme la oportunidad de incorporarme a su equipo.

A Papá, porque después de años volví a verte, mis tíos Olimpia, Vianney y Manuel, a mis primos Chuchin, Mariana, Jocelyn, Perse y Neyvia, por estar cerca de Mamá y hermanos.

A Dios porque me ha dado una vida super divertida y enriquecedora, a el Universo.

Muchas gracias

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
REVISIÓN DE LITERATURA	7
Estudios sobre la sobrevivencia en algunas especies acuícolas	7
Resistencia a enfermedades	12
Estudios de sobrevivencia en Camarones	14
Estudios de sobrevivencia en el Camarón Blanco del Pacífico (<i>Litopenaeus vannamei</i>)	15
Métodos utilizados para estimar la sobrevivencia y su heredabilidad en acuicultura	16
MATERIAL Y MÉTODOS	18
Análisis estadístico y genético	23
RESULTADOS	27
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIONES	31
LITERATURA CITADA	33

RESUMEN

TRANI HERRERA ERIKA CELINA. Efectos genéticos y ambientales en la sobrevivencia del Camarón Blanco del Pacífico Litopenaeus vannamei de los 70 a los 135 días de edad. (Bajo la dirección de HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ, HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO Y MIGUEL ENRIQUE ARECHAVALETA VELASCO).

El objetivo de este estudio fue estimar los componentes de varianza genéticos y ambientales para la sobrevivencia de los 70 a los 135 días de edad en el Camarón Blanco del Pacífico (Litopenaeus vannamei) en condiciones similares a las comerciales empleando un modelo lineal mixto. El estudio se llevó a cabo en dos unidades de producción, ubicadas en Sinaloa y Sonora. Se utilizó información generada de dos eventos de selección realizados en los años 2004 y 2005 que incluyeron 108 familias en cada ciclo. La heredabilidad de la sobrevivencia estimada con modelos que no incluyeron el efecto de ambiente común en los modelos, tuvo un valor promedio de 0.141, mientras que cuando se incluyó dicho efecto el promedio fue de 0.067. Aunque el efecto de ambiente común para hermanos completos fue relativamente pequeño, su inclusión es importante para evitar sobreestimar la heredabilidad de la sobrevivencia. Aunque relativamente pequeña, la heredabilidad observada para sobrevivencia permite la incorporación de esta característica en los programas de selección.

Palabras Clave: Sobrevivencia, Camarón Blanco de Pacífico, Heredabilidad, ambiente común.

ABSTRACT

TRANI HERRERA, ERIKA CELINA. Genetic and environmental effects on Survival of Pacific White Shrimp Litopenaeus vannamei from 70 to 135 days of age. (Directed by HÉCTOR CASTILLO JUÁREZ, HUGO HORACIO MONTALDO VALDENEGRO Y MIGUEL ENRIQUE ARECHAVALTA VELASCO).

The aim of this study was to estimate the additive genetic variance and common environment maternal variance for survival between 70 to 135 days of age on the Pacific white shrimp (Litopenaeus vannamei) growing in commercial alike conditions and using univariate linear mixed models. The study used information from two farm units from a Mexican hatchery located in Sinaloa and Sonora. Data from two selection experiments realized during 2004 and 2005, that included 108 shrimp families at each year were used. Heritability for survival averaged 0.067 with models that considered common environmental effect, whereas this heritability averaged 0.141 when such effect was excluded from the models. Although the full-sibs common environmental effect was relatively small, its inclusion is very important to avoid survival heritability overestimation. Although relatively small, the observed heritability for survival allows its inclusion in breeding programs.

Keywords: Survival, Pacific White Shrimp, Heritability, common environment.

INTRODUCCIÓN

La industria camaronícola mundial ha crecido progresivamente desde inicios de este siglo. Hay más de 100 países que participan en ella ya sea capturando camarón de alta mar y/o a través de la acuicultura (FAO, 2006). México ocupa el noveno lugar en el mundo en cuanto a producción de camarón cultivado, con más de 75 mil toneladas anuales y con un consumo anual per cápita de 12 kg (FAO, 2006). Además, el camarón representa para México uno de los productos que mayores divisas genera (FAO, 2006). El camarón cultivado constituye el 83 por ciento de la producción nacional declarada en los llamados *sistemas controlados*, que corresponden a cultivos intensivos o semintensivos (FAO, 2006).

Los sistemas semintensivos se caracterizan por llevarse a cabo en estanques rústicos recubiertos de plástico con recambio de 15% diario de agua a través de bombeo y una siembra de 5 a 20 postlarvas¹/m², mientras que los sistemas intensivos se caracterizan por llevarse a cabo en estanques igualmente recubiertos de plástico pero con una tasa de recambio de agua de 20% o superior, y una siembra de 20 a 40 postlarvas/m². En ambos sistemas se siembran postlarvas de origen cultivado (Auró, 2001).

¹ Postlarva se denomina al camarón juvenil que acaba de concluir la fase larvaria donde se llevan a cabo mudas continuas y que tiene todos los apéndices y órganos que se aprecian en los adultos (Brown, 2000).

La tendencia actual en la producción de camarón es hacia el uso de sistemas hiperintensivos que consisten en canales de corriente rápida (*raceways*), donde se tienen grandes recambios de agua (>100%) asociados a altas densidades de organismos sembrados en dichos canales, de hasta 150 postlarvas/m², y en los cuales el objetivo es producir 10 ton/ha o más de camarón pequeño (Maricultura, 2006).

La rentabilidad de una empresa dedicada a la camaronicultura depende de la productividad de la misma, y está sustentada en altas tasas de sobrevivencia y de crecimiento de los camarones en las etapas de crecimiento. Por esta circunstancia, el grado de tecnificación de este sector avanza muy rápidamente y se han ido desarrollando prácticas cada vez más avanzadas de manejo, alimentación, control sanitario y selección genética de los reproductores.

Los programas de selección en especies peneidas² están inicialmente basados en el peso a edades fijas. Sin embargo es importante definir cuidadosamente los objetivos de mejora para que se pueda instrumentar un programa de selección que tome en cuenta diferentes características, considerando que estos procesos se deben realizar de manera que sean lo más semejante posible a las condiciones comerciales (Malecha, 1983; Gall, 1990; Hetzel et al., 2000; Racotta et al., 2004). Por esta razón, y dado que se han demostrado interacciones genotipo-medio ambiente para características de crecimiento en camarones, resulta conveniente evaluar el desempeño en granja

² Crustáceos decápodos de la Familia Penaeidae (Martínez, 1999).

en múltiples ambientes (i.e., en distintos sistemas de producción), lo que podría conducir a generar diferentes líneas genéticas para ser empleadas en diferentes ambientes (Preston et al., 2004).

