



**UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE**

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología Marina

PROFESOR PATROCINANTE: Dr. JORGE TORO YAGUI.

INSTITUTO DE BIOLOGIA MARINA

FACULTAD DE CIENCIAS

**SELECCIÓN GENÉTICA PARA MEJORAR EL TAMAÑO CORPORAL DE *MYTILUS CHILENSIS* (HUPÉ, 1854): ESTIMACIONES DE HEREDABILIDAD, RESPUESTA A LA SELECCIÓN E INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE.**

Tesis de grado presentada como  
parte de los requisitos para optar  
al Título de **BIOLOGO MARINO**

**ANGÉLICA CAROLINE ALCAPÁN CORONADO**

**VALDIVIA - CHILE**

**2004**

*La paz y el amor del cielo en el alma, no se los puede comprar con dinero, la inteligencia no los puede obtener, la sabiduría no los puede alcanzar; nunca puedes esperar conseguirlos por tu propio esfuerzo. Mas Dios te lo ofrece como un don, "sin dinero y sin precio". Son tuyos, con tal que extiendas la mano para tomarlos.*

**A mis queridos padres: Myriam y Rigo  
por su infinito amor y cariño.**

## Agradecimientos

A mi profesor patrocinante: Dr. Jorge Toro, quiero agradecer su calidad humana que me brindó confianza y seguridad en mi trabajo, por su buena disponibilidad, paciencia, y ayuda durante mi trabajo de Tesis.

Al Dr. Roberto Nespolo, por su valiosa ayuda en los análisis estadísticos y correcciones de mi Tesis, por la disponibilidad, paciencia y gran simpatía. Gracias por el apoyo, ánimo, confianza y la buena onda.

Al Dr. Iván Gómez, por las pertinentes sugerencias y correcciones hechas al manuscrito. Gracias por su tiempo.

Al personal del centro de maricultura de Hueihue (IFOP), por hacer grata mi estadía en ese lugar, y en forma muy especial a: Ana María Vergara y Alberto Millaquén por su gran colaboración desinteresada en las actividades prácticas de mi Tesis, y los gratos momentos compartidos.

Al profesor Oscar Chaparro por facilitar su laboratorio para llevar a cabo las mediciones de larvas, y por el grato ambiente laboral junto a los chicos del laboratorio.

A Johana Ojeda por su buena onda, amistad y ayuda en los inicios de la parte experimental y también durante la realización de esta Tesis.

A mis amigas de siempre: Loreto Balkenhol, Daniela Gutiérrez, Consuelo Hermosilla, Ximena Catalán y Marcela Pincheira, por su cariño, confianza, e inolvidables momentos compartidos, y también por toda la ayuda y apoyo durante mi estadía en la Universidad.

Y a toda mi familia (hermanos, abuelos, tíos, y primos) que de alguna u otra manera me ayudaron para que pudiera finalizar mis estudios de Biología Marina y llegar a la etapa final. En especial a mis padres por todo su cariño y constante apoyo, por creer en mí, al haber escogido esta carrera y nunca haberse opuesto en ello.

Esta Tesis fue financiada por el proyecto FONDECYT 1010166.

## Índice

	<b>Páginas</b>
<b>Índice de Tablas</b> .....	<b>5</b>
<b>Índice de Figuras</b> .....	<b>8</b>
<b>Resumen</b> .....	<b>11</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>13</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>14</b>
<b>Materiales y Métodos</b> .....	<b>23</b>
<i>1. Manipulación reproductiva, obtención de larvas y juveniles de <i>Mytilus chilensis</i></i> .....	<b>23</b>
a) Producción de familias para las estimaciones de heredabilidad.....	<b>23</b>
b) Experimento de selección genética para mejorar el carácter “peso vivo”.....	<b>24</b>
1.1. Cultivo larval.....	<b>25</b>
1.2. Marcaje individual.....	<b>27</b>
1.3. Mediciones de “peso vivo” y “longitud de la valva”.....	<b>28</b>
<i>2. Análisis de datos</i> .....	<b>29</b>
2.1. Heredabilidad.....	<b>29</b>
2.2. Respuesta a la selección.....	<b>30</b>
2.3. Interacción genotipo-ambiente.....	<b>31</b>
<b>Resultados</b> .....	<b>32</b>
Heredabilidad.....	<b>32</b>
Respuesta a la selección.....	<b>33</b>
Interacción genotipo-ambiente.....	<b>35</b>

<b>Discusión</b> .....	<b>37</b>
Heredabilidad.....	<b>37</b>
Respuesta a la selección.....	<b>43</b>
Interacción genotipo-ambiente.....	<b>47</b>
<b>Conclusiones</b> .....	<b>52</b>
<b>Literatura citada</b> .....	<b>54</b>
<b>Anexos</b> .....	<b>63</b>
Tablas.....	<b>64</b>
Figuras.....	<b>77</b>

## Índice de Tablas

	<b>Página</b>
<p><b>Tabla 1.</b> Resumen de los cruzamientos dirigidos en <i>Mytilus chilensis</i>. Diseño anidado (N= 19 machos, cada uno cruzado con 5 hembras), dando origen a la formación de las 95 familias de hermanos completos y medios hermanos. (*: Familias que alcanzaron la etapa juvenil para ser marcadas (9 meses de edad) y sirvieron para los respectivos análisis de esta Tesis).....</p>	pág. <b>64</b>
<p><b>Tabla 2.</b> Estadígrafos básicos de los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” de la población parental de 24 meses de edad, y de los grupos selección y control, utilizados para el experimento de selección de <i>Mytilus chilensis</i>.....</p>	pág. <b>65</b>
<p><b>Tabla 3.</b> Datos descriptivos de los ejemplares (F1) de <i>Mytilus chilensis</i> utilizados en las estimaciones de heredabilidad. (Prom.: promedio; D. E: desviación estándar; N: número de individuos).....</p>	pág. <b>66</b>
<p><b>Tabla 4.</b> Estimaciones de heredabilidad y componentes de varianzas en “longitud de la valva” y “peso vivo” para diferentes etapas de crecimiento de <i>Mytilus chilensis</i>, obtenidas a través de máxima verosimilitud restringida y un modelo animal, sobre un diseño anidado. (<math>h^2</math>: heredabilidad; <math>c^2</math>: varianza materna y de ambiente en común; <math>e^2</math>: varianza residual; <math>-2LL</math> (ACE): dos veces el logaritmo negativo del valor de verosimilitud). Los estimadores se presentan como proporción de la varianza fenotípica total.....</p>	pág. <b>67</b>
<p><b>Tabla 5.</b> Estimaciones de heredabilidad y componentes de varianza, para “peso vivo” en diferentes localidades, y a distintas edades de <i>Mytilus chilensis</i>, obtenidas a través de máxima verosimilitud restringida y un modelo animal, sobre un diseño anidado. (<math>h^2</math>: heredabilidad; <math>c^2</math>: varianza materna y de ambiente en común; <math>e^2</math>: varianza residual; <math>-2LL</math> (ACE): dos veces el</p>	

logaritmo negativo del valor de verosimilitud). Los estimadores se presentan como proporción de la varianza fenotípica total..... pág. **68**

**Tabla 6.** Estimaciones de heredabilidad y componentes de varianza, para “longitud de la valva” en diferentes localidades, y a distintas edades de *Mytilus chilensis*, obtenidas a través de máxima verosimilitud restringida y un modelo animal, sobre un diseño anidado. ( $h^2$ : heredabilidad;  $c^2$ : varianza materna y de ambiente en común;  $e^2$ : varianza residual;  $-2LL$  (ACE): dos veces el logaritmo negativo del valor de verosimilitud). Los estimadores se presentan como proporción de la varianza fenotípica total..... pág. **69**

**Tabla 7.** Estadígrafos básicos de los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” de la F1 tanto del grupo seleccionado como control en *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad, cultivados en tres localidades distintas (D. E: desviación estándar)..... pág. **70**

**Tabla 8.** Análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para el carácter “peso vivo” de *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad. Los efectos considerados fueron: “Localidad” (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) y “Grupo” (selección y control)..... pág. **71**

**Tabla 9.** Análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para el carácter “longitud de la valva” de *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad. Los efectos considerados fueron: “Localidad” (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) y “Grupo” (selección y control)..... pág. **72**

**Tabla 10.** Intensidad de selección de la población experimental de *Mytilus chilensis* y los respectivos grupos usados como progenitores, en los caracteres “peso vivo” (g) y “longitud de la valva” (mm) (Prom.: promedio; D. E: desviación estándar)..... pág. **73**

**Tabla 11.** Respuestas estandarizadas de selección para el carácter “peso vivo” (g) de la F1 de *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad en las localidades de Hueihue, Putemún y Quetalmahue (Prom.: promedio; D. E: desviación estándar)..... pág. **74**

**Tabla 12.** Respuestas estandarizadas de selección para el carácter “longitud de la valva” (mm) de la F1 de *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad en las localidades de Hueihue, Putemún y Quetalmahue (Prom.: promedio; D. E: desviación estándar)..... pág. **75**

**Tabla 13.** Análisis de varianza factorial (ANOVA) mixto de dos vías para el carácter “longitud de la valva” a los 12, 16 y 22 meses de edad de la F1 de *Mytilus chilensis*, y sus respectivas interacciones. Los efectos considerados fueron: “Localidad” (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) y “Familia” (18 familias, cada familia corresponde a la progenie del cruce de un macho con una hembra al azar del diseño anidado)..... pág. **76**

## Índice de Figuras

	<b>Página</b>
<b>Figura 1.</b> Lavado previo a iniciar el desove de los choritos en el estanque de 500 l (a), observación de los ejemplares, con el fin de detectar flujos de gametos liberados al estanque con agua, para después ser trasladados a recipientes individuales (b).....	pág. <b>77</b>
<b>Figura 2.</b> Choritos desovando individualmente (a), detalle de chorito hembra desovando (b).....	pág. <b>78</b>
<b>Figura 3.</b> Estanques de 200 l destinados para el cultivo larval, cada estanque representó una familia de las 95 familias formadas. En la parte inferior se ubican tamices de 37 $\mu\text{m}$ (a), vista superior de los estanques, donde se puede observar el detalle del sistema de recambio de agua (b).....	pág. <b>79</b>
<b>Figura 4.</b> Experimento de selección, con tres estanques de choritos del grupo selección y dos estanques de choritos del grupo control (cada estanque (150 l) con un total de 200 choritos).....	pág. <b>80</b>
<b>Figura 5.</b> Alimentación de las larvas de <i>Mytilus chilensis</i> , adicionando microalgas producidas en el hatchery, a los respectivos estanques de cada una de las familias.....	pág. <b>80</b>
<b>Figura 6.</b> Producción de microalgas en el hatchery de Hueihue, perteneciente al IFOP.....	pág. <b>81</b>
<b>Figura 7.</b> Observación de larvas desde la parte superior de un estanque de 200 l de una determinada familia.....	pág. <b>81</b>
<b>Figura 8.</b> Colectores de netlon dentro del estanque larval, utilizados para el asentamiento larval, y posterior fijación de los juveniles.....	pág. <b>82</b>
<b>Figura 9.</b> Estanque de 20000 l, usado como nursery para los juveniles producidos en el hatchery, previo traslado al ambiente natural.....	pág. <b>82</b>

- Figura 10.** Traslado de los juveniles en estanques (150 l) conteniendo agua de mar, en pearl nets debidamente marcados, al ambiente natural (localidad de Quetalmahue)..... pág. **83**
- Figura 11.** Localidad de Quetalmahue, donde se trasladaron los juveniles de 2 meses de edad, y permanecieron hasta los 10 meses de edad..... pág. **83**
- Figura 12.** Marcaje individual (N= 360) de las respectivas familias y choritos seleccionados a los 9 meses de edad (a), detalle de los choritos marcados (b), los que fueron puestos posteriormente en pearl nets con una abertura de malla de 6 mm rotulados con el número de la familia correspondiente(c)..... pág. **84**
- Figura 13.** Mediciones del “peso vivo” y la “longitud de la valva” de cada uno de los choritos marcados..... pág. **85**
- Figura 14.** Sistema de estacas ubicado en el estuario del río Quempillén (Chiloé), donde fueron puestos los pearl nets, una vez que se midieron y pesaron los individuos marcados, posteriormente se realizó la división de cada una de las familias para repartirlas en tres localidades de cultivo..... pág. **85**
- Figura 15.** Mapa de Chiloé, indicando las tres localidades de cultivo (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) de la F1 de la cohorte de 24 meses de edad de *Mytilus chilensis* perteneciente a la localidad de Yaldad. También se incluye la localidad de Quempillén, donde se llevaron a cabo las actividades de mediciones métricas (“peso vivo” y “longitud de la valva”) a distintas edades de los ejemplares experimentales..... pág. **86**
- Figura 16.** Gráficos para los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 12 meses de edad de los grupos selección y control de la F1 de *Mytilus chilensis*, cada uno con su respectivo error estándar, en las localidades de H: Hueihue, P: Putemún, y Q: Quetalmahue..... pág. **87**

**Figura 17.** Gráficos para los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 14 meses de edad de los grupos selección y control de la F1 de *Mytilus chilensis*, cada uno con su respectivo error estándar, en las localidades de H: Hueihue, P: Putemún, y Q: Quetalmahue..... pág. **88**

**Figura 18.** Gráficos para los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 16 meses de edad de los grupos selección y control de la F1 de *Mytilus chilensis*, cada uno con su respectivo error estándar, en las localidades de H: Hueihue, P: Putemún, y Q: Quetalmahue..... pág. **89**

**Figura 19.** Interacción “Familia \* Localidad” no significativa en longitud de la valva, a los 12 meses de edad (a), 16 meses de edad (b), y 22 meses de edad (c). Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95% de las observaciones. Las tres localidades son H: Hueihue, P: Putemún, y Q: Quetalmahue..... pág. **90**

## Resumen

Con el fin de investigar la potencialidad que la selección genética pudiese tener en el mejoramiento del tamaño corporal y por ende de la productividad en los cultivos de esta especie, se diseñó un estudio tomando como base la población natural de *Mytilus chilensis* de la Bahía de Yaldad. En un primer experimento se produjeron 95 familias, a través de un diseño anidado, cruzando 19 machos con 5 hembras cada uno, con el objetivo de estimar la heredabilidad en distintas etapas de crecimiento. En un segundo experimento se aplicó una intensidad de selección de 1,87 sobre el rasgo “peso vivo” en ejemplares de *M. chilensis* tomados al azar de una cohorte de 24 meses de edad, con el fin de determinar la respuesta genética para el tamaño corporal.

Las larvas de cada una de las familias y de los grupos seleccionados se cultivaron en estanques de 200 l hasta su metamorfosis y fijación. A los dos meses de edad se trasladaron al ambiente natural hasta que alcanzaron un promedio aproximado de 30 mm de longitud de la valva, procediendo a marcar cada ejemplar (N= 16985) con un código que identifica su procedencia. Posteriormente, cada familia incluyendo al grupo seleccionado, se dividió aleatoriamente en tres grupos, para ser repartidos en tres localidades de cultivo (Hueihue, Putemún y Quetalmahue). Se midió la longitud ( $\mu\text{m}$ ) en larvas y juveniles a los 10, 25 y 40 días, y posteriormente se realizaron mediciones de “peso vivo” (g) y “longitud de la valva” (mm) en todos los ejemplares marcados a los 10, 12, 14, 16 y 22 meses de edad.

Las heredabilidades bajo condiciones controladas (hatchery) fluctuaron entre  $0,001 \pm 0,140$  y  $0,330 \pm 0,003$ , mientras que en condiciones naturales de cultivo (tres localidades, 12 a 22 meses de edad), los valores fluctuaron entre  $0,010 \pm 0,146$  y  $0,520 \pm 0,100$  para “peso vivo”, y entre  $0,001 \pm 0,004$  y  $0,150 \pm 0,085$  para “longitud de la valva” respectivamente. La respuesta a

la selección se evaluó a los 12, 14 y 16 meses de edad, donde se obtuvo diferencias estadísticamente significativas ( $P < 0,05$ ) entre los grupos seleccionados y control, siendo el tamaño corporal del grupo seleccionado superior al grupo control. No se detectó interacción genotipo-ambiente significativa ( $P > 0,05$ ) para el tamaño corporal de *M. chilensis*, estimada a través de un ANOVA factorial mixto de dos vías entre los efectos “Localidad” y “Familia” en las tres etapas del ciclo de vida analizadas (12, 16 y 22 meses).

Debido a los bajos valores obtenidos en las estimaciones de heredabilidad en el presente estudio, se sugiere llevar a cabo un programa de selección familiar para mejorar el tamaño corporal de este bivalvo de importancia comercial.

## Abstract

In order to investigate the potential role of the genetic selection to enhance the body size growth of *Mytilus chilensis* and therefore improve the aquaculture productivity of this species, a study was designed using the natural population of Yaldad Bay. In the first experiment 95 fullsib and halfsib families were produced based on a nested design using 19 males mated each with 5 females with the aim to calculate heritability values at different stages of the mussel life cycle. In the second experiment a selection intensity of 1.87 was applied to a 24 months old cohort of *M. chilensis* for trait “live weight”, in order to estimate response to selection.

Larvae cultures from each family and selection groups were raised on 200 l fiber glass tanks until spat settlement. At the age of two months, they were transferred to the natural environment and after they reached 30 mm every spat was individually tagged (N= 16,985). Each family and selection group was randomly divided in three groups and transferred to growth out in three localities (Hueihue, Putemún and Quetalmahue). Shell length ( $\mu\text{m}$ ) was measured (larvae and juveniles) at 10, 25 and 40 days of age and the traits “live weight” (g) and “shell length” (mm) were measured in every experimental mussel at 10, 12, 14, 16 and 22 month of age.

Heritability values under laboratory conditions (hatchery) ranged from  $0.001 \pm 0.140$  to  $0.330 \pm 0.003$ , while under natural growing conditions (three locations, 12 to 22 months of age) the heritability values for “live weight” ranged from  $0.010 \pm 0.146$  and  $0.250 \pm 0.100$  and (“shell length”) ranged between  $0.001 \pm 0.004$  and  $0,150 \pm 0,085$  for. The response to selection on the experimental mussels was estimated at the age of 12, 14 and 16 months. Here statistically significant differences ( $P < 0.05$ ) between the selected and control group showed a higher body size. No genotype-environment interaction was detected ( $P > 0.05$ ) for body size in *M. chilensis* using a two way factorial ANOVA for the effects “location” and “family” in each life cycle stage (12, 16 and 22 months of age).

Because the low heritability values obtained in the present study, it is suggested to carry out a family selection program to enhance the body size of this economically important bivalve.

