

Programas de selección genética en bivalvos marinos con énfasis en el caso de Chile

Jorge E. Toro

*Instituto de Biología Marina, Universidad Austral de Chile
Valdivia, Chile
E-mail: jtoro@uach.cl*

Toro, J.E. 2008. Programas de selección genética en bivalvos marinos con énfasis en el caso de Chile. En A. Lovatelli, A. Farías e I. Uriarte (eds). Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. Taller Técnico Regional de la FAO. 20–24 de agosto de 2007, Puerto Montt, Chile. *FAO Actas de Pesca y Acuicultura*. No. 12. Roma, FAO. pp. 289–296.

RESUMEN

El rápido desarrollo de la acuicultura en Latinoamérica y especialmente en Chile, confirmado por las estadísticas de desembarque, ha sido posible hasta el momento solo a través de la incorporación de nuevas áreas utilizadas para el cultivo (hectáreas), y no debido a una mayor producción por unidad de área. Sin embargo, presiones de tipo social, ecológico y económico producirán en breve tiempo un incremento en la eficiencia de estos sistemas de producción acuícola. Hay varias formas de alcanzar esta meta: mejorar el manejo, nutrición y control de enfermedades, y las mejoras a través de la genética. En este sentido, el aporte de la componente genética para el mejoramiento de especies de importancia económica, para así optimizar la productividad de los cultivos acuícolas es sin duda incuestionable. Existen muy pocos trabajos sobre genética aplicada a la acuicultura en Latinoamérica, sin embargo, éstos demuestran, sobre la base de valores de heredabilidad y de respuesta a la selección basados en los rasgos genéticos de importancia económica, que existe un gran potencial para implementar programas de mejoramiento genético en moluscos bivalvos.

ABSTRACT

The accelerated development of aquaculture in Latin America and, according to the fisheries statistics, particularly in Chile has been possible due to the expansion of the farming area rather than an increased output per unit farming area. However, social, ecological and economical pressures will, in time, permit greater efficiency of such aquaculture production systems. There are various means to achieve this goal: improved husbandry, nutrition and disease control, and genetic improvements of the farmed species. The potential for improving performance by genetic means is unquestionably substantial. In Latin America limited genetic research activities applied to aquaculture have been carried out, however, those conducted indicate that genetic enhancement programmes in bivalve molluscs would be justified based on the heritability of economically important genetic traits in selection programmes.

INTRODUCCIÓN

Potencial para la selección genética en bivalvos

El desarrollo de los cultivos acuícolas ha tenido un incremento explosivo durante los últimos años. Hasta el momento, el aumento progresivo en la cantidad del desembarque producido por la actividad de cultivo, se ha debido única y exclusivamente a un incremento de la superficie (hectáreas) ocupada por cultivos y no a una mayor producción por unidad de área (productividad) (New, 2002; Sánchez, 2002). En el caso específico del mejillón chileno, *Mytilus chilensis*, su cultivo comenzó el año 1943 en la Isla de Chiloé (X Región) (Osorio *et al.*, 1979) y la producción a través de su cultivo artificial (que debido al buen precio externo ha incrementado las exportaciones en fresco y congelado), incrementó de 3 864 toneladas en el año 1993, a más de 80 000 toneladas en el año 2005 (SERNAPESCA, 2006). El incremento de la productividad, al igual que en ganadería y agricultura, solo será posible explotando todo el potencial biológico de las especies utilizadas en acuicultura. Ya es bien conocido los enormes incrementos en rasgos productivos obtenidos a través de selección genética en ganado lechero y de carne, el aumento en producción de lana y carne en ovinos (Ollivier, 1987; Van Vleck, 1987) y el mejoramiento de la tasa de crecimiento en porcinos (Smith, 1987). Uno de los objetivos de la investigación a largo plazo en el área de los cultivos marinos es el de reemplazar los organismos "silvestres" actualmente en cultivo por organismos mejorados genéticamente, que estén mejor adaptados al ambiente de cultivo y a las preferencias del consumidor. El rol que las especies mejoradas genéticamente podrían tener en el incremento de la productividad de los cultivos acuáticos es tremadamente consistente y ha sido reportado en numerosas publicaciones científicas (Wilkins, 1975; Moav, 1976; Newkirk, 1980, 1981, 1983; Gjedrem, 1983; Guiñez *et al.*, 1987; Sandifer, 1988; Guiñez, 1988; Toro y Newkirk, 1990; Beaumont y Fairbrother, 1991; Shen *et al.*, 1993; Perez, 1996; Koment *et al.*, 2002; Gjedrem, 2000; Beaumont y Hoare 2003; Toro *et al.*, 2004).