Aunque la mayoría de los estudios genéticos y de los programas de selección de crustáceos se han enfocado a características de crecimiento, también se han realizado varios estudios para evaluar algunas características relacionadas con la sobrevivencia y la resistencia a enfermedades específicas. En este sentido, Keys et al. (2004) observaron en Penaeus japonicus una asociación genética favorable entre sobrevivencia y crecimiento, y encontraron también que cuando las tasas de consanguinidad son superiores a 28% la sobrevivencia puede reducirse hasta en 7.4% en algunas etapas del crecimiento. En Penaeus setiferus se han desarrollado líneas genéticas con mayor resistencia al Virus de la Necrosis Hipodérmica y Hematopoyética Infecciosa (IHHNV) (Tang et al., 2000), mientras que para Litopenaeus vannamei se han realizado estudios con la intención de mejorar su resistencia al Virus Taura (Argue et al., 2002) y al Virus de la Mancha Blanca (Gitterle et al., 2005a).

La sobrevivencia depende de varios factores ambientales, fundamentalmente de aquellos que están relacionados con la calidad del agua, los aspectos sanitarios, la disponibilidad de alimento y el sistema de manejo, pero también depende de aspectos genéticos.

En la langosta americana (Homarus americanus), Koshio et al. (1989) observaron que la temperatura influyó más que la salinidad del agua en su supervivencia. En un estudio con L. vannamei, Gitterle et al. (2005b) observaron un porcentaje de sobrevivencia de 81.1% con un incremento en la ganancia de peso en sistemas de producción en estanques de 25%, valores similares a los que ellos observaron en los *raceways*, donde la sobrevivencia fue de 82.1% con una ganancia de peso de 21.2%.

En condiciones comerciales en México, las tasas de sobrevivencia varían mucho dependiendo de los sistemas de producción, de la región, los años o ciclos productivos así como de factores climáticos, y fluctúan desde 40 hasta 85%³.

Solamente hay un estudio publicado en el que se evaluó la existencia de factores genéticos asociados con la sobrevivencia en L. vannamei (Gitterle et al., 2005b) realizado en Colombia y uno más en Penaeus monodon (Kenway et al., 2006) llevado a cabo en Australia pero no existe información a este respecto en México. El objetivo del presente estudio fue estimar los componentes de varianza genéticos, de ambiente común materno y del error para la sobrevivencia de L. vannamei cultivado en condiciones similares a las comerciales, de los 70 a los 135 días de edad.

³ Comunicación personal del Ing. Juan Carlos Quintana, Maricultura del Pacífico S.A. de C.V.

REVISIÓN DE LITERATURA

Estudios sobre la sobrevivencia en algunas especies acuícolas

La tasa de sobrevivencia corresponde al número de individuos vivos al final del un periodo, relativo a el número de individuos vivos al comienzo del mismo (Rye et al., 1990; Standal et al., 1987).

La sobrevivencia en especies acuícolas depende tanto de factores genéticos (Dégremont et al., 2007; Gitterle et al., 2005a,b; Gjøen et al., 1997) como ambientales, con una mayor relevancia de estos últimos (Coman et al., 2006). Esto tiene relación con la resistencia de los organismos ante la presencia de patógenos (Gitterle et al., 2005a; Gjøen et al., 1997). Entre los factores ambientales que afectan la sobrevivencia destacan aquellos que están relacionados con la calidad del agua, los aspectos sanitarios, la disponibilidad de alimento, los efectos de ambiente común (tanque) y los tipos de sistema de manejo (Arnold et al., 2005; Battaglione et al., 1999; Rye et al., 1990).

En las ostras (Crassotrea gigas) se ha observado que los cambios climáticos, la liberación de toxinas provenientes de algas, los depredadores, así como el estado fisiológico e inmunológico, tienen gran influencia en la mortalidad durante el verano (Dégremont et al., 2007).

En el pez sabalote⁴ (Chanos chanos) se ha observado que la densidad de siembra es un factor importante para su sobrevivencia ya que el porcentaje de sobrevivencia a los 30 días postincubación estaba negativamente correlacionado con la densidad inicial de siembra (-0.84), así como también la mayor mortalidad ocurrió entre los días 5 y 10 (Eda et al., 1990). En especies peneidas como L. stylirostris, P. monodon y P. japonicus, se ha visto que las densidades de siembra y los rangos óptimos de salinidad del agua (25 a 38 ppm) y de temperatura (27.5 a 38° C), tienen una gran influencia para que haya mejor crecimiento, desarrollo reproductivo y sobrevivencia (Coman et al., 2002 y 2006; Spanopoulos-Hernández et al., 2005).

Existen diversos estudios donde se han investigado los aspectos genéticos de la sobrevivencia en salmones, camarones, ostras y animales de granja (Gjerde et al., 2004; Guerra et al., 2006; Mesa et al., 2006; Southey et al., 2003; Withler et al., 1987). Se puede esperar que la sobrevivencia esté influenciada por un número grande de loci, cada uno con un pequeño efecto actuando aditivamente además de sus interacciones (i.e., efectos de dominancia). Entonces, la distribución de los genotipos no se espera que sea binomial sino aproximadamente normal. En general se reconoce que la contribución genética a la varianza de la sobrevivencia en L. vannamei y salmónidos es más bien baja (Gjerde et al., 2004; Rye et al., 1990; Withler et al., 1987) aunque algunos estudios de desafío con patógenos en salmón (Salmo salar) han mostrado

⁴ Pez plateado sin espinas en las aletas, con aleta caudal fuertemente ahorquillada y una boca pequeña sin dientes (Revista Biología Tropical, 2007).

heredabilidades para sobrevivencia de moderadas a altas con valores que variaron de 0.19 a 0.69 (Gjøen et al., 1997). Los componentes de varianza de la madre, estimados a partir de modelos con la madre anidada en semental, incluyen posibles efectos genéticos no aditivos y un efecto de ambiente común entre los hermanos, especialmente cuando los individuos pertenecientes a las familias son conservados juntos por períodos largos sin poder ser mezclados con otras familias. A través de la selección para crecimiento se podría afectar positivamente la sobrevivencia debido a las correlaciones genéticas positivas observadas entre esas características tanto en salmón (Salmo salar) (Jonasson, 1993) como en el camarón blanco del Pacífico (Litopenaeus vannamei) (Gitterle et al., 2005b).

