



Efectos de interacción genotipo por ambiente para peso corporal a los 130 días en camarón blanco del Pacífico [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*]

Genotype by environment interaction effects for body weight at 130 days of age in the Pacific white shrimp [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*]

Gabriel Ricardo Campos-Montes* Hugo H. Montaldo* Alfonso Martínez-Ortega**
Héctor Castillo-Juárez***

Abstract

Body weight of Pacific white shrimp [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*] at 130 days of age was analyzed in three environments corresponding to different management systems: semi-intensive (10 shrimp/m²) in Pozos, Sinaloa (POZOS10), intensive (30 shrimp/m²) in Pozos, Sinaloa (POZOS30), and super-intensive (85 shrimp/m²) in Bahía de Kino, Sonora (KINO85). Data were obtained from 18 087 sibs from 113 sires and 143 dams. The aim of the study was to evaluate the presence of genotype by environment interaction effects (IGA) and the effect of the (co)variance between full-sibs family common effects on the genetic parameter estimates. Estimates of h^2 with a model including independent full-sibs family common effects were between 0.26 and 0.39 across environments, while the estimates for a model with correlated full-sibs family common effects were estimated between 0.14 and 0.23. No differences were found for h^2 values between environments. The genetic correlations between environments were not lower from unity with any model; therefore, it is concluded that no evidence of genotype-environment interaction exists for body weight at 130 days in Pacific white shrimp, under the environments used in this study. The inclusion of the (co)variance between full-sibs family common effects of different environments affected the parameter estimates. These results also indicate that ranking of the breeding animals will be similar in all the studied production environments.

Key words: SHRIMP BREEDING, PACIFIC WHITE SHRIMP, GENOTYPE BY ENVIRONMENT INTERACTION.

Resumen

Se analizó información de peso corporal de camarón blanco del Pacífico [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*] a los 130 días, en tres sistemas de manejo: semiintensivo (10 camarones/m²); intensivo (30 camarones/m²), ambos en Pozos, Sinaloa, y super-intensivo (85 camarones/m²), en Bahía de Kino, Sonora. Los registros corresponden a 18 087 individuos, hijos de 113 sementales y 143 hembras, con la finalidad de evaluar la existencia de interacciones genotipo por ambiente (IGA) y el efecto de la covarianza de los efectos comunes de familia de hermanos en la estimación de parámetros genéticos. Las estimaciones de h^2 con un modelo que consideró los efectos comunes de familia de hermanos como independientes, fueron de 0.26 a 0.39 y de 0.14 a 0.23, para un modelo que consideró dichos efectos como correlacionados. No existió diferencia significativa entre los valores de h^2 de los ambientes, y las correlaciones genéticas entre ambientes no fueron menores a uno con ninguno de ambos modelos, se concluye que no hay evidencia de IGA en el peso corporal a los 130 días de *P. vannamei* en los ambientes estudiados en este trabajo. La inclusión de la covarianza entre efectos de familias de hermanos en el análisis afectó los valores de los parámetros. Se concluye que el ordenamiento de los reproductores será similar en los ambientes estudiados.

Palabras clave: MEJORAMIENTO GENÉTICO, CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO, INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE.

Recibido el 28 de mayo de 2009 y aceptado el 5 de agosto de 2009.

*Departamento de Genética y Bioestadística, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, México, D. F.

**Maricultura del Pacífico, S. A. de C. V., Pesqueira 502, Local 5, Colonia Centro, 82040, Mazatlán, Sinaloa, México.

***Departamento de Producción Agrícola y Animal, Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Xochimilco, Calzada del Hueso 1100, Colonia Villa Quietud, 04960, México, D. F.

Autor de contacto: Héctor Castillo-Juárez, Tel.: +52 55 5617 4126; fax: +52 55 5483 7230, correo electrónico: hcjuarez@correo.xoc.uam.mx

Introduction

In the Pacific white shrimp [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*] production systems, growth and survival traits determine profitability. For this reason, the correct evaluation of potential breeders, as well as the design of effective selection programs, requires the estimation of variance components of weight to commercial ages.

Generally, it is preferable that the genetic evaluations are carried out in similar environmental conditions to which they prevail in the place in which the descendants of the selected animal will evolve, because the management conditions can modify the additive genetic expression [for example, genotype by environment interaction (GEI)], causing that response to selection depends on the environment.^{1,2} Nevertheless, the latter is rarely possible in the shrimp industry because of the large management differences observed between hatchery laboratories and shrimp farms.

Among the main factors accounting for management differences in the shrimp farms is the seeding density, which is a determinant factor affecting shrimp growth.³ That is why it is important to study its effect on the genetic evaluations, as it has been the case in other aquaculture species.⁴

It is possible to classify the shrimp farms in four systems whose main differences are based on seeding density, amount of received food, oxygenation supply and proportion of water exchange. The seeding densities in the extensive systems vary between two and five shrimps/m², in semi-intensive systems between eight and 25 shrimps/m², in intensive systems between 25 and 50 shrimps/m² and in hyper-intensive systems the seeding densities are above 50 shrimps/m².^{2,5,6} Several authors that have studied GEI in the shrimp, identify the seeding density as one of the main factors that can be used for the definition of the environments.

Pérez-Rostro and Ibarra⁷ did not observe differences in the family breeding values ranking for body weight at 200 days growing in ponds with two seeding densities, 2.5 and 4.3 shrimps/m². Gitterle *et al.*⁸ also did not find evidence of GEI for body weight at 160 days of age in *P. vannamei*, in seven farms from the Colombian Atlantic with salinities that varied from 0 to 35 ppt and densities of 18 to 22 shrimps/m².

Nevertheless, other studies show evidence of GEI for growth traits in *P. vannamei*. Castillo-Juarez *et al.*⁹ found evidence of GEI, expressed as differences of heritability magnitude between different seeding densities (9 and 14 shrimps/m²) for body weight in *P. vannamei* at 130 days of age, although the genetic correlations between these environments were very high and positive. These authors also described the cor-

Introducción

En la producción de camarón blanco del Pacífico [*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*], las características de crecimiento y supervivencia determinan de manera importante la rentabilidad. Por ello, la correcta evaluación de los posibles reproductores, así como el diseño de programas de selección eficaces, requiere la estimación de componentes de varianza del peso a edades comerciales.

