
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS



"VARIABILIDAD GENÉTICA EN EL CONSUMO DE OXÍGENO DEL CAMARÓN BLANCO
Litopenaeus (Penaeus) vannamei, EN TALLA DE COSECHA (20G)"

TRABAJO DE TITULACION EN LA MODALIDAD DE
TESIS
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA
P R E S E N T A

DÁNAE CABRERA TOLEDO
Las Agujas, Zapopan, Jal., Octubre del 2001



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

COORDINACIÓN DE CARRERA DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

COMITÉ DE TITULACIÓN

**C. DÁNAE CABRERA TOLEDO
P R E S E N T E .**

Manifestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de TESIS con el título **"VARIABILIDAD GENÉTICA EN CONSUMO DE OXÍGENO PARA CAMARÓN BLANCO *Litopenaeus (Penaeus) vannamei* EN TALLA DE COSECHA"**, para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicho trabajo la **DRA. ANA MARÍA IBARRA HUMPHRIES**.

**ATENTAMENTE
"PIENSA Y TRABAJA"**

Las Agujas, Zapopan, Jal., 07 de junio del 2001


**DRA. MÓNICA ELIZABETH RIOJAS LÓPEZ
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**


**M.C. LETICIA HERNÁNDEZ LÓPEZ
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**

c.c.p. DRA. ANA MARÍA IBARRA HUMPHRIES.-DIRECTORA DEL TRABAJO.
c.c.p. Expediente del alumno

MERU/LHL/mam

BIBLIOTECA CENTRAL

C. DRA. MÓNICA ELIZABETH RIOJAS LÓPEZ
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACION
DE LA DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES
DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
P R E S E N T E

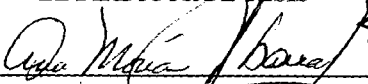
Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó la pasante: DÁNAE CABRERA TOLEDO con el título : “VARIABILIDAD GENÉTICA EN CONSUMO DE OXÍGENO PARA EL CAMARÓN BLANCO *Litopenaeus (Penaeus) vannamei* EN TALLA DE COSECHA”, consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión y en su caso programación de fecha de exámenes de tesis y profesional respectivos.

Sin otro particular, agradecemos de antemano la atención que se sirva brindar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E

Las Agujas, Zapopan, Jal., a 19 de Septiembre del 2001

EL DIRECTOR DE TESIS


Dra. Ana María Ibarra Humphries



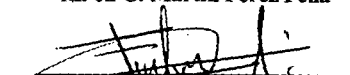
COORDINACIÓN DE LA CARRERA DE
LICENCIADO EN BIOLÓGIA

SINODALES



Dra. Alma Rosa Villalobos Arámbula


M. en C. Martín Pérez Peña


M. en C. Ernesto López Uriarte

**CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DEL
NOROESTE**

(CIBNOR, Institución Federal Sep-Conacyt, La Paz, B.C.S)

Director: Dra. Ana María Ibarra Humphries

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a:

La Dra. Ibarra la oportunidad ofrecida para la realización del presente trabajo, así como sus enseñanzas, apoyo y orientación.

Al Proyecto SIMAC, CLAVE: 0980106078 ("Estimación de los parámetros heredabilidad y correlaciones genéticas para caracteres del crecimiento en un pie de cría de camarón blanco") por la aportación de la beca para la realización de este trabajo y al Programa de Posgrado del CIBNOR para su conclusión.

A la M. en C. Teresa Sicard, por la especial colaboración en el método experimental.

Al esfuerzo técnico aportado por el equipo de Genética Acuícola: Ing. Jose Luis Ramírez, Ing. Susana Ávila, Biol. Gabriel, Ing. Juan Manuel Makliz.

A todos los compañeros (estudiantes, técnicos e investigadores) por su afecto y buenos deseos, en especial al Dr. Carlos I. Pérez y Dra. Fabiola Arcos por su hospitalidad durante un año.

DEDICATORIAS

A mis padres Eduardo y Guadalupe, por apoyarme siempre en lo que he hecho.

A mi novio Pablo, por su paciencia y sincero cariño.

A mis amigos, por estar siempre que se les necesita.

RESUMEN

Los estudios genéticos han tenido gran importancia dentro de la industria acuícola debido a que ofrecen una alternativa que permite el mejoramiento de los cultivos en términos de calidad y cantidad.

Las metas que tienen en común los países involucrados en ésta actividad son: mejorar la tasa de crecimiento y la resistencia a enfermedades.

En éste trabajo se toma al consumo de oxígeno como una característica de importancia económica debido a su cercana relación con el crecimiento de los organismos. Antes de que esta característica pueda ser seleccionada en un pie de cría de camarón, es necesario definir su variabilidad genética, es decir la medida en que está determinada genéticamente (heredabilidad).

Se describe de manera completa el diseño experimental para estimar la heredabilidad de un carácter, el cuál va, desde la formación de familias (apareamientos de un macho y una hembra) hasta el manejo de los datos obtenidos a partir de estas.

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	5
3. JUSTIFICACIÓN.....	7
4. HIPÓTESIS.....	8
5. OBJETIVOS.....	9
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
6.1 Obtención de familias y cultivo larvario.....	10
6.2 Cultivo de juveniles y marcaje de familias.....	10
6.3 Colecta y aclimatación.....	11
6.4 Evaluación de consumo de oxígeno y tasa metabólica.....	11
6.5 Análisis estadístico.....	12
6.5.1 Tasas Metabólicas.....	12
6.5.2 Variabilidad Genética- Heredabilidad.....	13
7. RESULTADOS.....	16
7.1 Tasas Metabólicas.....	16
7.2 Variabilidad Genética-Heredabilidad.....	20
8. DISCUSIÓN.....	24
8.1 Tasas Metabólicas.....	24
8.2 Variabilidad Genética-Heredabilidad.....	25
8.2.1 Peso Húmedo y Peso Seco.....	25
8.2.2 Consumo de oxígeno y tasas metabólicas.....	26
9. CONCLUSIÓN.....	29
10. RECOMENDACIÓN.....	30
11. BIBLIOGRAFÍA.....	31

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 6.1 Contenido de un ANOVA modelo III.....	14
Cuadro 7.1.1 Estadísticos.....	17
Cuadro 7.1.2 Índices de regresión.....	17
Cuadro 7.2.1 Valores de probabilidad (datos normales).....	21
Cuadro 7.2.2 Valores de probabilidad (datos en logaritmos).....	21
Cuadro 7.2.3 Componentes de varianza (datos normales).....	22
Cuadro 7.2.4 Componentes de varianza (datos en logaritmos).....	22
Cuadro 7.2.5 Heredabilidad (datos normales).....	23
Cuadro 7.2.6 Heredabilidad (datos en logaritmos).....	23
Figura 7.1.1 Regresión consumo de oxígeno-peso húmedo.....	18
Figura 7.1.2 Regresión tasa metabólica-peso seco.....	18

Figura 7.1.3 Regresión tasa metabólica-peso
húmedo..... 19

Figura 7.1.4 Regresión peso seco-peso
húmedo..... 19

1. INTRODUCCIÓN

Hace más de diez años la producción mundial de camarón se incrementó por el rápido desarrollo de la acuicultura. Repentinamente el 25% del camarón situado en el comercio mundial era producto de esta (*Lucien-Burn, 1997*).

El rápido crecimiento de la industria camaronera ha traído a su vez fracasos de grandes cultivos por el ataque de infecciones virales y bacterianas. Estos problemas – consecuencia de la introducción de individuos silvestres infectados- han requerido acciones a diferentes niveles en las cuales participa –como una acción a largo plazo- la selección de pies de cría utilizando reproductores cultivados, favoreciendo así una cada vez menor dependencia de abastecimiento de reproductores y postlarvas traídos de poblaciones silvestres para ser utilizados en acuicultura (*Lucien-Burn, 1997; Bédier et al., 1998*).