Robison y Luempert (1984) observaron varianzas genéticas aditivas bajas para características de sobrevivencia temprana en Salvenilus fontinalis, y estimaron una correlación genética positiva, pero baja entre el peso a los 144 días y la sobrevivencia (0.06), además de correlaciones entre el peso a los 243 días y sobrevivencia, con un valor negativo y alto (-0.87). En salmónidos, Rye et al. (1990) estudiaron las heredabilidades para sobrevivencia con base en los componentes de varianza de semental, las que fueron inferiores a 0.10 tanto en trucha (Oncorhynchus mykiss) como en salmón (S. salar). En cambio las heredabilidades estimadas con base en los componentes de la madre fueron sustancialmente más altas (0.31 a 0.87). Igualmente, estos autores mencionan que el efecto de estanque explicó cerca de 5% de la variación total, y que en

ambas especies las correlaciones observadas entre crecimiento y supervivencia fueron en general positivas. Además, en salmón (S. salar) se observaron efectos positivos correlacionados sobre la supervivencia (con un rango de 0.04 a 0.91) cuando se seleccionó para tasa de crecimiento en la fase de agua dulce. Similarmente, en un estudio de Jonasson (1993) en la misma especie, la correlación genética (ee) entre supervivencia y peso se estimó en 0.31 (0.26) y entre supervivencia y longitud en 0.39 (0.26).

En un estudio realizado con bacalao del Atlántico (Gadus morhua) en Noruega, Gjerde et al. (2004) observaron que el efecto de ambiente común de hermanos completos fue moderado (de 0.03 a 0.12) debido a que cada una de las familias de hermanos completos fue mantenida en estanques separados por 203 días (tiempo que duró todo el experimento), y estimaron el valor de la heredabilidad para supervivencia como esencialmente igual a cero.

En general, las características de producción de los sistemas acuícolas hacen difícil la obtención de la información necesaria para tomar decisiones de selección. Información que es también necesaria en el análisis de la supervivencia. Las consecuencias de la inclusión de la supervivencia en un programa de selección es además difícil de evaluar con precisión, porque las causas de mortalidad pueden variar mucho entre años y entre diferentes periodos dentro del mismo año y es difícil establecer su valor económico debido a que el crecimiento es mayor al disminuir la densidad poblacional y el precio del

camarón en el mercado depende de su tamaño con precios superiores para tamaños mayores. La heredabilidad promedio para sobrevivencia en salmón Rey (Oncorhynchus tshawytscha) para huevos no operculados, frezas, alevines y *smolts*⁵ (basada en componentes de varianza de semental) se ha estimado en menos de 0.05 (Withler et al., 1987). En el mismo estudio, el promedio de heredabilidad para la sobrevivencia de *smolts* basado en los componentes de varianza de la madre se estimó como 0.21, valor que puede resultar sesgado por la adición de efectos genéticos no aditivos o maternos y los de ambiente común. Si bien el tamaño de muestra empleado fue más bien pequeño (30 familias de medios hermanos) estos autores observaron que muy poca de la variación para sobrevivencia en agua dulce y para el crecimiento de la progenie pudo ser explicada en términos del tamaño (cm) y edad de sus progenitores, y encontraron además que el crecimiento y la sobrevivencia no difirieron consistentemente entre grupos de animales silvestres y domésticos (Withler et al., 1987).

Jonasson, et al. (1999) obtuvieron una heredabilidad de 0.11 para sobrevivencia en abulón rojo (Haliotis rufescens). En cambio, en larvas de Machrobrachium nipponense se estimó una heredabilidad de 0.24 para tolerancia al agua dulce (una característica relacionada con adaptación y sobrevivencia), así como una heredabilidad (ee) para sobrevivencia de 0.10 (0.07) en sistemas de recirculación o raceways (Wong y McAndrew, 1990).

⁵ Smolts, corresponde a esmoltificación que es el proceso en el que el salmón juvenil sufre cambios fisiológicos que le permiten adaptarse a un ambiente de agua salada (Brown, 2000).

Resistencia a enfermedades

Otra área importante de estudio relacionada con la sobrevivencia es la resistencia a las enfermedades. Los objetivos de dichos estudios son elevar la producción de especies acuícolas y desarrollar líneas genéticas con menor susceptibilidad a enfermedades de impacto económico (Argue et al., 2002; Gjøen et al., 1997; Gitterle et al., 2005a).

Gjøen et al. (1997) realizaron pruebas para sobrevivencia en Salmón del Atlántico (S. salar), después de la exposición de 174 grupos de presmolts a tres tipos de bacterias (Aeromonas salmonicida, Vibrio salmonicida, Vibrio anguillarum) y al virus de la Anemia Infecciosa del Salmón, y estimaron las heredabilidades para la resistencia a estas enfermedades con valores que variaron entre 0.38 y 0.53 con una sobrevivencia que fluctuó entre 50 y 65%. Calcularon además correlaciones genéticas positivas entre las resistencias a cada una de las enfermedades bacterianas (0.15 a 0.32), y correlaciones genéticas bajas y negativas entre la resistencia a la enfermedad viral y la resistencia a cada una de las enfermedades bacterianas (-0.05 a -0.22).

Standal et al. (1987) encontraron que hay diferencias significativas entre medios hermanos y hermanos completos en la sobrevivencia durante el periodo de cría en agua salada en salmón del Atlántico (S. salar) cuando el síndrome hemorrágico es la principal causa de muerte y que las heredabilidades derivadas

de los componentes de varianza de la madre son más altas (0.34) que aquellas derivadas de los componentes del padre (0.04). En este mismo estudio la correlación fenotípica entre sobrevivencia y peso varió entre 0.12 y 0.24.

Perry et al. (2004) estimaron las heredabilidades para resistencia temprana a furunculosis y peso corporal en líneas de Quebec de trucha de arroyo (S. fontinalis). En dicho estudio, la sobrevivencia observada en 23 familias fue expresada cuantitativamente como tiempo de sobrevivencia (duración en horas). En este estudio se infectaron los peces y se revisaron cada 4 horas hasta completar 96 horas. La heredabilidad (ee) para peso se estimó como 0.57 (0.04), mientras que para sobrevivencia fue 0.51 (0.03); también estimaron una correlación genética baja y positiva (ee) entre ambas características de 0.15 (0.06). En otro estudio de resistencia a furunculosis realizado en salmón del Atlántico (S. salar) por Ødengård et al. (2006), se evaluaron distintos tipos de modelos genéticos. En los modelos de riesgo y de umbral se obtuvieron heredabilidades altas (0.59 y 0.63 respectivamente), mientras que en el modelo lineal de repetibilidad la heredabilidad obtenida fue muy baja (0.02).

Van der Waaij et al. (2000) demostraron que una población sujeta a estrés o infecciones constantes puede reducir su capacidad de producción y que dada cierta presión de la infección, hay un umbral para la resistencia debajo de la cual los animales dejan de producir, y que también hay un umbral para la resistencia sobre el cual los animales manifiestan su potencial de producción. Entre ambos

umbrales los animales mostraron una disminución de la producción. La magnitud de la disminución dependió de la severidad de la infección y del nivel de resistencia.