En general, resulta preferible que las evaluaciones genéticas se realicen en condiciones ambientales similares a las que prevalezcan en el lugar en que se desempeñarán los descendientes de los animales seleccionados, debido a que las condiciones de manejo pueden hacer variar la expresión genética aditiva [por ejemplo, interacción genotipo-ambiente (IGA)], haciendo que las respuestas a la selección dependan del ambiente.^{1,2} Sin embargo, lo anterior rara vez es posible en la camarinocultura debido a las diferencias de manejo existentes entre las granjas núcleo y las granjas de engorda.

Entre los principales factores que determinan las diferencias de manejo en las granjas camaroneras está la densidad de siembra, que es un factor determinante en el crecimiento del camarón.³ Por ello, es importante estudiar su efecto en las evaluaciones genéticas, como ocurre en otras especies acuícolas.⁴

Es posible clasificar a las granjas de engorda de camarón en cuatro sistemas, cuyas principales diferencias se basan en densidad de siembra, cantidad de alimento recibido, apoyo de oxigenación y proporción de recambio de agua. Las densidades de siembra en los sistemas extensivos varían entre dos y cinco camarones/m², en semiintensivos entre ocho y 25 camarones/m², en intensivos entre 25 y 50 camarones/m² y en los superintensivos las densidades de siembra son superiores a 50 camarones/m².^{2,5,6} Diversos autores han estudiado en el camarón las posibles interacciones genotipo por ambiente, identifican a la densidad de siembra como uno de los factores más importantes en la definición de los ambientes.

Pérez-Rostro e Ibarra⁷ no observaron diferencias en el orden secuencial entre los valores genéticos para peso corporal a los 200 días de las familias sembradas en dos estanques con densidades de siembra de 2.5 y 4.3 camarones/m². En los estudios de Gitterle *et al.*⁸ tampoco encontraron evidencia de IGA en el peso corporal a los 160 días de edad en *P. vannamei*, en siete granjas del Atlántico colombiano con salinidades que variaron de 0 a 35 ppt y densidades de 18 a 22 camarones/m².

Sin embargo, otros estudios muestran posible existencia de IGA en características de crecimiento en *P. vannamei*. Castillo-Juárez *et al.*⁹ encontraron evidencia

relations between the family common environment effects close to the unity; the inclusion of this effect in the models caused changes in the heritability estimates and in their standard errors. In a study that did not consider the family common environment effects in the analysis, Ibarra and Famula,⁶ estimated the genetic correlation for adult body weight in *P. vannamei* between two initial seeding densities, 5.9 shrimps/m² and 400 shrimps/m², as 0.54 ± 0.12 .

The aim of this study was to evaluate the existence of genotype by environment interactions for body weight at 130 days of age in *P. vannamei* in three production systems: semi-intensive (10 shrimps/m²), intensive (30 shrimps/m²) located in Pozos, Sinaloa, and hyper-intensive (85 shrimps/m²), located in Bahía de Kino, Sonora. The effect of including the (co) variance between the family common environment effects between environments, on the estimation of the genetic parameters was also studied.

Material and methods

Localization area

Data from body weight at 130 days of age from *P. vannamei* shrimp from the 2008 production cycle, harvested in September of that year, that were raised in three growth ponds from a Mexican commercial hatchery * dedicated to the production of larvae of this species for shrimp farms were used. Semi-intensive and intensive environments are located in Los Pozos, Sinaloa, Mexico, and the hyper-intensive environment is located in Bahía de Kino, Sonora, Mexico.

Family production and management

The shrimp families used in this study came from a domesticated population of *P. vannamei* that has been genetically selected since 2004 to increase body weight at 130 days of age. Broodstock were individually tagged using numbered rings placed on the ocular peduncle. The broodstock were stocked into maturation with males and females placed in separate tanks.

Using artificial insemination, 300 families of full- and paternal half-sibs were yielded using a ratio of two females per male. Mating yielding families with an inbreeding of 6.25% or more were avoided.

Inseminated females were placed in tanks of 500 L, where they spawned. After the eggs eclosion, nauplii from each family were seeded in two 200 L tanks at a density of approximately 100 shrimps/L. They were fed with commercial pellets containing between 40% and 50% protein, and between 8% and 10% fat, and a mixed diet of *Chaetoceros*, commercial spiruline

de IGA, expresada como diferencias de magnitud de la heredabilidad entre diferentes densidades de siembra (9 y 14 camarones/m²) para el peso corporal en *P. vannamei* a los 130 días, aunque las correlaciones genéticas entre estos ambientes fueron muy altas y positivas. Asimismo, estos autores describieron las correlaciones de los efectos comunes de familia, cercanas a la unidad entre ambientes; la inclusión de este efecto en los modelos causó cambios en la estimación de las heredabilidades y de sus errores estándar. Por su parte, Ibarra y Famula,⁶ sin considerar los efectos comunes de familia de hermanos en los modelos de análisis, calcularon la correlación genética entre el peso adulto en *P. vannamei* como 0.54 ± 0.12 en densidades iniciales de 5.9 camarones/m² y de 400 camarones/m².

El objetivo de este estudio fue evaluar la existencia de interacciones genotipo por ambiente para peso corporal a los 130 días de *P. vannamei* en tres sistemas de cultivo: semiintensivo (10 camarones/m²), intensivo (30 camarones/m²) localizados en Pozos, Sinaloa, y superintensivo (85 camarones/m²), localizado en Bahía de Kino, Sonora. Además, se estudió el efecto de inclusión de covarianza entre los efectos de ambiente común de familia entre ambientes, sobre la estimación de los parámetros genéticos.

Material y métodos

Localización

Se utilizó la información del peso a los 130 días de edad de organismos de *P. vannamei* del ciclo de producción de 2008, cosechados en septiembre de ese año, procedentes de tres estanques de engorda de una empresa* que se dedica a la producción de larva de esta especie de camarón en México. Los ambientes semi-intensivo e intensivo se localizan en el ejido de Los Pozos, municipio de Rosario, Sinaloa, México, y el ambiente superintensivo en el municipio de Bahía de Kino, Sonora, México.

Formación y manejo de familias

Las familias empleadas provienen de una población domesticada de *P. vannamei* que fue seleccionada desde 2004 para aumentar el peso corporal a los 130 días de edad. Los progenitores fueron marcados individualmente con anillos colocados en un pedúnculo ocular, su proceso de maduración se realizó en tanques diferentes para cada sexo.

A partir de inseminación artificial, se generaron 300 familias de hermanos y medios hermanos paternos usando una proporción de dos hembras por cada

*Maricultura del Pacífico, S.A. de C.V.

and *Artemia* sp. The diet was adjusted according to the shrimp growth stage.