## Introducción

Los cultivos tanto marinos como dulceacuícolas han presentado un progresivo desarrollo a nivel mundial durante las dos últimas décadas (Nash, 1988; New, 1997; FAO, 1999-2001). En Chile, la actividad de acuicultura ha incrementado desde un 1,8 % en 1992 a un 12 % en el 2002 con respecto al desembarque total de recursos pesqueros. Por su parte, el cultivo del chorito chileno (*Mytilus chilensis*) incrementó de 3352 t en 1992 (31 % del desembarque total de la especie) a 41797 t en el 2002 (97 % del desembarque total de la especie), lo que en porcentaje acumulado equivale a un incremento de un 1000 %. La X Región es la que aporta el mayor desembarque proveniente de la acuicultura, así como también del recurso chorito, este último aportando un 97 % del desembarque total de esta especie en 2002 (SERNAPESCA, 1992-2002). Los cultivos marinos han sido identificados como una alternativa de desarrollo económico y social de un amplio sector productivo nacional e internacional, razón por la cual se debe seguir mejorando dichos cultivos, con el objetivo de obtener una mayor productividad y calidad del producto (Soto, 1992).

La geografía del sur de Chile es muy apropiada para el desarrollo de la acuicultura de moluscos (Winter *et al.*, 1984; Navarro & Gutiérrez, 1990; Barton, 1997; Sánchez, 2002), debido principalmente a sus numerosos estuarios y bahías protegidas alejadas de la industrialización y por ende con menos contaminación ambiental. Hasta el momento, el explosivo incremento de la acuicultura se debe principalmente a un aumento en el número de concesiones y no a un aumento de la productividad de los cultivos (Barton, 1997).

El éxito de la acuicultura no sólo se basa en el número de concesiones para el cultivo, si no que también es importante considerar todos los aspectos relacionados con la biología

incluyendo los componentes genéticos de las especies actualmente en cultivo y aquellas potencialmente cultivables, lo cual puede realizarse por medio del mejoramiento genético (Newkirk, 1980, 1983; Toro & Newkirk, 1990; Toro, 1990; Beaumont & Hoare, 2003).

El mejoramiento genético tiene por objetivo producir cepas o líneas mejoradas para distintos rasgos o caracteres de importancia económica, a través de métodos y técnicas de genética aplicada (Guiñez, 1988). Los rasgos de mayor interés desde un punto de vista productivo están controlados por un gran número de genes (poligenes), con una considerable influencia ambiental (Falconer, 1981). Tales rasgos son conocidos como caracteres cuantitativos, razón por cual son mejor estudiados por medio de la Genética Cuantitativa. Entre los principales rasgos a mejorar, se incluyen por mencionar algunos: el tamaño corporal, forma, producción de carne y resistencia a enfermedades (Longwell & Stiles, 1973; Newkirk, 1978a; Newkirk, 1980; Falconer, 1981; Koment, 2002). Los avances en el mejoramiento genético realizados en caracteres de importancia económica tanto del sector ganadero como agrícola a través de programas de selección, han demostrado ser exitosos (Ollivier, 1987; Smith, 1987; Toro, 1991), siendo el tamaño corporal el rasgo más importante en programas de selección (Beaumont & Hoare, 2003).

Existe evidencia científica de que es posible hacer mejoramiento en rasgos de interés comercial en organismos utilizados en acuicultura, especialmente luego del rápido desarrollo de tecnología de hatchery para un mejor control del ciclo reproductivo de éstas especies (Newkirk, 1980, 1983; Newkirk & Haley, 1982a; Gjedrem, 1983; Guiñez *et al.*, 1986; Guiñez, 1988; Toro & Newkirk, 1990; Beaumont & Fairbrother, 1991; Bustos *et al.*, 1991; Toro, 1991; Toro *et al.*, 1995; Koment, 2002; Beaumont & Hoare, 2003). Al iniciar un programa de mejoramiento genético a través de selección, es importante determinar previamente algunos parámetros genéticos básicos tales como heredabilidad de los rasgos, correlaciones fenotípicas, genéticas y

ambientales, e interacciones genotipo-ambiente (Newkirk, 1980; Gjedrem, 1983; Ollivier, 1987; Toro & Newkirk, 1990; Toro, 1990; Toro, 1991; Toro *et al.*, 1995).

La importancia de la heredabilidad ( $h^2$ ) en un programa de mejoramiento genético a través de selección se debe a su papel predictivo, ya que expresa la confiabilidad del valor fenotípico como indicación del valor reproductivo, determinando su influencia en la próxima generación (Lannan, 1972; Longwell & Stiles, 1973; Falconer, 1981; Wada, 1986; Toro *et al.*, 1995). Los valores de heredabilidad pueden fluctuar entre 0 y 1. Heredabilidades de 0,2 o superiores indican que el progreso genético del carácter en cuestión puede lograrse por medio de la implementación de programas de selección para explotar la varianza genética aditiva (Newkirk *et al.*, 1977a; Losee, 1978). Sin embargo, en algunos casos es posible obtener mejoras genéticas con valores de heredabilidad inferiores a 0,2 (Lannan, 1972). Según Guiñez (1988) en organismos marinos (moluscos, peces y crustáceos) los valores de heredabilidad para los rasgos de importancia económica son altos, lo cual demuestra que existe un buen potencial para el mejoramiento genético. Las determinaciones de heredabilidad sólo son válidas para la población, condiciones ambientales donde se cultivaron y la edad a la cual se determinaron (Lannan, 1972).

Los valores de heredabilidad para un determinado rasgo pueden variar con la edad del organismo. Kinghorn (1983) describe valores de heredabilidad para el rasgo “peso vivo” en salmones, que fueron aumentando con la edad, debido a la disminución de los efectos maternos, los que predominan durante todo el ciclo larval (Gjedrem, 1983; Strömngren & Nielsen, 1989). Similares incrementos en el valor de heredabilidad con la edad en peces, también lo describe Kirpichnikov (1981), Gjedrem (1983) y McKay *et al.* (1986). Los efectos maternos forman parte de la varianza ambiental, e incluyen influencias prenatales y posnatales, principalmente nutricionales, de la madre sobre su cría. Las madres grandes tienden a dar una mejor nutrición a

sus crías que las madres pequeñas. Por lo tanto, las crías de las primeras tienden a crecer más rápidamente y el efecto de este rápido crecimiento temprano puede persistir, de manera que cuando llegan al estado adulto sus tamaños son mayores (Falconer, 1981). En el caso de *M. chilensis*, se considera como efecto materno al contenido de vitelo en los ovocitos de la hembra.

De acuerdo a Mallet *et al.* (1986) las determinaciones de parámetros genéticos en especies de bivalvos han sido basadas en diseños experimentales con muy pocas familias y los rasgos han sido evaluados sólo en las etapas larval y juvenil. Sin embargo, existen valores de heredabilidad para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva” en bivalvos adultos como los descritos por Wada (1986) en la ostra perlífera (*Pinctada fucata martensii*), Toro & Newkirk, (1990) en la ostra europea (*Ostrea edulis*), Hadley *et al.* (1991) en *Mercenaria mercenaria*, y Toro *et al.* (1995) en la ostra chilena (*Ostrea chilensis*). Por otra parte, Mallet *et al.* (1986), Strömngren & Nielsen (1989) determinaron heredabilidad en *Mytilus edulis* en etapas de larva y juvenil. En *M. chilensis*, Toro & Paredes (1996) estimaron la heredabilidad para tamaño corporal considerando distintas edades larvales, mediante un diseño anidado. La única determinación de heredabilidad en individuos adultos de *M. edulis* ha sido descrita por Mallet *et al.* (1986) en ejemplares de 700 días de edad, los cuales fueron sometidos a dos ambientes de cultivo diferentes, con valores de  $h^2_s = 0,22$  y  $0,92$  respectivamente.

Según Toro *et al.* (1996) la determinación de la respuesta a la selección para rasgos de importancia económica es fundamental en programas de mejoramiento a largo plazo. Newkirk & Haley (1982a), Newkirk & Haley (1983), Toro & Newkirk (1990) en *O. edulis*, Haley & Newkirk (1982) en *Crassostrea virginica* y *O. edulis*, Wada (1986) en *P. fucata martensii*, Hadley *et al.* (1991) en *M. mercenaria*, Bustos *et al.* (1991), Toro & Newkirk (1991), Toro *et al.* (1992), Toro

*et al.* (1995) en *O. chilensis*, han obtenido respuestas significativas para mejorar rasgos como “peso vivo” o “longitud de la valva”.

La expresión de un carácter depende del ambiente en el cual se cultiva el organismo o la población, es así que un genotipo superior en un determinado ambiente, no necesariamente será el mejor en un ambiente diferente (Falconer, 1952). Ello quiere decir que una población mantenida por varias generaciones bajo condiciones controladas, tendrá un pobre desempeño al ser trasladada a un ambiente natural, comparada con una población silvestre (endémica). Ello se debería a que la primera población ha sido seleccionada para desempeñarse en un ambiente dado (Toro, 1994). De esta manera se recomienda que la selección se lleve a cabo bajo las condiciones ambientales en la cual se desarrolla o cultiva la especie de interés, para asegurar la aplicabilidad de los parámetros genéticos que se desea mejorar (Falconer, 1952; Toro, 1994). La magnitud de la variación en la respuesta para determinados genotipos sometidos a diferentes condiciones ambientales (interacción genotipo-ambiente) puede ser usada para caracterizar una especie o línea como “propósito general”, que se desempeña relativamente bien bajo diversas condiciones ambientales o como “propósito específico”, que se desempeña muy bien en un ambiente determinado (Iwamoto *et al.*, 1986; Toro, 1994; Toro, 1996).

Varios experimentos realizados en ambientes controlados describen la existencia de interacciones genotipo-ambiente significativas en *M. edulis* (Innes & Haley, 1977), *C. virginica* (Newkirk *et al.*, 1977b; Newkirk, 1978b), y *M. chilensis* (Toro, 1994; Toro & Paredes, 1996). Estos estudios consideran en los estadios larvales rasgos de supervivencia y tamaño corporal bajo distintas condiciones de salinidad o concentraciones de alimento (ambientes). Estudios en ambientes naturales son muy escasos en la literatura. Mallet & Haley (1983) llevaron a cabo cruzamientos puros e híbridos en poblaciones de *C. virginica*, los cuales se mantuvieron en dos

ambientes naturales distintos, donde se estimó interacción genotipo-ambiente estadísticamente significativa. Toro (1994), Toro & Águila (1995) y Toro (1996) determinaron interacciones genotipo-ambiente significativas en poblaciones de *O. chilensis* sometidas a diferentes presiones ambientales.

Distribución natural y aspectos biológicos básicos de la especie *M. chilensis*:

*Mytilus. chilensis* (Hupé, 1854) se distribuye en Chile desde la IX hasta la XII Región (Hernández & González, 1976; Bahamondes-Rojas & Muñoz, 1998). Sin embargo, Lorenzen *et al.* (1979) y Lancellotti & Vásquez (2000) indican que la distribución es más amplia, extendiéndose a lo largo de la costa Chilena (I Región a XII Región).

Comúnmente conocido como chorito, dayes o quilmahue es un molusco bivalvo, cuyas valvas se distinguen por presentar estrías concéntricas de crecimiento, y estar recubiertas por un periostraco de color pardo-negruzco a violáceo (Lorenzen *et al.*, 1979; Bahamondes-Rojas & Muñoz, 1998; Zagal & Hermosilla, 2001). Esta especie presenta sexos separados, el macho se puede reconocer por presentar la gónada de un color crema amarillento, y la hembra un color crema anaranjado (Lorenzen *et al.*, 1979; Bahamondes-Rojas & Muñoz, 1998; Clasing *et al.*, 1998). La fecundación es externa, la unión de los gametos da origen a un cigoto, el cual a través de división celular, desarrolla una larva trocófora (que no posee concha, ni se alimenta del medio), la cual posteriormente se transforma en una larva véliger (24-48 h), caracterizada por presentar concha y una estructura llamada velo, que le sirve para movilizarse y capturar partículas alimentarias desde la columna de agua. Transcurridos 30 a 40 días en la columna de agua, la larva pierde su velo lo que facilita su descenso al bentos donde por medio de una estructura denominada pie genera un elemento de fijación filamentoso llamado biso, con el que se adhiere

firmemente al sustrato, donde posteriormente ocurre la metamorfosis, que es el cambio de forma a un adulto en miniatura llamado juvenil (Lorenzen *et al.*, 1979; Bahamondes-Rojas & Muñoz, 1998; Clasing *et al.*, 1998).

Estos organismos presentan una gran resistencia a cambios ambientales como temperatura y salinidad (Lorenzen *et al.*, 1979; Santa Cruz & Lozada, 1979; Clasing *et al.*, 1998). Su alimentación por filtración, se basa en fitoplancton y detritus (seston) presente en la columna de agua, donde también obtiene el oxígeno por medio de las branquias (Lorenzen *et al.*, 1979; Bahamondes-Rojas & Muñoz, 1998; Clasing *et al.*, 1998).

Es importante destacar que en bancos naturales los choritos alcanzan su talla comercial de 5 cm en unos 4–5 años, mientras que en cultivo suspendido, esto se logra entre 15 a 18 meses (Clasing *et al.*, 1998).

Se ha publicado muy poco sobre genética poblacional de *M. chilensis*, y no hay información sobre mejoramiento genético de este bivalvo chileno, ya que para ello se requería el control completo sobre su ciclo de vida (Hershberger *et al.*, 1984), lo cual ha sido logrado solo recientemente (Toro *et al.*, 2004). Una reducción del tiempo (intervalo generacional) para lograr la talla comercial o mejoramiento de la tasa de supervivencia podría ser una ventaja importante para el cultivo de este mitílido. Hasta la fecha no existen datos sobre tamaño corporal y supervivencia de juveniles (semillas) de *M. chilensis* producidos en hatchery.

La presente Tesis representa el primer ensayo de producción a gran escala de juveniles y adultos bajo condiciones de laboratorio de *M. chilensis*, y es parte de un programa de mejoramiento genético en *M. chilensis* e incluye la estimación de heredabilidades, determinación de la respuesta a la selección, y la detección de interacción genotipo-ambiente sobre el tamaño corporal de este bivalvo de importancia económica en nuestro país. Esta especie servirá de

modelo para planificar programas de mejoramiento genético para otros moluscos bivalvos en el futuro.

En el presente estudio, se postula las siguientes hipótesis de trabajo:

1. Existe una varianza genética aditiva significativa para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva”, expresada en términos de heredabilidad en ejemplares de tamaño comercial (22 meses de edad).
2. Los valores de heredabilidad para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva” irán en aumento con la edad en *M. chilensis* (considerando las etapas larval, juvenil y adulto).
3. Aplicando una determinada intensidad de selección sobre una distribución normal de adultos de *M. chilensis*, la descendencia obtenida superará significativamente a los grupos control para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva”.
4. Una interacción genotipo-ambiente estadísticamente significativa, se obtendrá al someter las familias de los distintos cruzamientos dirigidos a tres ambientes de cultivo diferentes.

Los objetivos generales de esta Tesis son:

- Estimar la heredabilidad para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva” en distintas edades (10, 25 y 40 días; 10, 12, 14, 16 y 22 meses de edad) en la descendencia de *M. chilensis* proveniente de los cruzamientos dirigidos.
- Estimar respuesta a la selección para “peso vivo” y “longitud de la valva” bajo tres ambientes de cultivo diferentes (12, 14 y 16 meses de edad).

- Determinar la existencia de interacción genotipo-ambiente sobre el tamaño corporal (“longitud de la valva”) de la descendencia cultivada en tres ambientes diferentes (localidades).

Objetivos específicos:

- Llevar a cabo cruzamientos dirigidos para la obtención de familias bajo un diseño anidado, de medios hermanos.
- Obtención de grupos seleccionados y controles en base a “peso vivo” (utilizando desove masal), a partir de una cohorte de *M. chilensis* de 24 meses de edad.
- Realizar los cultivos de *M. chilensis* en las etapas larvales y de nursery.
- Cuantificación del tamaño corporal en las etapas larval y juvenil.
- Marcaje individual de todos los ejemplares experimentales (F1).
- Mediciones de “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 10, 12, 14, 16 y 22 meses de edad.

## Materiales y Métodos

### **1. Manipulación reproductiva, obtención de larvas y juveniles de *Mytilus chilensis*.**

#### **a) Producción de familias para las estimaciones de heredabilidad.**

Esta actividad se llevó a cabo entre Noviembre de 2001 y Enero de 2002 en el Centro de Maricultura de Hueihue, perteneciente al IFOP, ubicado en la Bahía Hueihue, en la costa este de la Isla de Chiloé (41° 50` 24`` S, 73° 30` 5`` W), en el sur de Chile.

Se utilizaron ejemplares adultos tomados al azar, de una cohorte de 1999 proveniente de la Bahía Yaldad, isla de Chiloé (43° 08` S; 73° 44` W), que estaba en época reproductiva (previo al desove). Los individuos se lavaron con agua de mar antes de colocarlos en el estanque de 500 l, donde se llevó a cabo el desove masivo (Figura 1). La metodología a seguir fue la siguiente:

- El desove fue inducido con exposición al aire y temperatura. Para ello los ejemplares se mantuvieron fuera del agua durante unas horas, y posteriormente fueron llevados al estanque, con agua de mar filtrada (5 µm) y esterilizada con U. V, con una temperatura de 19,5 °C.
- La diferenciación de sexos se llevó a cabo, observando el flujo de gametos liberados al medio acuático. Las hembras se reconocieron por liberar un flujo color anaranjado y de aspecto granuloso, y los machos desovaron un flujo color blanquecino y de aspecto viscoso. A medida que se identificaron machos y hembras, se trasladaron a recipientes individuales con agua de mar filtrada y esterilizada (Figura 2) para que continuaran desovando.
- Los cruzamientos se realizaron en envases plásticos de 2 l, utilizando un diseño experimental anidado o jerárquico (cada macho (N= 19) con 5 hembras distintas), según

Becker (1986). A los reproductores desovados se les registró la longitud (tamaño máximo valvar) utilizando un pie de metro (0,1 mm).

- Se realizó la fertilización de los gametos femeninos de cada una de las hembras, adicionando 80 ml de agua conteniendo los espermios del respectivo macho. Luego se esperó aproximadamente una hora y media, para asegurar la fertilización y posterior división celular.
- Se identificó cada cruzamiento, lo que se denominó “familia” antes de trasladar los recipientes con las ovas fecundadas (embriones) a los respectivos estanques larvales de fibra de vidrio de 200 l (Figura 3) y dar inicio al cultivo larval. En la Tabla 1, se resumen los cruzamientos dirigidos que dieron origen a las 95 familias de medios hermanos y hermanos completos el 21 y 22 de Noviembre de 2001.

#### **b). Experimento de selección genética para mejorar el carácter “peso vivo”.**

Los ejemplares utilizados como reproductores corresponden a la cohorte fijada en Diciembre de 1999 de la Bahía Yaldad, isla de Chiloé (43° 08` S; 73° 44` W). Se pesaron (g) y midieron (mm) 1470 individuos tomados al azar, elaborando con los datos obtenidos, las respectivas curvas de distribución de frecuencia para los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva”. Ambas curvas presentaron distribución normal (prueba de Shapiro-Wilk’s W). La selección se hizo utilizando el “peso vivo”, seleccionando el 10 % superior de la distribución de frecuencia, correspondiendo el punto de truncación a 24,05 g, por lo que se escogió a individuos de la misma cohorte, cuyo peso fue igual o superior a 24,05 g hasta completar un total de 600 choritos (grupo seleccionado). Con respecto al grupo control, se determinó usando el promedio  $\pm$  0,5 D. E de la curva de frecuencia para “peso vivo”, el rango que se obtuvo fue de 16,5–20 g, de

esta manera se escogieron individuos que estén dentro de dicho rango hasta completar un total de 400 choritos (grupo control). La formación de los grupos tanto seleccionados como controles (Tabla 2), se llevó a cabo en la Estación Experimental de Quempillén, Ancud, Chiloé (41° 51` S; 73° 46` W).