En países del hemisferio norte, ya se ha comenzado la aplicación de programas de mejoramiento genético en bivalvos (Manzi *et al.*, 1991; Newkirk, 1983; Allen y Downing, 1991), en base a numerosos estudios previos, en especies de importancia para la acuicultura. Dado a que en Latinoamérica los cultivos acuáticos se han desarrollado y en cierta forma establecido con un enorme potencial y ventajas comparativas frente a países más desarrollados, es que, por ningún motivo, debemos quedarnos atrás, en lo que se refiere a la investigación para implementar programas de mejoramiento genético.

Fundamentación teórica

Genética cuantitativa

De acuerdo a Koment *et al.* (2002) y Beaumont y Hoare (2003) al planificar un programa de mejoramiento genético a través de selección, es necesario considerar previamente la estimación de varios parámetros genéticos básicos tales como heredabilidad, correlaciones genéticas, fenotípicas y ambientales entre los caracteres y los valores económicos relativos de cada uno de ellos, si es que se considera el mejoramiento de más de un rasgo al mismo tiempo. En *Mytilus chilensis*, estos parámetros ya han sido cuantificados (Toro y Paredes, 1996a, b; Toro *et al.*, 2003; Toro *et al.*, 2004a, b; Alcapán *et al.*, 2007) y dado a que la heredabilidad para la tasa de crecimiento es relativamente baja (Toro *et al.*, 2003; Alcapán *et al.*, 2007) pero significativa, se debería optar por selección familiar utilizando el modelo animal en un programa de mejoramiento genético para ese carácter.

En la mayoría de los caracteres la componente ambiental de la varianza fenotípica es mayor en los estadios tempranos del ciclo de vida que en los estadios posteriores,

por ejemplo el efecto materno (Gjedrem, 1983). Wlodeck (1968), Kirpichnikov (1981) y Gjedrem (1983) reportan que el coeficiente de variación para el peso vivo y longitud corporal disminuye con la edad en peces, lo mismo ha sido reportado por Toro y Newkirk (1990) para *Ostrea edulis*. El aumento de la heredabilidad de determinados rasgos con la edad, ha sido reportado por Kirpichnikov (1981) en *Cyprinus carpio*, en *Salmo salar* por Refstie y Steine (1978) y Gjedrem (1983), en *Salmo gairdneri* por McKay *et al.* (1986) y en *O. edulis* por Toro y Newkirk (1990).

Respuesta a la selección

En la mayoría de los estudios sobre selección genética reportados en la literatura para distintas especies utilizadas en acuicultura, se ha obtenido una respuesta positiva a la selección (Koment *et al.*, 2002; Beaumont y Hoare 2003; Toro *et al.*, 1995; Perez y Alfonso, 1999; Toro *et al.*, 2003; Toro *et al.*, 2004a, b). En el caso de los bivalvos, Newkirk y Haley (1982) obtuvieron una respuesta significativa a la selección en *O. edulis*; obteniendo un peso promedio de un 23 por ciento superior a los controles en la primera generación de selección. En la segunda generación de selección (Newkirk y Haley, 1983) también registró una respuesta positiva, sin embargo inferior a lo esperado, lo cual según los autores se debería a problemas de endogamia en los reproductores utilizados. Otros autores como Stromgren y Nielsen (1989) reportan a través de selección, en *M. edulis*, un incremento promedio de un 24–35 por ciento por generación, mientras que Ruzzante (1986) y Toro y Newkirk (1990) también reportan respuestas positivas a la selección en *O. edulis*. Perez y Alfonsi (1999) dan a conocer respuestas positivas a la selección para tasa de crecimiento en el ostión *Euvola ziczac* (L), con valores de heredabilidad para peso vivo y longitud de la valva que van entre 0.4 y 0.5. Más recientemente, Toro *et al.* (2003) y Alcapán *et al.* (2007), reportan respuestas a la selección para crecimiento significativas en *O. chilensis* y *M. chilensis*, respectivamente.