Twenty eight days after eclosion, 150 families were selected based on the family predicted breeding values for body weight at that age, and 2 100 animals from each selected family were moved to $1.5 \times 0.5 \times 0.85$ m cages, that were placed in 24×3.5 m tanks with a water column of 0.35 m.

The cages were placed in ponds with constant aeration and a system of bio-filters and a water exchange of 300% every 24 hours kept at 30°C. Shrimp were fed with commercial food with 35% to 40% protein, adjusting the size of the pellet and protein percentage according to their age.

One month later, shrimp from every selected family at 28 days of age were injected with a colored elastomer tag using three elastomers of six different colors* that were placed in the last abdominal segment, one at each side of the shrimp, and another in the dorsal part. The combination of colors and positions represented the key code to identify every family. One week later after tagging, shrimp were moved to two growth ponds, placed in Los Pozos. Fifty shrimp of each family were seeded in two sand ponds of 0.2 ha at two different densities, 10 (POZOS10) and 30 (POZOS30) shrimps/m², which are representative of the common commercial systems in Mexico.

These ponds had a water column of 1.4 m with a temperature varying from 30 to 34°C, the salinity in a range of 30 to 35 ppt and a daily water exchange rate between 5% and 20%, depending on the growth stage. Animals were fed with commercial food containing 35% to 40% protein, and the daily amount of food consisted of 3% of the pond biomass. A third group of 50 shrimp per family was seeded in Bahía de Kino (KINO85) in a concrete pond of 4 m width, 16 m length and 2 m depth at a density of 85 shrimps/m² with an average temperature of 30°C, the salinity was 35 ppt, with constant artificial aeration and a daily water exchange of less than 5%. Shrimps were fed here with commercial food with 35% to 40% protein, and the daily amount of food consisted of 6% of the pond biomass.

Collecting and editing body weight at 130 days of age data

All the shrimps in each pond were harvested between 11 and 12 weeks after seeding. Every shrimp from every family was checked for sex and possible presence of physical defects. Then, to obtain its individual weight, residual water was removed using a small cloth, and shrimp were placed with a glass container placed on a scale previously tared to zero grams. Shrimps with deformities, dwarfism, undefined sex, incomplete tags

macho. Se evitaron apareamientos que produjeran familias con 6.25% o más de consanguinidad.

Las hembras inseminadas fueron colocadas en tanques de 500 L, donde desovan. Luego de ocurrida la eclosión, los nauplios de cada familia se sembraron en dos tanques con 200 L a una densidad aproximada de 100 camarones/L. La alimentación de los organismos consistió en alimento comprimido comercial con contenido de proteína que varió entre 40% y 50% y de 8% a 10% de lípidos, microalgas del género *Chaetoceros*, espirulina comercial y *Artemia*. La dieta se ajustó de acuerdo con la etapa de crecimiento de los animales.

A los 28 días de la eclosión se seleccionaron las 150 familias con los valores genéticos predichos más altos para peso corporal a dicha edad y se trasladaron 2 100 animales de cada familia a jaulas de $1.5 \times 0.5 \times 0.85$ m, que se colocaron en tanques de 24×3.5 m con una columna de agua de 0.35 m.

Las jaulas fueron colocadas en estanques en los que se mantuvo oxigenación constante, con un sistema de biofiltros que realiza recambio de agua del estanque de 300% cada 24 horas con temperatura constante de 30°C. Los animales recibieron alimento comercial con 35% a 40% de proteína, ajustándose el tamaño de la partícula y el porcentaje de proteína a la edad de los organismos.

Un mes después, los individuos de cada familia seleccionada a los 28 días fueron marcados con tres elastómeros de seis posibles colores* que fueron colocados en el último segmento abdominal, uno en cada lado del camarón y otro de manera dorsal. La combinación de colores y posiciones representó el código para la identificación de cada familia. Una semana después del marcaje de los individuos, éstos fueron trasladados a dos estanques de engorda, ubicados en Los Pozos, Ahí se sembraron 50 animales de cada familia en dos estanques de tierra de 0.2 ha a densidades de 10 (POZOS10) y 30 (POZOS30) camarones/m², representativas de los sistemas comerciales comunes en México.

Los estanques tuvieron una columna de agua de 1.4 m con temperatura de entre 30 y 34°C con salinidad en rango de 30 a 35 ppt y recambio diario de agua de entre 5% y 20%, según la etapa de crecimiento. Se proporcionó alimento comercial con 35% a 40% de proteína, la cantidad diaria correspondió a 3% de la biomasa de los estanques. Un tercer grupo de 50 individuos por familia fue sembrado en Bahía de Kino (KINO85) en un estanque de concreto de 4 m de ancho, 16 m de largo y 2 m de profundidad a densidad de 85 camarones/m² con temperatura promedio de 30°C, salinidad de 35 ppt con aereación artificial constante y recambio diario de agua menor a 5%. La

*Northwest Marine Technology®, Estados Unidos de América.

or with evident misidentification problems, which represented 9.5% of the initial records, were discarded from the analysis. The families that were seeded in the three ponds were sibs of 113 males and 143 females. The number of shrimp within the environment is shown in Table 1.

Estimation of genetic and environmental parameters

(Co)variance components estimation was done using bivariate animal models, where body weight in every environment was considered as a different trait (POZOS10, POZOS30 and KINO85). The fixed effects that were included in the models were sex and harvest age as a lineal covariate. In the first model (Model RG) family common environment effects were considered independents, while in the second model (Model RF) these effects were considered correlated. The additive relationship matrix (A) included all the broodstock born since 2002 and all the shrimp with body weight at 130 days of age. A three-variate analysis was initially considered but convergence problems aroused. Hence, bivariate analyses were used for the body weight at 130 days of age for every pair of environments. In matrix notation, the model RF was:

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

where:

y = vector of observations of body weight at 130 days of age in every pair of environments analyzed

alimentación en este estanque consistió en alimento comercial con 35% a 40% de proteína, la cantidad diaria correspondió a 6% de la biomasa del estanque.

Obtención y edición de datos de peso corporal a los 130 días

Todos los individuos de cada tanque fueron cosechados entre las semanas 11 y 12 posteriores a la siembra. A los animales de cada familia se les determinó el sexo y la ausencia o presencia de defectos físicos. Luego, para obtener el peso a la cosecha, se les retiró el agua residual con una toalla de tela y se colocaron de forma individual dentro de un vaso en una báscula tarada a cero gramos. Se descartaron del análisis los individuos con deformidades, enanismo, sexo indefinido y marcas de familia incompletas o con errores evidentes de lectura, que representaron 9.5% de los registros iniciales. Las familias provienen de 113 machos y 143 hembras, aquéllas fueron sembradas en los tres ambientes estudiados. Los números de observaciones por ambiente se muestran en el Cuadro 1.