En este crecimiento, junto con la búsqueda de soluciones a los problemas presentados, han surgido tendencias en cuanto al nivel de producción. Dentro de las principales acciones que determinarán la cercana competitividad económica y viabilidad ecológica se consideran algunos temas de investigación como lo son: domesticación de especies, selección, mejoramiento genético e hibridación (*Jory, 1995*). Se sabe que la domesticación de especies de importancia comercial y la obtención de líneas específicas seleccionadas, pueden beneficiar significativamente a la industria camaronícola, sobre todo si esta selección se concentra en resolver los problemas de adaptabilidad a las condiciones imperantes en los cultivos (*Bédier et al, 1998*).

De esta manera, el objetivo principal en un programa de mejoramiento genético es incrementar tanto la cantidad como la calidad de la producción. Los objetivos particulares varían de un país a otro y de una especie a otra, pero existen dos metas principales que parecen tener una importancia universal: mejorar la tasa de crecimiento y la resistencia a enfermedades (*Gjedrem y Fimland, 1995*).

Relacionadas con el crecimiento, existen características que pueden ser consideradas de importancia económica. Una de las más cercanamente relacionadas es la tasa metabólica. Los animales obtienen energía en gran parte a través de la oxidación de alimento. La cantidad de oxígeno que ellos consumen puede entonces ser utilizada como una medida de energía metabólica, la cual se define como la energía química obtenida a partir de la transformación de los alimentos y utilizada para llevar a cabo las funciones del organismo (*Schmidt-Nielsen, 1997*).

Los estudios eco-fisiológicos, basados en tasas metabólicas medidas en consumo de oxígeno, son importantes para obtener información acerca de como responden los organismos a ciertas condiciones simuladas en laboratorio y que podrían ser las que presente el medio natural, de manera que se encuentre el punto óptimo en el que el metabolismo del organismo funcione eficientemente, reflejándose en su crecimiento.

A la fecha los estudios reportados reflejan que la temperatura es un factor determinante de las tasas metabólicas de los animales. Varios autores han reportado que el consumo de oxígeno es directamente proporcional a la temperatura (*Chen y Kou, 1996; Villarreal et al., 1994; Jiann-Chu; Sen-Huan, 1993*). Un incremento de 10°C incrementa las tasas metabólicas al doble o triple, a menos que el organismo tenga una estrategia adaptativa que contrarreste el efecto de la temperatura (*Armitage y Wall, 1982*).

Otro factor que afecta el consumo de oxígeno es la salinidad. *Chen y Lin (1995)* encontraron que el consumo de oxígeno en juveniles de *Penaeus chinensis* disminuye con el incremento en los niveles de salinidad. Esta influencia es apoyada por los estudios reportados por varios autores (*Rosas et al., 1999; McNamara, 1982; Díaz-Herrera; Buckle-Ramírez, 1993*). En lo que respecta al pH reportan una influencia inversamente proporcional en conjunto con la salinidad. *Martínez et al. (1998)* encuentran una fuerte relación entre estos dos factores en la resistencia a concentraciones bajas de oxígeno disuelto de *Penaeus setiferus*, obteniendo la mayor resistencia con el pH más bajo y la salinidad más alta de los tratamientos utilizados.

Aun más, se conoce que dentro de los factores no ambientales que afectan el consumo de oxígeno, el más significativo es el peso del individuo (*Newell et al., 1976*). El consumo de oxígeno total tiene una relación directa con el peso, sin embargo, el

consumo de oxígeno medido como tasa metabólica (consumo de oxígeno por gramo de tejido en un tiempo determinado) tiene una relación inversa con el peso total del individuo. Esto ha sido reportado para *Penaeus monodon*, *Penaeus californiensis* y *Penaeus vannamei*. (Kurmaly et al., 1989; Villarreal y Ocampo, 1993; Martínez-Palacios et al., 1996).

En crustáceos otro factor importante que afecta el consumo de oxígeno es el estadio de muda. Durante el ciclo de muda, se nota un continuo incremento en el consumo de oxígeno conforme se acerca a la ecdisis, decayendo en la postmuda (Silva y Regnault, 1980; Penkoff y Thurberg, 1982).

Cabe señalar que gran parte de los estudios relacionados con metabolismo se han centrado en la influencia de factores ambientales, obteniendo una variedad de respuestas dependiendo de las condiciones ambientales. Sin embargo, es importante considerar que esta variación también tiene un componente genético, dado que, las características observables en un individuo o su fenotipo (P) -ya sean dimensiones anatómicas o funciones fisiológicas- son el resultado de un componente genético (G) y un componente ambiental (E) ($P = G+E$) (Falconer y Mackay, 1996).

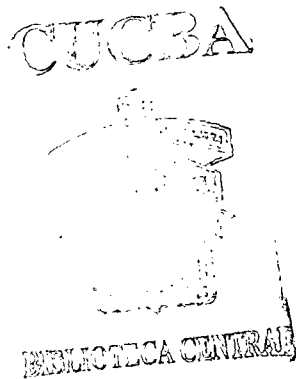
Los caracteres de interés utilizados en la selección dirigida son caracteres cuantitativos, generalmente de importancia económica. La mayoría de estos caracteres se expresan en medidas que se sitúan en una escala continua; dicha escala se presenta así debido a que estos caracteres son resultado de la segregación de muchos genes, es decir son poligénicos (Simm, 1998).

El consumo de oxígeno es una función fisiológica con dos condiciones importantes para la genética cuantitativa (base sobre la cual se fundamentan los métodos de la mejora genética): 1) puede ser medido y 2) presenta una variación continua. Cualquier atributo que varíe continuamente y pueda ser medido, puede en un principio ser estudiado como una característica métrica. Por ejemplo, las dimensiones y proporciones anatómicas, las funciones fisiológicas de todo tipo, así como las cualidades mentales y fisiológicas son caracteres métricos (Falconer y Mackay, 1996).

Debido a la diversidad y continuidad de los genes que participan en la expresión de dichos caracteres, el análisis de los fenotipos expresados (caracteres cuantitativos) solo

es posible mediante métodos biométricos a nivel poblacional, estructurando a la población en grupos genéticos o familias. Así, los caracteres métricos se describen en términos de medias y varianzas (*Jurado, 1987*).

El objetivo de cuantificar la varianza genética en los programas de mejoramiento es dividir las fuentes de la variación fenotípica, es decir, conocer las proporciones de los efectos que participan en el fenotipo (ambiente y genotipo). Debido a que la varianza genética es expresada como una fracción de la variancia fenotípica, esta se considera como un valor de "heredabilidad" – esto es, la proporción de varianza fenotípica que es debida a factores genéticos y por lo tanto es heredable- y varía en un rango de 0.00 a 1.00, y son agrupados como bajos (0.00 a 0.15), intermedio o moderado (0.15 a 0.50), ó alto (0.50 a 1.00) (*Parsons, 1998*).



2. ANTECEDENTES

Hasta la fecha es escasa la información de estudios sobre genética cuantitativa en camarón, a pesar de que el conocimiento de la variación genética en características de importancia económica y otros parámetros genéticos son de primordial importancia para iniciar programas de mejoramiento genético (*Gjedrem y Fimland, 1995*).

Entre estos estudios se encuentra el de *Wyban (1992)*, quien concluye que existe variación genética significativa en la tasa de crecimiento entre 10 familias de *Penaeus vannamei*. *Benzie (1994)* estimó una heredabilidad en la tasa de crecimiento en *Penaeus monodon* de 0.10.

Lester y Lawson (1990) encontraron que la heredabilidad aumenta conforme lo hace el tamaño en larvas (en un rango de 0.02 h^2 a 0.16 h^2) y postlarvas de *P. vannamei* (en un rango de 0.0 h^2 a 0.59 h^2), lo que puede explicarse por los resultados de *Pérez-Rostro et al. (2000)*, quienes demuestran que la heredabilidad en estadios larvarios tempranos de *P. vannamei* están fuertemente afectadas (incrementadas) por efectos maternos, y no reflejan necesariamente la varianza genética, sino varianza ambiental a la que las hembras son sometidas durante el proceso de maduración antes del desove. *Hetzel et al., (1999)* observan respuesta a la selección (cambios en el peso de una generación a otra) y reportan una contribución genética de 27.7% en el peso de *Penaeus japonicus* en talla de cosecha. *Pérez-Rostro et al (sometido)* reportan una heredabilidad de 0.40 en el peso de *Penaeus vannamei* en talla de cosecha.