Uno de los mayores problemas en un programa de selección genética, es la identificación de los individuos genéticamente superiores a una temprana edad. Por ello el conocimiento de correlaciones fenotípicas y genotípicas entre el y/o los caracteres a temprana edad y tamaño comercial son de gran ayuda en la identificación temprana de individuos genéticamente superiores; reduciendo el intervalo generacional y obteniendo de esta forma mayores ganancias por año. Sin embargo, reportes en la literatura, indican que, en bivalvos, existe una baja correlación entre el crecimiento a temprana edad y tamaño comercial (Wilkins, 1981; Newkirk y Haley, 1982b; Losee, 1978), lo cual estaría indicando que los genes que controlan el crecimiento a temprana edad, no serían los mismos que controlan el crecimiento alrededor de la talla comercial, por ello la importancia de realizar determinaciones de parámetros genéticos, variables fisiológicas, bioquímicas y parámetros reproductivos en distintas etapas del ciclo de vida de la especie en estudio (Toro y Newkirk, 1990).

Interacción genotipo ambiente

También, dentro de un programa de selección, es importante considerar la interacción genético-ambiental (GxA) (Falconer, 1981). Es probable que juveniles obtenidos y mantenidos en condiciones de hatchery por varias generaciones, tengan un pobre desempeño en el ambiente natural, al compararlos con los individuos «silvestres» endémicos. Lo anterior se debería a que los primeros han sido seleccionados para desempeñarse en un ambiente distinto. Por ello es que se recomienda que el desempeño de los individuos en un programa de mejoramiento genético se evalúe en los ambientes donde se realiza el cultivo, para con ello evitar el rompimiento de matrices de genes co-adaptados y asegurar la aplicabilidad de los parámetros genéticos a obtener (Falconer, 1952; Wilkins, 1981; Newkirk, 1983; Toro, 1994; Koment *et al.*, 2002; Beaumont y Hoare, 2003). La magnitud de la variación en la respuesta, de determinados genotipos,

cultivados en diferentes condiciones ambientales (GxA) puede ser utilizada para caracterizar una cepa como de «propósito general», que se desempeña relativamente bien al ser expuesta a variadas condiciones ambientales ó de «propósito específico», la cual se desempeña muy bien en un ambiente con condiciones ambientales muy definidas. El estudio de estas interacciones, bajo condiciones controladas de laboratorio han sido reportadas para bivalvos por Innes y Haley, 1977 (*M. edulis*); Newkirk *et al.*, 1977 (*Crassostrea virginica*); Newkirk, 1978 (*C. virginica*). Estos estudios confirman la existencia de este fenómeno en bivalvos. Estudios en terreno de esta GxA, son muy escasos en la literatura. Mallet y Haley (1983) trabajaron con diferentes poblaciones de *C. virginica*, las cuales se mantuvieron en diferentes ambientes; reportando la presencia de una significativa GxA. Estudios, tanto en laboratorio como en terreno (Toro, 1994; Toro *et al.*, 1995; Toro y Paredes, 1996a) indican también la presencia de este fenómeno en los bivalvos *O. chilensis* y *M. chilensis*.