El 20 de Noviembre de 2001 se instaló en el Centro de Maricultura de Hueihue, cinco estanques de 120 l cada uno, tres con ejemplares seleccionados (N= 200 c/u), y los dos restantes con los controles (N= 200 c/u) (Figura 4). La alimentación de microalgas se suministró diariamente a través de goteo constante de *Isochrysis galbana* con una concentración de 500000 cél/ml. El agua de los estanques, previamente filtrada (5 µm), esterilizada con U. V, y a una temperatura de  $17 \pm 1$  °C se cambió diariamente, el agua era tamizada (37 µm) con el fin de chequear la presencia de larvas. Este procedimiento se mantuvo hasta la obtención de larvas, por desove masal, lo cual ocurrió a los pocos días de la instalación del sistema.

El cultivo larval se realizó paralelamente y siguiendo el mismo procedimiento que las larvas provenientes de los cruzamientos para producción de familias.

### **1.1. Cultivo larval**

Una vez que las larvas se trasladaron a los estanques de 200 l con agua de mar pre-filtrada (5 µm), esterilizada con U. V, temperatura de  $18 \text{ °C} \pm 1 \text{ °C}$ , se realizaron las siguientes actividades, las cuales fueron de rutina diaria hasta llegar a la etapa de juvenil.

Sistema de circulación de agua: Transcurridas 48 horas (desde el inicio del cultivo larval), se procedió al recambio de agua en el sistema de circulación abierta, donde el agua tratada llegó primero a un estanque de acumulación de 2000 l, ubicado a una altura de 1,65 m, y se repartió a través de tubos de PVC sobre los estanques, y el agua que llegaba a los estanques pasaba por

medio de mangueras plásticas con un diámetro interno de 5 mm, y de una longitud aproximada de 10 cm (Figura 3b). La circulación de agua siguió el principio de los “vasos comunicantes” lo cual hizo que los estanques no se rebalsaran, y el agua que fue renovada pasó por tamices de 37  $\mu\text{m}$  (Figura 3a) que retuvieron las posibles larvas que llegaron a ese punto, devolviéndolas al estanque una vez finalizado el recambio de agua que duraba aproximadamente 4 horas.

Alimentación de las larvas: Luego de cada recambio de agua, se efectuó la alimentación de las larvas (Figura 5) que consistía principalmente de la microalga *Isochrysis galbana*, con una concentración de 100000 cél/ml (Toro & Paredes, 1996). En algunas ocasiones esta dieta fue reemplazada por Ihp (*Isochrysis* altamente proteica), y en menor frecuencia por *Chaetoceros muelleri*. Rara vez se realizó mezcla de microalgas, esto debido a la disponibilidad y producción de microalgas del hatchery (Figura 6).

Toma de muestras: Se tomaron muestras de larvas cada cinco días de cada una de las familias (N= 95) en tubos eppendorf de 1,5 ml, y se fijó la muestra con una gota de formalina al 10 % para realizar las mediciones de longitud posteriormente.

Asentamiento larval: Se observó cada cierto tiempo a cada una de las familias, esto con el fin de observar a simple vista la presencia de larvas (Figura 7). Aquellos estanques donde no se observó larvas, se eliminaron, pasando el agua por un tamiz de 37  $\mu\text{m}$  para asegurar la no presencia de larvas, lo cual significó la pérdida de algunas familias. A partir del día 20 del cultivo larval, se comenzó a observar la presencia de algunos juveniles adheridos a las paredes de algunos estanques. Para que los juveniles se fijaran se dispuso de colectores de netlon en el interior de los estanques (Figura 8). La cantidad de colectores puestos en cada estanque dependió de la densidad larval estimada por recuento al microscopio.

Los juveniles de las respectivas familias de chorito se mantuvieron en los estanques hasta alcanzar una talla promedio de  $3 \pm 1$  mm. El 4 de Enero de 2002 los juveniles adheridos a los colectores de netlon en pearl nets de 2,5 mm de abertura de malla (en cada pearl net se dispuso dos netlon), se trasladaron a terreno. Además, se fabricaron bolsitas con red de plancton de 300  $\mu$ m para los juveniles adheridos a las paredes del estanque, que se recolectaron con un pincel. Cada pearl net fue identificado con cinta rotuladora, indicando a que familia correspondía. El 14 de Enero los pearl nets (familias) fueron puestos en un estanque de 20000 l, alimentado con agua de mar circulante (nursery), al que se le adicionó 40 l de microalgas/día, con una concentración aproximada de 6000 cél/ml (Figura 9).

El traslado de los juveniles (Figura 10) al ambiente natural, se realizó el día 17 de Enero de 2002 a la localidad de Quetalmahue ( $41^{\circ} 51' 45''$  S,  $73^{\circ} 55' 25''$  W; Ancud, Chiloé) (Figura 11). Los juveniles adheridos al netlon en pearl nets se mantuvieron en cultivo suspendido (long-lines) hasta alcanzar una longitud promedio de 10 mm para posteriormente retirarlos del netlon y dejar los juveniles dentro de los respectivos pearl nets.

## **1.2. Marcaje individual**

El marcaje de los ejemplares de cada una de las respectivas progenies se llevó a cabo en los meses de Julio a Agosto de 2002. Se trasladaron los ejemplares desde Quetalmahue a Quempillén y se mantuvieron en estanques de fibra de vidrio, con aireación continua y recambio de agua diario previo al marcaje. Cada marca de 2,5 x 7 mm hecha de mica tiene impresa un número que indica la familia a la que pertenece el individuo. Las marcas tienen el fondo color negro y los números transparentes, los que se pintaron con lápiz corrector color blanco, y de esta manera hacer notar el número de la familia sobre la superficie oscura de la valva del chorito. Se

marcaron 360 individuos tomados al azar de cada familia. Los individuos del experimento de selección se marcaron de la misma forma para el grupo seleccionado. El adhesivo “Superbonder Loctite 495” fue utilizado para pegar las marcas lo más cerca del umbo del chorito con ayuda de pinzas metálicas (Figura 12), dejando secar a temperatura ambiente antes de volver al agua, dentro de un pearl net previamente identificado (Figura 12c). Una vez marcados, fueron trasladados nuevamente al ambiente natural.

### **1. 3. Mediciones de “peso vivo” y “longitud de la valva”.**

Una vez finalizado el proceso de marcaje, los individuos fueron medidos y pesados individualmente (Figura 13). La “longitud de la valva” se midió con un pie de metro (0,1 mm), y el “peso vivo” se obtuvo con balanza A & D portátil (0,01 g). Posteriormente las familias dispuestas en pearl nets se dejaron en el estuario Quempillén, en sistema de estacas (Figura 14).

La última semana de Septiembre de 2002, se retiraron los pearl nets del estuario y cada familia se dividió al azar en tres grupos. Cada sub-grupo conteniendo un tercio de cada una de las familias fue puesto aleatoriamente en pearl nets con una mayor abertura de malla (6 mm), 950 g de juveniles/pearl net. Estos fueron trasladados a tres localidades, Hueihue, Putemún y Quetalmahue (Figura 15), y suspendidos en long lines. Finalmente cada localidad tuvo un total de 25 pearl nets distribuidos en cinco cuelgas, cada una con cinco pisos. Las mediciones de “peso vivo” y “longitud de la valva” en la F1 de *M. chilensis* se realizaron a la edad de 10, 12, 14, 16 y 22 meses de edad.

## **2. Análisis de datos.**

### **2.1. Heredabilidad.**

Las larvas se muestrearon los días 10 y 25 post fecundación y los juveniles a los 40 días de edad en el diseño anidado. La muestra de cada una de las familias se fijó en tubos eppendorf con formalina al 10 %. Se midió la longitud máxima ( $\mu\text{m}$ ) de 30 individuos aproximadamente de cada una de las familias, utilizando un analizador de imágenes. Las larvas en portaobjetos fueron grabadas con una cámara de video Pulnax conectada a un microscopio invertido (ZEISS IM35), posteriormente las imágenes fueron capturadas utilizando un computador equipado con una tarjeta de video ATI. La longitud de las larvas se obtuvo usando el programa computacional Scion Image.

Los muestreos de “peso vivo” y “longitud de la valva” de todos los ejemplares vivos pertenecientes a las respectivas familias, se llevaron a cabo a los 10, 12, 14, 16, y 22 meses de edad. Los cuatro últimos muestreos se realizaron en cada una de las tres localidades. Los datos obtenidos para ambos caracteres morfológicos fueron analizados mediante el modelo animal y máxima verosimilitud restringida, usando el software MTDFREML (Boldman *et al.*, 1995). De esta manera se determinaron las respectivas heredabilidades (efectos genéticos aditivos), al igual que los otros componentes de varianza correspondientes a efectos maternos y de ambiente en común ( $c^2$ ) y efectos residuales ( $e^2$ ), cada uno con su respectivo error estándar asintótico (Nespolo *et al.*, 2003; Bacigalupe *et al.*, 2004). Cabe destacar que para este modelo estadístico,  $c^2$  incluye la varianza genética no aditiva, y la varianza ambiental general.

## **2.2. Respuesta a la selección.**

Del grupo control no se obtuvo ejemplares hasta la etapa de juvenil, por lo que fue necesario utilizar algunas familias (del experimento de heredabilidad) como grupo control. La elección de las familias se realizó promediando las longitudes de valva de ambos progenitores, y el promedio (mm) que estuvo dentro del rango de 62,5-64,5 mm se consideró como grupo control, 9 familias cumplieron con el requisito (familias 10, 16, 26, 29, 31, 37, 59, 61 y 64). De la descendencia del grupo seleccionado se escogió al azar un total de 350 individuos para ser marcados. La progenie (F1) del grupo selección y control se distribuyó en tres localidades, y fue monitoreada a los 12, 14 y 16 meses de edad. Análisis de varianza (ANOVA) incluyendo los efectos de “Localidad” (Hueihue, Putemún y Quetalmahue), “Grupo” (selección y control), y la interacción entre ambos, se realizó para “peso vivo” y “longitud de la valva”, con el fin de detectar diferencias en el tamaño corporal entre ambos grupos. Como la selección de los progenitores se realizó a los 24 meses de edad, las respuestas a la selección de las respectivas progenes fueron correlacionadas (Falconer, 1981). La respuesta a la selección se realizó según Toro *et al.* (1996), calculándose una respuesta estandarizada (índice estandarizado) a la selección en unidades de desviación estándar del control, sustrayendo el promedio del grupo control del promedio del grupo seleccionado con la posterior división por la desviación estándar del control para cada carácter correlacionado.

Para el cálculo de intensidad de selección tanto para “peso vivo” como para “longitud de la valva”, se sustrajo el promedio de la población parental del promedio del grupo (selección y control) dividido por la desviación estándar de la población parental, con ello se obtuvo el índice estandarizado del grupo seleccionado y el control, posteriormente se calculó el índice ajustado de

selección, sustrayendo el índice estandarizado del control al índice estandarizado del grupo seleccionado.

### **2.3. Interacción genotipo-ambiente.**

Los datos de tamaño corporal de las respectivas familias en las distintas localidades fueron analizados para estimar la presencia de interacción genotipo-ambiente, utilizando el programa estadístico STATISTICA 6.0. Se escogieron 18 familias provenientes del cruce de un macho y una hembra diferente, escogida al azar del diseño anidado del experimento de heredabilidad. Se analizó la existencia de interacción, en “longitud de la valva” a los 12, 16 y 22 meses de edad, con el factor “Localidad” (efecto fijo) y el factor “Familia” (efecto aleatorio), mediante análisis de varianza factorial mixto (ANOVA de dos vías).

## Resultados

### Heredabilidad

De las 95 familias de *M. chilensis* obtenidas, 63 llegaron a la etapa de juvenil, en un número adecuado para los análisis, las que fueron trasladadas a la localidad de Quetalmahue. Al momento del marcaje (a los 8 y 9 meses de edad), se marcaron un total de 59 familias (Tabla 1), ya que 4 familias se perdieron (se desprendieron o fueron robadas) de la línea madre donde estaban suspendidas en Quetalmahue. Un total de 16985 individuos fueron marcados y el porcentaje de mortalidad a los 22 meses de edad se estimó en un 14,3 %. Además, se estimó que existió un 57,1 % de individuos que perdieron sus marcas. Durante el mes de Noviembre de 2002 (12 meses de edad) se perdió (desprendió o fue robada) en la localidad de Putemún una cuelga de choritos de cinco pisos (pearl nets). A los 12 meses de edad se realizó un desdoble (para ajustar las densidades/pearl net), por lo que Hueihue y Quetalmahue quedaron con un total de 50 pearl nets en cada localidad, los que se distribuyeron en 10 cuelgas cada una de cinco pisos. Por su parte Putemún quedó con 40 pearl nets distribuidos en 8 cuelgas de cinco pisos cada cuelga. En Septiembre de 2003 (22 meses de edad) se perdió un total de 21 pearl nets pertenecientes a la localidad de Quetalmahue.

En la Tabla 3, se resumen los promedios y desviaciones estándar para cada una de las edades de los choritos (F1) a los que se les determinó heredabilidad tanto para “peso vivo” como para “longitud de la valva”. Las estimaciones de heredabilidad ( $h^2$ ) obtenidas a los 10, 25, 40 y 300 días de edad se muestran en la Tabla 4. Considerando las tres primeras etapas de crecimiento (10, 25 y 40 días), se observa que la heredabilidad de la longitud ( $\mu\text{m}$ ) de larvas y juveniles aumenta de 0,001 a 0,330, sin embargo, a los 300 días de edad la  $h^2$  desciende a 0,001. Posterior

a los 300 días de edad, la descendencia de cada una de las familias de *M. chilensis* se distribuyó en tres localidades de cultivo diferentes, y se determinó  $h^2$  para los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” a diferentes edades (12, 14, 16 y 22 meses). En la Tabla 5 se observan las estimaciones de  $h^2$  para el carácter “peso vivo”, en la localidad de Hueihue los valores fluctuaron entre 0,010-0,180, en Putemún: 0,070-0,520, y Quetalmahue: 0,060-0,120. Se puede apreciar que la  $h^2$  no sigue un patrón definido en relación al crecimiento (si la  $h^2$  tiene una tendencia ascendente o descendente en cuanto a la edad de los individuos). Esto es apoyado por el hecho de que la correlación lineal entre la  $h^2$  y la edad de los individuos, resultó ser no significativa ( $r^2=0,11$ ;  $P=0,7$ ). Con respecto a los efectos maternos y de ambiente en común ( $c^2$ ), en su mayoría son fuertes (comparados con los valores de  $h^2$ ), y van disminuyendo a medida que aumenta la edad de los individuos. Por otra parte, para el carácter “longitud de la valva” (Tabla 6), las heredabilidades fluctuaron entre 0,001-0,140 para Hueihue, 0,001-0,140 para Putemún, y 0,004-0,150 para Quetalmahue. Estas estimaciones al igual que para “peso vivo”, no presentaron un patrón definido de  $h^2$ , y  $c^2$  mostró valores altos, los que van disminuyendo con la edad. Cabe destacar que tanto para  $h^2$  como para  $c^2$  se calculó la significancia de dichas estimaciones, donde  $c^2$  presentó valores significativos en la mayoría de los casos a diferencia de las estimaciones de  $h^2$ , las que aparte de ser bajas, no fueron significativas (en la mayoría de los casos).

### **Respuesta a la selección**

En la Tabla 7 se resumen los promedios tanto para “peso vivo” como para “longitud de la valva” con sus respectivas desviaciones estándar del grupo selección y control a los 12, 14 y 16 meses de edad, para cada una de las tres localidades. Se puede apreciar en las tres localidades que el grupo seleccionado supera al control para ambos caracteres. Considerando el carácter “peso

vivo”, Hueihue obtuvo un 16,5 % superior al grupo “control”, Putemún un 4,6 % y Quetalmahue un 7,9 % (variación porcentual promedio de las tres edades). Considerando “longitud de la valva”, el grupo “selección” superó al “control” en un 8,8 % en Hueihue, 3,1 % en Putemún, y 4,3 % en Quetalmahue. En las Figuras 16, 17 y 18, se grafican los promedios con sus respectivos errores estándar de los caracteres mencionados anteriormente, cada figura corresponde a una etapa de crecimiento (12, 14 y 16 meses de edad), en cada gráfico se comparan las tres localidades, cada una con su respectivo grupo selección y control. La localidad de Quetalmahue supera notoriamente a las otras localidades en ambos caracteres tanto del grupo selección como control, también se observa que Hueihue supera a Putemún en el grupo selección tanto en “peso vivo” como “longitud de la valva”, y lo contrario sucede con respecto al grupo control donde Putemún supera a Hueihue en ambos caracteres. Para saber si estas diferencias son significativas, se llevó a cabo análisis de varianza de dos vías para “peso vivo” y “longitud de la valva” (Tablas 8 y 9 respectivamente), los ANOVAS indicaron diferencias significativas entre las “localidades” y entre los “grupos” en cada una de las edades (12, 14 y 16 meses) en ambos caracteres, no se evidenció una interacción entre localidad y grupo. Con respecto al análisis de varianza para los 14 meses de edad, considerando los dos caracteres, los datos se transformaron a  $\log_{10}$ , para cumplir con el supuesto de homocedasticidad de ANOVA, lo cual fue chequeado mediante una prueba de Levene ( $p > 0,05$ ). Para determinar estadísticamente cuál es el ranking entre las localidades, es decir, cuál localidad es significativamente superior, y cuál ocupa el segundo y el tercer lugar. Para ello, se realizó una prueba a posteriori (prueba de Tukey) para cada una de los ANOVAS ( $N= 6$ ) (Figuras 7 y 8), y esta prueba determinó que Quetalmahue es significativamente superior en términos de tamaño corporal de *M. chilensis* comparado con las otras dos localidades (considerando las tres edades analizadas y los respectivos caracteres

estudiados). Con respecto a Hueihue y Putemún no se pudo establecer diferencias significativas, por lo que no se puede determinar en cuál de las dos localidades se obtuvo un tamaño corporal superior.

La selección se hizo con el carácter “peso vivo” de una cohorte de 24 meses de edad, por lo que todas las respuestas a la selección obtenidas de la F1 a los 12, 14 y 16 meses son correlacionadas. Se calculó la intensidad de selección (índice ajustado), el valor obtenido fue de 1,87, además, se calculó la intensidad de selección correlacionada de la “longitud de la valva”, con un valor inferior al anterior, de 1,20 (Tabla 10). Las respuestas estandarizadas a la selección para “peso vivo” (Tabla 11) y “longitud de la valva” (Tabla 12) expresadas en unidades de desviación estándar del promedio del control y las respectivas ganancias considerando cada localidad y a su vez la edad respectiva de crecimiento, indican la existencia de una respuesta positiva distinta de cero. Considerando el “peso vivo”, las respuestas estandarizadas fluctuaron entre 0,05-0,54, y la ganancia fluctuó entre 1,4-22,4 %, y la respuesta para “longitud de la valva” (respuesta correlacionada) fluctuó entre 0,18-0,77, y la ganancia entre 1,6-11,3 %. La localidad de Hueihue presentó el mayor porcentaje de ganancia, seguido por Quetalmahue, y en tercer lugar: Putemún. Por lo general en todas las localidades se observó un descenso del porcentaje de ganancia a medida que aumentaba la edad.