Con relación al consumo de oxígeno, no se ha reportado heredabilidad en *P. vannamei*. Existen estudios en otros invertebrados (artrópodos), por ejemplo, *Medrano y Gall (1976)* evaluaron la heredabilidad del consumo de oxígeno en *Tribolium sp.*, y reportan valores de heredabilidad de moderados a altos, además de la respuesta a la selección a través de 6 generaciones. En cuanto a los efectos ambientales, reportan que no son significativos. *Zamer et al.,(1999)* reportan una heredabilidad de 0.14 en la tasa de consumo de oxígeno en anémonas.

Álvarez (1998) reporta valores de heredabilidad para consumo de oxígeno en *Penaeus paulensis* en dos estadios de postlarva encontrando que la heredabilidad aumenta de postlarva I (PLI, .278) a postlarva VIII (PL VIII ,.851).

Bouchard et al., (1998) realizó un estudio de consumo de oxígeno en humanos y reporta una contribución genética del 50%. Sin embargo, hace notar, que dicha contribución podría estar "inflada" por un efecto de ambiente familiar compartido.

3. JUSTIFICACIÓN

La importancia de conocer el grado en que el consumo de oxígeno esta determinado genéticamente (heredabilidad) en una población en cautiverio de camarón blanco permitiría seleccionar organismos con menor gasto energético. La asociación del consumo de oxígeno con el peso de los individuos tiene una relación directa con la eficiencia productiva por lo que es importante definir su uso potencial en programas de mejoramiento genético.

4. HIPÓTESIS

H_0 : El consumo de oxígeno, evaluado como tasa metabólica en una población en cautiverio de *Litopenaeus (Penaeus) vannamei*, es una función fisiológica con un valor de heredabilidad significativo.

5. OBJETIVOS

5.1 General

Estimar la heredabilidad del carácter 'consumo de oxígeno' en una población en cautiverio de *Litopenaeus (Penaeus) vannamei*.

5.2 Específicos

1. Evaluar el consumo de oxígeno en 2-4 individuos provenientes de cada una de 42 familias de hermanos camales.
2. Calcular la tasa metabólica por individuo
3. Estimar la heredabilidad del consumo de oxígeno y de la tasa metabólica.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Obtención de Familias y cultivo larvario

Se trabajó con las familias obtenidas por *Pérez-Rostro e Ibarra (sometido)*, que consistieron de desoves de hermanos completos (Ejemplo: macho1 x hembra 1= familia 1) obtenidos en un mismo día. Todas las familias fueron mantenidas individualmente.

Las larvas se mantuvieron en tanques de 100 litros, hasta alcanzar el estadio de PL 23. La alimentación de las larvas consistió de una dieta de microalga (*Chaetoceros calcitrans*, *Thalassiosira fluviatilis* y *Tetraselmis suecica*) desde nauplio V hasta zoea III (*Ramírez & Ibarra, 1998*), agregando *Artemia* sp. de zoea III a PL15.

La cantidad de microalga y la proporción de *Artemia* sp. agregada se ajustó diariamente por cada estadio larvario (*Alfonso y Alano-Coelho, 1997*).

La densidad del stock se ajustó –reduciendo a 30 larvas por litro- cuando las larvas llegaron a PL1. La alimentación de PL1 a PL7 consistió de *Artemia* sp. en altas concentraciones para las postlarvas de mayor edad (50-100 *Artemia* por PL). A partir de PL8, se les suministró alimento seco peletizado (40% de proteína) "ad libitum".

La temperatura se mantuvo a $28 \pm 1^{\circ}\text{C}$ con calentadores sumergibles en cada tanque. Se realizaron recambios diarios al 100% de PL1 a PL23.

6.2 Cultivo de juveniles y marcaje de familias

Cuando los organismos alcanzaron los 23 días de edad se trasladaron las familias a tanques exteriores colocando a cada una en diferentes tanques (1.0 x 1.2 m). Se mantuvieron ahí con aireación constante y recambios diarios de 300%. Se reajustaron densidades a las 12 semanas de crecimiento. La alimentación consistió de alimento

seco peletizado colocado en alimentadores 3 veces por día (8:00, 15:00 y 20:00 h) como indicó la demanda (Pérez-Rostro e Ibarra, sometido).

A las 17 semanas de crecimiento, cuando los individuos pesaban de 1 a 3 g, se marcaron con inyecciones de elastómero de color. Las marcas se realizaron con colores y patrones de marcaje diferentes aplicados a lo largo del abdomen ó cola. Cada patrón identificó a un número de familia, y todos los individuos dentro de esa familia tuvieron la misma marca (Pérez-Rostro e Ibarra, 2001).

Los organismos marcados de las diferentes familias se mezclaron y transfirieron a un estanque rectangular de 1000 m² cubierto por liner plástico hasta alcanzar la talla de cosecha. La alimentación consistió de alimento encontrado en el ambiente natural, y se suplemento con una dieta comercial (PIASA, con 40% de proteína) 4 veces al día.

6.3 Colecta y aclimatación

Cuando la población alcanzó una talla aproximada de 20 g, se tomaron al azar de 2 a más hembras y de 2 a más machos por familia, (tratando de obtener un mínimo de 30 familias) los cuales fueron transferidos a tanques interiores en el laboratorio de maduración y colocados en una piscina rectangular de 12.5 m², con un volumen de 5 toneladas métricas. Los organismos se mantuvieron en esta piscina durante una semana -con el fin de aumentar gradualmente la temperatura a las condiciones experimentales- hasta el inicio de las evaluaciones, con un recambio diario de agua de 100%, a 26°C, y salinidad de 37 ppm.

6.4 Evaluación de consumo de oxígeno y tasa metabólica

Se tomaron bloques de 30 individuos en periodo de inter-muda siguiendo el criterio de Robertson *et al*, (1987) para la caracterización de periodos de muda en camarón. Se sometieron a ayuno durante 24 h a 28°C y 38 ppm en agua marina filtrada, con filtros de 1µ, y pasada por luz ultravioleta (sistema de filtración del agua marina en el laboratorio de Genética Acuícola del CIBNOR).

Para las evaluaciones, los organismos fueron colocados en frascos ámbar de boca ancha (1 en cada frasco de 1L de capacidad aprox.) previamente calibrados y

marcados. Se mantuvieron a los organismos en aclimatación por dos horas dentro de los frascos llenos con agua marina (con el sistema de filtración antes mencionado) a 28°C y 38 ppm, aireados con difusores e introducidos en un baño maría para mantener la temperatura constante.

Transcurrido el tiempo de aclimatación se retiraron los difusores de aire y el agua desplazada por estos se reemplazó con agua en las mismas condiciones. Posteriormente se midió el oxígeno disuelto inicial con un oxímetro (VWR, modelo 8500, con un electrodo de celda galvanizada que no consume oxígeno). Después de 30 min. de incubación se tomó la medida de oxígeno disuelto final. La diferencia entre la medida de oxígeno disuelto final y la inicial se tomó como el consumo de oxígeno de ese organismo en un tiempo dado. Terminada la evaluación se tomaron los datos del individuo (número de frasco, familia, individuo, sexo, peso húmedo y volumen desplazado). Se obtuvo el peso seco de cada individuo secándolos en una estufa a 65°C durante 4 días.

Con la siguiente ecuación se estimó la tasa a partir del consumo y el peso de cada individuo obteniendo dos tasas, la tasa por peso húmedo, y la tasa por peso seco:

Tasa = ml O₂ / Peso en gramos / hora

6.5 Análisis Estadístico

6.5.1 Tasas metabólicas

Para corroborar que los datos obtenidos de tasa metabólica se encuentran dentro de los fundamentos fisiológicos, se realizaron análisis de regresión lineal simple en donde se correlaciona la tasa metabólica con el peso.

La relación tasa-peso, está dada por la siguiente ecuación (*Schmidt-Nielsen 1997*):

$$V_{O_2} / P_c = a P_c^b$$

Esta ecuación se despeja a logaritmos, con el fin de obtener 'a' y 'b' en la regresión lineal, $\log V_{O_2} / P_c = \log a + b \log P_c$ ($y = a + b x$).