Hibridación inter-poblacional

Los bivalvos en general tienen un crecimiento lento (2 a 5 años para talla comercial) y además presentan una alta variabilidad para la tasa de crecimiento (Winter *et al.*, 1984; Toro y Newkirk, 1990; Alcapán *et al.*, 2007). Esto último significa que no todos los individuos alcanzan la talla comercial al mismo tiempo, haciendo por ello más difícil la labor al momento de su cosecha y comercialización. El desarrollo de «cepas» producidas a nivel comercial que tengan una mayor tasa de crecimiento y/o una menor variabilidad en el crecimiento, incrementarían el atractivo económico para llevar a cabo su cultivo. Existe en la literatura, evidencia sobre la correlación positiva entre tasa de crecimiento y la heterocigosidad multi-locus (HML), (Hansson y Westerberg, 2002) en poblaciones naturales de bivalvos marinos (Zouros *et al.*, 1980; Garton *et al.*, 1984; Koehn y Gaffney, 1984; Toro *et al.*, 1996a; Toro y Vergara, 1999). Sin embargo, esta misma relación no ha sido reportada para poblaciones producidas en hatchery (Adamkewicz *et al.*, 1984; Gaffney y Scott, 1984; Foltz y Chatry, 1986; Vergara *et al.*, 1993). La hibridación es una técnica utilizada para el mejoramiento genético y su éxito es por lo general atribuido al incremento de la heterocigosidad (Frankel, 1983; Mitton y Grant, 1984; Perez y Kent, 1998; Koment *et al.* 2002; Beaumont y Hoare, 2003). Reportes de hibridación intra-específica, utilizando poblaciones aisladas geográficamente en *C. virginica* (Mallet, 1982; Mallet y Haley, 1983) y en *O. chilensis* (Toro y Aguila, 1995), indican que se logra obtener un incremento en la tasa de crecimiento y una mayor sobrevivencia en la progenie producto de hibridación. La hibridación interespecífica entre *Mercenaria mercenaria* y *Mercenaria campechiensis* produjo descendientes con una mayor tasa de crecimiento y una mejor tolerancia a un amplio rango de variables ambientales (Menzel, 1962). Sin embargo, en la práctica, se ha visto que es muy difícil obtener progenie viable en hibridaciones entre diferentes especies (Manzi *et al.*, 1991). Los efectos de heterosis producto de la hibridación, pueden, teóricamente, ser también obtenidos a través de cruzamientos entre poblaciones aisladas geográficamente ó por cruzamientos de líneas endogámicas (Wilkins, 1981; Frankel, 1983; Perez y Kent, 1998). Sin embargo, hasta el momento no existen en la literatura científica estudios que reporten las bases fisiológicas y bioquímicas que permitan explicar la causa de la presencia de heterosis en moluscos bivalvos.

Variabilidad genética y acuicultura

Con el propósito de implementar programas de mejoramiento genético en bivalvos, es necesario primeramente investigar los efectos sobre la variabilidad genética de las poblaciones naturales, que tiene actualmente el manejo de «juveniles» (semillas) para la acuicultura. Ello, dado a que actualmente la mayoría de los cultivos de bivalvos en Chile dependen de la captación natural de juveniles. El traslado de éstos juveniles desde áreas de captación natural a los centros de cultivo es un «flujo génico» mediado

por el hombre que sin duda afecta a las poblaciones naturales locales. Más aún cuando estos juveniles se utilizan para repoblamiento. La cuantificación de estos efectos no son conocidos ya que prácticamente no existen estudios sobre genética poblacional en especies de bivalvos marinos utilizados en acuicultura en Latinoamérica. Por ende no existe una línea base con la cual comparar los datos de investigaciones que se llevan a cabo actualmente. En el caso de Chile, esto es más crítico aún, en especial con *M. chilensis*, ya que hasta hace algunos años la mayoría de los juveniles provenían de la captación natural de la bahía de Yaldad (Isla de Chiloé), distribuyéndose no solo hacia los centros localizados dentro de la Isla, sino que también fuera de la Isla. Actualmente la semilla de este bivalvo proviene principalmente del estuario Reloncaví, y desde ahí se distribuye a los distintos centros. Ello sin duda va a tener un fuerte impacto genético sobre las poblaciones naturales locales, con una potencial pérdida de identidad poblacional (estructura genético-poblacional).

CONCLUSIONES

La implementación de programas de mejoramiento requieren necesariamente del control del ciclo de vida de la especie. Por ello, es necesario llevar primeramente a cabo estudios aplicados, para optimizar la tecnología (cuando ésta ya exista) ó desarrollarla (en caso de otras especies con potencial) para producir «semilla» (juveniles) en ambientes controlados. Esta producción artificial de semilla en laboratorio debe ir necesariamente aparejada con un programa de control genético muy estricto con el fin de evitar problemas de endogamia y pérdidas de identidad poblacional, especialmente debido a la alta fecundidad que poseen los moluscos bivalvos. A su vez, los programas de mejoramiento genético (selección, hibridación) se deben desarrollar asociados a la producción masiva de juveniles en laboratorio.

En base a los pocos estudios sobre genética en bivalvos en Chile (Cuadro 1) y a las escasas investigaciones sobre mejoramiento genético realizados en bivalvos en Latinoamérica, se puede concluir, sin embargo, que existe un enorme potencial para iniciar programas de selección genética con el fin de mejorar la productividad de los cultivos. Existe variabilidad genética aditiva, medida a través de los valores de heredabilidad de caracteres como peso vivo, longitud de la valva (tasa de crecimiento), en varias poblaciones de bivalvos estudiadas y que es posible de explotar a través de programas de mejoramiento genético a largo plazo.