Estudios de sobrevivencia en Camarones

En el camarón Penaeus (Marsupenaeus) japonicus Keys et al. (2004) evaluaron los efectos de la consanguinidad en el crecimiento y la sobrevivencia en dos generaciones. Para ello compararon individuos consanguíneos y no consanguíneos y obtuvieron un coeficiente de depresión endogámica (ee) para la sobrevivencia de -3.43% (3.59) asociado a una consanguinidad promedio de 28 a 31%, lo que indica que en poblaciones cerradas, la depresión endogámica puede ocasionar disminución del rendimiento en peso y de la sobrevivencia.

Kenway et al. (2006) estimaron parámetros genéticos para características de sobrevivencia y crecimiento en el camarón tigre (Penaeus monodon). En este estudio los registros familiares de sobrevivencia fueron calculados a partir de la sobrevivencia media de cada familia de hermanos completos dentro de 3 tanques de crecimiento larvario. Lo hicieron en tres distintas etapas de crecimiento, de las semanas 4 a 10, 10 a 16 y 16 a 35, y estimaron la heredabilidad de la sobrevivencia en un rango que varió de 0.36 a 0.72. Sin embargo, las correlaciones genéticas estimadas entre la tasa de crecimiento y la

sobrevivencia familiar fueron en su mayoría negativas, en un rango que varió de -0.05 a -0.25.

Estudios de sobrevivencia en el Camarón Blanco del Pacífico (Litopenaeus vannamei).

En un estudio realizado por Gitterle et al. (2005b) con 430 familias (representando a 204 familias de medios hermanos paternos), originadas de dos líneas seleccionadas, se evaluaron el peso a la cosecha y la sobrevivencia bajo condiciones de densidad comerciales y condiciones intensivas de crecimiento. La heredabilidad para sobrevivencia en estanque y cisterna varió de 0.04 a 0.10. Los estimadores de heredabilidad (ee) para crecimiento a la cosecha en las dos líneas se estimaron como 0.24 (0.05) y 0.17 (0.04), respectivamente, y se observó una correlación positiva entre los valores genéticos predichos entre el peso a la cosecha y la sobrevivencia en estanques y cisternas de 0.42 y 0.40 para las líneas 1 y 2, respectivamente, indicando que la selección para crecimiento ocasiona una respuesta correlacionada positiva en la sobrevivencia global.

En cuanto a la asociación existente entre la resistencia a las enfermedades y el crecimiento (peso), Gitterle et al. (2005a) encontraron una correlación genética que varió de -0.55 a -0.64 entre resistencia al virus del Síndrome de Mancha Blanca medida en pruebas controladas de exposición en un peso promedio de 3

gramos y desempeño en crecimiento a la talla de cosecha en estanque, en tanto que la heredabilidad para resistencia a dicho virus fue estimada como baja (0.10). Por su parte, Argue et al. (2002) estimaron una heredabilidad (ee) para resistencia al Síndrome del Virus de Taura (TSV) de 0.28 (0.14) y una correlación genética (ee) entre crecimiento y sobrevivencia de -0.46 (0.18).

Métodos utilizados para estimar la sobrevivencia y su heredabilidad en acuicultura

En salmones (O. tshawytscha) la heredabilidad para sobrevivencia en cada etapa de desarrollo ha sido calculada a partir de la estimación de componentes de varianza con el empleo de modelos de semental con madre anidada en semental y análisis de la varianza, con los porcentajes de sobrevivencia transformados (normalizados) por la raíz cuadrada del arco seno (Withler et al., 1987).

En otro estudio con salmones (S. salar), la sobrevivencia fue calculada como porcentaje y las observaciones fueron entonces codificadas como 0 (individuos muertos) y 1 (individuos vivos). El modelo usado para estimar heredabilidades para sobrevivencia, peso y longitud fue también un modelo lineal mixto anidado (Jonasson, 1993).

La estimación de los componentes de varianza apropiados para los efectos aleatorios en camarones (L. vannamei) para sobrevivencia se han estimado también usando un modelo animal univariado con un pedigrí mutigeneracional (Gitterle et al., 2005b) cuyas heredabilidades variaron de 0.10 a 0.40.

Ødengård et al. (2006) evaluaron distintos modelos estadísticos para análisis genéticos en pruebas de exposición para resistencia a furunculosis en Salmón del Atlántico (S. salar) y para obtener predicciones de sobrevivencia en condiciones de campo, donde se definió la sobrevivencia como un carácter binario. Los modelos fueron ordenados de acuerdo a su capacidad para predecir la sobrevivencia familiar de hermanos completos al brote de la enfermedad en condiciones de campo. En el periodo de prueba para sobrevivencia se emplearon modelos lineales y de umbral, en la prueba día-sobrevivencia se empleó un modelo lineal de repetibilidad, y para el tiempo hasta la muerte se utilizó un modelo de riesgo basado en la regresión de Weibull. Todos los modelos probaron ser buenos predictores, mostrando correlaciones entre los efectos predichos basados en las familias de hermanos completos para la prueba de exposición y la prueba de sobrevivencia en campo, en un rango que varió de 0.71 a 0.75.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en dos laboratorios productores de larvas de Camarón Blanco del Pacífico de la empresa Maricultura del Pacífico, S. A. de C. V., ubicados en Pozos, Sinaloa y en Kino, Sonora, ambos al noroeste de México. Kino está ubicado a 28°49' de latitud norte, y 111°56' de longitud oeste, con una temperatura promedio anual de 23.4° C (muy seco, muy cálido y cálido) con una precipitación total anual de 408.2 mm Hg. Pozos está ubicado a 23°00' de latitud norte, y a 106°21' de longitud oeste, con una temperatura promedio anual de 24.9° C (semicálido y subhúmedo con lluvias en verano), con una precipitación total anual de 857.5 mm Hg. (INEGI, 2006).

Diferentes procedimientos de manejo fueron desarrollados de acuerdo a las prácticas de las granjas comerciales. A finales de octubre de 2004 y 2005 se seleccionaron los progenitores a partir de postlarvas provenientes de dos estanques de Pozos, Sinaloa, procedentes del programa de selección familiar y masal de 2003 y 2004, respectivamente, que se basa en el empleo de BLUP para estimar las medias familiares (e. g., Castillo-Juárez et al., 2007). Esas familias vienen originalmente de un programa de selección familiar y masal basado en las medias familiares fenotípicas que comenzó en 1998, en el cual se incorporaron camarones silvestres de Sinaloa, México, y camarones domesticados de Venezuela, Colombia, Florida y Ecuador.

Tanto en 2004 como en 2005 se usó el peso corporal como criterio para seleccionar aproximadamente al 30% de las hembras y al 15% de los machos más pesados dentro de familia. Los camarones seleccionados fueron marcados individualmente usando anillos numerados colocados en el pedúnculo ocular. Los reproductores fueron colocados dentro de tanques de maduración a una densidad de 8 camarones/m², con hembras y machos ubicados en tanques separados. Las dimensiones de los estanques de maduración fueron 12 x 3 m con una columna de agua de 0.35 m, a una temperatura de 28 a 29° C, con una salinidad del agua de 34 ppm y un recambio diario de agua de 400%. Los reproductores fueron alimentados con alimento comercial con un contenido de 35 a 49% de proteína. Para acelerar el proceso de maduración gonadal, fue practicada la ablación ocular unilateral en las hembras.