### **Interacción genotipo-ambiente**

Para detectar la presencia de interacción genotipo-ambiente, se llevó a cabo un análisis de varianza factorial mixto de dos vías, en el cual se incluyeron los efectos de: “Localidad” (3 niveles), y “Familia” (18 niveles), y la interacción de ambos (Tabla 13). En el efecto “Familia” se escogió la descendencia de una hembra tomada al azar de cada macho, del diseño anidado

utilizado en el experimento para determinar heredabilidad. Para el análisis se consideró el carácter “longitud de la valva” a los 12, 16 y 22 meses de edad, detectándose diferencias significativas para ambos efectos, sin embargo, las interacciones, no resultaron ser estadísticamente significativas (Tabla 13). La prueba a posteriori de Tukey para el efecto “Localidad” a los 12, 16 y 22 meses de edad tanto para “peso vivo” como “longitud de la valva”, determinó que Quetalmahue fue la localidad que presentó el mayor tamaño corporal en *M. chilensis* a los 12 y 16 meses de edad. Sin embargo, a los 22 meses de edad la prueba de Tukey no pudo establecer que población fue superior con respecto al tamaño corporal de *M. chilensis*. En la Figura 19 se grafican las interacciones no significativas (Familia \* Localidad) a los 12, 16 y 22 meses respectivamente, se observa que cada familia (genotipo) presenta una variación genotípica similar, es decir, las familias con un mayor promedio de longitud de la valva se ven reflejadas en las tres localidades, por ejemplo las familias 4, 14 y 18, y a su vez las familias con un menor promedio de longitud de la valva lo siguen siendo para todas las localidades, ejemplo de ello son las familias 12 y 13.

## Discusión

### Heredabilidad

Como ya se había mencionado anteriormente, al iniciar un programa de selección genética es importante la determinación previa de algunos parámetros genéticos básicos como la  $h^2$  de los rasgos de importancia económica para una determinada especie. La importancia de la heredabilidad radica en que este parámetro tiene la capacidad de predecir las ganancias a obtener a través de la selección en la próxima generación (Lannan, 1972; Falconer, 1981; Wada, 1986; Toro *et al.*, 1995).

En el presente estudio se estimó la  $h^2$  para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva”, en distintas etapas de crecimiento de la progenie (F1) de una cohorte de *M. chilensis* obtenida a través de un diseño anidado donde también se consideró tres ambientes diferentes de cultivo. Las determinaciones de  $h^2$  obtenidas bajo condiciones controladas (hatchery), en la etapa larval (10, 25 días) y juvenil (40 días) sólo se realizaron en el carácter “longitud de la valva”, la que obtuvo valores entre  $h^2 = 0,001$  y  $0,330$  (Tabla 4). Estudios de  $h^2$  del tamaño corporal en bivalvos, en su mayoría sólo abarcan estadios tempranos del ciclo de vida (Mallet *et al.*, 1986; Toro *et al.*, 1995). Lannan (1972) estimó  $h^2$  para rasgos de importancia económica en bivalvos marinos durante la etapa larval y juvenil, con valores para el rasgo supervivencia larval en *Crassostrea gigas* de  $h^2 = 0,31 \pm 0,6$ , y para varios otros caracteres a los 12 meses ( $h^2 = 0,31-1,17$ ) y a los 18 meses ( $h^2 = 0,10-0,37$ ) de edad. Estas heredabilidades se obtuvieron a través de análisis de varianza de hermanos completos. Valores de heredabilidad para el tamaño corporal larval de la ostra americana (*C. virginica*) ha sido estimada por Longwell & Stiles (1973) en larvas de 14 días de edad con un valor de  $h^2 = 0,24$ , basado en un análisis de varianza de familias de hermanos completos y medios hermanos. Newkirk *et al.* (1977a) estimaron  $h^2$  por medio de análisis de

varianza de hermanos completos y medios hermanos obtenidos a través de cruzamientos factoriales, considerando sólo la  $h^2$  de los medios hermanos con valores de  $h^2= 0,26$  y  $0,39$ , y  $h^2= 0,50$  a los 6 y 16 días de edad respectivamente. Losee (1978) estimó heredabilidades basadas en análisis de varianza de familias de medios hermanos (diseño anidado) a los 7, 14 y 21 días de edad, con valores que promediaron en  $0,44 \pm 0,21$ ;  $0,40 \pm 0,20$ ; y  $0,55 \pm 0,26$  respectivamente, mientras que para juveniles de 42 días el valor promedio de  $h^2$  para el tamaño corporal fue de  $h^2= 0,50 \pm 0,30$ . Por otra parte Toro & Newkirk (1990) en *O. edulis* determinaron  $h^2$  en juveniles de 6 meses de edad, con valores de  $0,136 \pm 0,118$  para “peso vivo” y  $0,112 \pm 0,041$  para “longitud de la valva”, utilizando análisis de regresión lineal de la progenie sobre progenitor medio. Crenshaw *et al.* (1991) obtuvieron heredabilidad realizada para el tamaño corporal en juveniles de 12 meses de edad de *Argopecten irradians concentricus* con un valor de  $h^2= 0,206$ . Toro *et al.* (1995) estimaron  $h^2$  realizada en juveniles de *O. chilensis* a los 8 meses de edad, para los caracteres de “peso vivo” y “longitud de la valva”, las estimaciones fluctuaron entre  $0,35 \pm 0,08$  y  $0,69 \pm 0,11$  para “peso vivo”,  $0,27 \pm 0,06$  y  $0,70 \pm 0,10$  para “longitud de la valva”. Jones *et al.* (1996) obtuvieron estimaciones de  $h^2$  del tamaño larval de *Placopecten magellanicus* a los 4, 14 y 21 días de edad, usando un análisis de hermanos completos, los valores fueron excesivamente altos ( $h^2= 1.10$  a  $1.24$ ).

En *M. edulis*, Mallet *et al.* (1986) determinaron la heredabilidad para el rasgo “longitud de la valva” a través de un diseño anidado de 30 familias (30 hembras, 10 machos) a los 16 días (edad larval) y 300 días (juvenil), con valores de  $h^2_s= 0,11 \pm 0,02$  y  $0,62 \pm 0,06$  respectivamente. Strömngren & Nielsen (1989) también trabajaron con *M. edulis*, basado en un diseño anidado con un total de 27 familias (27 hembras, 9 machos) a los 14 y 28 días de edad (etapa larval), con valores de  $h^2_s= 0,8 \pm 0,5$  y  $0,5 \pm 0,3$  respectivamente, y en la etapa juvenil (135 y 390 días de

edad) se obtuvo valores de  $h^2_{s=}$   $0,6 \pm 0,3$  y  $0,5 \pm 0,2$  respectivamente, todas estas estimaciones realizadas en el carácter “longitud”. Toro & Paredes (1996) en *M. chilensis*, determinaron  $h^2$  del crecimiento larval bajo diferentes concentraciones de alimento (bajo, medio, alto) a los 6, 12 y 20 días de edad larval, basado en un diseño anidado, los valores fluctuaron entre los rangos de  $h^2_{s=}$   $0,3-0,6$ ,  $h^2_{s=}$   $0,2-0,6$ ,  $h^2_{s=}$   $0,4-0,5$ , para las respectivas edades.

De las estimaciones de  $h^2$  reportadas en la literatura sólo los trabajos de Lannan (1972) y Jones *et al.* (1996) utilizaron análisis de hermanos completos. Los valores de heredabilidad así estimados pueden estar influenciados por efectos maternos y de ambiente en común, y de esta manera sobreestiman los valores de  $h^2$  (Longwell & Stiles, 1973; Kirpichnikov, 1981; Gjedrem, 1983; Jones *et al.*, 1996). Sin considerar las estimaciones de  $h^2$  en base a hermanos completos, el rango de  $h^2$  fluctúa entre 0,11 y 0,80 (6-28 días de edad) para las larvas, y en los juveniles el rango fluctúa entre  $h^2=$  0,112 y 0,70 (42-390 días de edad). Los valores obtenidos en el presente trabajo son bastante más bajos que los reportados en la literatura antes mencionada. Al comparar los valores de la literatura con las estimaciones obtenidas en el presente trabajo, sólo la  $h^2$  a los 25 días con un valor de  $0,23 \pm 0,30$  estaría dentro del rango reportado para las larvas, pese a ser una estimación no significativa, y la  $h^2$  a los 40 días con un valor de  $0,330 \pm 0,003$  (valor significativo) estaría dentro del rango reportado para los juveniles. Los autores que utilizaron diseño anidado al igual que en el presente trabajo (Losee, 1978; Mallet *et al.*, 1986; Strömngren & Nielsen, 1989 y Toro & Paredes, 1996) se basaron en análisis de varianza o estimaron  $h^2$  realizada (estimando intensidad de selección de los progenitores y la respuesta de la progenie), mientras que el presente estudio utilizó para la obtención de  $h^2$  un modelo animal, y máxima verosimilitud restringida, lo cual podría explicar las diferencias en los valores de heredabilidad obtenidas con los otros estudios.

Autores que han estimado  $h^2$  en ejemplares adultos y bajo condiciones ambientales naturales son muy escasos. Wada (1986) estimó  $h^2$  realizada en la ostra perlífera (*P. fucata martensii*) a los 3 años de edad para los rasgos “ancho de la valva” y “convexidad de la valva”, con valores de  $h^2 = 0,47$  y  $0,35$  respectivamente. Toro & Newkirk (1990) estimaron  $h^2$  en la ostra europea (*O. edulis*) a los 18 meses de edad para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva” a través de regresión lineal de la descendencia sobre la media de los progenitores, con valores de  $0,243 \pm 0,202$  y  $0,194 \pm 0,070$  respectivamente. Hadley *et al.* (1991) estimaron  $h^2$  realizada para el tamaño corporal de *M. mercenaria* a los 2 años de edad, con valores de  $0,42 \pm 0,10$  y  $0,43 \pm 0,06$  en dos estudios separados. Toro & Newkirk (1991) por su parte determinaron un valor de heredabilidad de  $0,34 \pm 0,12$  para el rasgo “longitud de la valva” en la ostra chilena (*O. chilensis*) a los 30 meses de edad. Toro *et al.* (1995) también trabajaron con *O. chilensis*, y estimaron  $h^2$  realizada para el tamaño corporal para líneas de alta y baja selección (basados en una cohorte de 40 meses de edad) y obtuvieron valores de  $h^2$  realizada que fluctuaron entre  $0,24$  y  $0,55$  para “peso vivo” y  $0,31$  y  $0,63$  para “longitud de la valva” a los 14 y 27 meses de edad respectivamente. Mallet *et al.* (1986) estimó  $h^2$  para “longitud” en individuos de 23 meses de edad de *M. edulis* sometidos en dos ambientes de cultivo distintos con heredabilidades que fluctuaron entre  $0,22 \pm 0,07$  y  $0,92 \pm 0,27$  respectivamente. Todas estas estimaciones de  $h^2$  en rasgos de ejemplares de bivalvos adultos fluctúan entre  $0,194$  y  $0,920$ .

En el presente estudio, a partir de los 300 días de edad la F1 se repartió aleatoriamente en tres localidades, de esta manera las estimaciones de  $h^2$  se determinaron para los caracteres de “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 12, 14, 16 y 22 meses de edad de un mismo stock genético sometido a tres ambientes de cultivo diferentes. Las estimaciones de  $h^2$  obtenidas en el presente estudio para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva” a partir de los 12 meses

están, en su mayoría, por debajo a las reportadas en la literatura para bivalvos filtradores (Tablas 5 y 6). Por otra parte, la  $h^2$  para el mismo carácter y a la misma edad, difiere entre las localidades. Mallet *et al.* (1986) que también obtuvo diferencias de  $h^2$  (considerando el mismo carácter y la misma edad) entre dos localidades distintas, sugiere que se debe a que la diferencia entre los grupos de machos es más aguda en ambientes donde la  $h^2$  es mayor, y esto puede reflejar la variabilidad ambiental favoreciendo genotipos específicos sobre otros.

De todos los autores mencionados anteriormente que trabajaron con bivalvos (considerando etapas de larva, juvenil y adulto), la mayoría de ellos obtuvo valores de  $h^2$  sobre 0,2. Sólo los estudios de Mallet *et al.* (1986) en longitud larval a los 16 días de edad ( $h^2 = 0,11 \pm 0,02$ ) y Toro & Newkirk (1990) en caracteres de “peso vivo” y “longitud de la valva” ( $h^2 = 0,112-0,243$ ) obtuvieron valores de heredabilidad más bajos. Heredabilidades de 0,2 o superiores logran un progreso genético rápido por medio de la implementación de programas de selección (Newkirk *et al.*, 1977a; Losee, 1978). Sin embargo, las heredabilidades obtenidas en este trabajo son bajas, y la mayor parte de ellas no son estimaciones significativas. Cabe destacar que el método usado para determinar  $h^2$  y los componentes de varianza fenotípica y sus errores estándar, a través de un modelo animal y usando máxima verosimilitud restringida, hacen que el análisis entregue un resultado más preciso y robusto frente a desbalance y desviaciones de supuestos de ANOVA, por lo que las estimaciones de  $h^2$  obtenidas son representativas de la población investigada. Los errores estándar estimados son más bajos comparado con los valores reportados en trabajos anteriores, lo cual según Strömngren & Nielsen (1989) se debe al reducido número de machos y hembras involucrados en los otros estudios y además, los valores de  $h^2$  demasiado altas se deben al limitado número de familias lo que provoca la sobreestimación del parámetro. De esta forma, el alto número de familias ( $N = 59$ ) y de progenie utilizada para los respectivos análisis ( $N$

= 16985) de este trabajo y la utilización del modelo animal para la estimación de la heredabilidad, hace que sea un diseño muy robusto y permite una mayor precisión y bajo errores estándar.

Strömngren & Nielsen (1989) argumentan que los patrones de crecimiento en larvas no corresponden a los patrones de crecimiento en juveniles, aunque la  $h^2$  de ambos grupos sea alta. Dicho de otro modo, algunas familias con un bajo tamaño corporal en larvas, presentan un crecimiento rápido en la etapa juvenil y viceversa, debido a que los mecanismos fisiológicos involucrados en el crecimiento afectan de forma diferente según la etapa de desarrollo. Los juveniles son fisiológica y morfológicamente iguales a los adultos, por lo que serían comparables en función del tamaño corporal. Según Toro & Paredes (1996) y Toro *et al.* (2004), quienes trabajaron a nivel larval y con juveniles recién asentados de *M. chilensis*, discuten que los valores de  $h^2$  entre esta etapa y la etapa de adulto en poblaciones naturales sería discontinuada, lo cual se cumple en el presente estudio ya que no existe relación entre valores de  $h^2$  obtenidas en estadios tempranos del ciclo de vida con valores a partir de los 300 días de edad.

Al considerar las heredabilidades de cada localidad por separado, el patrón a seguir no es consistente, es decir, las estimaciones de  $h^2$  son discontinuas, aumentan o disminuyen con la edad (Tablas 5 y 6) pero si consideramos los extremos o sea, a los 10 ó 12 y 22 meses de edad, se observa que la  $h^2$  aumenta con la edad de los ejemplares experimentales, lo cual estaría de acuerdo con las estimaciones de Toro & Newkirk (1990) donde se registró un aumento de  $h^2$  de los 6 a 18 meses de edad en los caracteres de “peso vivo” y “longitud de la valva” en *O. edulis*, lo cual también ha sido mencionado en los ejemplos de Kirpichnikov (1981), Gjedrem (1983) y en los experimentos de Kinghorn (1983) y McKay *et al.* (1986), los que en su mayoría comparan la  $h^2$  de individuos juveniles con individuos adultos, presentando estos últimos valores de heredabilidad más altos. Con respecto a  $c^2$ , que en este caso se refiere sólo a los efectos maternos

y no de ambiente en común, ya que este último se elimina cuando cada familia se mezcla al azar con las demás descendencias y son mantenidas en tres ambientes distintos de cultivo, se observa una disminución con la edad. Este resultado estaría de acuerdo a lo planteado por Kinghorn (1983) el cual sugiere que estos efectos se hacen menos dominantes a medida que aumenta la edad de los individuos.

Aunque los valores de  $h^2$  estimados en este experimento son relativamente bajos, éstos indican la presencia de varianza genética aditiva para los rasgos analizados de “peso vivo” y “longitud de la valva”, varianza que es posible utilizar a través de un programa de selección para mejorar el tamaño corporal de *M. chilensis*. Se sugiere llevar a cabo selección familiar ya que es más ventajoso cuando las desviaciones ambientales constituyen una gran parte de la varianza fenotípica o, en otras palabras, cuando la  $h^2$  del carácter de interés es baja (Falconer, 1981). Las condiciones que favorecen la selección familiar son una baja  $h^2$ , poca variación debida al ambiente en común y familias numerosas.

### **Respuesta a la selección**

El tamaño corporal de *M. chilensis* expresado como promedio de los rasgos analizados fue superior en la línea seleccionada que en el grupo control, presentando variaciones entre las localidades (Tabla 7, y Figuras 1, 2 y 3). El análisis de varianza (Tablas 8 y 9), indicó diferencias significativas entre las localidades, lo cual quiere decir, que el ambiente también juega un rol determinando el tamaño corporal de los caracteres de “peso vivo” y “longitud de la valva”. Se determinó diferencias significativas entre los grupos, de esta manera se afirma que los ejemplares seleccionados son superiores a los controles en cuanto a tamaño corporal. No se detectó interacción Localidad \* Grupo, a pesar de la variación ambiental entre las localidades el grupo

seleccionado presentó mayor tamaño corporal que el grupo control en los tres ambientes de cultivo.