BIBLIOGRAFÍA

- Adamkewicz, L., Taub, S.R. y Wall, J.R. 1984. Genetics of the clam *Mercenaria mercenaria*. II. Size and genotype. *Malacologia*, (25): 525–533.
- Alcapán, A.C., Néspolo, R.F. y Toro, J.E. 2007. Heritability of body size in the Chilean blue mussel (*Mytilus chilensis* Hupé 1854): effects of environment and aging. *Aquaculture Research*, (38): 313–320.
- Allen, S.K. y Downing, S.L. 1991. Consumers and “experts” alike prefer the taste of sterile triploid over gravid diploid pacific oysters (*Crassostrea gigas*, Thunberg 1793). *Journal of Shellfish Res.*, (10): 19–22.
- Beaumont, A.R. y Fairbrother, J.E. 1991. Ploidy manipulation in molluscan shellfish: a review. *Journal of Shellfish Research*, (10): 1–18.
- Beaumont, A.R. y Hoare, K. 2003. Biotechnology in Fisheries and Aquaculture. Blackwell Science.
- Falconer, D.S. 1952. The problem of environment and selection. *The American Naturalist*, (86): 293–298.

CUADRO 1

Publicaciones sobre aspectos de genética en bivalvos en Chile

Especies	Nº publicaciones
<i>Aulacomya atra</i>	4
<i>Mytilus chilensis</i>	12
<i>Choromytilus chorus</i>	4
<i>Argopecten purpuratus</i>	20
<i>Ostrea chilensis</i>	19
<i>Venus antiqua</i>	1

Fuentes: Web of Science, ASFA, SCIELO (1980–2007).

- Falconer, D.S.** 1981. Introduction to Quantitative Genetics. Second edition. Logman Group Limited, N.Y.
- Foltz, D.W. y Chatry, M.** 1986. Genetic heterozygosity and growth rate in Louisiana oyster (*Crassostrea virginica*). *Aquaculture*, (57): 261–269.
- Frankel, R.** 1983. Heterosis: Reappraisal of Theory and Practice. Springer Verlag, Berlin.
- Gaffney, P.M. y Scott, T.M.** 1984. Genetic heterozygosity and production traits in natural and hatchery population of bivalves. *Aquaculture*, (42): 289–302.
- Garton, D.W., Koehn, R.K. y Scott, T.M.** 1984. Multiple-locus heterozygosity and physiological energetics of growth in the coot clam, *Mulinia lateralis*, from a natural population. *Genetics*, (108): 445–455.
- Gjedrem, T.** 1983. Genetics variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture*, (33): 51–72.
- Gjedrem, T.** 2000. Genetic improvement of cold water fish species. *Aquaculture Research*, (31): 25–33.
- Guiñez, R.** 1988. Mejoramiento genético en recursos marinos: situación actual y perspectivas. *Invest. Pesq.*, (35): 113–121.
- Guiñez, R., Monsalve, A. y Galleguillos, R.** 1987. Correlaciones genético-morfológicas en la ostra chilena, *Tiostrea chilensis* (Philippi, 1845) Chanley and Dinamani, 1980. *Biología Pesquera*, (15): 17–25.
- Hansson, B. y Westerberg, L.** 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology*, (11): 2467–2474.
- Innes D.J. y Haley, L.E.** 1977. Genetics aspects of larval growth under reduced salinity in *Mytilus edulis*. *Biol. Bull.*, (153): 312–321.
- Kirpichnikov, V.S.** 1981. Genetics bases of Fish Selection. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Koehn, R.K. y Gaffney, P.M.** 1984. Genetic heterozygosity and growth rate in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, (82): 1–7.
- Koment, H., Haffray, P., Kaushik, S., New, M., Olsen, I. y Liinamo, A.E.** 2002. Defining breeding goals for future sustainable aquaculture. *World aquaculture*, (33): 11–14.
- 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.** 1982. Quantitative genetics of the Atlantic Canadian oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). Dalhousie University, Halifax, Canadá. (Tesis de Doctorado).
- Mallet, A.L. y Haley, L.E.** 1983. Growth rate and survival in pure population matings and crosses of the oyster *Crassostrea virginica*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, (40): 948–954.
- Manzi, J.J., Hadley, N.H. y Dillon, R.T.** 1991. Hard clam, *Mercenaria mercenaria*, broodstocks: growth of selected hatchery stocks and their reciprocal crosses. *Aquaculture*, (94): 17–26.
- Manzi, J.J., Hadley, N.H y Dillon, R.T.** 1991. Hard clam, *Mercenaria mercenaria*, broodstocks: growth of selected hatchery stocks and their reciprocal crosses. *Aquaculture*, (94): 17–26.
- McKay, L.R., Ihssen, P. y Friars, G.W.** 1986. Genetics parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, as a function of age and maturity. *Aquaculture*, (58): 241–254.
- Menzel, W.** 1962. Seasonal growth of the northern and southern quahogs and their hybrids in Florida. *Proc. National Shellfish Association*, (53): 111–118.
- Mitton, J.B. y Grant, M.C.** 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate and developmental homeostasis. *Annu. Rev. Syst. Ecol.*, (15): 479–499.
- Moav, R.** 1976. Genetic improvement in aquaculture industry. En: T.V.R. Pillay y A. Dill, ed. *Advances in aquaculture*, Kyoto, Japan. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey, England.
- New, M.B.** 2002. Responsible aquaculture: Is this a special challenge for developing countries? *World Aquaculture*, (34): 26–72.
- Newkirk, G.F.** 1978. Interaction of genotype and salinity in larvae of the oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.*, (48): 227–234.