En donde,

$V_{O_2} / P_c = y$, es el consumo de oxígeno por gramo (O₂mgL/g/h=tasa metabólica).

a, es el intercepto de **y**

b, es la pendiente, que expresa la dependencia del consumo sobre el peso.

Pc (x), es peso corporal.

6.5.2 Variabilidad genética - Heredabilidad

Se llevó a cabo un análisis de varianza, utilizando un modelo mixto para la evaluación de la variabilidad entre familias para cada una de las siguientes variables: peso húmedo, peso seco, consumo, tasa con peso húmedo y tasa con peso seco.

El modelo mixto toma en cuenta la posible existencia de diferencias entre sexos para estos caracteres, y su uso específico en este estudio se deriva de lo encontrado por *Pérez-Rostro e Ibarra (sometido)* para esta población en talla de cosecha: las hembras y los machos difieren en su peso.

Modelo Mixto:

$$Y_{ijk} = \mu + \text{Familia}_i + \text{Sexo}_j + \text{Familia}_i * \text{Sexo}_j + e_{ijk}$$

En donde:

Y_{ijk} = es la observación del individuo (consumo, peso o tasa) 'k', del sexo 'j', dentro de la familia 'i'.

μ = es la media común

Familia_i = representa al factor aleatorio 'familia', con 'i' = 1 ... 42

Sexo_j = representa al factor fijo 'sexo', con 'j' = 1 y 2 (machos y hembras)

$\text{Familia}_i * \text{Sexo}_j$ = representa la interacción, aleatoria, entre familias y sexos.

e_{ijk} = representa al error producido por el medio ambiente no controlable

Para la estimación de la heredabilidad de cada carácter se siguieron los métodos tradicionales (*Falconer y Mackay, 1996*). Particularmente el método de *Lynch y Walsh*

(1998) para la heredabilidad estimada a partir de componentes de varianza obtenidas del modelo mixto.

En resumen, el procedimiento involucra la obtención de la composición esperada de los cuadrados medios, o los cuadrados medios esperados (EMS) correspondientes a la varianza entre familias, la varianza de interacción entre sexos y familias y a la varianza del error, utilizando el programa de cómputo estadístico SAS (SAS Systems).

Estos cuadrados medios esperados fueron igualados a los cuadrados medios observados, despejando posteriormente la varianza de interés principal, la varianza genética, representada por la varianza entre familias. En el cuadro 6.1 se ejemplifica el proceso.

Cuadro 6.1 Contenido de un ANOVA, modelo III: cuadrados medios observados y su composición esperada. n = número de familias, k = número de progenies por familia, N_E = número de efectos (tomando "sexo" como un efecto fijo N_E=2)

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados Medios Obs.	Composición de los cuadrados medios ó cuadrados medios esperados
Entre Fam	n - 1	MS _F	= $\sigma_w^2 + k\sigma^2_I + kN_E \sigma^2_G$
De Interacción	(N _E -1)(n-1)	MS _I	= $\sigma_w^2 + k\sigma^2_I$
Dentro Fam	n(k-1)	MS _w	= σ_w^2

Una vez obtenida la varianza genética (σ^2_G), se estimó la varianza total (σ^2_T) como la suma de las tres varianzas ($\sigma^2_G + \sigma^2_I + \sigma^2_w$).

Con esto se estimó la correlación observada entre hermanos completos para cada carácter evaluado como:

$$t = [(\sigma^2_G + \sigma^2_I) / (\sigma^2_G + \sigma^2_I + \sigma^2_w)]$$

Para la estimación de la heredabilidad se consideró el tipo de relación entre los individuos de donde se obtuvo la varianza genética. En el caso de hermanos

completos, la covarianza esperada en varianza aditiva entre hermanos completos es por definición de $a = 1/2$. La estimación de la heredabilidad está dada entonces por la siguiente ecuación:

$$h^2 = t / a$$

Sustituyendo el valor de t obtenido arriba en esta ecuación, tenemos:

$$h^2 = [\sigma^2_e + \sigma^2_I] / (\sigma^2_e + \sigma^2_I + \sigma^2_w) / a$$

Y, sustituyendo el valor correspondiente de " a ", tenemos el estimador de la heredabilidad como:

$$h^2 = 2 (\sigma^2_e + \sigma^2_I) / \sigma^2_e + \sigma^2_I + \sigma^2_w$$

7. RESULTADOS

7.1 Tasas metabólicas

En el cuadro 7.1.1 se muestran las medias y desviaciones estándar de las medidas obtenidas para pesos, consumo de oxígeno y tasas metabólicas de los organismos ($N=142$). Los coeficientes de regresión y pendientes estimadas para consumo de oxígeno y tasa metabólica con pesos (húmedo y seco) se indican en el cuadro 7.1.2. La tasa metabólica para camarones de un peso húmedo promedio de 19.6 g fue de 0.17 mgL/g/h, mientras que la tasa metabólica estimada a partir de su peso seco (5.11g) fue de 0.65 mgL/g/h.

La regresión mostrada en la FIGURA 7.1.1 muestra la correlación positiva entre consumo de oxígeno (V_{O_2}) y peso húmedo (PH), con un coeficiente de correlación significativo ($p<0.05$).

Las FIGURAS 7.1.2 y 7.1.3 muestran la regresión entre tasa metabólica y peso en logaritmos. La correlación es negativa y significativa ($p<0.05$).

La FIGURA 7.1.4 muestra la correlación entre peso seco (PS) y peso húmedo (PH) con un alto coeficiente de correlación (0.91) también positivo y altamente significativo.

Cuadro 7.1.1 Estadísticos del consumo (Vo_2), peso húmedo(PH), peso seco (PS), tasa con peso húmedo (TH) y tasa con peso seco (TS). N = 142

Estadístico	Vo_2 (ml/g/10)	PH (g)	PS (g)	TH (ml/g/10)	TS (ml/g/10)
Media	3.33	19.60	5.11	0.17	0.65
Desv. Estandar	0.76	2.64	0.74	0.03	0.14

Cuadro 7.1.2. Índices de regresión: consumo(Vo_2)-peso húmedo(PH), peso húmedo(PH)-peso seco (PS), tasa con peso húmedo, tasa con peso seco.

	Vo_2/PH	PH/PS	TH/PH	TS/PS
Coef. Correlac	0.35	0.91	-0.25	-0.30
Intercept = "a"	1.351	0.0702	0.564	0.119
Pendiente = "b"	0.1012	0.2575	-0.409	-0.442

BIBLIOTECA CENTRAL

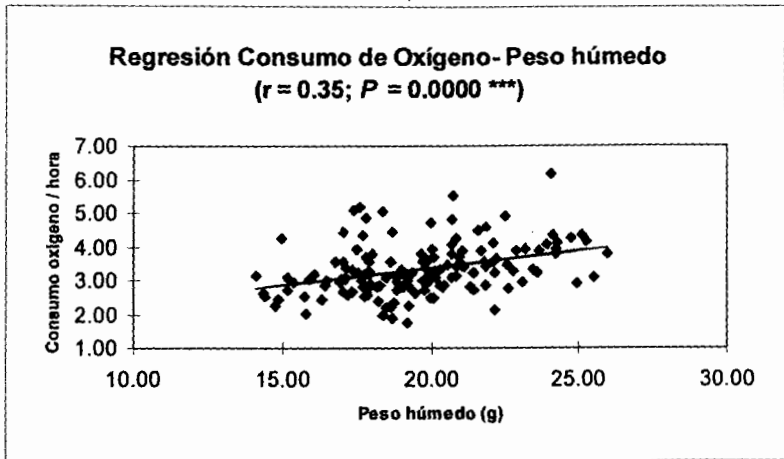


Figura 7.1.1. Regresión de consumo de O_2 sobre peso húmedo.