Newkirk & Haley (1982a) realizaron selección para mejorar el tamaño corporal en *O. edulis*, y obtuvieron un incremento en las líneas seleccionadas entre un 8 a 38 % en comparación a los grupos control. En una segunda generación evaluada a los 2 años de edad, la respuesta fue también positiva, pero inferior a la primera generación, lo cual pudo deberse a un número pequeño de grupos seleccionados cada uno con un reducido número de progenitores y la endogamia también pudo haber contribuido al bajo desempeño de los grupos seleccionados (Newkirk & Haley, 1983). Haley & Newkirk (1982) realizaron selección del tamaño corporal de *C. virginica* a los 3 y 4 años de edad, donde la progenie seleccionada presentó un tamaño corporal que fue de un 16 a 39 % mejor que los controles y en *O. edulis* las líneas seleccionadas fueron de un 21 a 42 % más grandes que la descendencia de los controles. Wada (1986) llevó a cabo experimentos de selección en *P. fucata martensii*, a los 3 años de edad para los caracteres “ancho de la valva” y “convexidad de la valva”, la selección se hizo hasta una tercera generación, y la respuesta para ambos caracteres varió en cada generación, lo cual se atribuye a error de muestreo y deriva genética debido a un reducido número de progenitores y descendencia usada en cada generación. Toro & Newkirk (1990) realizaron selección divergente del “peso vivo” de *O. edulis*, aplicando una intensidad de selección de  $\pm 0,7$ , utilizando un diseño de cruzamientos en pareja (pair mating), evaluando a los 6 y 18 meses de edad el tamaño corporal (“peso vivo” y “longitud de la valva”) de la F1 a través de ANOVA que detectó diferencias significativas a partir de los 6 meses de edad. Hadley *et al.* (1991) seleccionó el 10 % superior de una población de *M. mercenaria* a los 2 años de edad; de los tres experimentos realizados, dos de ellos presentaron

diferencias significativas entre la progenie de las líneas seleccionadas y los controles, siendo los ejemplares seleccionados un 13,9 a 16,9 % más grandes en longitud que los controles.

En el presente estudio, las respuestas a la selección obtenidas (como índices estandarizados) son positivas para ambos rasgos (Tablas 11 y 12), y los porcentajes de ganancias (considerando las tres localidades) fluctuaron a los 12 meses de edad entre 7,4 y 22,4 %, a los 14 meses entre 1,4 y 15,1 %, y a los 16 meses entre 2,6 y 11,8 % para “peso vivo”. En el caso de la “longitud de la valva” a los 12 meses, los porcentajes fluctuaron entre 5,4 y 11,3 %, a los 14 meses entre 2,0 y 8,0 %, y a los 16 meses entre 1,6 y 7,1 %. Toro *et al.* (1992) aplicaron selección divergente para “peso vivo” con una intensidad de selección de  $\pm 1,755$  en una cohorte de *O. chilensis* a los 40 meses de edad, y midieron las respuestas estandarizadas de la progenie a las 7 y 15 semanas de edad en el carácter “longitud de la valva” las que fueron positivas, con porcentajes de ganancias para incrementar y disminuir el carácter que fluctuaron entre 4,6 y 9,0 % respectivamente. Toro *et al.* (1995) determinaron respuesta a la selección divergente de una cohorte de *O. chilensis* a los 40 meses de edad para los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 8, 14 y 27 meses de edad de la F1, obteniendo respuestas positivas para incrementar y disminuir los rasgos con porcentajes de ganancias que fluctuaron entre -16,7 y 33,3 % para “peso vivo” y entre -14,1 y 27,3 % para “longitud de la valva” respectivamente. Toro *et al.* (1996) determinaron las respuestas a la selección en la F1, de una cohorte de *O. chilensis* a los 40 meses de edad, para “peso vivo” y “longitud de la valva” sometida a cuatro ambientes de cultivo diferentes a los 14 y 27 meses de edad, obteniendo respuestas positivas para incrementar y disminuir ambos caracteres, con ganancias que fluctuaron entre -18,0 y 36,5 % para “peso vivo” y entre -18,0 y 29,2 % para “longitud de la valva” respectivamente.

De acuerdo a las investigaciones de los autores mencionados anteriormente, en su mayoría presentan respuestas positivas, estadísticamente significativas a la selección para tamaño corporal. En el presente estudio, las descendencias de los grupos control y selección se sometieron a tres ambientes de cultivo distintos detectándose diferencias significativas entre ambos grupos en las distintas etapas del ciclo de vida de los ejemplares experimentales (Tablas 8 y 9). La selección se realizó en base a una cohorte de 24 meses de edad para el rasgo “peso vivo”, por lo que las respuestas a la selección para los 12, 14 y 16 meses de edad son correlacionadas, al igual que las respuestas de “longitud de la valva”. Según Toro & Newkirk (1991) y Toro *et al.* (1992) cualquier diferencia en el tamaño corporal entre los “grupos” (seleccionado y control) en un experimento de selección, está indicando que existe una componente genética aditiva significativa, la cual podría ser utilizada en un programa de selección.

Para la obtención de progenie en los grupos selección y de control en el presente estudio, se utilizó desove masal, que tiene como desventaja el desconocimiento de los ejemplares que aportan con gametos a la próxima generación (tamaño poblacional efectivo). Esta técnica de desove se utilizó con el fin de obtener suficientes larvas en ambos grupos, y debido al reducido espacio en el laboratorio. No es conveniente llevar a cabo un programa de selección en larvas y juveniles recién asentados de rápido crecimiento, ya que no conducirá al rápido crecimiento de ejemplares en alcanzar la talla comercial (Newkirk, 1981; Haley & Newkirk, 1982). La no existencia de una alta correlación para el tamaño corporal entre individuos de estadíos tempranos del ciclo de vida con individuos adultos o de talla comercial ha sido mencionado por autores como Haley & Newkirk (1982), Newkirk & Haley (1982b) y Strömngren & Nielsen (1989). Newkirk & Haley (1982a) recomiendan que la selección para tamaño corporal de la talla comercial, debe ser hecha en stocks de a lo menos 2 años de edad. Toro *et al.* (1995) también

sugieren que la selección debe realizarse en cohortes de talla comercial o cerca del tamaño comercial. En el presente estudio se llevó a cabo selección con individuos de talla comercial (24 meses) y la F1 del grupo seleccionado alcanzó en promedio la talla comercial ya a los 16 meses de edad (los promedios fluctuaron entre 50,7 y 55,9 mm) (Tabla 7). Sin embargo, la F1 a los 12 meses de edad obtuvo las respuestas estandarizadas y a su vez las ganancias más altas (excepto Quetalmahue en “peso vivo”) (Tablas 11 y 12). De esta manera, aunque las ganancias para la próxima generación fueron relativamente bajas (1,4-22,4 %), se obtuvieron por medio de selección individual (desove masal), por lo que para incrementar estas ganancias se sugiere aplicar selección familiar debido a las bajas heredabilidades obtenidas (Falconer, 1981) para mejorar el tamaño corporal de *M. chilensis*. Las ganancias a obtener son acumulativas (varianza genética aditiva), y en un determinado número de generaciones de selección se puede lograr la reducción del intervalo generacional obteniendo la talla comercial y peso vivo en un menor tiempo y significativamente superior a las poblaciones naturales de *M. chilensis*.

### **Interacción genotipo-ambiente**

Estudios que han establecido la presencia de una interacción genotipo-ambiente significativa han sido reportados por Innes & Haley (1977) en *M. edulis*, Newkirk *et al.* (1977b), Newkirk (1978b) en *C. virginica*, Toro (1994), Toro & Paredes (1996) en *M. chilensis*, siendo todos ellos realizados bajo condiciones controladas de laboratorio y considerando sólo estadios tempranos del ciclo de vida. Estudios llevados a cabo en ambientes naturales para evaluar interacción genotipo-ambiente han sido reportados por Mallet & Haley (1983) quienes realizaron cruzamientos puros e híbridos de distintas poblaciones de *C. virginica*, cultivando las progenies en dos ambientes distintos, detectando a los 40 meses de edad una interacción genotipo-ambiente

estadísticamente significativa para la variable “peso vivo”. En la ostra chilena (*O. chilensis*) Toro (1994) transfirió juveniles de ostras a los 8 meses de edad a tres ambientes de cultivo evaluando a los 18 meses de edad el carácter “longitud de la valva” a través de un ANOVA que incluyó la interacción Localidad \* Densidad \* Profundidad, obteniendo una interacción estadísticamente significativa. Toro & Águila (1995) trabajaron con cinco poblaciones naturales de *O. chilensis* cultivadas en cinco localidades, detectaron una interacción significativa a los 24 meses de edad entre Localidad \* Población. Toro (1996) detectó una interacción estadísticamente significativa obtenida por medio de un ANOVA de tres vías (Localidad \* Densidad \* Profundidad) para la variable “longitud de la valva” en ostras (*O. chilensis*) de 26 meses de edad. Por otra parte, en el estudio de Toro *et al.* (1996) se evaluó la interacción genotipo-ambiente para el “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 14 y 27 meses de edad en *O. chilensis* cultivada en cuatro localidades diferentes, en este caso el ANOVA no detectó una interacción Localidad \* Grupo estadísticamente significativa. En este último estudio se realizó selección divergente para tamaño corporal en ostras de 40 meses de edad, y posteriormente la F1 se cultivó en cuatro localidades distintas, comparándose con el diseño del experimento de selección realizado en la presente Tesis, donde se seleccionó a una cohorte de *M. chilensis* a los 24 meses de edad, y la descendencia dispuesta en grupos (selección y control) se cultivó en tres localidades, no registrándose una interacción entre Localidad \* Grupo estadísticamente significativa. Por lo tanto, cuando se realiza selección para tamaño corporal y posteriormente se cultiva la F1 en ambientes diferentes, no se esperaría una interacción significativa como cuando se trata de poblaciones o genotipos al azar, sin previa selección. Los efectos de la selección son fuertes por tratarse de genotipos superiores (si la selección es para incrementar el carácter) a genotipos considerados como control. Aunque existan diferencias significativas entre las localidades de

cultivo, se esperará que los individuos seleccionados crezcan más o menos en relación a un grupo control, dependiendo si la selección es para aumentar o decrecer el carácter de interés.

En el presente estudio se llevó a cabo un análisis de varianza factorial mixto (ANOVA de dos vías) con el propósito de detectar la presencia de interacción genotipo-ambiente. Se consideraron los efectos “Localidad” (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) y “Familia” (18 familias) escogiendo la progenie de una hembra al azar apareada con un macho. El ANOVA se aplicó para la variable “longitud de la valva” (que se distribuye normalmente, y los resultados son idénticos al “peso vivo”) a los 12, 16 y 22 meses de edad. No se detectó una interacción “Localidad \* Familia” significativa, considerando las tres edades respectivas (Tabla 13 y Figura 19). Sin embargo, los autores mencionados anteriormente que detectaron interacción genotipo-ambiente significativa, no incluyeron “genotipos” en su definición estricta en el análisis sino sólo individuos de la “Localidad” (ambiente), “Densidad” y “Profundidad” (Toro, 1994; Toro, 1996). Por su parte, los trabajos de Mallet & Haley (1983) y Toro & Águila (1995) consideraron el efecto “Población” como genotipo, incluyendo varias poblaciones, obteniendo una interacción genotipo-ambiente significativa. A diferencia de estos trabajos, en la presente Tesis sólo se consideró una población o cohorte.

Cabe destacar que en la Figura 19, se observa que la variación del tamaño corporal sigue un patrón consistente para las tres localidades, es decir, los genotipos considerados (18 familias) en su mayoría mantienen el mismo ranking para las tres localidades y las tres edades consideradas (12, 16 y 22 meses). Por otra parte, los ejemplares cultivados en la localidad de Quetalmahue superan en tamaño corporal a las otras dos localidades (considerando las tres edades respectivas).

En relación a la influencia del ambiente sobre el tamaño corporal de los individuos experimentales, la localidad de Quetalmahue siempre presentó el mayor tamaño corporal, en todas las mediciones realizadas (12, 14, 16 y 22 meses de edad) (Tablas 3 y 7, Figuras 16-19). Una de las posibles explicaciones sería que en la localidad de Quetalmahue, las variables ambientales (temperatura, salinidad, fitoplancton, seston), que tienen un rol muy importante en determinar el tamaño corporal en bivalvos filtradores (Crenshaw *et al.*, 1991) tuvieron sus valores más favorables, determinando un mayor crecimiento de *M. chilensis*. Otra explicación a este fenómeno podría deberse a que los juveniles de *M. chilensis* se trasladaron desde el hatchery de Hueihue a la localidad de Quetalmahue a los 2 meses de edad, en donde estuvieron hasta los 10 meses (previo a su marcaje). Luego de marcados se repartieron al azar en las tres localidades, quedando un tercio de la F1 en Quetalmahue, y por lo tanto en esos 8 meses que los juveniles de la F1 permanecieron en Quetalmahue se podrían haber “aclimatado” a las condiciones ambientales de esa localidad. De manera que esta cohorte podría haberse seleccionado para ese ambiente específico, razón por el cual, al ser trasladado (el mismo stock genético) a otros ambientes distintos (Hueihue y Putemún), presentaría un pobre desempeño en el tamaño corporal, lo cual estaría de acuerdo a lo planteado por Bustos *et al.* (1991) y Toro (1994).

Dado a que la F1 se repartió al azar en las tres localidades a los 10 meses de edad y la última medición fue a los 22 meses de edad, los ejemplares en Hueihue y Putemún tuvieron 12 meses sometidos a esos respectivos ambientes. En la Figura 19c, se puede apreciar que las localidades de Hueihue y Putemún con promedios de  $56,7 \pm 5,4$  y  $50,3 \pm 4,7$  mm, respectivamente, se diferencian siendo el promedio de Hueihue muy cercano al de Quetalmahue ( $60,4 \pm 5,7$  mm). Por esta razón, la prueba de Tukey aunque mostró diferencias entre las localidades, no pudo determinar que Quetalmahue seguía siendo la localidad con el mejor tamaño

corporal. Pero también cabe destacar que este gráfico (Figura 19c) comparado con los dos anteriores (Figura 19a y 19b) presenta desviaciones y errores estándar más grandes, y a su vez un N muestral más pequeño (N= 1433) comparado con los 12 meses (N= 4874) y 16 meses (N= 2530) de edad respectivamente. De hecho Quetalmahue a los 22 meses fue la localidad que presentó el N más bajo (N= 275) afectada por una pérdida de 21 pearl nets. Por este motivo, se llevó a cabo una prueba de poder para determinar el tamaño muestral mínimo para realizar el ANOVA a los 22 meses de edad, con un poder del 95 %, el tamaño del efecto en base a las medias observadas por población y familia, y la varianza poblacional se asumió igual a la varianza muestral (= 27,9). Este análisis arrojó un tamaño muestral mínimo de 20 individuos por nivel, de manera que los datos de mediciones para “longitud de la valva” a los 22 meses de edad son más que suficientes para considerar este ANOVA robusto frente al desbalance en el factor localidad. Por lo tanto, con este análisis de varianza se puede demostrar que el fenómeno de “aclimatación” está desapareciendo a partir de los 22 meses de edad. Otra manera de comprobar si ocurre este fenómeno de “aclimatación” en una localidad, sería llevar a cabo el mismo experimento, sólo que, en vez de cultivar los juveniles en Quetalmahue durante los primeros 8 meses de edad (antes de ser marcados), se realizara en las localidades de Hueihue o Putemún.

## Conclusiones

- Los rasgos “peso vivo” y “longitud de la valva” de *M. chilensis* determinados en tres localidades de cultivo (Putemún, Hueihue y Quetalmahue) presentaron baja variación genética aditiva, expresada como heredabilidad en sentido estricto, con la posible excepción de Putemún (12 y 14 meses de edad) y Quetalmahue a los 22 meses de edad. De esta manera, se rechaza la hipótesis 1, por no encontrar  $h^2$  significativa en las estimaciones restantes.
  
- Considerando las etapas de larva, juvenil y adulto de *M. chilensis*, para los rasgos de “peso vivo” y “longitud de la valva”, mostraron altos efectos maternos y de ambiente en común ( $c^2$ ) y baja  $h^2$ , la cual no presentó un aumento gradual con la edad de los individuos, por lo que se rechaza la hipótesis 2.
  
- Con las bajas heredabilidades obtenidas, se sugiere llevar a cabo un programa de selección familiar para explotar la varianza genética aditiva, y de esta manera mejorar el tamaño corporal de *M. chilensis*.
  
- Al aplicar una intensidad de selección de 1,87 en el carácter “peso vivo” de una cohorte de 24 meses de edad, y comparar la F1 de choritos seleccionados con choritos usados como control, sometidos a tres presiones ambientales, se obtuvo respuestas positivas a la selección al poco tiempo después de haber repartido la descendencia en las respectivas localidades. Por lo tanto se acepta la hipótesis 3.

- Al someter la descendencia de distintas familias (genotipos) de una determinada cohorte de *M. chilensis* a tres ambientes distintos de cultivo, y evaluar la presencia de interacción genotipo-ambiente en tres etapas de crecimiento, la interacción (“Familia \* Localidad”) no fue estadísticamente significativa. Por esta razón se rechaza la hipótesis 4.
- De todos los trabajos revisados anteriormente, este ha sido el único en determinar  $h^2$  (considerando dos caracteres) de un mismo stock sometido a tres ambientes de cultivo diferentes y considerando distintas edades de crecimiento. Además representa el primer trabajo en determinar  $h^2$  en ejemplares adultos de *M. chilensis*, así como también ha determinado estimaciones de  $h^2$  en estadíos tempranos del ciclo de vida bajo condiciones controladas, lo cual implica que se ha llevado a cabo la producción masiva de juveniles en un hatchery. Además, los experimentos de respuesta a la selección e interacción genotipo-ambiente son los primeros que se han realizado en esta especie, abarcando hasta la etapa de talla comercial de *M. chilensis*.

### Literatura citada

- Bacigalupe, L. D., Nespolo, R. F., Bustamante, D. M. & Bozinovic, F. (2004) The quantitative genetics of sustained energy budget in a wild mouse. *Evolution.*, 58 (2), 421-429.
- Bahamondes-Rojas, I. & Muñoz, J. E. (1998) Manual de cultivo de mitílidos. Tecnoimprensa Color Ltda. 16pp.
- Barton, J. R. (1997) Environment, sustainability and regulation in commercial aquaculture: The case of chilean salmonid production. *Geoforum.*, 28, 313-328.
- Beaumont, A. R. & Fairbrother, J. E. (1991) Ploidy manipulation in molluscan shellfish: a review. *Journal of Shellfish Research.*, 10, 1-18.
- Beaumont, A. R. & Hoare, K. (2003) Biotechnology and genetics in fisheries and aquaculture. Blackwell Science Ltd, Oxford. 170 pp.
- Becker, W. A. (1986) Manual de genética cuantitativa. 4<sup>a</sup>. Ed. Academic Enterprises, Pullman, Washington, EE. UU. 176 pp.
- Boldman, K. G., Kriese, L. A., Van Vleck, L. D., Van Tassell, C. P. & Kachman, S. D. (1995) A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances. Lincoln: U. S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service. 120 pp.
- Bustos, E., Guíñez, R., Olavarría, E., Paredes, A. & Valencia J. (1991) Desarrollo de técnicas de producción de semillas y repoblación de recursos bentónicos. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, IFOP. Chile. Informe Técnico. 23 pp.
- Clasing, E., Oñate, A. & Arriagada, H. (1998) Cultivo de choritos en Chile. Imprenta Universitaria S. A., Valdivia. 36 pp.