- Newkirk, G.F.** 1980. Review of the genetics and the potential for selective breeding of commercially important bivalves. *Aquaculture*, (19): 209–228.
- Newkirk, F.G.** 1981. On the unpredictability of bivalve growth rates: Is a slow growing juvenile oyster a runt for life? En: C. Claus, N. DePauw y E. Jespers, ed *Nursery Rearing of Bivalve Molluscs.*, pags 211–218. Bredene, Belgium.
- Newkirk, F.G.** 1983. Applied breeding of commercially important molluscs: a summary of discussion. *Aquaculture*, (33): 415–422.
- Newkirk, G.F. y Haley, L.E.** 1982a. Progress in selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis*. *Marine Ecology Prog. Ser.*, (10): 77–79.
- Newkirk, G.F. y Haley, L.E.** 1982b. Phenotypic analysis of the European oyster, *Ostrea edulis* L.: Relationship between length of larval period and post setting growth rate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, (59): 177–184.
- Newkirk, G.F. y Haley, L.E.** 1983. Selection for growth rate in the European oyster, *Ostrea edulis*: response of second generation groups. *Aquaculture*, (33): 149–155.
- Newkirk, G.F., Waugh, D.L. y Haley, L.E.** 1977. Genetics of larval tolerance to reduced salinities in two populations of oysters, *Crassostrea virginica*. *J. Fish. Res. Board Can.*, (34): 384–387.
- Ollivier, L.** 1987. Current principles and future prospects in selection of farm animals. En: B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman, G. Namkoong, ed. *Proc. Second International Conference on Quantitative Genetics*. pags. 438-450. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Osorio, C.J., Atria, J. y Mann, S.** 1979. Moluscos marinos de importancia económica en Chile. *Biología Pesquera*, (11): 3–47.
- Perez, J.E.** 1996. Mejoramiento genético en acuicultura. Editorial Universitaria, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- Perez, J.E. y Kent, M.** 1998. Hybridization and its effects on species richness in natural habitats. *Interciencia*, (23): 137–139.
- Perez, J.E. y Alfonsi, C.** 1999. Selection and realized heritability for growth in the scallop, *Euvola ziczac* (L.). *Aquaculture Research*, (30): 211–214.
- Refstie, T. y Steine, T.A.** 1978. Selection experiments with salmon. III. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of Atlantic salmon in the freshwater phase. *Aquaculture*, (14): 221–234.
- Ruzzante, D.E.** 1986. Selection for growth rate in the European Oyster, “*Ostrea edulis*”: a multivariate approach. Dalhousie University, Canadá. (Tesis Doctoral).
- Sánchez, V.** 2002. Crece la industria mitilícola. *Aquanoticias*, (75): 8–14.
- Sandifer, P.A.** 1988. Aquaculture in the West, a perspective. *Journal of the World Aquaculture Society*, (19): 73–84.
- SERNAPESCA.** 2006. *Anuario estadístico de pesca*, 2006. Servicio Nacional Pesca, Ministerio de Economía Fomento y Reconstrucción, Santiago, Chile.
- Shen, Y.P., Zhang, X.Y., He, H.P. y Ma, L.J.** 1993. Triploidy induction by hydrostatic pressure in the pearl oyster, *Pinctada martensii* Dunker. *Aquaculture*, (110): 221–227.
- Smith, C.** 1987. Potential for animal breeding, current and future. En B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman, G. Namkoong, ed *Proc. Second International Conference on Quantitative Genetics*, pags 150–160. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Stromgren, T. y Nielsen, M.V.** 1989. Heritability of growth in Larvae and Juveniles of *Mytilus edulis*. *Aquaculture*, (80): 1–6.
- Toro, J.E. y 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 Prog. Ser.*, (62): 219–227.
- Toro, J.E.** 1994. Genotype-environment interaction on bivalve aquaculture with special reference to selection programs. En: K. Koop ed. *Ecology of Marine Aquaculture*, pags 96–104. International Foundation for Science, Stockholm.