Las hembras maduras y listas para ovopositar fueron artificialmente inseminadas usando los dos espermátóforos de cada semental por separado para inseminar artificialmente 2 hembras por cada macho para producir familias de hermanos completos y de medios hermanos paternos. Se consideró el origen de la familia para evitar apareamientos entre animales emparentados. Las hembras inseminadas fueron movidas a tanques de desove de 500 l, y ovopositaron después de 1 a 5 horas. y fueron puestas de regreso en los tanques de maduración después de 6 horas. Los huevos fueron obtenidos en tanques de 10 l lavados con yodo (96 ppm) y regresados a los estanques de

desove, donde fueron sembrados después de 8 a 9 horas con condiciones de aireación intensa.

En el año 2004 se utilizaron 72 machos y 108 hembras, mientras que para el 2005 se utilizaron 82 machos y 108 hembras, para producir, en ambos casos, 108 familias. El registro para cada familia incluyó el peso corporal de los padres, el número de huevos y nauplios obtenidos, así como el número de nauplios cultivados y crecidos.

El número de huevos por hembra se estimó usando el promedio de tres muestras de 1 ml. El número de nauplios se estimó 24 horas después empleando el mismo procedimiento. Solamente se usaron las oviposiciones que produjeron más de 25,000 nauplios y por esa razón se descartó el 30% de ellas. El porcentaje de eclosión se estimó basado en la diferencia entre el número de nauplios y el número de huevos.

El cultivo de larvas de cada familia fue efectuado en un tanque de 500 l manteniendo una familia por tanque, usando los procedimientos regulares de maduración incluyendo una dieta mixta de Chaetoceros sp., Artemia sp. y dietas comerciales para larva. La densidad inicial fue de 80 nauplios/l. La postlarva fue criada hasta el estadio PL-5, luego contada para estimar la sobrevivencia a través de peso total de biomasa, contando el número de postlarvas en un gramo. Cuando las postlarvas alcanzaron el estadio de PL-15, fueron cosechadas para

obtener el total de la biomasa, la sobrevivencia y el peso promedio. Las postlarvas fueron regresadas a los mismos estanques hasta alcanzar entre 1 y 3 g de peso, esto es, entre 70 y 90 días después de la eclosión. Este tamaño permite realizar el marcaje individual con elastómeros.

Se inyectaron los camarones con elastómeros de colores (Northwest Marine Technology) para identificar a las familias. Se utilizaron dos diferentes marcas por camarón, usando 4 diferentes colores (amarillo, morado, naranja y verde) y 5 áreas anatómicas (segundo segmento abdominal derecho e izquierdo, sexto segmento abdominal derecho e izquierdo, y sexto segmento abdominal dorsal). Se elastomerizaron 450 camarones por cada familia. Esta identificación permitió mezclar a las familias en cada estanque.

Una vez marcados, los animales fueron colocados en 4 diferentes estanques, dos en la unidad granja de reproductores de Pozos (al sur de Sinaloa) y dos en la unidad granja en Kino (al noroeste de Sonora) con dos diferentes densidades en cada lugar en el 2004 y con tres diferentes estanques, dos en la unidad granja de reproductores de Pozos con dos densidades diferentes, y uno en la unidad granja en Kino en el 2005. Estos dos lugares y las diferentes densidades fueron usados para evaluar el desempeño productivo en distintos ambientes de manejo. Las dimensiones de los estanques de Pozos, fueron 0.22 ha (47 x 47 m) con una columna de agua de 1.4 m. El rango de temperatura del agua fue de 30 a 34° C, y el rango de salinidad del agua de 30 a

35 ppm. Las dimensiones de los estanques de Kino fueron de 64 m² (16 x 4 m) con una columna de agua de 1.56 m. El rango de temperatura del agua fue de 28 a 30° C y el de salinidad del agua de 30 a 32 ppm. El régimen de alimentación en todos los estanques consistió en alimento comercial con un contenido de proteína de 40%. En el año 2004 las densidades de siembra en Kino fueron de aproximadamente 60 postlarvas/m², mientras que en Pozos fueron de 10 y 30 postlarvas/m². En 2005, la densidad de siembra en Kino fue de 130 y 180 postlarvas/m², y en Pozos la misma densidad que en el año 2004.

Durante el periodo de crecimiento, se desarrollaron las prácticas regulares de manejo en ambas granjas, cuyas condiciones son similares a las mencionadas anteriormente. El periodo de engorda tuvo una duración de 52 a 56 días. Los camarones fueron cosechados y pesados individualmente al mismo tiempo. Se identificó el origen de la familia y el sexo. Su condición fue examinada para identificar individuos que estuvieran mudados, flácidos, muertos o con evidentes deformidades. En los años 2004 y 2005 el rango de días desde la eclosión hasta pesaje en todas las familias fue de 131 a 149 días, con un promedio de 142 días en 2004 y de 120 a 137 días con un promedio de 128.9 días en 2005. Estas diferencias estuvieron relacionadas con las prácticas de manejo asociadas al porcentaje de hembras listas para inseminar por día.

Los camarones carentes de identificación familiar por errores de captura, fueron excluidos de los análisis. Para los camarones muertos se generó un

código de identificación y se incluyeron en el análisis genético. El porcentaje de muerte y porcentaje de deformidades fue independiente del origen de la familia en ambos años ($\chi^2_{107\text{ gl}}$, $P < 0.05$). En el año 2004 se eliminaron tres familias de Kino, una familia del ambiente 1 de Pozos y otra familia del ambiente 2 de Pozos debido a que los registros presentaron inconsistencias en relación a los individuos sembrados y cosechados. En el 2005 todas las familias de todos los ambientes fueron incluidas en el análisis. Utilizando todas estas razones de exclusión, permitió incluir un total de 63,601 registros de camarones en el archivo de datos.

Análisis estadístico y genético

Para el análisis genético de los datos se empleó un enfoque univariado en el que se empleó (a) la información completa del archivo, así como (b) dentro de año y (c) dentro de localidad. Todos los análisis se realizaron empleando modelos lineales mixtos y máxima verosimilitud restringida (REML⁶) con el programa ASREML (Glimour et al., 2002).

En notación matricial el modelo considerado es:

$$\mathbf{Y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_1\mathbf{u} + \mathbf{Z}_2\mathbf{c} + \mathbf{e} ,$$

donde

\mathbf{Y} = vector de observaciones (sobrevivencia),

⁶ Por sus siglas en inglés, Restricted Maximum Likelihood.