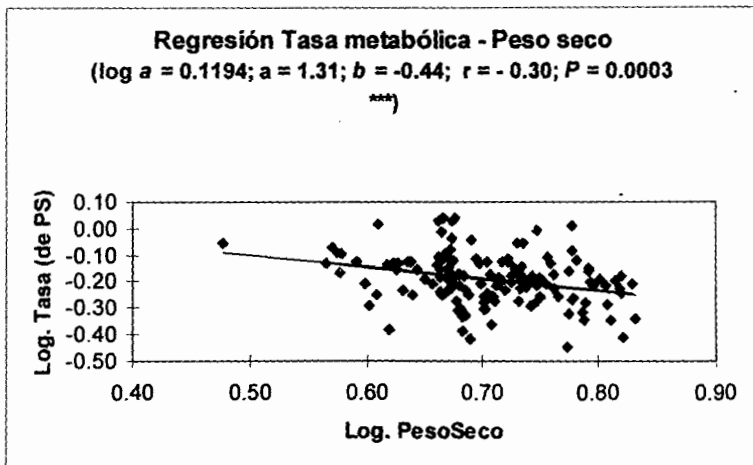


Figura 7.1.2. Regresión de tasa metabólica (estimada con peso seco) sobre peso seco

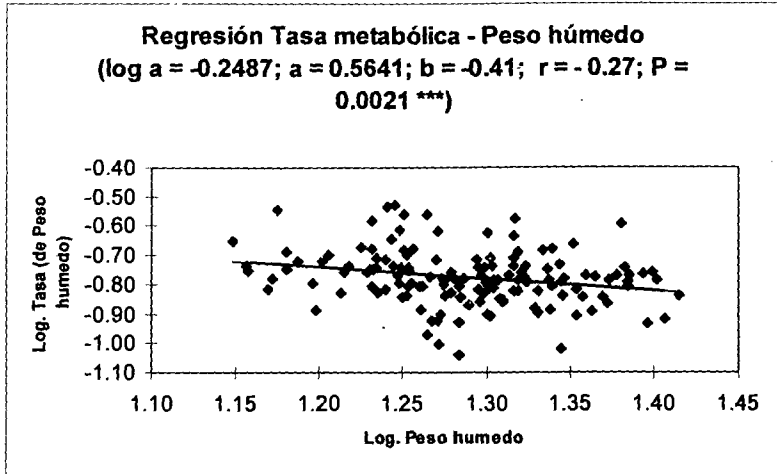


Figura 7.1.3. Regresión de tasa (estimada con peso húmedo) sobre peso húmedo.

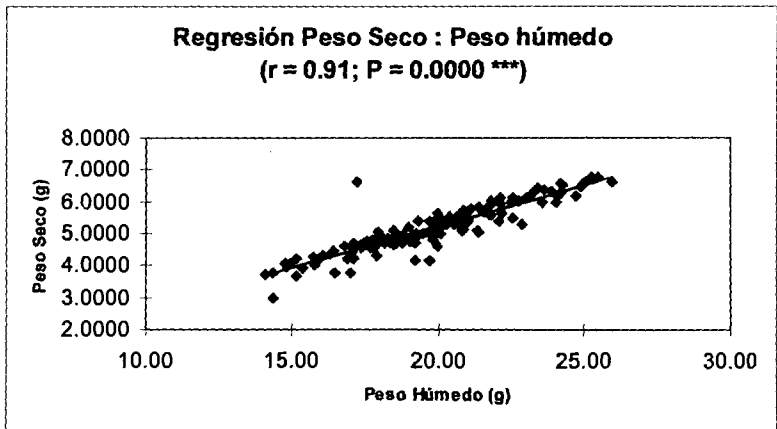


Figura 7.1.4. Regresión de peso seco sobre peso húmedo.

7.2 Variabilidad genética – Heredabilidad

En el cuadro 7.2.1 se muestran los resultados del análisis de varianza utilizando el modelo mixto ($Y_{ijk} = \mu + Familia_i + Sexo_j + Familia * Sexo_{ij} + e_{ijk}$). Se observó una varianza significativa de los pesos húmedos entre familias, pero no se observó varianza entre familias para ninguno de los otros caracteres evaluados (peso seco, consumo de oxígeno y tasa metabólica). El sexo de los individuos fue un factor que influyó en el peso húmedo y seco, así como el consumo de oxígeno. Por otro lado, no hubo efecto de sexo para tasas metabólicas.

Debido a los resultados observados con las variables evaluadas, se procedió a transformar los datos a logaritmos (base 10) con el fin de determinar la significancia de variabilidad.

En el cuadro 7.2.2, se muestra el análisis con los datos convertidos en logaritmos donde se observa el mismo patrón de no significancia entre familias.

El cuadro 7.2.3 muestra los componentes de varianza obtenidos a partir de los cuadrados medios del análisis de varianza utilizando el programa de cómputo SAS (SAS system). La varianza entre familias corresponde a la varianza genética, la varianza "familia x sexo" se refiere a la varianza de interacción obtenida de la asociación entre sexos y las familias, la varianza entre individuos de cada familia está indicada como la varianza del error debido a factores no genéticos.

Como lo indica el cuadro, existe varianza genética (entre familias) en el peso húmedo y peso seco. Sin embargo en consumo y tasas metabólicas la varianza genética es nula. No se encontró varianza de interacción (familia x sexo) en ninguna característica. El mismo cuadro indica que la varianza debido a factores no genéticos (varianza del error) corresponde a más del 50% para peso húmedo y peso seco y en un 100% para consumo de oxígeno y tasa metabólica.

El cuadro 7.2.4 expone los componentes de varianza con los datos transformados en logaritmos. Se muestra un ligero cambio en la varianza entre familias para peso seco y consumo.

En el cuadro 7.2.5 se exponen los resultados de las heredabilidades estimadas a partir de los componentes de varianza obtenidos en el análisis con datos no transformados y en el cuadro 7.2.6, con datos transformados.

Cuadro 7.2.1. Valores de probabilidad (P-value) de los resultados de los análisis de varianza (modelo mixto) con datos originales, no transformados. (PH=Peso Humedo, PS=Peso Seco, Vo₂=consumo de O₂, TH=tasa con peso húmedo, TS=tasa con peso seco). ⁽¹⁾ Indica los factores que se consideraron como aleatorios, y ⁽²⁾ Indica el factor considerado como fijo.

* indica significancia al nivel preestablecido de $P < 0.05$.

Factores de varianza	PH	PS	Vo ₂	TH	TS
Familia ⁽¹⁾	0.028*	0.264	0.466	0.274	0.368
Sexo ⁽²⁾	0.00*	0.001*	0.041 *	0.762	0.777
Familia x Sexo ⁽¹⁾	0.335	0.331	0.826	0.920	0.898

Cuadro 7.2.2. Valores de probabilidad (P-value) de los resultados de los análisis de varianza (modelo mixto) con datos transformados a logaritmos (base 10). ⁽¹⁾ Indica los factores que se consideraron como aleatorios, y ⁽²⁾ Indica el factor considerado como fijo. * Indica significancia al nivel preestablecido de $P < 0.05$.

Factores de varianza	LogPH	LogPS	LogVo ₂	LogTH	LogTS
Familia ⁽¹⁾	0.027 *	0.251	0.326	0.247	0.327
Sexo ⁽²⁾	0.000 *	0.002*	0.045*	0.865	0.870
Familia x Sexo ⁽¹⁾	0.362	0.359	0.843	0.901	0.882

Cuadro 7.2.3 Componentes de varianza estimados para los factores aleatorios y su contribución relativa a la variación total (datos no transformados). PH=Peso Húmedo, PS=Peso Seco, Vo_2 (consumo de O_2 , TH= tasa con peso húmedo, TS=tasa con peso seco.

	PH	PS	Vo_2	TH	TS
Varianza entre familias	1.55 (27%)	0.06 (12%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
Varianza Familia x Sexo	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
Varianza error	4.24 (73%)	0.42 (88%)	0.57 (100%)	.0015 (100%)	.021 (100%)
Varianza Total	5.80	0.48	0.57	0.0015	0.021

Cuadro 7.2.4 Componentes de varianza estimados para los factores aleatorios y su contribución (porcentaje) relativa a la variación total en parentesis (datos transformados a logaritmos base 10). PH=Peso Húmedo, PS=Peso Seco, Vo_2 (consumo de O_2 , TH= tasa con peso húmedo, TS=tasa con peso seco.