Estimación de parámetros genéticos y ambientales

La estimación de los componentes de varianza se realizó a partir de la utilización de modelos animales bivariados, donde se consideró la medición en cada ambiente como variable diferente (POZOS10, POZOS30 y KINO85). Los efectos fijos que se incluyeron en los modelos fueron sexo y edad a la cosecha

Cuadro 1

ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS PARA PESO (g) A LOS 130 DÍAS DE EDAD EN CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO (*P. vannamei*) EN TRES DIFERENTES AMBIENTES
DESCRIPTIVE STATISTICS FOR BODY WEIGHT (g) AT 130 DAYS OF AGE IN THE PACIFIC WHITE SHRIMP (*P. vannamei*) IN THREE DIFFERENT ENVIRONMENTS

	<i>n</i>	<i>Mean (g)</i>	<i>Standard deviation (g)</i>	<i>Maximum (g)</i>	<i>Minimum (g)</i>
General	18 087	12.02	2.60	30.94	4.10
Sex:					
Males	8 767	11.95 ^a	2.55	4.19	29.19
Females	9 320	12.10 ^b	2.64	4.10	30.94
Environment:					
POZOS10	6 058	13.54 ^c	2.26	30.94	4.77
POZOS30	5 780	11.69 ^d	2.01	27.77	4.30
KINO 85	6 249	10.84 ^e	2.35	24.67	4.10

Different superscript literals within effect represent a significant difference between marginal means obtained from a fixed effect model ($P < 0.05$). g: grams

(POZOS10 with POZOS30, POZOS10 with KINO85 or POZOS30 with KINO85),

b = vector of fixed effects,

u = vector of random animal additive genetic effects,

$u \sim N(0, \sigma_u^2 A)$, f = vector of random full-sibs family common effects (for example, environmental and maternal genetic and non additive genetic),

$f \sim N(0, \sigma_f^2 I)$, and e = vector of residual environmental random effects, $e \sim N(0, \sigma_e^2 I)$,

X, Z, W = known incidence matrices relating observations to fixed effects, animal genetic effects, and full-sibs family common effects, respectively.

Assuming that all the (co)variances between u , f and e are null, then we have:

$$\text{var} \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ f_1 \\ f_2 \\ e_1 \\ e_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} g_{11}A & g_{12}A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ g_{21}A & g_{22}A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{11}I & f_{12}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{21}I & f_{22}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & e_{11}I & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{22}I \end{bmatrix}$$

where:

g_{ij} = elements of matrix G ; it is, the additive genetic (co)variances for body weight at 130 days of age in two different environments,

A = additive relationship matrix,

f_{ij} and e_{ij} = elements of matrices F and R which represent the (co)variances of the full-sibs family common effects and of residual effects, respectively, for the body weight at 130 days of age,

I = Identity matrices of proper dimensions.

To estimate (co)variance components the software AsReml¹⁰ was used. Calculation of phenotypic variances was made with the sum of the variance components of the random effects for each variable in each case. Heritability (h^2) and the proportion of the full-sibs family common effects (f^2) were estimated as the corresponding proportion of the phenotypic variance of each component in each model. Genetic correlations and full-sibs family common effects correlations were estimated with the respective (co)variances, divided by the product of the corresponding standard deviations.

Statistical significances for the estimated parameters were determined by using their confidence intervals based on their standard errors. Existence of GEI was determined based on the differences between heritability estimates for the body weight in different environments and on their observed genetic correlations. Genotype by environment interaction was considered to exist when those heritabilities differed from each other or when the genetic correlations statisti-

como covariable lineal. En el primer modelo (Modelo RG) se consideró a los efectos comunes de familia de hermanos como independientes, en tanto que el segundo modelo (Modelo RF) los consideró como correlacionados. La matriz de relaciones aditivas (A) incluyó a todos los progenitores nacidos desde 2002, además de los camarones con registro propio de peso a los 130 días. Se realizaron análisis trivariados; sin embargo, debido a problemas de convergencia, se decidió emplear análisis bivariados para cada combinación de pareja de ambientes. La representación matricial del modelo RF fue:

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

donde:

y = vector de observaciones del peso a los 130 días en cada pareja de ambientes analizados (POZOS10 con POZOS30, POZOS10 con KINO85 o POZOS30 con KINO85)

b = vector de efectos fijos,

u = vector de efectos aleatorios genéticos aditivos directos,

$u \sim N(0, \sigma_u^2 A)$, f = vector de efectos aleatorios comunes de familia de hermanos (por ejemplo, ambientales y genéticos maternos y genéticos no aditivos),

$f \sim N(0, \sigma_f^2 I)$ y e = vector de efectos aleatorios residuales, $e \sim N(0, \sigma_e^2 I)$,

X, Z, W = matrices de incidencia conocidas que relacionan los datos con los efectos fijos, animales genéticos aditivos y comunes de familia de hermanos, respectivamente.

Suponiendo que todas las covarianzas entre u , f y e son nulas, resulta lo siguiente:

$$\text{var} \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ f_1 \\ f_2 \\ e_1 \\ e_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} g_{11}A & g_{12}A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ g_{21}A & g_{22}A & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{11}I & f_{12}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f_{21}I & f_{22}I & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & e_{11}I & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & e_{22}I \end{bmatrix}$$

donde:

g_{ij} = elementos de la matriz G ; esto es, las (co)varianzas genéticas aditivas de los pesajes a 130 días de edad de dos ambientes diferentes,

A = matriz de relaciones genéticas aditivas,

f_{ij} y e_{ij} = elementos de las matrices F y R que representan las (co)varianzas de efectos comunes de familia de hermanos y de los efectos residuales, respectivamente, de los pesos a 130 días mencionados,

I = matrices de identidad de dimensiones adecuadas.

Para la estimación de los componentes de (co)varianza se utilizó el programa AsReml.¹⁰ El cálculo

cally differed from unity,^{1,2} in both cases the significance level used was 0.05.

For the case of the bivariate analysis corresponding to POZOS10 and POZOS30 environments, the correlation estimates were obtained out of the parameter space, very close to unity, which made impossible to obtain valid standard errors for the genetic parameters estimated from this model. In such case, the standard errors used for the hypothesis testing were obtained from the other two bivariate analyses for each one of the corresponding environments.