- Crenshaw, J. W., Heffernan, P. B. & Walker, R. L. (1991) Heritability of growth rate in the southern bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say, 1822). *Journal of Shellfish Research.*, 10, 55-63.
- Falconer, D. S. (1952) The problem of environment and selection. *The American Naturalist.*, 86, 293-298.
- Falconer, D. S. (1981) Introducción a la genética cuantitativa. Compañía Editorial Continental, S. A., México. 430 pp.
- FAO. (1999) Anuario estadístico de pesca. Producción de acuicultura. Vol 88/2, 178 pp.
- FAO. (2000) Anuario estadístico de pesca. Producción de acuicultura. Vol 90/2, 178 pp.
- FAO. (2001) Anuario estadístico de pesca. Producción de acuicultura. Vol 92/2, 186 pp.
- Gjedrem, T. (1983) Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture.*, 33, 51-72.
- Guiñez, R., Monsalve, A. & Galleguillos, R. (1986) Correlaciones genético-morfológicas en la ostra chilena, *Tiostrea chilensis* (Philippi, 1845) Chanley and Dinamani, 1980, del banco de Pullinque (Ancud, Chiloé). *Biología Pesquera.*, 15, 17-25.
- Guiñez, R. (1988) Mejoramiento genético en recursos marinos: situación actual y perspectivas. *Investigación Pesquera (Chile).*, 35, 113-121.
- Hadley, N. H., Dillon, R. T. & Manzi, J. J. (1991) Realized heritability of growth rate in the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Aquaculture.*, 93, 109-119.
- Haley, L. E. & Newkirk, G. F. (1982) The genetics of growth rate of *Crassostrea virginica* and *Ostrea edulis*. *Malacologia.*, 22, 399-401.

- Hernández, J. M. & González, L. E. (1976) Observaciones sobre el comportamiento de mitílidos chilenos en cultivo suspendido. I Chorito (*Mytilus chilensis*), Hupé, 1854. *Investigación Pesquera (Chile)*., 22, 1-50.
- Hershberger, W. K., Perdue, J. A. & Beattie, J. H. (1984) Genetic selection and systematic breeding in pacific oyster culture. *Aquaculture*., 39, 237-245.
- Innes, D. J. & Haley, L. E. (1977) Genetic aspects of larval growth under reduced salinity in *Mytilus edulis*. *Biological Bulletin*., 153, 312-321.
- Iwamoto, R. N., Myers, J. M. & Hershberger, W. K. (1986) Genotype-environment interactions for growth of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*., 57, 153-161.
- Jones, R., Bates, J. A., Innes, D. J. & Thompson, R. J. (1996) Quantitative genetic analysis of growth in larval scallops (*Placopecten magellanicus*). *Marine Biology*., 124, 671-677.
- Kinghorn, B. P. (1983) A review of quantitative genetics in fish breeding. *Aquaculture*., 31, 283-304.
- Kirpichnikov, V. S. (1981) Genetic bases of fish selection. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 410 pp.
- Koment, H. (2002) Defining breeding goals for future sustainable aquaculture. *World Aquaculture*., 33, 11-14.
- Lancellotti, D. A. & Vásquez, J. A. (2000) Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena de Historia Natural*., 73, 99-129.
- Lannan, J. E. (1972) Estimating heritability and predicting response to selection for the pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*., 62, 62-66.

- Longwell, A. C. & Stiles, S. S. (1973) Oyster genetics and the probable future role of genetics in aquaculture. *Malacological Review.*, 6, 151-177.
- Lorenzen, S., Gallardo, C., Jara, C., Clasing, E., Pequeño, G. & Moreno, C. (1979) Mariscos y peces de importancia comercial en el sur de Chile. Universidad Austral de Chile, Valdivia. 131 pp.
- Losee, E. (1978) Influence of heredity on larval and spat growth in *Crassostrea virginica*. *Proceedings of World Mariculture Society.*, 9, 101-107.
- Mallet, A. L. & Haley, L. E. (1983) Growth rate and survival in pure population matings and crosses of the oyster *Crassostrea virginica*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.*, 40, 948-954.
- Mallet, A. L., Freeman, K. R. & Dickie, L. M. (1986) The genetics of production characters in the blue mussel *Mytilus edulis*. I. A preliminary analysis. *Aquaculture.*, 57, 133-140.
- McKay, L. R., Ihssen, P. E. & Friars, G. W. (1986) Genetics parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, as a function of age and maturity. *Aquaculture.*, 58, 241-254.
- Nash, C. E. (1988) A global overview of aquaculture production. *Journal of the World Aquaculture Society.*, 19, 51-58.
- Navarro, J. M. & Gutiérrez, A. (1990) Cultivo de moluscos en Chile: sinopsis sobre el estado actual del cultivo de mitílidos en Chile. En: Hernández A. (ed.) Cultivo de moluscos en América Latina: 189-210. Editora Guadalupe Ltda., Bogotá, Colombia.
- Nespolo, R. F., Bacigalupe, L. D. & Bozinovic, F. (2003) Heritability of energetics in wild mammal, the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*). *Evolution.*, 57 (7), 1679-1688.
- New, M. B. (1997) Aquaculture and the capture fisheries: balancing scales. *World Aquaculture.*, 28 (2), 11-30.

- Newkirk, G. F., Haley, L. E., Waugh, D. L. & Doyle, R. (1977a) Genetics of larvae and spat growth rate in the oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Biology.*, 41, 49-52.
- Newkirk, G. F., Waugh, D. L. & Haley, L. E. (1977b) Genetics of larval tolerance to reduced salinities in two populations of oysters, *Crassostrea virginica*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34, 384-387.
- Newkirk, G. F. (1978a) A discussion of possible sources of inbreeding in hatchery stock and associated problems. *Proceedings of the World Mariculture Society.*, 10, 93-100.
- Newkirk, G. F. (1978b) Interaction of genotype and salinity in larvae of the oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Biology.*, 48, 227-234.
- Newkirk, G. F. (1980) Review of the genetics and potential for selective breeding of commercially important bivalves. *Aquaculture.*, 19, 209-228.
- Newkirk, G. F. (1981) On the unpredictability of bivalve growth rates: Is a slow growing juvenile oyster a runt for life?. En: Claus C., De Pauw N. & Jaspers E. (eds) Nursery culturing of bivalve molluscs: 211-218. Eur. Maricult. Soc. Spec. Publi. n° 7, Bredene, Belgium.
- Newkirk, G. F. & Haley, L. E. (1982a) Progress in selection for growth rate in the european oyster *Ostrea edulis*. *Marine Ecology Progress Series.*, 10, 77-79.
- Newkirk, G. F. & Haley, L. E. (1982b) Phenotypic analysis of the european oyster *Ostrea edulis* L.: relationship between length of larval period and postsettling growth rate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.*, 59, 177-184.
- Newkirk, G. F. (1983) Applied breeding of commercially important molluscs: a summary of discussion. *Aquaculture.*, 33, 415-422.
- Newkirk, G. F. & Haley, L. E. (1983) Selection for growth rate in the european oyster, *Ostrea edulis*: response of second generation groups. *Aquaculture.*, 33, 149-155.

- Ollivier, L. (1987) Current principles and future prospects in selection of farm animals. En: Weir B. S., Eisen E. J., Goodman M. M. & Namkoong, G. (eds) Proceedings of the second international conference on quantitative genetics: 438–450. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Sánchez, V. (2002) Crece la industria mitilicultora. *Aquanoticias.*, 75, 8-14.
- Santa Cruz, S. & Lozada, E. (1979) Chorito *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854) Lamellibranchia Anisomyaria Mytilidae. En: Bahamondes N., Sanhueza A., Martínez C., Rojas O. & Aguayo M. (eds). Estado actual de las principales pesquerías nacionales: bases para un desarrollo pesquero: 1-38. Gerencia de Desarrollo CORFO, Santiago.
- SERNAP. (1992) Anuario estadístico de Pesca, 1992. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 190 pp.
- SERNAP. (1993) Anuario estadístico de Pesca, 1993. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 188 pp.
- SERNAP. (1994) Anuario estadístico de Pesca, 1994. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 236 pp.
- SERNAPESCA. (1995) Anuario estadístico de Pesca, 1995. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 239 pp.
- SERNAPESCA. (1996) Anuario estadístico de Pesca, 1996. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 224 pp.
- SERNAPESCA. (1997) Anuario estadístico de Pesca, 1997. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 307 pp.
- SERNAPESCA. (1998) Anuario estadístico de Pesca, 1998. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 283 pp.

- SERNAPESCA. (1999) Anuario estadístico de Pesca, 1999. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile, 291 pp.
- SERNAPESCA. (2000) Anuario estadístico de Pesca, 2000. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile. ([http://www.sernapesca.cl/paginas/publicaciones/anuarios/index\\_anuario.php?&control=1](http://www.sernapesca.cl/paginas/publicaciones/anuarios/index_anuario.php?&control=1)).
- SERNAPESCA. (2001) Anuario estadístico de Pesca, 2001. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile. ([http://www.sernapesca.cl/paginas/publicaciones/anuarios/index\\_anuario.php?c=001004001003&anua=1](http://www.sernapesca.cl/paginas/publicaciones/anuarios/index_anuario.php?c=001004001003&anua=1)).
- SERNAPESCA. (2002) Anuario estadístico de Pesca, 2002. Servicio Nacional de Pesca, Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción, Chile. ([http://www.sernapesca.cl/paginas/publicaciones/anuarios/index\\_anuario.php?c=001004001006&anua=1](http://www.sernapesca.cl/paginas/publicaciones/anuarios/index_anuario.php?c=001004001006&anua=1)).
- Smith, C. (1987) Potential for animal breeding, current and future. En: Weir B. S., Eisen E. J., Goodman M. M. & Namkoong G. (eds) Proceedings of the second international conference on quantitative genetics: 150-160. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Soto, A. F. (1992) Estudios sobre crecimiento y desove en *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854) en relación a variables ambientales del canal Caicaén, Calbuco, 1991. Tesis, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 83 pp.
- Strömngren, T. & Nielsen M. V. (1989) Heritability of growth in larvae and juveniles of *Mytilus edulis*. *Aquaculture.*, 80, 1-6.

- Toro, J. E. & Newkirk, G. F. (1990) Divergent selection for growth rate in the european oyster *Ostrea edulis*: response to selection and estimation of genetic parameters. *Marine Ecology Progress Series.*, 62, 219-227.
- Toro, J. E. (1990) Respuesta a la selección, heredabilidades y correlación genética para los caracteres peso vivo y longitud de la concha en la ostra europea *Ostrea edulis linne*. *Revista de Biología Marina (Valparaíso).*, 25(2), 135-146.
- Toro, J. E. (1991) Respuesta a la selección y estima de heredabilidad realizada para el carácter longitud de la valva en la ostra chilena *Ostrea chilensis*, Philippi 1845. *Revista de Biología Marina (Valparaíso).*, 26 (2), 267-280.
- Toro, J. E. & Newkirk, G. F. (1991) Response to artificial selection and realized heritability estimate for shell height in the chilean oyster *Ostrea chilensis*. *Aquatic Living Resources.*, 4, 101-108.
- Toro, J. E., Sanhueza, M. & Winter, J. (1992) Respuesta a la selección genética divergente en juveniles de *Tiostrea chilensis* Philippi, 1845. *Investigación Pesquera (Chile).*, 37, 89-96.
- Toro, J. E. (1994) Genotype-environment interaction on bivalve aquaculture with special reference to selection programs. En: Koop K. (ed) *Ecology of Marine Aquaculture*: 96-104. International Foundation for Science, Stockholm.
- Toro, J. E. & Águila, P. R. (1995) Cruzamientos factoriales con cinco poblaciones de ostra chilena (*Ostrea chilensis* Philippi 1845) aisladas geográficamente. *Archivos de Medicina Veterinaria.*, 27, 69-80.
- Toro, J. E., Sanhueza, M. A., Winter, J. E., Águila, P. & Vergara, A. M. (1995) Selection response and heritability estimates for growth in the Chilean oyster *Ostrea chilensis* (Philippi, 1845). *Journal of Shellfish Research.*, 14, 87-92.

- Toro, J. E. (1996) Phenotypic response of a cohort of *Ostrea chilensis* (Philippi 1845) to differing environmental conditions in three oyster farms in southern Chile. *Aquaculture Research.*, 27, 1-7.
- Toro, J. E., Águila, P. & Vergara, A. M. (1996) Spatial variation in response to selection for live weight and shell length from data on individually tagged Chilean native oysters (*Ostrea chilensis* Philippi, 1845). *Aquaculture.*, 146, 27-36.
- Toro, J. E. & Paredes L. (1996) Heritability estimates of larval shell length in the Chilean blue mussel *Mytilus chilensis*, under different food densities. *Aquatic Living Resources.*, 9, 347-350.
- Toro, J. E., Alcapán, A. C., Ojeda, J. A. & Vergara A. M. (2004) Heritability estimates of larval and spat height in the Chilean blue mussel (*Mytilus chilensis* Hupe 1854) produced under controlled laboratory conditions. *Aquaculture Research.*, 35, 56-61.
- Wada, K. T. (1986) Genetic selection for shell traits in the Japanese pearl oyster, *Pinctada fucata martensii*. *Aquaculture.*, 57, 171-176.
- Winter, J. E., Toro, J. E., Navarro, J. M., Valenzuela, G. S. & Chaparro, O. R. (1984) Recent developments, status and prospects of molluscan aquaculture on the Pacific coast of South America. *Aquaculture.*, 39, 95-134.
- Zagal, C. & Hermosilla, C. (2001) Guía de invertebrados marinos del litoral valdiviano. Edición Independiente, Imprenta Quebecor World, Santiago de Chile. 217 pp.

## **ANEXOS**

**Tabla 1.** Resumen de los cruzamientos dirigidos en *Mytilus chilensis*. Diseño anidado (N= 19 machos, cada uno cruzado con 5 hembras), dando origen a la formación de las 95 familias de hermanos completos y medios hermanos. (\*: Familias que alcanzaron la etapa juvenil para ser marcadas (9 meses de edad) y sirvieron para los respectivos análisis de esta Tesis).

macho 1 56,4 mm	hembra; long.(mm)		macho 2 59,2 mm	hembra; long.(mm)		macho 3 60,5 mm	hembra; long.(mm)	
	1	67		6	62,5		11*	63,9
	2	67		7*	59,5		12	62,8
	3*	65		8	62		13*	69,7
	4	70,5		9	60,5		14	65,3
	5	61,5	10*	66,3	15	69		
macho 4 49,8 mm	hembra; long.(mm)		macho 5 47 mm	hembra; long.(mm)		macho 6 57 mm	hembra; long.(mm)	
	16*	75,2		21*	70,13		26*	68,9
	17*	65,7		22	65,5		27	62,7
	18*	59,7		23	74		28*	53,5
	19*	63		24	55,4		29*	71,4
	20*	68,5	25	65	30	68,4		
macho 7 65,5 mm	hembra; long.(mm)		macho 8 63,5 mm	hembra; long.(mm)		macho 9 73,5 mm	hembra; long.(mm)	
	31*	63,4		36*	69,5		41*	73
	32*	72		37*	65,5		42*	67
	33*	75		38	76		43	62,5
	34*	71		39	60		44*	75,5
	35	62,5	40	61	45	55		
macho 10 75 mm	hembra; long.(mm)		macho 11 50,5 mm	hembra; long.(mm)		macho 12 66,5 mm	hembra; long.(mm)	
	46	63,6		51*	52,5		56*	77
	47*	70,4		52*	69		57*	54
	48*	68,4		53*	60,5		58*	56,5
	49*	65,6		54*	59,5		59*	62,5
	50*	67	55	75	60	43,5		
macho 13 71,5 mm	hembra; long.(mm)		macho 14 72 mm	hembra; long.(mm)		macho 15 51mm	hembra; long.(mm)	
	61*	54		66*	65,5		71	70,5
	62*	60,5		67*	77		72	70,5
	63	62		68	67		73	67
	64*	57		69	73		74	71
	65	52,5	70*	69	75	69,5		
macho 16 70,3 mm	hembra; long.(mm)		macho 17 76 mm	hembra; long.(mm)		macho 18 49 mm	hembra; long.(mm)	
	76	63		81*	68		86*	75
	77*	68		82*	72		87*	69
	78	78		83*	73		88*	53
	79*	70		84*	67		89*	62
	80*	67	85*	64	90*	70		
macho 19 84 mm	hembra; long.(mm)							
	91*	75						
	92*	69						
	93*	53						
	94*	62						
	95*	70						

**Tabla 2.** Estadígrafos básicos de los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” de la población parental de 24 meses de edad, y de los grupos selección y control, utilizados para el experimento de selección de *Mytilus chilensis*.

	<b>Población</b>	<b>Selección</b>	<b>Control</b>
<i>“Peso vivo”</i>			
Promedio (g)	18,47	26,50	18,42
Desviación estándar	4,27	2,54	0,89
Coefficiente de variación (%)	23,11	9,50	4,83
<i>“Longitud de la valva”</i>			
Promedio (mm)	63,05	69,73	63,41
Desviación estándar	5,24	3,95	3,11
Coefficiente de variación (%)	8,31	5,66	4,90

**Tabla 3.** Datos descriptivos de los ejemplares (F1) de *Mytilus chilensis* utilizados en las estimaciones de heredabilidad. (Prom.: promedio; D. E: desviación estándar; N: número de individuos).

	“peso vivo” (g)		“longitud valvar” (mm)		N
	Prom.	D. E	Prom.	D. E	
10 días ( $\mu\text{m}$ )	--	--	147,4	18,4	1184
25 días ( $\mu\text{m}$ )	--	--	253,9	60,2	914
40 días ( $\mu\text{m}$ )	--	--	680,2	402,6	802
300 días	3,7	1,7	32,9	5,2	15911
<b>Localidad</b>					
<i>Hueihue</i>					
12 meses	5,3	2,0	36,9	5,0	4324
14 meses	8,7	2,7	44,4	4,9	3247
16 meses	11,5	3,0	49,1	4,7	2159
22 meses	17,3	4,3	56,5	5,3	1054
<i>Putemún</i>					
12 meses	5,2	2,2	37,0	5,3	3196
14 meses	8,3	2,5	44,2	4,7	2250
16 meses	11,7	3,3	49,3	4,6	1632
22 meses	15,2	4,1	54,2	5,1	1116
<i>Quetalmahue</i>					
12 meses	7,1	2,3	42,0	5,2	3964
14 meses	11,6	3,3	49,5	5,3	2397
16 meses	14,3	3,7	53,4	5,2	1869
22 meses	22,0	5,3	60,4	5,8	631

**Tabla 4.** Estimaciones de heredabilidad y componentes de varianzas en “longitud de la valva” y “peso vivo” para diferentes etapas de crecimiento de *Mytilus chilensis*, obtenidas a través de máxima verosimilitud restringida y un modelo animal, sobre un diseño anidado. ( $h^2$ : heredabilidad;  $c^2$ : varianza materna y de ambiente en común;  $e^2$ : varianza residual;  $-2LL$  (ACE): dos veces el logaritmo negativo del valor de verosimilitud). Los estimadores se presentan como proporción de la varianza fenotípica total.