	PH	PS	Vo_2	TH	TS
Varianza entre familias	0.0008 (27%)	0.0005 (14%)	0.0002 (2%)	0.000 (0%)	0.000 (0%)
Varianza Familia x Sexo	0.000 (0%)	0.0000 (0%)	0.0000 (0%)	0.000 (0%)	0.000 (0%)
Varianza error	0.0021 (73%)	0.0032 (86%)	0.0092 (98%)	0.008 (100%)	0.0090 (100%)
Varianza Total	0.0029	0.0037	0.0094	0.008	0.0090

Cuadro 7.2.5 Heredabilidades(h^2) y errores estandar (SE) con datos normales. PH: peso húmedo, PS: peso seco, Vo_2 : consumo de oxígeno, TH: tasa metabólica con peso húmedo, TS: tasa metabólica con peso seco

	PH	PS	Vo_2	TH	TS
h^2	0.53	0.24	0	0	0
SE	0.18	0.17	0	0	0

Cuadro 7.2.6 Heredabilidades(h^2) y errores estandar (SE) con datos transformados a logaritmos. PH: peso húmedo, PS: peso seco, Vo_2 : consumo de oxígeno, TH: tasa metabólica con peso húmedo, TS: tasa metabólica con peso seco

	PH	PS	Vo_2	TH	TS
h^2	0.52	0.24	0.03	0	0
SE	0.18	0.17	0.16	0	0

8. DISCUSIÓN

8.1 Tasas metabólicas

Las regresiones entre consumo y tasas metabólicas con los pesos, mostraron coeficientes de correlación significativos ($p < 0.05$). Esto confirma la ya conocida dependencia positiva del consumo de O_2 sobre el peso de los organismos y la dependencia negativa de la tasa metabólica sobre el peso (*Schmidt-Nielsen 1997*).

El consumo de O_2 suele expresarse generalmente en unidades de peso y tiempo (mgL/g/h) con el fin de obtener un cálculo absoluto de la tasa metabólica -también llamada tasa de respiración o tasa de consumo de oxígeno- (*Martínez-Palacios et al., 1996, Kurmaly et al., 1989, Schmidt-Nielsen, 1997, Medrano y Gall, 1976*).

Las correlaciones entre tasa metabólica y peso de los individuos obtenidas en éste trabajo fueron, como era de esperarse negativas. Esta correlación se plantea de manera general en la fisiología animal. *Schmidt-Nielsen (1997)* muestra una escala en mamíferos desde la musaraña (0.0048 kg) hasta el elefante (3833 kg) en donde expone el decremento en el consumo de oxígeno por gramo (tasa metabólica) conforme aumenta el peso total del individuo.

La regresión entre éstas dos variables representa -de manera general- una expresión cuantitativa de la magnitud de dicho decremento (*Schmidt-Nielsen, 1997*).

La concordancia de las pendientes de regresión obtenidas en éste trabajo y la obtenida por otros autores demuestra la relativa normalidad de las tasas metabólicas expuestas por los individuos utilizados en este experimento. Las pendientes obtenidas en este estudio, (-.409 para tasa sobre peso húmedo y -0.442 para tasa sobre peso seco) se ajustan a lo observado en crustáceos. *Bridges y Brand (1980)* muestran una comparación entre 16 especies de crustáceos y van desde -0.12 hasta -0.51 en tasas con peso húmedo. Específicamente para camarón blanco, *Martínez-Palacios et al (1996)*

reportan una pendiente de -0.417 en tasas con peso húmedo, muy similar a la encontrada en éste trabajo (-0.409). *Crear y Froteath (2000)* también reportan una pendiente muy parecida de -0.405 en tasas con peso húmedo de *Jasus edwardsii* (langosta de roca).

La relación negativa -reflejada en el presente estudio- de la tasa metabólica con el peso de los individuos se confirma aún más al compararlas con las tasas metabólicas obtenidas por *Monge (en proceso)* en la misma población de camarón blanco con tallas menores. Para el estadio juvenil (peso húmedo de 2.2 g; peso seco de 0.54 g) las tasas metabólicas fueron mayores (0.29 mgL/g/h y 1.2 mgL/g/h , respectivamente) que las reportadas en este estudio para estadio pre-adulto o talla de cosecha (0.17 mgL/g/h en peso húmedo y 0.65 mgL/g/h en peso seco).

Por otro lado, el alto índice en el coeficiente de correlación entre peso seco y peso húmedo demuestra la veracidad de las medidas obtenidas de peso seco.

El peso seco permite llegar a conclusiones más precisas ya que se obtiene el peso real del tejido, descartando diferencias por retención variable de agua.

8.2 Variabilidad genética – Heredabilidad

8.2.1 Peso húmedo y peso seco

Según la escala de *Parsons (1998)*, la heredabilidad encontrada en éste estudio ($0.53 \pm .18$) para peso húmedo se sitúa en el rango de valores altos de heredabilidad (0.50 a 1.00). Por otro lado si consideramos el error estándar, podemos inferir que ésta estimación de h^2 de peso no es muy precisa, posiblemente debido al bajo número de individuos utilizado por familia para su estimación. *Carlos Pérez-Rostro y Ana María Ibarra (comunicación personal)* calcularon una heredabilidad de 0.40 en esta misma población las cuáles fueron estimadas cuando los organismos tenían una media de 14 g, pero utilizando 3 veces más el número de individuos por familia.

En cuanto a la h^2 del peso seco, esta disminuye, lo que implica que la variación observada en peso húmedo se debe en su mayor parte al contenido de agua de los organismos.

Esto es, las familias difieren entre sí en su contenido de agua, pero esta diferencia es menor tomando en cuenta sólo el contenido total de tejidos y exoesqueleto. Este fenómeno no reportado previamente tiene implicaciones importantes en programas de mejoramiento genético, ya que es posible que al seleccionar por peso húmedo se obtenga una respuesta correlacionada en contenido de agua. Debido al bajo número de individuos utilizados en este estudio, es importante reevaluar esta observación antes de llegar a conclusiones definitivas.

8.2.2 Consumo de oxígeno y tasas metabólicas

La variabilidad del consumo de oxígeno no fue significativa entre las familias evaluadas, sin embargo, sí lo fue entre sexos. Esto es debido principalmente a que existe una correlación significativa entre el consumo de oxígeno y el peso de los individuos; las hembras son más pesadas que los machos y por lo tanto tienen un consumo mayor. Por otro lado, la no interacción entre sexos y familias indica que tanto machos como hembras de una misma familia presentan alto o bajo consumo. Esto es, el consumo no varía significativamente cuando se toma en cuenta la variabilidad entre machos o entre hembras de una familia a otra, indicado por la no significancia de la interacción entre sexos y familias.

La diferencia en consumos entre machos y hembras se rectifica cuando se toma en cuenta unidades absolutas de peso y tiempo (tasas metabólicas), de manera que al obtener los componentes de varianza para las tasas metabólicas el factor sexo ya no resulta significativo.

Por otro lado cuando se desglosaron los diversos componentes de varianza obtenidos para consumo de O_2 y tasas metabólicas, se notó un porcentaje nulo en lo que respecta al componente genético (varianza entre familias) resultando esto en que los valores estimados de heredabilidad fueron de cero.

Estos resultados no concuerdan con lo que se ha reportado en otros estudios sobre la variabilidad genética en consumo de oxígeno. En otras especies de artrópodos se ha observado que el consumo de oxígeno presenta variabilidad genética y manifiesta una respuesta directa a la selección, es decir, se logran cambios de una generación a otra. Por ejemplo *Medrano y Gall (1976)* observan que uno de los cambios más significativos fue una triple reducción en la tasa de consumo de oxígeno por unidad de peso –al

seleccionar individuos con una tasa metabólica reducida- sobre varias líneas de *Tribolium* sp y calculan una heredabilidad de 0.44 para el consumo de oxígeno de dicha población.

En lo que respecta a crustáceos peneidos, dentro de los pocos estudios realizados, se encuentra el de *Álvarez (1998)* quien obtiene heredabilidades de 0.278 para PL1 y de 0.851 para PL8 en *Penaeus paulensis*.

Monge (en proceso) estimó heredabilidades de consumo y tasas metabólicas en esta misma población pero con una talla de $\pm 3g$, encontrando heredabilidades mayores de cero.