β = vector desconocido de efectos fijos,

u = vector desconocido de efectos aleatorios genéticos aditivos del animal, $u \sim N(0, \sigma^2_u \mathbf{A})$,

c = efecto aleatorio común a hermanos completos (un efecto combinado de ambiente de tanque, efectos genéticos no aditivos y efectos maternos), $c \sim N(0, \sigma^2_c \mathbf{I})$,

e = vector de efectos aleatorios de residuos ambientales, $e \sim N(0, \sigma^2_e \mathbf{I})$,

\mathbf{X} , \mathbf{Z}_1 and \mathbf{Z}_2 son las matrices de incidencia que relacionan las observaciones con los efectos fijos (año, densidad y la combinación año-lugar-densidad), efectos genéticos animales y efectos comunes de hermanos completos diferentes de los genéticos aditivos, respectivamente. El efecto de edad no fue considerado, dado que es desconocido el momento preciso en que murió cada individuo.

Las esperanzas y varianzas del modelo son:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{Y} \\ \mathbf{u} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mathbf{X}\beta \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \mathbf{V} & \mathbf{Z}_1 \mathbf{G} & \mathbf{Z}_2 \mathbf{C} & \mathbf{R} \\ \mathbf{G} \mathbf{Z}_1' & \mathbf{G} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{C} \mathbf{Z}_2' & \mathbf{0} & \mathbf{C} & \mathbf{0} \\ \mathbf{R} & \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{R} \end{bmatrix} \right),$$

con $\mathbf{V} = \text{var}(\mathbf{Y}) = \mathbf{Z}_1 \mathbf{G} \mathbf{Z}_1' + \mathbf{Z}_2 \mathbf{C} \mathbf{Z}_2' + \mathbf{R}$,

$\mathbf{G} = g \mathbf{A} = \text{var}(\mathbf{u})$, la matriz de (co)varianzas genéticas ($g \mathbf{A} = \sigma^2_u \mathbf{A}$),

$\mathbf{C} = \text{var}(c)$, la matriz de (co)varianzas de efectos comunes de hermanos completos ($\mathbf{C} = \sigma^2_c \mathbf{I}$), y

$\mathbf{R} = \text{var}(e)$, la matriz de (co)varianzas de efectos residuales ($\mathbf{R} = \sigma^2_e \mathbf{I}$).

Donde g representa la varianza genética aditiva y \mathbf{A} es la matriz de relaciones genéticas aditivas entre todos los camarones en el archivo de pedigrí. El archivo

de pedigrí incluyó las relaciones de medio hermanos y hermanos y las relaciones entre sus padres hasta el año 2003.

Con base en los modelos animales univariados, las heredabilidades (h^2) y las proporciones de los efectos comunes a las familias de hermanos (c^2) se estimaron como la proporción de la varianza fenotípica correspondiente de cada componente en cada modelo. Así por ejemplo, en el modelo que no incluyó los efectos de ambiente común, la heredabilidad se estimó como:

$$h^2 = \sigma_u^2 / (\sigma_u^2 + \sigma_e^2),$$

y en el modelo que sí incluyó los efectos de ambiente común la heredabilidad se estimó como:

$$h^2 = \sigma_u^2 / (\sigma_u^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2).$$

Del mismo modo, la proporción de los efectos de ambiente común (c^2) se estimó como:

$$c^2 = \sigma_c^2 / (\sigma_u^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2).$$

Para determinar la significancia estadística de la heredabilidad y de las proporciones de c (i.e., $h^2 > 0$, y $c^2 > 0$), se empleó la prueba de cociente de verosimilitudes (PCV). Esta prueba se obtiene calculando el doble de la diferencia de los logaritmos de verosimilitud a la convergencia entre un modelo completo donde la varianza aditiva y/o la varianza de ambiente común (según el caso) se estima libremente, y un modelo reducido donde se fija igual a cero: la prueba estadística del cociente de verosimilitudes = $2(\log(lc) - \log(lr))$, donde lc

es la verosimilitud para el modelo completo y l_r es la verosimilitud para el modelo reducido (e.g., Castillo-Juárez et al., 2007). Esta prueba de cociente de verosimilitudes se compara con una distribución χ^2 con un grado de libertad, usando una región de rechazo de una cola (alfa de 0.001).

RESULTADOS

Los porcentajes de sobrevivencia se presentan en el cuadro 1. El porcentaje de camarones por sexo en los datos varió en los diferentes ambientes de 47.7 a 51.0% para hembras, y de 49.0 a 52.3% para machos.

Cuadro 1

Porcentaje promedio de sobrevivencia de L. vannamei, en los datos analizados.

Base de datos	%
General	67.75
2004	64.14
2005	70.88
Kino	68.31
Pozos	67.29
Kino 2004*	68.73
Pozos 1 2004	63.51
Pozos 2 2004	61.17
Kino 1 2005	64.6
Kino 2 2005	71.62
Pozos 1 2005	72.04
Pozos 2 2005	75.26

* Densidad aproximada de 60 postalrvas/m²

Pozos 1= Densidad 10 postalrvas/m²

Pozos 2= Densidad 30 postalrvas/m²

Kino 1= Densidad 130 postalrvas/m²

Kino 2= Densidad 180 postalrvas/m²

La heredabilidad (h^2) y la proporción de los efectos de ambiente común (c^2) obtenidos con los modelos univariados se presentan en el cuadro 2.

Cuadro 2

Heredabilidad (h^2) y el efecto de ambiente común a hermanos completos (c^2) para sobrevivencia en *L. vannamei* para años, año, año-lugar-densidad, densidad, lugar

Base de datos	Modelo	h^2	(ee)	c^2	(ee)	-log L
Ambos años	Animal simple	0.127	(0.013)			17833.9
	C/amb común	0.055	(0.015)	0.019	(0.005)	17842.2
2004	Animal simple	0.090	(0.013)			7422.7
	C/amb común	0.053	(0.025)	0.014	(0.010)	7423.72
2005	Animal simple	0.118	(0.017)			10467.2
	C/amb común	0.071	(0.024)	0.014	(0.008)	10468.9
Kino 2004	Animal simple	0.102	(0.018)			2318.77
	C/amb común	0.049	(0.031)	0.022	(0.014)	2320.45
Pozos 1 2004	Animal simple	0.113	(0.018)			2649.14
	C/amb común	0.089	(0.038)	0.010	(0.014)	2649.32
Pozos 2 2004	Animal simple	0.108	(0.018)			2464.73
	C/amb común	0.037	(0.029)	0.028	(0.014)	2467.04
Kino 1 2005	Animal simple	0.126	(0.022)			2132.89
	C/amb común	0.046	(0.024)	0.027	(0.010)	2137.83
Kino 2 2005	Animal simple	0.188	(0.029)			2689.63
	C/amb común	0.086	(0.038)	0.032	(0.014)	2692.17
Pozos 1 2005	Animal simple	0.154	(0.025)			2701.77
	C/amb común	0.058	(0.032)	0.031	(0.013)	2704.35
Pozos 2 2005	Animal simple	0.193	(0.030)			3064.12
	C/amb común	0.106	(0.042)	0.027	(0.014)	3066.07
Pozos 1 ambos años	Animal simple	0.158	(0.018)			5318.44
	C/amb común	0.041	(0.019)	0.035	(8.008)	5327.94
Pozos 2 ambos años	Animal simple	0.148	(0.017)			5444.11
	C/amb común	0.045	(0.017)	0.027	(0.006)	5452.61
Kino	Animal simple	0.147	(0.017)			7137.82
	C/amb común	0.052	(0.017)	0.026	(0.006)	7150.8
Pozos	Animal simple	0.158	(0.018)			5318.44
	C/amb común	0.041	(0.019)	0.036	(0.008)	5327.94