Results

The descriptive statistics are shown in Table 1, while Table 2 shows the variance components estimated with the bivariate models. Heritabilities (h^2) and the proportions of the full-sibs family common effects (f^2) are shown in Table 3, while Table 4 shows the genetic correlations and the full-sibs family common effects correlations.

The mean (SD) for body weight at 130 days of age was 12.02 g (2.60). The mean for body weight at 130 days of age was lower when seeding density was higher (Table 1), with POZOS10 having the highest mean for this body weight. The estimates of the additive genetic variances from Model RF were smaller than the obtained with Model RG (Table 2). The heritabilities estimated for the three production systems did not statistically differ ($P > 0.05$) when the same model was used (Table 3), and in all the cases the genetic correlations (Table 4) were not different from unity ($P > 0.05$). The full-sibs family common effects correlations did not statistically differ from unity either ($P > 0.05$), with the exception of the POZOS10-KINO85 analysis, where this correlation was different from unity ($P < 0.05$).

Discussion

The means of body weight at 130 days of age (Table 1) differed between environments, being the largest in POZOS10 (13.54 g) and smallest in KINO85 (10.84 g); the effect of density on body weight is in agreement with other authors' findings.^{3,11} This reduction of the body weight at higher densities can be explained by shrimp competition for space, food, and by the changes of the chemical factors like dissolved oxygen, pH and nitrates produced by the biomass increment. These changes can cause stress in the shrimp modifying their metabolic responses, and hence, their food efficiency, and can also increase susceptibility to diseases.^{3,12,13}

The additive genetic variances did not differ between environments ($P > 0.05$); nevertheless, the residual variances from POZOS10 and KINO85 did

de las varianzas fenotípicas se realizó a partir de la suma de los componentes de varianza de los efectos aleatorios de cada variable en cada caso. La heredabilidad (h^2) y la proporción de efectos comunes de familia de hermanos (f^2) se estimaron a partir de la proporción de la varianza fenotípica correspondiente de cada componente en cada modelo. Las correlaciones genéticas y de los efectos comunes se estimaron a partir de las covarianzas respectivas, divididas entre los productos de las desviaciones estándar correspondientes.

La significancia estadística de los parámetros estimados se determinó con base en los intervalos de confianza construidos a partir de sus errores estándar. La existencia de interacción genotipo por ambiente se determinó a partir de la existencia de diferencias entre las heredabilidades de los pesos en los diferentes ambientes y del valor de las correlaciones genéticas entre estos últimos. Se consideró que existía IGA cuando las heredabilidades fueron diferentes o cuando las correlaciones genéticas fueron estadísticamente menores a uno,^{1,2} en ambos casos se usó un nivel de significancia de 0.05.

Para el caso de los análisis bivariados correspondientes a los ambientes POZOS10 y POZOS30, los estimados de las correlaciones fueron obtenidos en el límite del espacio parametral, muy cerca de uno, lo que impidió obtener errores estándar válidos para los estimadores de los parámetros genéticos estimados con este modelo. En tales casos, los errores estándar utilizados en las pruebas de hipótesis se obtuvieron de los otros dos análisis bivariados para cada uno de los ambientes correspondientes.

Resultados

Los estadísticos descriptivos se muestran en el Cuadro 1, en tanto que en el Cuadro 2 se encuentran los componentes de varianza estimados con los modelos bivariados. Las heredabilidades (h^2) y las proporciones de los efectos comunes de familia de hermanos (f^2) se muestran en el Cuadro 3, en tanto que en el Cuadro 4 se presentan las correlaciones genéticas y las correlaciones de los efectos comunes de familia de hermanos (FH).

La media de peso a los 130 días fue de 12.02 g con desviación estándar de 2.60 g. El promedio del peso corporal a los 130 días disminuyó conforme aumentó la densidad de siembra (Cuadro 1), siendo POZOS10 el sistema con mayor media de peso a los 130 días. Los estimadores de las varianzas genéticas aditivas del Modelo RF fueron menores a las obtenidas con el Modelo RG (Cuadro 2). Las heredabilidades calculadas en los tres sistemas no presentaron diferencia significativa ($P > 0.05$) cuando se empleó el mismo

not differ from each other but they were significantly higher than the one of POZOS30. The latter caused a reduction of the phenotypic variance in this environment (Table 2). The heterogeneity of the additive genetic variances and the residual variances in the study of traits measured in different environments has

modelo (Cuadro 3), y en todos los casos las correlaciones genéticas (Cuadro 4) no fueron diferentes de uno ($P > 0.05$) al igual que en las correlaciones de FH, con excepción de POZOS10-KINO85 donde la correlación fue diferente de uno ($P < 0.05$).

Cuadro 2

COMPONENTES DE VARIANZA PARA PESO CORPORAL A LOS 130 DÍAS EN CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO (*P. vannamei*), EN TRES AMBIENTES DIFERENTES A PARTIR DE DOS MODELOS BIVARIADOS
VARIANCE COMPONENTS FOR BODY WEIGHT AT 130 DAYS OF AGE IN PACIFIC WHITE SHRIMP (*P. vannamei*) IN THREE DIFFERENT ENVIRONMENTS AND USING BIVARIATE MODELS

	<i>Pozos 10</i>	<i>Pozos 30</i>	<i>Kino 85</i>
Model RG			
Additive genetic variance			
POZOS10- KINO85	2.33 (0.40)		1.89 (0.32)
POZOS30- KINO85		2.01 (0.27)	1.80 (0.32)
POZOS10- POZOS30	2.53 (0.35)	2.04 (0.26)	
Residual variance			
POZOS10- KINO85	3.12 (0.22)		3.87 (0.19)
POZOS30- KINO85		2.36 (0.15)	3.91 (0.18)
POZOS10- POZOS30	3.02 (0.19)	2.34 (0.15)	
Phenotypic variance			
POZOS10- KINO85	5.54 (0.18)		5.88 (0.17)
POZOS30- KINO85		4.37 (0.15)	5.84 (0.17)
POZOS10- POZOS30	5.56 (0.18)	4.39 (0.15)	
Model RF			
Additive genetic variance			
POZOS10- KINO85	0.86 (0.37)		0.89 (0.34)
POZOS30- KINO85		0.96 (0.34)	0.79 (0.33)
POZOS10- POZOS30	0.82 (0.37 [†])	0.82 (0.34 [†])	
Residual variance			
POZOS10- KINO85	3.86 (0.20)		4.37 (0.19)
POZOS30- KINO85		2.89 (0.19)	4.42 (0.18)
POZOS10- POZOS30	3.88 (0.20 [†])	2.96 (0.19 [†])	
Phenotypic variance			
POZOS10- KINO85	5.24 (0.15)		5.69 (0.15)
POZOS30- KINO85		4.15 (0.15)	5.66 (0.14)
POZOS10- POZOS30	5.21 (0.15 [†])	4.13 (0.15 [†])	

Model RG considers the full-sibs family common effects as independents, and model RF considers them as correlated. Standard errors are in parentheses.