Los resultados de heredabilidad en este estudio se atribuyen a lo siguiente: la variabilidad genética fue "ocultada" por la influencia de factores intrínsecos y experimentales. Estos factores posiblemente aumentaron la variabilidad entre individuos de una misma familia (variabilidad del error o ambiental) y de esta manera la posible variabilidad entre familias (variabilidad genética) no se reflejó en los resultados.

Los factores que posiblemente influenciaron en estas evaluaciones son dos: 1) alta variación en el consumo debido a inicio de madurez sexual en algunos organismos, y 2) variación aleatoria en la evaluación del consumo de O_2 debido a falta de precisión del oxímetro.

En relación al primer factor, se desconocía el hecho de que la edad de los organismos evaluados se acercó a la etapa reproductiva. Se toma en cuenta la posible existencia de variabilidad en el consumo de oxígeno debido a las diferentes fases de gametogénesis en que se encontraban los organismos. Evidencia de este posible efecto existe, ya que, un estudio paralelo en organismos de esta misma población muestra que las hembras se encontraban en diferentes etapas pre-vitelogénicas (inicio de formación de ovocitos). Aún mas, existe la sospecha de que -debido al aumento de temperatura para la aclimatación experimental el cual fue de $6^{\circ}C$ en el transcurso de una semana y $2^{\circ}C$ más 24 h. antes del experimento- los organismos hayan iniciado la etapa de vitelogénesis (acumulación de nutrientes en el huevo) (*Patricia Ceballos Vázquez, comunicación personal*). Se sabe que, en crustáceos, el desarrollo de células germinales es un proceso que -además de incrementar la actividad mitótica y crecimiento celular- demanda la síntesis de proteínas e incrementa la tasa de

incorporación de enzimas. Ambos son procesos involucrados con la regulación de reacciones metabólicas en las células (*Adiyodi, 1988., Randall et al., 1997*).

Así, el desarrollo de células germinales hace variar el consumo de oxígeno en los organismos, ya que, existe una demanda adicional requerida por los procesos metabólicos de las células involucradas en la formación de gametos. Ésta variación se ha observado en moluscos. *McDonald et al., 1986* reportan que existe una correlación positiva entre el consumo de oxígeno y la actividad gametogénica –ambas en función de la temperatura- en *Placopecten magellanicus*. Estos autores reportan diferencias estadísticamente significativas en el consumo de oxígeno en temporadas con poca actividad vs. alta actividad gametogénica. Por otro lado *Scholnick (1995)* observa que el consumo de oxígeno elevado puede estar relacionado con incrementos en la tasa de crecimiento y fecundidad debido a que estas características son altamente sensibles a cambios de temperatura en el camarón renacuajo *Triops longicaudatus*. En copepodos se ha observado que el tamaño de las gónadas y la tasa de respiración incrementan en conjunto con el gasto lipídico (*Arashkevich y Drits, 1997*).

Este fenómeno también ha sido observado en humanos. *Malina et al. (1997)* realizaron un estudio en donde observan que existe una relación entre la velocidad del consumo de oxígeno y la velocidad de madurez sexual. Reportan que los individuos con una madurez temprana y promedio, tienden a consumir más oxígeno que aquellos con una madurez tardía en el lapso de 11 a 14 años de edad. De esta manera la gametogénesis es otro factor intrínseco que aumenta la variabilidad dentro de las familias y por lo tanto oculta la variabilidad entre las familias, es decir, la variabilidad genética.

En cuanto al segundo factor, es importante señalar que, no se descartan posibles errores en el protocolo experimental. Estos son factores ambientales que –al igual que los factores intrínsecos- ocultan la variabilidad genética. La precisión del oxímetro es importante en estudios de este tipo, ya que variaciones aleatorias en el oxímetro resultan en un incremento en la variación del error o ambiental.

9. CONCLUSIÓN

No se observó variabilidad genética para el consumo de oxígeno evaluado en la población estudiada de *Litopenaeus vannamei* en talla de cosecha.

El componente no genético fue incrementado por el efecto de reproducción y el efecto experimental encubriendo así la posible variabilidad genética existente en la población.

Se concluye que el consumo de oxígeno en la presente población con una talla de cosecha, no es una característica que deba ser seleccionada para formar un pie de cría con mayor eficiencia metabólica debido a que, no hay una garantía de que -al seleccionar determinados individuos con una aparente eficiencia metabólica- la progenie demuestre una respuesta relacionada al crecimiento, sino que posiblemente la selección se estaría llevando a cabo en organismos con un consumo de oxígeno influenciado por la reproducción.

10. RECOMENDACIÓN

Se debe eliminar hasta donde es posible, las variantes externas que no son debidas al efecto genético en los individuos. En el presente estudio se eliminaron variantes ambientales entre los individuos, mezclándolos –sin perder la identidad de cada una de las familias, gracias al marcaje de los individuos- y manteniéndolos en un medio ambiente común. También se trataron de anular factores intrínsecos como por ejemplo el ciclo de muda tomándose individuos que se encontraran en una misma fase de intermuda en donde se tiene un consumo de oxígeno estable. Sin embargo -debido a la influencia que tiene la actividad gametogénica en el consumo de oxígeno- es conveniente realizar éste tipo de estudios en tallas menores con el fin de evitar la variación en el aspecto reproductivo de los individuos.

11. BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOTECA CENTRAL

- Adiyodi, K.G., Anilkumar, G. En: Adiyodi, K.G., Adiyodi, R.G., 1988. Chapter: Arthropoda- CRUSTACEA. Reproductive Biology of Invertebrates. Vol III Accessory Sex Glands. WILEY. 261-318 PP.
- Alfonso, E., Alano-Coelho, M., 1997. In: (Manual) Producción de postlarvas de camarones marinos, II Curso Internacional, Florianópolis, Brasil. Laboratorio de camarones marinos, Departamento de Acuicultura, Centro de Ciencias Agrarias. Universidad Federal De Santa Catarina Brasil. Pp. 132-152.
- Álvarez, B, G., 1998. Estimativas da variabilidade genética do consumo de oxígeno, excrecao de N-amoniacal, e caracteres morfológicos em pos-larvas de *Penaeus paulensis*. Florianopolis, Brasil. Tesis de maestría en proceso.
- Arashkevich, E.G.; Drits, A.V., 1997. Biochemical composition, respiration rate and gonad development in late-stage copepodites of *Calanoides carinatus* from the Benguela upwelling region. Abstract. *Okeanologiya*. 37(4): 571-577 pp.
- Benzie, 1994. En: Gjedrem, T. & E. Fimland. 1995. Potential benefits from high health and genetically improved shrimps stocks. In: Browdy, C. L. & J. S. Hopkings (eds), Swimming trough troubled water. En: Proc. of the Special Session on Shrimp Farming. The World Aquaculture Society. Pp. 60-65.
- Bédier, E., Cochard, J.C., Le Moullac, G., Patrois, J., AQUACOP. 1998. Selective breeding and pathology in penaeid shrimp culture: the genetic approach to pathogen resistance. *World Aquaculture* 29 (2): 46-51.
- Bouchard, C.D., Warwick, E., Rice, T., 1998. Familial resemblance for XVO_2max in the sedentary state: the HERITAGE family study. *Medicine and Science in Sports and Exercise*. 30: 252-258 pp.
- Bridges, C. R., Brand, A.R., 1980. Oxygen Consumption and Oxygen-Independence in Marine Crustaceans. *Mar. Ecol.Prog. Ser.* 2: 133-141.