ee: error estándar

Kino 2004 Densidad aproximada de 60 postalrvas/m²

Pozos 1= Densidad 10 postalrvas/m²

Pozos 2= Densidad 30 postalrvas/m²

Kino 1= Densidad 130 postalrvas/m²

Kino 2= Densidad 180 postalrvas/m²

- log L = - log de Verosimilitud (en todos los casos hubo convergencia).

DISCUSIÓN

La heredabilidad de la sobrevivencia estimada con los modelos univariados que excluyeron el efecto de ambiente común para hermanos tuvo un promedio de 0.141, mientras que en aquellos que lo incluyeron el promedio fue de 0.067 y fue, en todos los casos el efecto de ambiente de hermano significativamente mayor de cero (PCV, $X^2_{1gl} = 16.6$, $P < 0.001$). Ello implica una reducción de la heredabilidad de aproximadamente 50%.

Los valores de heredabilidad de la sobrevivencia estimados en este estudio son similares a los reportados por Gitterle et al. (2005b), quienes obtuvieron una heredabilidad en un rango de 0.02 a 0.12, con un promedio de 0.07 con el empleo de modelos que incluyeron los efectos de ambiente común en el L. vannamei, mientras que Kenway et al. (2006) en un estudio con P. monodon calcularon la heredabilidad en un rango de 0.36 a 0.72 con un promedio de 0.54 pero estos autores no incluyeron el efecto de ambiente común para hermanos completos. Las relativamente bajas heredabilidades de sobrevivencia observadas, son consistentes con la mayoría de los estudios en otras especies zootécnicas (Gjerde et al., 2004; Guerra et al., 2006; Mesa et al., 2006; Southey et al., 2003; Withler et al., 1987) y revelan que los factores importantes en este tipo de características son de tipo ambiental, fundamentalmente aquellos asociados al manejo que tienen que ver con la alimentación, calidad del agua y condiciones sanitarias.

Debe mencionarse que hubo diferencias menores (de hasta 14 días) entre las edades de las familias, cuyo efecto no se incluyó en el análisis. Como consecuencia quedó parcialmente confundido el efecto de edad con el efecto de familia, lo que podría haber incrementado las heredabilidades estimadas.

Es de destacar que las heredabilidades estimadas tuvieron un valor similar a través de los diferentes años y ambientes, representando diferentes densidades y condiciones de manejo.

Dada la heredabilidad observada para sobrevivencia en este estudio y la relevancia económica de la misma, es posible incluirla en los programas de selección. Sin embargo, la óptima inclusión de esta característica en dichos programas dependerá del valor económico relativo que se le otorgue. En México, Mena-Herrera et al. (2006) evaluaron el impacto de diferentes densidades de siembra sobre el rendimiento por hectárea, y encontraron que en términos de la talla del camarón, el mejor desempeño estuvo asociado con una menor densidad de siembra (57.1% superior) y en términos de la producción total (ton/hectárea), fue ligeramente superior (10.6%) en los estanques con mayores densidades de siembra. Hay que destacar, en cualquier caso, que esta asociación es compleja, dado que la mortalidad reduce la densidad animal y con ello suele haber un aumento en peso y talla en los individuos sobrevivientes por menor competencia por el alimento, lo que parece ser un efecto de compensación de tipo ambiental.

Y dado que el tamaño del producto está asociado a la calidad por el sistema de clasificación comercial en camarones, los cambios en el tamaño implican cambios en la calidad del producto final y por ende en los precios.

Estas relaciones deben estudiarse con mayor detalle para proponer un valor económico relativo para la sobrevivencia con respecto al peso para su óptima incorporación en los programas que emplean métodos de selección para varias características.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos tanto en general, como dentro de los criterios de clasificación, fueron consistentes y mostraron una heredabilidad para la sobrevivencia más bien baja. Aunque el efecto de ambiente común para hermanos completos fue pequeño, su inclusión es importante para evitar sobreestimar la heredabilidad de la sobrevivencia.

Aunque la sobrevivencia en camarones puede y debe mejorarse a través de los programas de selección, mejorar las condiciones de manejo y la sanidad son más importantes en la obtención de tasas de sobrevivencia altas. De cualquier modo, su óptima inclusión en un programa de selección, requiere llevar a cabo una evaluación de la importancia económica de todas las características asociadas con la rentabilidad de los camarones en los sistemas de producción comercial.

LITERATURA CITADA

Arnold, S. J., Sellars, M. J., Crocos, P. J., Coman, G. J., 2005. Response of juvenile brown tiger shrimp (Penaeus esculentus) to intensive culture conditions in a flow through tank system with three-dimensional artificial substrate. *Aquaculture* 246, 231-238.

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

Auró, A., Fragoso, M., 2001. Principios Básicos de Acuicultura, FMVZ-UNAM. 1ª edición. México, D. F.

Battaglione, S. C., Seymour, J. E., Ramofafia, C., 1999. Survival & Growth of Cultured Juvenile sea cucumbers, Holothuria scabra. *Aquaculture* 178, 293-322.

Brown, L., 2000. Acuicultura para Veterinarios. Editorial Acribia, 1ª edición. España.

Castillo-Juárez, H., Quintana Casares, J. C., Campos-Montes, G., Cabrera Villela, C. Martínez Ortega, A., Montaldo, H. H., 2007. Heritability for body

weight at harvest size in the Pacific white shrimp, Penaeus (Litopenaeus) vannamei, from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models. *Aquaculture* 273, 42-49.

Coman, J. G., Crocos, P. J., Preston, N. P., Fielder, D., 2002. The effects of temperature, on growth, survival and biomass of different families of juvenile Penaeus japonicus Bate. *Aquaculture* 214, 185-199.

Coman, J. G., Arnold, S. J., Jones, M. J., Preston, N. P., 2006. Effect of rearing density on growth, survival and reproductive performance of domesticated Penaeus monodon. *Aquaculture* 264, 175-183.