[†]Given that the correlations in this model were estimated out of the parameter space, because their values were very close to unity, the standard errors from bivariate analyses from the other models were used instead.

Cuadro 3

HEREDABILIDADES Y PROPORCION DE EFECTOS COMUNES DE HERMANOS ESTIMADOS
CON MODELOS ANIMALES BIVARIADOS PARA PESO CORPORAL A LOS 130 DÍAS EN
CAMARON BLANCO DEL PACÍFICO (*P. vannamei*) EN TRES AMBIENTES DIFERENTES
HERITABILITIES AND PROPORTION OF FULL-SIBS FAMILY COMMON EFFECTS ESTIMATED
WITH BIVARIATE ANIMAL MODELS FOR BODY WEIGHT AT 130 DAYS OF AGE IN THE
PACIFIC WHITE SHRIMP (*P. vannamei*) IN THREE DIFFERENT ENVIRONMENTS

<i>Traits measured in the environments</i>	<i>Pozos 10</i>	<i>Pozos 30</i>	<i>Kino</i>
Heritabilities			
Model RG			
POZOS10- KINO85	0.36 (0.05)		0.27 (0.04)
POZOS30- KINO85		0.37 (0.04)	0.26 (0.04)
POZOS10- POZOS30	0.39 (0.04)	0.38 (0.04)	
Model RF			
POZOS10- KINO85	0.16 (0.07)		0.16 (0.06)
POZOS30- KINO85		0.23 (0.08)	0.14 (0.06)
POZOS10- POZOS30	0.16 (0.07 [†])	0.20 (0.08 [†])	
Full-sibs family common effect			
Model RG			
POZOS10- KINO85	0.01 (0.01)		0.02 (0.02)
POZOS30- KINO85		0.00 (0.00) [§]	0.02 (0.01)
POZOS10- POZOS30	0.01 (0.01)	0.00 (0.00) [§]	
Model RF			
POZOS10- KINO85	0.10 (0.03)		0.07 (0.02)
POZOS30- KINO85		0.07 (0.03)	0.08 (0.02)
POZOS10- POZOS30	0.09 (0.03 [†])	0.10 (0.03 [†])	

Model RG considers the full-sibs family common effects as independents, and model RF considers them as correlated. Standard errors are in parentheses.

[§]Estimated out of the parameter space.

[†] Given that the correlations in this model were estimated out of the parameter space, because their values were very close to unity, the standard errors from bivariate analyses from the other models were used instead.

also been described in non aquatic species¹⁴⁻¹⁶ and it is generally related with management factors, where the less controlled environments have larger residual variances; in aquatic species, the more restrictive environments cause higher mortality and cannibalism, probably contributing to a reduction in the residual variance.^{4,17}

In agreement with Gitterle *et al.*⁸ and Castillo-Juarez *et al.*,⁹ the estimated heritabilities did not differ

Discusión

Las medias de peso corporal a los 130 días (Cuadro 1) fueron diferentes entre los ambientes, mayor en POZOS10 (13.54 g) y menor en KINO85 (10.84 g); el efecto de la densidad sobre el peso concuerda con lo observado por otros autores.^{3,11} Esta reducción del peso al incrementarse la densidad puede explicarse con la competencia por el espacio, el alimento y la

between environments ($P > 0.05$) regardless of the model used (Table 3). Nevertheless, the results from the present study differ from the findings of Ibarra and Famula,⁶ who omitted in their model analysis the full-sibs family common effects. The h^2 estimates using model RG were higher than the estimates obtained with model RF; hence, the inclusion of the (co)variance between the full-sibs family common effects caused an important reduction of the heritability in all the cases.

The values of the full-sibs family common effects from model RG were not statistically different from zero in neither of the environments (Table 3), while with the model RF the f^2 estimates were significantly different from zero ($P < 0.05$), and were consistent across the environments, with values that varied from 0.07 to 0.10. These values are consistent with those observed by Castillo-Juarez *et al.*,⁹ and the range of the estimates in the present study is smaller than the one described by Gitterle *et al.*,⁸ who calculated the f^2 values between 0.00 and 0.17 in seven commercial environments. It is worth to note that the inclusion of the full-sibs family common effects (co)variance caused an increase in the f^2 estimates, contrary to what was observed with heritabilities; for this reason it is important to consider its inclusion in the bivariate analysis addressed to estimate growth trait parameters in shrimp.

The correlations of the family unadjusted phenotypic means between KINO85 and POZOS10, KINO85 and POZOS30, and POZOS10 and POZOS30 were 0.76, 0.73 y 0.88, respectively. This implies a high association between the family means across environments.

modificación de factores químicos como el oxígeno disuelto, pH y nitratos resultantes del incremento de la biomasa. Lo anterior puede inducir a un estado de estrés en los organismos, modificando las respuestas metabólicas, y, por tanto, el aprovechamiento del alimento, además de aumentar la susceptibilidad a enfermedades.^{3,12,13}

Las varianzas aditivas no fueron diferentes entre ambientes ($P > 0.05$); sin embargo, las varianzas residuales de POZOS10 y KINO85 fueron significativamente superiores a la de POZOS30, pero no diferentes entre sí. Lo anterior derivó en disminución de la varianza fenotípica en este ambiente (Cuadro 2). La heterogeneidad de varianzas genéticas aditivas y residuales en el estudio de características medidas en diferentes ambientes, también se ha descrito en especies no acuícolas;¹⁴⁻¹⁶ generalmente está relacionada con factores de manejo, donde los ambientes menos controlados tienen mayor varianza residual; en especies acuícolas, los ambientes más restrictivos provocan alta mortalidad y canibalismo, contribuyendo quizá a disminución de la varianza residual.^{4,17}

En concordancia con Gitterle *et al.*⁸ y Castillo-Juárez *et al.*,⁹ las heredabilidades estimadas aquí no fueron significativamente diferentes entre ambientes ($P > 0.05$) con ninguno de los dos modelos (Cuadro 3). Sin embargo, los resultados del presente trabajo difieren de los obtenidos por Ibarra y Famula,⁶ quienes en su modelo empleado omitieron los efectos comunes de FH. Las estimaciones de h^2 con el modelo RG fueron superiores a las obtenidas con el modelo RF por lo que la inclusión de la covarianza entre los efectos