- Chen, J and Kou T., 1996. Effects of temperature on oxygen consumption and nitrogenous excretion of juvenile *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture* 145: 295-303.
- Chen, J and Lin Ch., 1995. Responses of oxygen consumption, Ammonia-N excretion and Urea-N excretion of *Penaeus chinensis* exposed to ambient ammonia at different salinity and pH levels. *Aquaculture* 136: 243-255.
- Crear, B.J., Fortearh, G.N.R. 2000. The effect of extrinsic and intrinsic factors on oxygen consumption by the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 252: 129-147.
- Díaz-Herrera, F., Buckle-Ramírez, LF, 1993. Effect of salinity on oxygen consumption and ammonium excretion in *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). Abstract.
- Falconer, D.S and T.F.C, Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics, 4th edn, Longman, England. 464 pp.
- Gjedrem, T. & E. Fimland. 1995. Potential benefits from high health and genetically improved shrimps stocks. In: Browdy, C. L. & J. S. Hopkings (eds), *Swimming trough troubled water*. En: Proc. of the Special Session on Shrimp Farming. The World Aquaculture Society. Pp. 60-65.
- Hetzel, D.J.S., Crocos, P.J., Davis, G.P., Moore, S.S., Preston, N.C. 2000. Response to selection and heretability for growth in the Kuruma prawn, *Penaeus japonicus*. *Aquaculture* 181:215-223.
- Jiann-Chu, C. & Sen-Huan, L., 1993. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia -N excretion of juvenile *Penaeus japonicus*. Abstract. *Journ. Exp.Mar Biol. and Ecol.* 165 (2): 161-170.
- Jory, D.E., 1995. Global situation and current megatrends in marine shrimp farming. *Aquaculture Magazine*, July/August 1995, 74-83.
- Jurado. 1987 en Espinoza de los Monteros, J., y Labarta, U., 1987. *Genética en Acuicultura*, 1st edn, Industrias Gráficas España, S.L, 274 pp.

- Kurmaly, K., Yule, A.B., Jones, D.A. 1989. Effects of body size and temperature on the metabolic rate of *Penaeus monodon*. *Marine Biology* 103, 25-30.
- Lester, L.J and K.S. Lawson. 1990. Inheritance of size as estimated by principal component analysis at two temperatures in *Penaeus vannamei*. *Aquaculture* 85:323.
- Lucien-Brun H, 1997. Evolution of world shrimp production: fisheries and aquaculture. *World Aquaculture*, december 1997, 21-33.
- Lynch, M., Walsh, B., 1998. Genetics and Analysis of quantitative traits. Chapter 22: Genotyp x Environment interaction. *Sinauer*.pp 657-685.
- Malina, R.M.; Beunen, G.; Lefevre, J.; Woynarowska, B.; 1997. Maturity-associated variation in peak oxygen uptake in active adolescent boys and girls. *Annals of Human Biology*. 24 (1): 19-37 pp.
- McDonald, B.A.; Thomason, R.J., 1986. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*, III Physiological ecology, the gametogenic cycle and scope for growth. *Marine Biology*. 93: 37-48 pp.
- Martínez, E., Aguilar, M., Trejo, L., Hernández, I., Díaz-Iglesia, E., Soto, L.A., Sánchez, A., Rosas, C.1992. Lethal low dissolved oxygen concentrations for postlarvae and Early Juvenil *Penaeus setiferus* at different salinities and pH. *Journal of the World Aquaculture Society* 29 (2): 221-229.
- Martínez-Palacios, C.A., Ross, L.G and Jimenez-Valenzuela, L. 1996. The effects of temperature and body weight on the oxygen consumption of *Penaeus vannamei*, Boone, 1931. *J. of Aquaculture in the Tropics*, 11, 59-65.
- Medrano, J.F and Gall, G.A., 1976. Direct and correlated responses to selection for body size and oxygen consumption in *Tribolium*. *Journal of Animal Science* 43 (4): 739-754.
- McNamara, J.C., Moreira, G.S., Moreira, P.S, 1982. The effect of salinity on the respiratory metabolism and duration of intermoult cycle in larval and adult *Macrobrachium olfersii* (Weigmann) (Decapoda, Palaemonidae). *Abstract. Biol.Fisiol.Anim.Univ.Sao Paulo*. No.6, pp. 117-125.

- Monge, Q.A. Variabilidad Genética en el consumo de oxígeno del camarón blanco *Litopenaeus (Penaeus) vannamei* en talla juvenil. Tesis de maestría en proceso.
- Newell et al. 1976, en: Armitage, K.B and Wall, T.J., 1982. The effects of body size, starvation and temperature acclimation on oxygen consumption of the crayfish *Orconectes nais*. *Comp. Biochem. Physiol* 73A (1): 63-68.
- Parsons, J., 1998. Status of genetic improvement in commercially reared stocks of rainbow trout. *World Aquaculture* 29 (1): 44-48.
- Penkoff, S.J.; Thurberg, F.P.; 1982. Changes in oxygen consumption of the American lobster, *Homarus americanus*, during the molt cycle. *Comp. Biochem. Physiol.-A*. 72^a (4): 621-622 pp.
- Pérez-Rostro, C.I., Ibarra-Humphries, A.M., 2001. Marcaje de juveniles de camarón blanco utilizando elastómeros de color inyectados en abdomen. En: A.M. Ibarra, Responsable: Informe Final del Proyecto SIMAC 980106078 (1999-2000).
- Pérez-Rostro, C.I., Ibarra, A.M. (sometido). Heritability of growth traits in pacific white shrimp (*Penaeus vannamei*): Lack of genotype by environment interaction and effects of sexual dimorphism on heritabilities.
- Pérez-Rostro, C.I., Ramirez, J.L., Ibarra, A.M. 1999. Maternal and cage effects on genetic parameter estimation for Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* Boone. *Aquaculture Research* 30, 681-693.
- Randall, D., Burggren, W., Frenck, K. 1997. Moléculas, Energía y Biosíntesis. *Fisiología Animal, mecanismos y adaptaciones*. 4ta. Edición, McGraw-Hill Interamericana. Madrid. 41-99 pp.
- Ramirez, J.L., Ibarra, A.M., 1998. Efecto de diferentes dietas de microalgas sobre el crecimiento y supervivencia de larvas de camarón blanco, *Penaeus vannamei*". En: *Memorias del IV Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*, La Paz B.C.S., Noviembre 15-18 de 1998. Vol. 2. CIBNOR, La Paz B.C.S, México. Abstract PA21.
- Robertson, L., Bray, W., Leung-Trujillo, J., Lawrence, A. 1987. Practical Molt Staging of *Penaeus setiferus* and *Penaeus stylirostris*. *Journal of the World Aquaculture Society*. Vol 18, No. 3. 181-185 pp.

- Rosas, C., Ocampo, L., Gaxiola, G., Sánchez., and Soto, A.L. 1999. Effect of salinity on survival, growth and oxygen consumption of postlarvae (PL 10-PL21) of *Litopenaeus setiferus*. *Journal of Crustacean Biology* 19(2): 244-251.
- Schmidt-Nielsen, K., 1997. *Animal Physiology: Adaptation and environment*, Chapter 5: Energy metabolism. 5th edn, Cambridge, New York, pp. 170-213.
- Scholnick, D.A., 1995. Sensitivity of Metabolic Rate, Growth, and Fecundity of Tadpole Shrimp *Triops longicaudatus* to Environmental Variation. *Biological Bulletin*. 189:22-28 pp.
- Silva, S.C.; Regnault, M. 1980. Variations of oxygen consumption in the shrimp *Palaemon serratus* during the intermolt cycle. *Cah. Biol. Mar.* 121 (3): 279-286 pp.
- Simm, G., 1998. *Genetic Improvement of Cattle and Sheep*, Chapter 2: Genes, genetics and genetic variation. 1st edn, Farming press, New York, pp. 7-58
- Villarreal, H., Hinojosa, P., Naranjo, J., 1994. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus vannamei* postlarvae. *Comp. Biochem. Physiol* 108A, 331-336.
- Villarreal, H. & Ocampo, L. 1993. Effect of size and temperature on the oxygen consumption of the brown shrimp *Penaeus californiensis* (Holmes, 1900). *Comp. Biochem. Physiol.* 106A (1): 97-101.
- Villarreal, H. & Rivera, J.A. 1993. Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of laboratory produced *Penaeus californiensis* portlarvae. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 106A. No. 1, pp. 103-107.
- Wyban, 1992. En: Gjedrem, T. & E. Fimland. 1995. Potential benefits from high health and genetically improved shrimps stocks. In: Browdy, C. L. & J. S. Hopkins (eds), *Swimming through troubled water*. En: *Proc. of the Special Session on Shrimp Farming*. The World Aquaculture Society. Pp. 60-65.
- Zamer, W.E.; McManus, M. G.; Rowell, C.B, 1999. Physiological variation in clonal anemones: energy balance and quantitative genetics. *American Zoologist*. 39 (2): 412-421 pp.