- Toro, J.E. y Aguilá, 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., Aguilá, P. y Vergara, A.M.** 1995. Selection response and heritability estimates for growth in the Chilean oyster *Ostrea chilensis* (Philippi, 1845). *J. Shellfish Res.*, (14): 87–92.
- Toro, J.E. y Paredes, L.** 1996a. Feeding trial with different families of Chilean blue mussel, *Mytilus chilensis* larvae: evidence for genotype-food interaction. *Journal of Applied Aquaculture*, (6): 81–87.
- Toro, J.E. y Paredes, L.** 1996b. 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., Vergara, A.M. y Galleguillos, R.** 1996a. Multiple-locus heterozygosity, physiology and growth at two different stages in the life cycle of the Chilean oyster *Ostrea chilensis*. *Mar. Ecol. P. S.*, (134): 151–158.
- Toro, J.E. y Vergara, A.M.** 1999. Growth and heterozygosity in a 12-month-old cohort of *Ostrea chilensis* (Philippi, 1845) obtained by mass spawning in the laboratory. *Marine Ecology PSZN.*, (19): 311–323.
- Toro, J.E., Alcapán, A.C., Vergara, A.M. y Ojeda, J.A.** 2003. Heritability estimates of larval and spat shell height in the Chilean blue mussel (*Mytilus chilensis* Hupe 1854) produced under controlled laboratory conditions. *Aquaculture Research*, (35): 56–61.
- Toro, J.E., Alcapán, A.C., Ojeda, J.A. y Vergara, A.M.** 2004a. Respuesta a la selección genética para crecimiento en juveniles de *Ostrea chilensis* Philippi 1845 mantenidos en condiciones de laboratorio. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, (39): 53–59.
- Toro, J.E., Alcapán, A.C., Ojeda, J.A. y Vergara, A.M.** 2004b Selection response for growth rate (Shell height and live weight) in the Chilean blue mussel (*Mytilus chilensis* Hupe 1854). *Journal of Shellfish Research*, (23): 753–757.
- Van Vleck, L.D.** 1987. Observations on selection advances in dairy cattle. En B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman, G. Namkoong, ed. *Proc. Second International Conference on Quantitative Genetics*, pags 433–437. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Vergara, A.M., Toro, J.E. y Paschke, K.A.** 1993. Relationships among physiological variables, heterozygosity and growth efficiency in *Tiostrea chilensis*, Philippi 1845. *Revista Biología Marina*, (29): 283–297.
- Vlodeck, J.M.** 1968. Studies on the breeding of carp (*Cyprinus carpio* L.) at the experimental pond farms of the Polish Acad. of Science in south Silesia, Poland. *FAO Fish. Report.* (44): Rome 4: 93–116.
- Wilkins, N.P.** 1975. Genetic variability in marine bivalvia: implications and applications in molluscan mariculture. Proceedings of the 10th European Symposium on marine Biology, Ostend, Belgium, 1: 549–563.
- Wilkins, N.P.** 1981. The rationale and relevance of genetics in aquaculture: an overview. *Aquaculture*, (22): 209–228.
- Winter, J.E., Toro, J.E., Navarro, J.M., Valenzuela, G.S. y Chaparro, O.R.** 1984. Recent developments, status and prospects of moluscan aquaculture on the Pacific coast of South America. *Aquaculture*, (39): 95–134.
- Zouros, E., Singh, S.M. y Miles, H.E.** 1980. Growth rate in oysters: an overdominant phenotype and its possible explanations. *Evolution*, (34): 856–867.