Cuadro 4

CORRELACIONES GENÉTICAS (r_G) Y DE EFECTOS COMUNES DE FAMILIA DE HERMANOS (r_F) PARA PESO CORPORAL A LOS 130 DÍAS EN CAMARON BLANCO DEL PACÍFICO (*P. vannamei*) EN TRES AMBIENTES DIFERENTES

GENETIC CORRELATIONS (r_G) AND OF FULL-SIB FAMILY COMMON EFFECTS (r_F) FOR BODY WEIGHT AT 130 DAYS OF AGE IN THE PACIFIC WHITE SHRIMP (*P. vannamei*) IN THREE DIFFERENT ENVIRONMENTS

Traits measured in the environments	Model RF		Model RG
	r_G	r_F	r_G
POZOS10- KINO85	0.99 (0.06)	0.79 (0.09)	0.99 (0.03)
POZOS30- KINO85	0.82 (0.12)	0.92 (0.11)	0.95 (0.04)
POZOS10- POZOS30	0.99 (0.09) [§]	0.99 (0.10) [§]	0.99 (0.01)

Model RG considers the full-sibs family common effects as independents, and model RF considers them as correlated. Standard errors are in parentheses.

[§] Estimated out of the parameter space.

[†] Given that the correlations in this model were estimated out of the parameter space, because their values were very close to unity, the standard errors from bivariate analyses from the other models were used instead.

The estimates of the genetic correlations between environments (Table 3) regardless of model used were not different from unity ($P > 0.05$), which differs from the genetic correlation (0.54 ± 12) observed by Ibarra and Famula,⁶ in a study where these authors did not include the full-sibs family common effects in their model, which could have yielded a downwards biased estimation of this parameter.^{9,18}

In this context, Gitterle *et al.*⁸ estimated the correlations between the predicted family breeding values between environments larger than 0.97 for the body weight in different commercial farms from Colombia, with densities that varied between 18 and 22 shrimps/m², but in their study they did not estimate the full-sibs family common effects correlation; their results are consistent with the genetic correlations obtained with the RG model in the present study. Castillo-Juarez *et al.*⁹ estimated genetic correlations that varied between 0.80 and 0.86 between the body weight at 130 days of age growing at two seeding densities, 9 and 14 shrimps/m², and in two different locations; they also estimated full-sibs family common effects correlations that varied between 0.93 and 0.94.

The full-sibs family common effects correlation (Table 3) between KINO85 and POZOS30 was not different from unity ($P > 0.05$), while that between POZOS10 and POZOS30 was estimated in the bound of the parameter space, with a value near to unity (0.99), which is consistent with the findings of Castillo-Juarez *et al.*⁹ Nevertheless, in the present study the correlation between KINO85 and POZOS10 was smaller than unity (0.79 ± 0.09), which may imply that the full-sibs family common effects are a mix of environmental, maternal genetic and non additive genetic effects,¹⁹ which express in different ways depending on the shrimp production environment.

The results obtained showed that there is no genotype by environment interaction for body weight at 130 days of age in the studied environments. The ranking of the predicted family breeding values and the estimation of the genetic parameters were constant across the studied environments, and hence the broodstock selection is not affected.

These results are important to better design breeding programs where selection of body weight is considered, since they suggest that it is not necessary to develop specific breeding programs based on seeding densities in the range studied (10-85 shrimps/m²). The need of doing specific genetic improvement programs within several levels of environmental effects may increase the cost per unit of genetic progress.

In the estimation of genetic parameters for body weight at 130 days of age of *P. vannamei* in different environments, it is important to include in the modeling the (co)variance between the full-sibs family

comunes de FH produjo una importante reducción de los valores de la heredabilidad en todos los casos.

Los valores de efectos comunes de FH del modelo RG no fueron significativamente diferentes de cero en ninguno de los ambientes (Cuadro 3), en tanto que con el modelo RF los valores de f^2 fueron significativamente distintos de cero ($P < 0.05$), y constantes a través de los ambientes, con cifras que variaron entre 0.07 y 0.10. Estos valores son consistentes con los considerados por Castillo-Juárez *et al.*,⁹ y el rango de los estimadores en el presente trabajo es menor que el descrito por Gitterle *et al.*,⁸ quienes calcularon valores de f^2 entre 0.00 y 0.17 en siete ambientes comerciales. Hay que destacar que la inclusión de la covarianza entre los efectos comunes de FH provocó aumento en los estimadores de f^2 , contrario a lo observado en la valoración de las heredabilidades; por esto es importante considerar su inclusión en los análisis bivariados para la estimación de parámetros poblacionales en características de crecimiento en camarón.

Las correlaciones de las medias fenotípicas familiares sin ajustar entre KINO85 y POZOS10, KINO85 y POZOS30, y POZOS10 y POZOS30 fueron: 0.76, 0.73 y 0.88, respectivamente. Ello implica una alta asociación de las medias familiares entre ambientes. Las estimaciones de las correlaciones genéticas entre ambientes (Cuadro 3) con el empleo de ambos modelos no fueron diferentes de uno ($P > 0.05$), ello difiere de la correlación genética (0.54 ± 12) propuesta por Ibarra y Famula,⁶ en un estudio donde omitieron incluir los efectos comunes de FH en el modelo, lo que pudo haber generado una inadecuada estimación de los parámetros.^{9,18}

En este contexto, Gitterle *et al.*⁸ estimaron correlaciones de valores genéticos familiares entre ambientes superiores a 0.97 para el peso corporal en diferentes granjas comerciales de Colombia, con densidades que variaron entre 18 y 22 camarones/m², pero en su estudio no estimaron la correlación entre efectos comunes de FH; estos resultados concuerdan con las correlaciones genéticas obtenidas con el modelo RG del presente estudio. Castillo-Juárez *et al.*⁹ estimaron correlaciones genéticas que variaron entre 0.80 y 0.86 entre el peso corporal a los 130 días, medido en densidades de siembra de 9 y 14 camarones/m² en dos localidades diferentes y correlaciones entre efectos comunes de FH que variaron entre 0.93 y 0.94.

La correlación de los efectos comunes de FH (Cuadro 3) entre KINO85 y POZOS30 no fue diferente de uno ($P > 0.05$), en tanto que entre POZOS10 y POZOS30 la correlación fue estimada en el límite del espacio parametral, con valor cercano a uno (0.99), estos valores son consistentes con lo encontrado por Castillo-Juárez *et al.*⁹ Sin embargo, en el presente

common effects, since this affects the estimation of the heritabilities and the proportion of the full-sibs family common effects.