	$h^2$	$c^2$	$e^2$	$-2LL$ (ACE)
<i>“Longitud de la valva”</i>				
10 días ( $\mu\text{m}$ )	0,001 $\pm$ 0,140	0,430 $\pm$ 0,083 <sup>***</sup>	0,570 $\pm$ 0,086	7536,77
25 días ( $\mu\text{m}$ )	0,230 $\pm$ 0,300	0,670 $\pm$ 0,151 <sup>***</sup>	0,090 $\pm$ 0,160	7649,31
40 días ( $\mu\text{m}$ )	0,330 $\pm$ 0,003 <sup>***</sup>	0,670 $\pm$ 0,006 <sup>***</sup>	0,001 $\pm$ 0,008	9350,6
300 días (mm)	0,001 $\pm$ 0,076	0,280 $\pm$ 0,054 <sup>***</sup>	0,720 $\pm$ 0,054	63243,5
<i>“Peso vivo”</i>				
300 días (g)	0,030 $\pm$ 0,102	0,290 $\pm$ 0,062 <sup>***</sup>	0,690 $\pm$ 0,067	27135,7

\*  $P < 0,05$ ; \*\*  $P < 0,01$ ; \*\*\*  $P < 0,001$

Nota: la significancia de los distintos estimadores se evaluó mediante pruebas de razón de verosimilitud, que consisten en calcular el logaritmo de la verosimilitud, restringiendo algunos de sus componentes a cero (A ó C). Dado que dos veces la diferencia entre la verosimilitud estimada con el modelo completo (ACE) y el modelo reducido (CE ó AE) se distribuye como  $\chi^2$  con 1 g. l, se usó esta distribución para la prueba de hipótesis.

**Tabla 5.** Estimaciones de heredabilidad y componentes de varianza, para “peso vivo” en diferentes localidades, y a distintas edades de *Mytilus chilensis*, obtenidas a través de máxima verosimilitud restringida y un modelo animal, sobre un diseño anidado. ( $h^2$ : heredabilidad;  $c^2$ : varianza materna y de ambiente en común;  $e^2$ : varianza residual; -2LL (ACE): dos veces el logaritmo negativo del valor de verosimilitud). Los estimadores se presentan como proporción de la varianza fenotípica total.

Localidad	$h^2$	$c^2$	$e^2$	-2LL (ACE)
<i>Hueihue</i>				
12 meses	0,010 ± 0,146	0,300 ± 0,083 <sup>***</sup>	0,690 ± 0,085	9036,6
14 meses	0,020 ± 0,086	0,300 ± 0,066 <sup>***</sup>	0,680 ± 0,059	8828,3
16 meses	0,180 ± 0,160	0,160 ± 0,073 <sup>*</sup>	0,660 ± 0,110	6451,5
22 meses	0,050 ± 0,082	0,150 ± 0,050 <sup>***</sup>	0,800 ± 0,050	4021,6
<i>Putemún</i>				
12 meses	0,240 ± 0,084 <sup>***</sup>	0,097 ± 0,063 <sup>***</sup>	0,660 ± 0,092	7147,1
14 meses	0,520 ± 0,100 <sup>***</sup>	0,480 ± 0,061 <sup>***</sup>	0,001 ± 0,073	5769,0
16 meses	0,100 ± 0,140	0,180 ± 0,073 <sup>*</sup>	0,710 ± 0,092	4962,0
22 meses	0,070 ± 0,120	0,150 ± 0,067 <sup>*</sup>	0,770 ± 0,079	4105,6
<i>Quetalmahue</i>				
12 meses	0,100 ± 0,140	0,210 ± 0,073 <sup>*</sup>	0,690 ± 0,090	9777,2
14 meses	0,120 ± 0,140	0,170 ± 0,067 <sup>*</sup>	0,710 ± 0,089	7637,6
16 meses	0,070 ± 0,130	0,190 ± 0,067 <sup>*</sup>	0,740 ± 0,080	6464,5
22 meses	0,060 ± 0,028 <sup>***</sup>	0,950 ± 0,020 <sup>***</sup>	0,001 ± 0,045	212,3

\* P < 0,05; \*\* P < 0,01; \*\*\* P < 0,001

Nota: la significancia de los distintos estimadores se evaluó mediante pruebas de razón de verosimilitud, que consisten en calcular el logaritmo de la verosimilitud, restringiendo algunos de sus componentes a cero (A ó C). Dado que dos veces la diferencia entre la verosimilitud estimada con el modelo completo (ACE) y el modelo reducido (CE ó AE) se distribuye como  $\chi^2$  con 1 g. l, se usó esta distribución para la prueba de hipótesis.

**Tabla 6.** Estimaciones de heredabilidad y componentes de varianza, para “longitud de la valva” en diferentes localidades, y a distintas edades de *Mytilus chilensis*, obtenidas a través de máxima verosimilitud restringida y un modelo animal, sobre un diseño anidado. ( $h^2$ : heredabilidad;  $c^2$ : varianza materna y de ambiente en común;  $e^2$ : varianza residual; -2LL (ACE): dos veces el logaritmo negativo del valor de verosimilitud). Los estimadores se presentan como proporción de la varianza fenotípica total.

Localidad	$h^2$	$c^2$	$e^2$	-2LL (ACE)
<i>Hueihue</i>				
12 meses	0,001 ± 0,120	0,270 ± 0,072***	0,730 ± 0,073	17224,9
14 meses	0,130 ± 0,120	0,200 ± 0,055***	0,660 ± 0,085	12788,6
16 meses	0,140 ± 0,130	0,140 ± 0,062*	0,720 ± 0,088	8467,6
22 meses	0,080 ± 0,076	0,100 ± 0,042***	0,810 ± 0,060	4475,2
<i>Putemún</i>				
12 meses	0,001 ± 0,120	0,250 ± 0,069***	0,750 ± 0,073	13099,5
14 meses	0,001 ± 0,004	0,002 ± 0,002	1,000 ± 0,003	9197,6
16 meses	0,110 ± 0,120	0,130 ± 0,060***	0,760 ± 0,081	6377,2
22 meses	0,140 ± 0,130	0,092 ± 0,059	0,770 ± 0,084	4619,7
<i>Quetalmahue</i>				
12 meses	0,040 ± 0,110	0,210 ± 0,062***	0,750 ± 0,069	16262,9
14 meses	0,080 ± 0,110	0,170 ± 0,060***	0,760 ± 0,073	9947,2
16 meses	0,004 ± 0,100	0,180 ± 0,060***	0,790 ± 0,066	7710,0
22 meses	0,150 ± 0,085***	0,001 ± 0,040	0,850 ± 0,066	2803,7

\* P < 0,05; \*\* P < 0,01; \*\*\* P < 0,001

Nota: la significancia de los distintos estimadores se evaluó mediante pruebas de razón de verosimilitud, que consisten en calcular el logaritmo de la verosimilitud, restringiendo algunos de sus componentes a cero (A ó C). Dado que dos veces la diferencia entre la verosimilitud estimada con el modelo completo (ACE) y el modelo reducido (CE ó AE) se distribuye como  $\chi^2$  con 1 g. l, se usó esta distribución para la prueba de hipótesis.

**Tabla 7.** Estadígrafos básicos de los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” de la F1 tanto del grupo seleccionado como control en *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad, cultivados en tres localidades distintas (D. E: desviación estándar).

Localidad	Grupo	Edad (meses)	Peso vivo (g)		Longitud valvar (mm)	
			Promedio	D. E	Promedio	D. E
<b>Hueihue</b>						
	Selección	12	6,55	1,81	40,89	4,50
		14	10,36	2,36	48,23	4,30
		16	13,20	2,69	52,78	4,15
	Control	12	5,35	2,22	36,73	5,39
		14	9,00	3,25	44,68	5,28
		16	11,81	3,10	49,28	4,55
<b>Putemún</b>						
	Selección	12	6,07	1,88	39,76	5,10
		14	9,15	2,40	46,03	5,18
		16	12,41	3,17	50,72	4,81
	Control	12	5,53	2,35	37,60	5,87
		14	9,02	2,89	45,12	5,13
		16	12,10	3,01	49,90	4,37
<b>Quetalmahue</b>						
	Selección	12	8,14	2,11	44,99	4,50
		14	13,50	2,81	52,50	4,54
		16	16,20	3,37	55,90	4,55
	Control	12	7,58	2,52	42,68	5,39
		14	12,38	3,39	50,27	5,31
		16	15,10	3,62	54,20	4,76

**Tabla 8.** Análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para el carácter “peso vivo” de *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad. Los efectos considerados fueron: “Localidad” (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) y “Grupo” (selección y control).

**12 meses**

<b>Fuente de variación</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	670,41	2	335,21	63,016	0,0001
Grupo	104,27	1	104,27	19,602	0,0001
Localidad * Grupo	16,93	2	8,47	1,592	0,2040
Error	8016,26	1507	5,32		

**14 meses**

<b>Fuente de variación</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	2,2752	2	1,1376	71,26	0,0001
Grupo	0,2252	1	0,2252	14,10	0,0001
Localidad * Grupo	0,0667	2	0,0333	2,09	0,1250
Error	16,1878	1014	0,0160		

**16 meses**

<b>Fuente de variación</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	826,82	2	413,41	40,454	0,0001
Grupo	71,27	1	71,27	6,974	0,0080
Localidad * Grupo	14,87	2	7,43	0,727	0,4840
Error	7327,18	717	10,22		

**Tabla 9.** Análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para el carácter “longitud de la valva” de *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad. Los efectos considerados fueron: “Localidad” (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) y “Grupo” (selección y control).

***12 meses***

<b>Fuente de variación</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	4409	2	2204	75,16	0,0001
Grupo	1459	1	1459	49,74	0,0001
Localidad * Grupo	152	2	76	2,59	0,0750
Error	44202	1507	29		

***14 meses***

<b>Fuente de variación</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	3172	2	1586	64,23	0,0001
Grupo	601	1	601	24,33	0,0001
Localidad * Grupo	146	2	73	2,96	0,0530
Error	25035	1014	25		

***16 meses***

<b>Fuente de variación</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	1497,2	2	748,6	36,85	0,0001
Grupo	321,1	1	321,1	15,81	0,0001
Localidad * Grupo	87,7	2	43,9	2,16	0,1160
Error	14565	717	20,3		

**Tabla 10.** Intensidad de selección de la población experimental de *Mytilus chilensis* y los respectivos grupos usados como progenitores, en los caracteres “peso vivo” (g) y “longitud de la valva” (mm) (Prom.: promedio; D. E: desviación estándar).

	Grupos				Población	
	Selección		Control		Prom.	D. E
	Prom.	D. E	Prom.	D. E	Prom.	D. E
<i>“Peso vivo”</i>						
Progenitores	26,50	2,54	18,42	0,89	18,47	4,27
Índice estandarizado	1,88		0,01			
Índice ajustado	1,87					
<i>“Longitud de la valva”</i>						
Progenitores	69,73	3,95	63,41	3,11	63,05	5,24
Índice estandarizado	1,27		0,07			
Índice ajustado	1,20					

**Tabla 11.** Respuestas estandarizadas de selección para el carácter “peso vivo” (g) de la F1 de *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad en las localidades de Hueihue, Putemún y Quetalmahue (Prom.: promedio; D. E: desviación estándar).

Localidad	Selección		Control	
	Prom.	D. E	Prom.	D. E
<i>Hueihue</i>				
Progenie 12 meses	6,55	1,81	5,35	2,22
Índice estandarizado	0,54		0,00	
Ganancia (%)	22,43			
Progenie 14 meses	10,36	2,36	9,00	3,25
Índice estandarizado	0,42		0,00	
Ganancia (%)	15,11			
Progenie 16 meses	13,20	2,69	11,81	3,10
Índice estandarizado	0,44		0,00	
Ganancia (%)	11,77			
<i>Putemún</i>				
Progenie 12 meses	6,07	1,88	5,53	2,35
Índice estandarizado	0,23		0,00	
Ganancia (%)	9,77			
Progenie 14 meses	9,15	2,40	9,02	2,89
Índice estandarizado	0,05		0,00	
Ganancia (%)	1,44			
Progenie 16 meses	12,41	3,17	12,10	3,01
Índice estandarizado	0,10		0,00	
Ganancia (%)	2,56			
<i>Quetalmahue</i>				
Progenie 12 meses	8,14	2,11	7,58	2,52
Índice estandarizado	0,22		0,00	
Ganancia (%)	7,39			
Progenie 14 meses	13,50	2,81	12,38	3,39
Índice estandarizado	0,33		0,00	
Ganancia (%)	9,05			
Progenie 16 meses	16,20	3,37	15,10	3,62
Índice estandarizado	0,30		0,00	
Ganancia (%)	7,29			

**Tabla 12.** Respuestas estandarizadas de selección para el carácter “longitud de la valva” (mm) de la F1 de *Mytilus chilensis* a los 12, 14 y 16 meses de edad en las localidades de Hueihue, Putemún y Quetalmahue (Prom.: promedio; D. E: desviación estándar).

Localidad	Selección		Control	
	Prom.	D. E	Prom.	D. E
<i>Hueihue</i>				
Progenie 12 meses	40,89	4,50	36,73	5,39
Índice estandarizado	0,77		0,00	
Ganancia (%)	11,32			
Progenie 14 meses	48,23	4,30	44,68	5,28
Índice estandarizado	0,67		0,00	
Ganancia (%)	7,95			
Progenie 16 meses	52,78	4,15	49,28	4,55
Índice estandarizado	0,76		0,00	
Ganancia (%)	7,10			
<i>Putemún</i>				
Progenie 12 meses	39,76	5,10	37,60	5,87
Índice estandarizado	0,37		0,00	
Ganancia (%)	5,75			
Progenie 14 meses	46,03	5,18	45,12	5,13
Índice estandarizado	0,18		0,00	
Ganancia (%)	2,02			
Progenie 16 meses	50,72	4,81	49,90	4,37
Índice estandarizado	0,19		0,00	
Ganancia (%)	1,64			
<i>Quetalmahue</i>				
Progenie 12 meses	44,99	4,50	42,68	5,39
Índice estandarizado	0,43		0,00	
Ganancia (%)	5,41			
Progenie 14 meses	52,50	4,54	50,27	5,31
Índice estandarizado	0,42		0,00	
Ganancia (%)	4,44			
Progenie 16 meses	55,90	4,55	54,20	4,76
Índice estandarizado	0,36		0,00	
Ganancia (%)	3,14			

**Tabla 13.** Análisis de varianza factorial (ANOVA) mixto de dos vías para el carácter “longitud de la valva” a los 12, 16 y 22 meses de edad de la F1 de *Mytilus chilensis*, y sus respectivas interacciones. Los efectos considerados fueron: “Localidad” (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) y “Familia” (18 familias, cada familia corresponde a la progenie del cruce de un macho con una hembra con una hembra al azar del diseño anidado).

***12 meses***

<b>Fuente de variación</b>	<b>Efecto</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	fijo	23697	2	11849	439,83	0,0001
Familia	aleatorio	15285	17	899	33,36	0,0001
Localidad * Familia	aleatorio	921	34	27	1,420	0,0540
Error		91996	4820	19		

***16 meses***

<b>Fuente de variación</b>	<b>Efecto</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	fijo	7444	2	3722	225,78	0,0001
Familia	aleatorio	7553	17	444	27,20	0,0001
Localidad * Familia	aleatorio	554	34	16	0,87	0,6810
Error		46270	2476	19		

***22 meses***

<b>Fuente de variación</b>	<b>Efecto</b>	<b>SC</b>	<b>g. l</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Localidad	fijo	19249	2	9624	406,52	0,0001
Familia	aleatorio	3033	17	178	7,54	0,0001
Localidad * Familia	aleatorio	803	34	24	0,98	0,4950
Error		33096	1379	24		



**Figura 1.** Lavado previo a iniciar el desove de los choritos en el estanque de 500 l(a), observación de los ejemplares, con el fin de detectar flujos de gametos liberados al estanque con agua, para después ser trasladados a recipientes individuales (b).



**Figura 2.** Choritos desovando individualmente (a), detalle de chorito hembra desovando (b).



**Figura 3.** Estanques de 200 l destinados para el cultivo larval, cada estanque representó una familia de las 95 familias formadas. En la parte inferior se ubican los tamices de 37  $\mu\text{m}$  (a), vista superior de los estanques, donde se puede observar el detalle del sistema de recambio de agua (b).



**Figura 4.** Experimento de selección, con tres estanques de choritos del grupo selección y dos estanques de choritos del grupo control (cada estanque (150 l) con un total de 200 choritos).



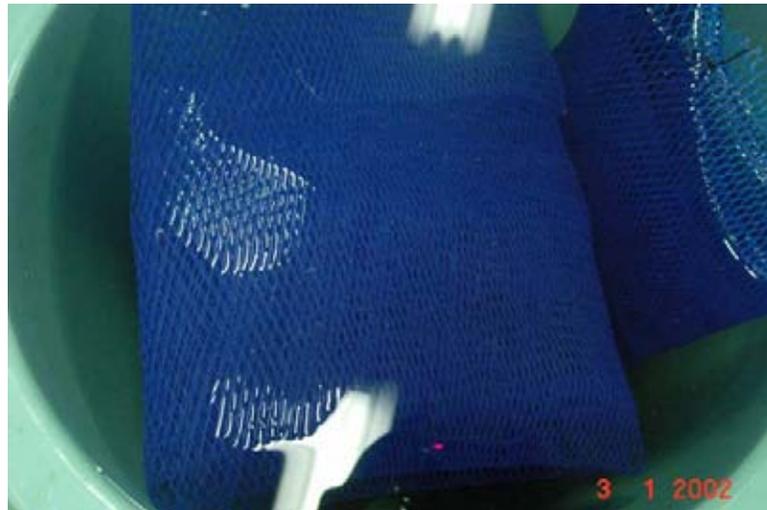
**Figura 5.** Alimentación de las larvas de *Mytilus chilensis*, adicionando microalgas producidas en el hatchery, a los respectivos estanques de cada una de las familias.



**Figura 6.** Producción de microalgas en el hatchery de Hueihue, perteneciente al IFOP.



**Figura 7.** Observación de larvas desde la parte superior de un estanque de 200 l de una determinada familia.



**Figura 8.** Colectores de netlon dentro del estanque larval, utilizados para el asentamiento larval, y posterior fijación de los juveniles.



**Figura 9.** Estanque de 20000 l, usado como nursery para los juveniles producidos en el hatchery, previo traslado al ambiente natural.



**Figura 10.** Traslado de los juveniles en estanques (150 l) conteniendo agua de mar, en pearl nets debidamente marcados, al ambiente natural (localidad de Quetalmahue).



**Figura 11.** Localidad de Quetalmahue, donde se trasladaron los juveniles de 2 meses de edad, y permanecieron hasta los 10 meses de edad.