Dégremont, L., Ernande, B., Bédier, E., Boundry, P., 2007. Summer mortality of hatchery-produced Pacific oyster sapt (Crassostrea gigas). I. Estimation of genetic parameters for survival and growth. *Aquaculture* 262, 41-53.

Eda, H., Murashige, R., Eastham, B., Wallace, L., Bass, P., Tamaru, C. S., Lee, C., 1990. Survival and growth of milkfish (Chanos chanos) larvae in the hatchery. I. Feeding. *Aquaculture* 89, 233-244.

FAO, 2006. Agricultural Statistics. Disponible en http://www.fao.org/fi/website/FIRetrieveAction.do?dom=collection&xml=global-aquaculture-production.xml&xp_nav=1

Gall, G. A. E., 1990. Basis for evaluating breeding plans. *Aquaculture* 85, 25-142.

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

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

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

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

Gjøen, H. M., Refstie, T., Ulla, O., Gjerde, B., 1997. Genetic correlations between survival of Atlantic salmon in challenge and field tests. *Aquaculture* 158, 277-288.

Guerra, J. L. L., Franke, D. E., Blouin, D. C., 2006. Genetic parameters for calving rates and calf survival for linear, threshold and logistic models in a multibreed beef cattle population. *Journal of Animal Science* 84, 3197-3203.

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

INEGI, 2007, Sistemas Nacionales Estadístico y de Información Geográfica. Disponible en <http://www.inegi.gob.mx/inegi/default.aspx?s=geo&c=&e=25>

Jonasson, J. 1993. Selection experiments in salmon ranching. I. Genetic and environmental sources of variation in survival and growth in freshwater. *Aquaculture* 109, 225-236.

Jonasson, J., Stefansson, S. E., Gudnason, A., Steinarsson, A., 1999. Genetic variation for survival and shell length of cultured red abalone (*Haliotis rufescens*) in Iceland. *Journal of Shellfish Research* 18, 621–625.

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

Keys, S. J., Crocos, P. J., Burridge, C. Y., Comana, G. J., Davisc, G. P., Prestona, N. P., 2004. Comparative growth and survival of inbred and outbred Penaeus (marsupenaeus) japonicus, reared under controlled environment conditions: indications of inbreeding depression. *Aquaculture* 241, 151-168.

Koshio, S., Haley, L. E; Castell, J. D., 1989. The effect of two temperatures and salinities on growth and survival of bilaterally eyestalk ablated and intact juvenile American lobsters Homarus americanus, fed brine shrimp. *Aquaculture* 76, 373-382.

Malecha, S. R., 1983. Crustacean genetics and breeding; and overview. *Aquaculture* 333, 95-413.

Maricultura, 2006, disponible en <http://www.maricultura.com.mx> (información de la empresa).

Martínez, L. R., 1999. Cultivo de Camarones Pendidos. AGT Editor, 1ª edición. México, D. F.

Mena-Herrera, A., Corona-Gutiérrez, C., Linan-Cabello, M., Sumano-López, H., 2006. Effects of Stocking Densities on Growth of the Pacific White Shrimp (Litopenaeus vannamei) in Earthen Ponds. The Israeli Journal of Aquaculture 58, 1-9.

Mesa, H., Safranski, T. J., Cammack, K. M., Weaber, R. L., Lamberson, W. R., 2006. Genetic and Phenotypic relationships of farrowing and weaning survival to birth and placental weights in pigs. Journal of Animal Science 84, 32-40.

Ødegård, J., Olesen, I., Gjerde, B., Klemetsdal, G., 2006. Evaluation of statistical models for genetic analysis of challenge test data on furunculosis resistance in Atlantic salmon (Salmo salar): Prediction of field survival. Aquaculture 259, 116-123.

Perry, G. M. G., Tarte, P., Croisetère, S., Belhumeur, P., Bernatchez, L., 2004. Genetic variance and covariance for 0+ brook charr (Salvelinus fontinalis) weight and survival time of furunculosis (Aeromonas salmonicida) exposure. Aquaculture 235, 263-271.

Preston, N. P., Crocos, P. J., Keys, S. J., Coman, G. J., Koeing, R., 2004. Comparative growth of selected and non-selected Karuma shrimp Penaeus

(Marsupenaeus) japonicus in commercial farm ponds; implications for broodstock production. *Aquaculture* 231, 73-82.

Racotta, I. S., Palacios, E., Hernández-Herrera, R., Bonilla, A., Pérez-Rostro, C. I., Ramírez, J. L., 2004. Criteria for assessing larval and postlarval quality of Pacific white shrimp (Litopenaeus vannamei, Boone, 1931). *Aquaculture* 233, 181-195.

Revista de Biología Tropical, 2007. Disponible en:
http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S003477442005000600018&script=sci_arttext

Rye, M., Lilievik, K. M., Gjerde, B., 1990. Survival in early life of Atlantic salmon and rainbow trout: estimates of heritabilities and genetic correlations. *Aquaculture* 89, 209-216.

Robison, O. W., Luempert, L. G., 1984. Genetic variation in weight and survival of Brook trout (Salvelinus fontinalis). *Aquaculture* 38, 155-170.

Southey, B. R., Rodríguez-Zas., S. L., Keymaster, K. A., 2003. Discrete time survival analysis of lamb mortality in terminal sire composite population, *Journal of Animal Science* 81, 1399-1405.

Spanopoulos-Hernández, M., Martínez-Palacios, C. A., Vanegas-Pérez, R. C., Rosas, C., Ross, L. G., 2005. The combined effects of salinity and temperature on the oxygen consumption of juvenile shrimps Litopenaeus stylirostris (Stimpson, 1874). *Aquaculture* 244, 341-348.

Standal, M., Gjerde, B., 1987. Genetic Variation in Survival of Atlantic Salmon during the Sea-Rearing Period. *Aquaculture* 6, 197-207.

Tang, K. F. J., Durand, S. V., White, B. L., Redman, R. M., Pantoja, C. R., Lightner, D. V., 2000. Postlarvae and juveniles of a selected line of Penaeus stylirostris are resistant to infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus infection. *Aquaculture* 190, 203-210.

van der Waaij, E. H., Bijma, P., Bishop, S. C., van Arendonk, J. A. M., 2000. Modeling selection for production traits under constant infection pressure. *Journal of Animal Science* 78, 2809-2820.

Withler, R. E., Clarke, W. C., Riddell, B. E., Keiberg, H., 1987. Genetic Variation in Freshwater Survival and Growth of Chinook Salmon (Oncorhynchus tshawytscha). *Aquaculture* 64, 85-96.

Wong, J. T. Y., McAndrew, B. J., 1990. Selection of larval freshwater tolerance in Machrobrachium nipponense (de Haan). Aquaculture 88, 151-156.