Aknowledgments

Authors are thankful to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnologia, from Mexico, for the Ph.D. scholarship obtained for the first author (Conacyt registration No. 192975). This study was financed by Maricultura del Pacifico, S. A. de C. V., and partially by the Fondo Sectorial de Investigacion en Materia Agricola, Pecuaria, Acuacultura, Agrobiotecnologia y Recursos Fitogeneticos, Conacyt-Sagarpa-2005, (Project No. 1210). Special thanks to Marcia Castillo Mendoza for proof reading the English manuscript.

Referencias

1. FALCONER DS, MACKAY T. Introduction to quantitative genetics. 3rd ed. New York: Longman Scientific & Technical, 1996.
2. MONTALDO HH. Genotype by environment interactions in livestock breeding programs: A review. *Interiencia* 2001;26:229-235.
3. CUVIN-ARALAR MLA, LAZARTIGUE AG, ARALAR EV. Cage culture of the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) at different stocking densities in a shallow eutrophic lake. *Aquaculture Res* 2009;40:181-187.
4. GALL GAE, BAKAR Y. Stocking density and tank size in the design of breed improvement programs for body size of tilapia. *Aquaculture* 1999;173:197-205.
5. RAUX P, BAILLY D. Literature review on world shrimp farming. Individual Partner Report for the Project: Policy Research for Sustainable Shrimp Farming in Asia. European Commission INCODEV, Project No. IC4-2001-10042. CEMARE University of Portsmouth UK and CEDEM, Brest, France, 2002: 46.
6. IBARRA AM, FAMULA TR. Genotype by environment interaction for adult body weights of shrimp *Penaeus vannamei* when grown at low and high densities. *Genet Sel Evol* 2008;40:541-551.
7. PEREZ-ROSTRO C, IBARRA MA. Heritabilities and genetic correlations of size traits at harvest size in sexually dimorphic Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) grown in two environments. *Aquaculture Res* 2003;34:1079-1085.
8. GITTERLE T, RYE M, SALTEC R, COCK J, JOHANSEN H, LOZANO C *et al*. Genetic (co)variation in harvest body weight and survival in (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*) under standard commercial conditions. *Aquaculture* 2005;243:83-92.
9. CASTILLO-JUAREZ H, QUINTANA CJC, CAMPOS-MONTES GR, CABRERA VC, MARTINEZ OA, MONTALDO HH. Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei*), from a multi-environment experiment using

estudio la correlación entre KINO85 y POZOS10 fue menor a uno (0.79 ± 0.09), que puede implicar que los efectos comunes de FH, que son mezcla de efectos ambientales, genéticos maternos y genéticos no aditivos,¹⁹ se manifiestan de diferente manera entre algunos ambientes de producción de camarón.

Los resultados obtenidos demuestran que no existe interacción genotipo por ambiente para el peso corporal a los 130 días en los ambientes estudiados. El ordenamiento de los valores genéticos predichos de las familias y la estimación de los parámetros genéticos son constantes a través de los ambientes estudiados, por lo que la selección de reproductores no se ve afectada.

Los resultados son importantes para el diseño de programas de selección que tienen como propósito el mejoramiento genético de *P. vannamei* para peso corporal, porque sugieren que no es necesario hacer programas específicos de mejora genética de acuerdo con la densidad de siembra dentro del rango estudiado en este trabajo (10-85 camarones/m²). La necesidad de hacer programas específicos para diferentes niveles ambientales podría incrementar los costos por unidad de progreso genético.

En la estimación de parámetros genéticos para peso corporal de *P. vannamei* en diferentes ambientes, es importante incluir la covarianza entre los efectos comunes de familia de hermanos, ya que ello afecta de manera importante la estimación de las heredabilidades y de la proporción de efectos comunes de familia de hermanos.

Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo recibido por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, de México, por la beca del primer autor durante sus estudios de doctorado (registro Conacyt número 192975). Este trabajo fue financiado por Maricultura del Pacífico, S.A. de C.V., y parcialmente por el Fondo Sectorial de Investigación en Materia Agrícola, Pecuaria, Acuacultura, Agrobiotecnología y Recursos Fitogenéticos Conacyt-Sagarpa-2005 (proyecto 1210). Se agradece en especial a Marcia Castillo Mendoza por la revisión realizada en esta traducción.

univariate and multivariate animal models. *Aquaculture* 2007;273:42-49.

10. GILMOUR AR, GOGEL BJ, CULLIS BR, WELHAM SJ, THOMPSON R. ASReml User Guide. Release 1.0, Hemel Hempstead: VSN International Ltd, 2002.
11. CHOW S, SANDIFER PA. Differences in growth, morphometric traits, and male sexual maturity among Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*, from different commercial hatcheries. *Aquaculture* 1991;92:165-178.
12. PALOMINO G, CONTRERAS F, SANCHEZ A, ROSAS

- C. Density and water exchange-dependent growth and survival of *Litopenaeus setiferus* post larvae. J World Aquaculture Soc 2001;32:167-176.
13. ARANEDA M, PEREZ EP, GASCA-LEYVA E. White shrimp *Penaeus vannamei* culture in freshwater at three densities: Condition state based on length and weight. Aquaculture 2008;283:13-18.
 14. VIEIRA C, PASYUKOVA EG, ZENG Z, HACKETT JB, LYMAN RF, MACKAY TFC. Genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting life span in *Drosophila melanogaster*. Genetics 2000;154,:213-227.
 15. CASTILLO-JUAREZ H, OLTENACU PA, CIENFUEGOS-RIVAS EG. Genetic and phenotypic relationships among milk production and composition traits in primiparous Holstein cows in two different herd environments. Livest Prod Sci 2002;78:223-231.
 16. FIKSE WF, REKAYA R, WEIGEL KA. Genotype $\times$ environment interaction for milk production in Guernsey cattle. J Dairy Sci 2003;86:1821-1827.
 17. BAGLEY MJ, BENTLEY B, GALL GAE. A genetic evaluation of the influence of stocking density on the early growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture 1994;121:313-326.
 18. ROBISON OW. The influence of maternal effects on the efficiency of selection; A review. Livest Prod Sci 1981;8:121-137.
 19. GJERDE B, TERJESEN BF, BARR Y, LEIN I, THORLAND I. Genetic variation for juvenile growth and survival in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Aquaculture 2004;236:167-177.