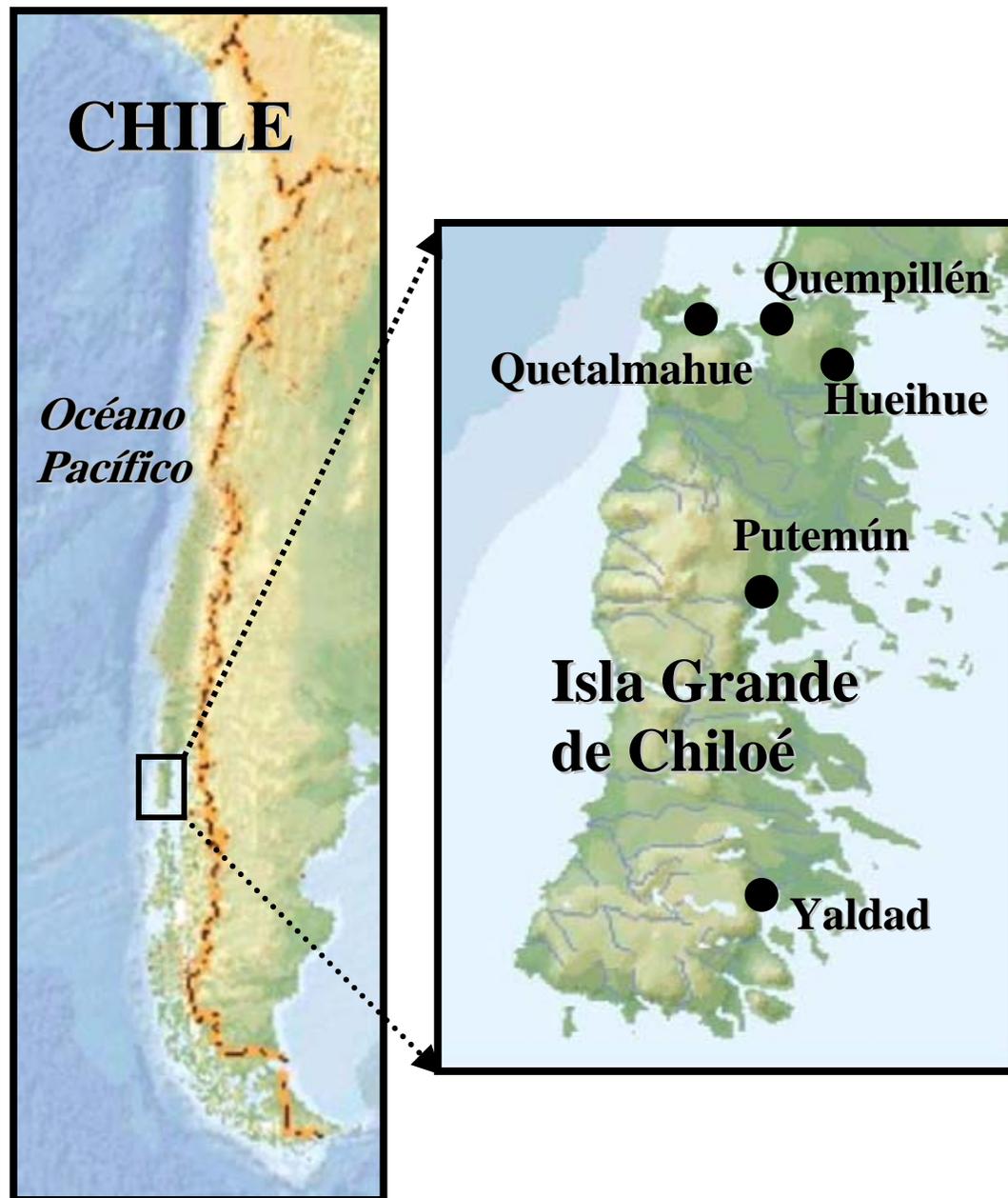
**Figura 12.** Marcaje individual (N= 360) de las respectivas familias y choritos seleccionados a los 9 meses de edad (a), detalle de los choritos marcados (b), los que fueron puestos posteriormente en pearl nets con una abertura de malla de 6 mm rotulados con el número de la familia correspondiente(c).



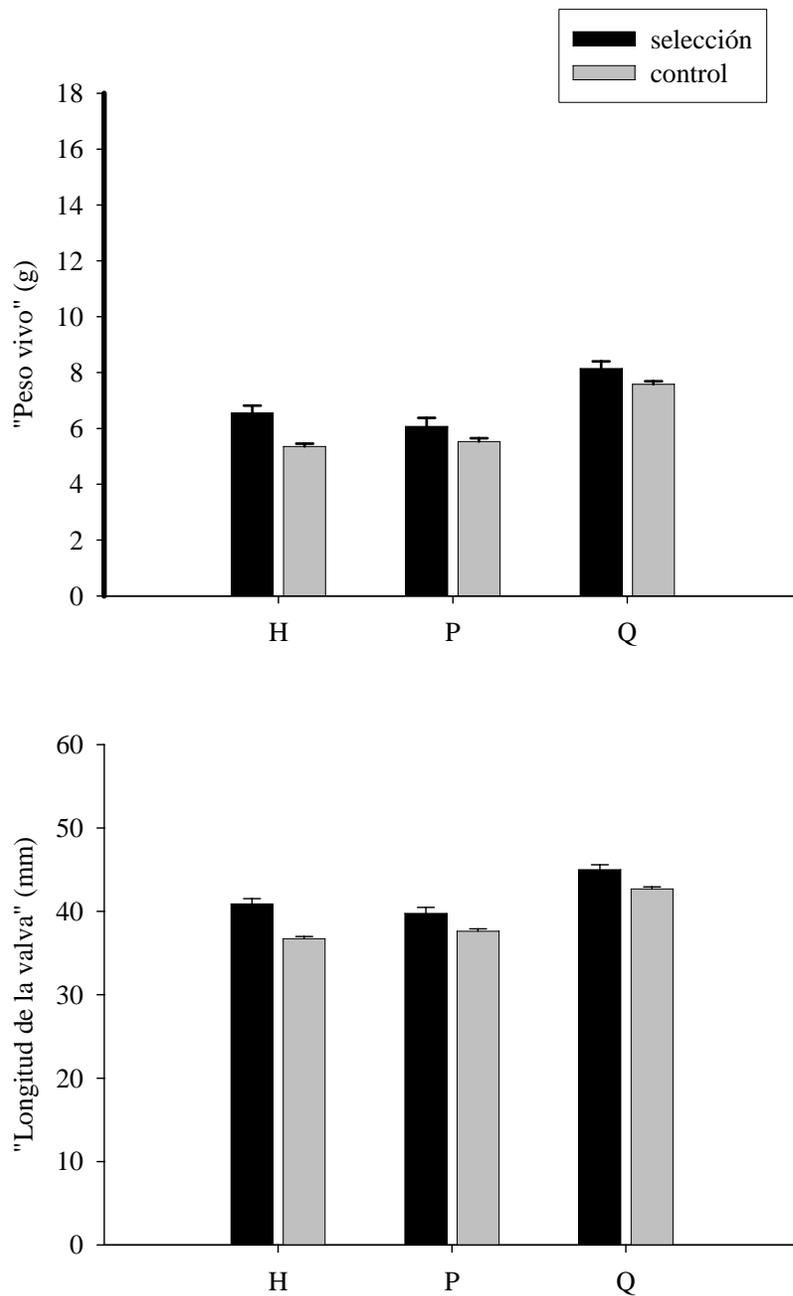
**Figura 13.** Mediciones del “peso vivo” y la “longitud de la valva” de cada uno de los choritos marcados.



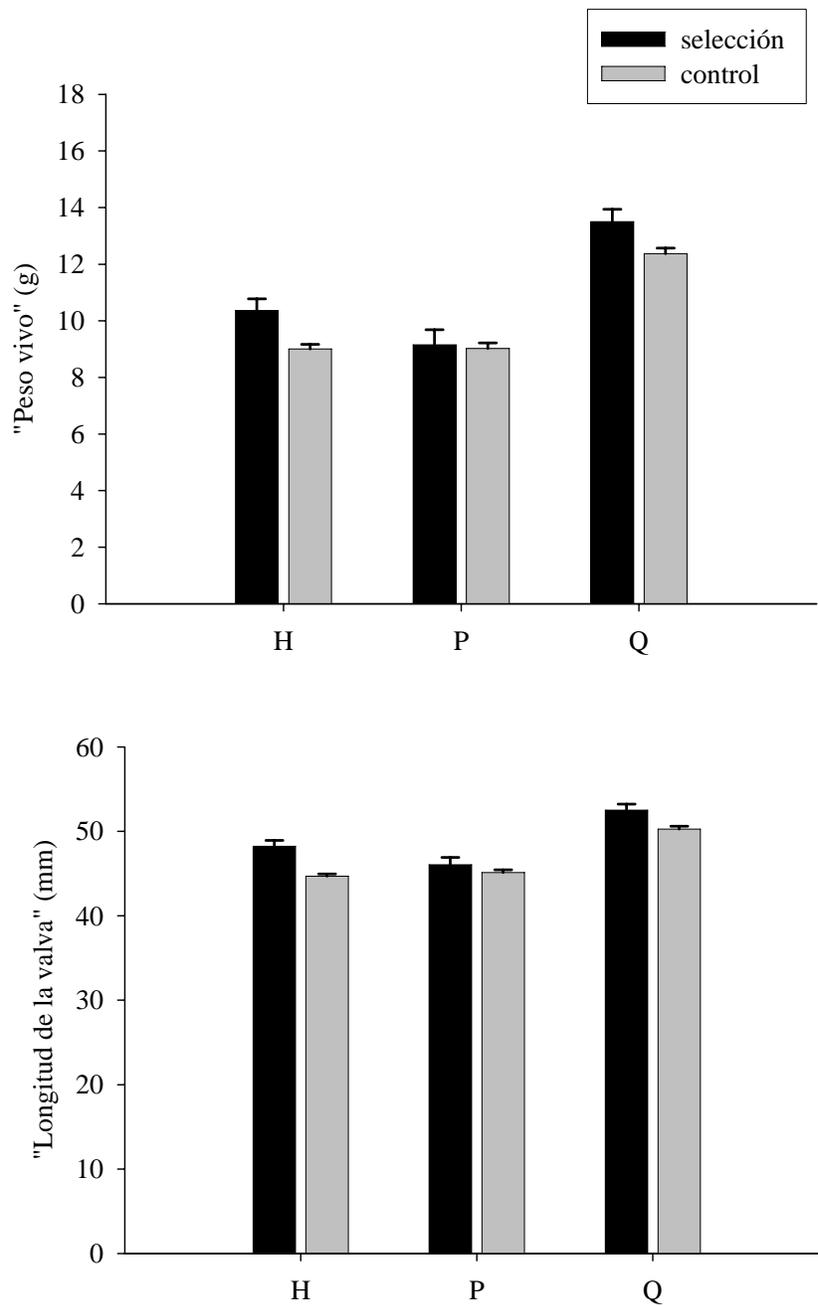
**Figura 14.** Sistema de estacas ubicado en el estuario del río Quempillén (Chiloé), donde fueron puestos los pearl nets, una vez que se midieron y pesaron los individuos marcados, posteriormente se realizó la división de cada una de las familias para repartirlas en tres localidades de cultivo.



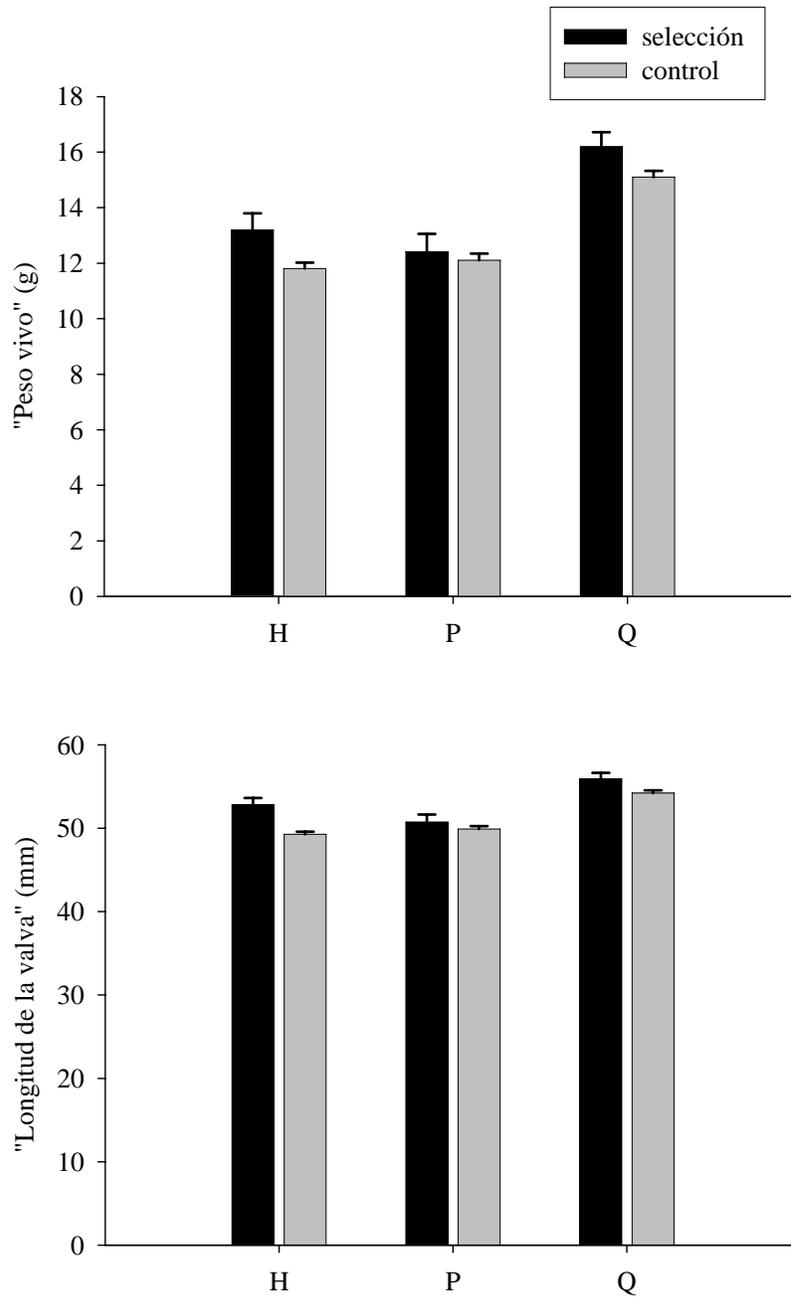
**Figura 15.** Mapa de Chiloé, indicando las tres localidades de cultivo (Hueihue, Putemún y Quetalmahue) de la F1 de la cohorte de 24 meses de edad de *Mytilus chilensis* perteneciente a la localidad de Yaldad. También se incluye la localidad de Quempillén, donde se llevaron a cabo las actividades de mediciones métricas (“peso vivo” y “longitud de la valva”) a distintas edades de los ejemplares experimentales.



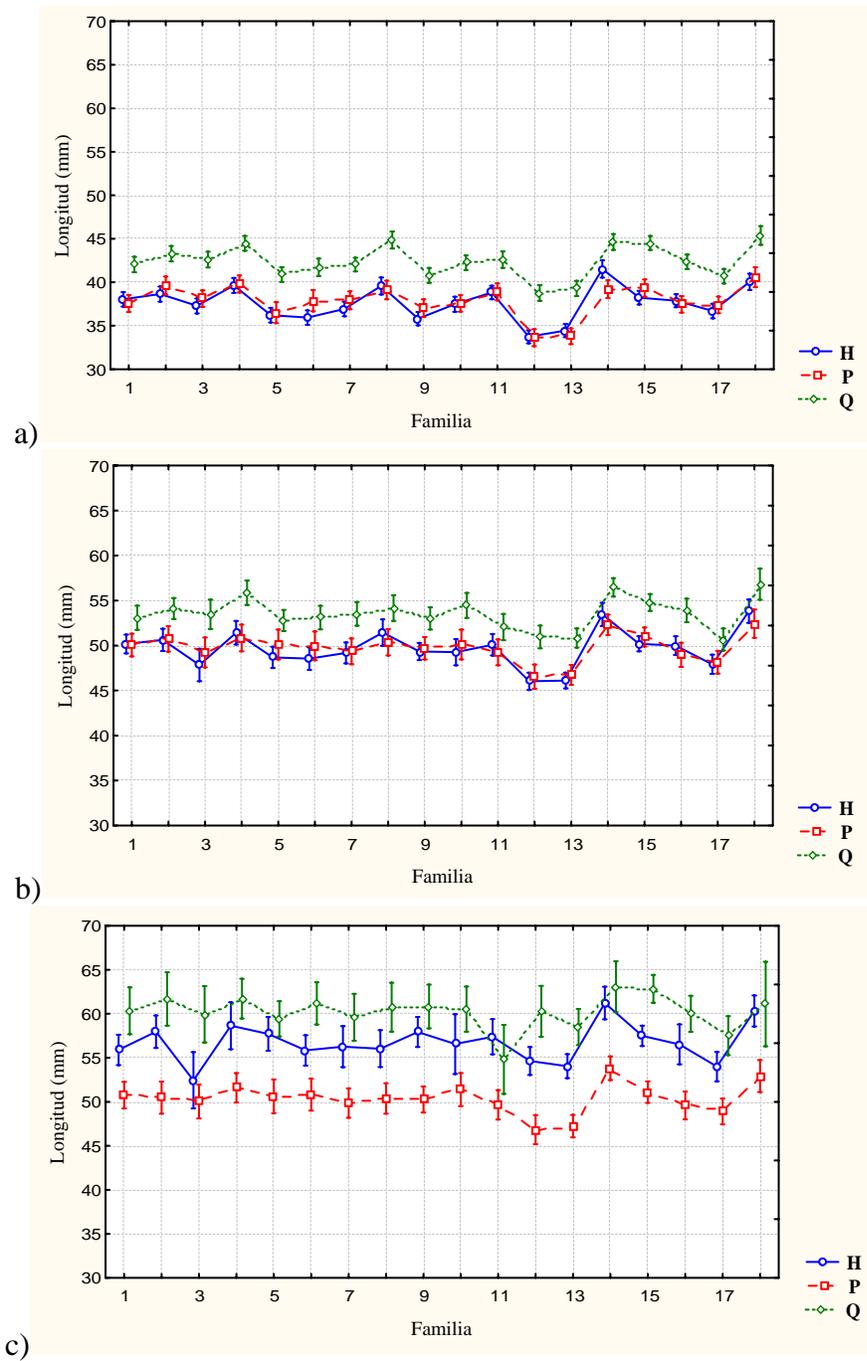
**Figura 16.** Gráficos para los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 12 meses de edad de los grupos selección y control de la F1 de *Mytilus chilensis*, cada uno con su respectivo error estándar, en las localidades de H: Hueihue, P: Putemún, y Q: Quetalmahue.



**Figura 17.** Gráficos para los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 14 meses de edad de los grupos selección y control de la F1 de *Mytilus chilensis*, cada uno con su respectivo error estándar, en las localidades de H: Hueihue, P: Putemún, y Q: Quetalmahue.



**Figura 18.** Gráficos para los caracteres “peso vivo” y “longitud de la valva” a los 16 meses de edad de los grupos selección y control de la F1 de *Mytilus chilensis*, cada uno con su respectivo error estándar, en las localidades de H: Hueihue, P: Putemún, y Q: Quetalmahue.



**Figura 19.** Interacción “Familia \* Localidad” no significativa en longitud de la valva, a los 12 meses de edad (a), 16 meses de edad (b), y 22 meses de edad (c). Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95% de las observaciones. Las tres localidades son H: Hueihue, P: Putemún, y Q: Quetalmahue.