

UNIVERSIDAD DE CHILE

Magíster en Ciencias de la Acuicultura

**ESTIMACION DE PARAMETROS GENÉTICOS PARA
RASGOS DE PESO ALEVÍN, PESO SMOLT Y PESO
COSECHA EN SALMON COHO (*Oncorhynchus kisutch*)
CULTIVADO EN CHILOE.**

Tesis para optar al Grado de
Magíster en Ciencias de la Acuicultura

Leonardo Eladio Fernández Leyton

Director de Tesis
Dr. Cristian Araneda Tolosa

Santiago - Chile

2016

AGRADECIMIENTOS

A Marcela, mi esposa, compañera del camino y de la vida.

A Daniela y Andrés, mis hijos y motivación.

A mis padres y hermanas, con amor incondicional.

A mi Director de Tesis, por la confianza y el apoyo.

A mis profesores, por su estímulo y paciencia.

ÍNDICE

	Página
1. AGRADECIMIENTOS	2
2. ÍNDICE	3
3. RESUMEN	4
4. ABSTRACT	5
5. INTRODUCCIÓN	
5.1. Identificación de la especie	6
5.2. Ciclo reproductivo	6
5.3. Conceptos generales sobre mejoramiento genético	7
5.4. Aspectos generales de respuesta a la selección	8
6. HIPÓTESIS	9
7. OBJETIVOS	9
8. MATERIALES Y MÉTODOS	
8.1. Registro de datos	10
8.2. Definición de grupos	11
8.3. Variables de crecimiento	13
8.4. Análisis estadístico	13
8.5. Estimación de ganancia genética	14
8.6. Estimación de consanguinidad	15
9. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
9.1. Estadística descriptiva	16
9.2. Consanguinidad	18
9.3. Heredabilidad	20
9.4. Correlación genética	22
9.5. Respuesta a la selección	23
10. CONCLUSIONES	24
11. LITERATURA CITADA	25

RESUMEN

Se entregan los parámetros genéticos de heredabilidad, correlaciones genéticas, y ganancia genética estimados para peso alevín, peso smolt y peso cosecha de dos líneas, año par e impar, de salmón Coho (*Oncorhynchus kisutch*), a partir de seis y cuatro generaciones respectivamente, del programa de reproducción de un núcleo comercial, en Chiloé, Región de Los Lagos. Se estima el nivel de consanguinidad alcanzado para cada línea en las cinco generaciones. La metodología utilizada considera el desove de reproductores individualizados, la incubación de ovas y desarrollo inicial de alevines en unidades segregadas por cada familia generada, marcaje individual de ejemplares juveniles y crecimiento en comunidad, con muestreos periódicos de peso corporal. La metodología de evaluación para la estimación de los parámetros genéticos fue el 'modelo animal' y los softwares Pedigree Viewer y MTDFREML.

Se obtuvieron valores de consanguinidad de 4.21% en la línea par y 0.45% en la impar. Los valores de heredabilidad fueron bajos en la línea par, excepto para el peso cosecha que fue alta (0.57). En la línea impar fueron altos para peso alevín y peso smolt (0.88 y 0.85, respectivamente) y media para el peso cosecha (0.36).

En la línea par, la correlación genética entre el peso alevín y peso smolt fue positiva pero baja (0.27), mientras que con el peso cosecha fue despreciable (-0.10). El peso smolt tuvo una correlación positivamente pero baja con el peso cosecha (0.24). En la línea impar, el peso alevín mostró una correlación alta y positiva con el peso smolt (0.64) y positiva y baja con el peso cosecha (0.28). El peso smolt tuvo una correlación media y positiva con el peso cosecha (0.53).

La respuesta a la selección directa por peso de cosecha es de 32.4% en la línea par en las 6 generaciones consideradas (225 g/gen) y en la línea impar es de 12.2% en 4 generaciones (163 g/gen). La respuesta correlacionada para peso cosecha por peso alevín fue negativa en la línea par (-3%) y positiva en la impar (6%). Por peso smolt la respuesta correlacionada fue positiva en las líneas par e impar (4% y 8%, respectivamente), reforzando la importancia que tiene un buen performance en la etapa de smolt sobre el desempeño productivo en mar.

ABSTRACT

Genetic parameters heritability, genetic correlations and genetic gain estimated for growth traits (alevín, smolt and harvest weight, and SGR in fresh and seawater) of two lines, even years and odd, Coho salmon (coho salmon) from six and four generations respectively, from the breeding program of a salmon company located in Chiloé, Region of Los Lagos are estimated. Inbreeding level is achieved for each line in the five generations is estimated. The methodology considers the spawning of individualized breeders, incubation of eggs and fry development in segregated units generated by each family, the post tagging of juveniles and community growth, with periodic sampling of body weight. The evaluation methodology to estimate genetic parameters was using the 'animal model' and Pedigree Viewer software and MTDFREML.

Inbreeding values of 4.21% in the even line and 0.45% in the odd were obtained. Heritability values were low in even line, except for harvest weight (0.67). The odd line had high values for alevín and smolt weight (0.88 and 0.85, respectively) and medium for harvest weight (0.36).

In the even line, the genetic correlation between alevín and smolt weight, was positive but low (0.27), while with harvest weight was negligible (-0.10). The smolt weight was low and positively correlated with harvest weight (0.24). In the odd line, the alevín weight is high and positively correlated with smolt weight (0.64), and low and positively correlated with harvest weight (0.28). The smolt weight was medium and positively correlated with harvest weight (0.53).

The response to direct selection for harvest weight is 32.4% in the even line, in 6 generations considered (225 g/gen), and the odd line is 12.2% in 4 generations (163 g/gen). The correlated response to harvest weight by alevín weight was negative in the even line (-3%) and positive in the odd (6%). By smolt weight, correlated response it was positive in the even and odd lines (4% and 8%, respectively), reinforcing the importance of a good performance in the smolt stage on productive performance at sea.

INTRODUCCIÓN

Identificación de la especie

Oncorhynchus kisutch (Walbaum, 1792), salmón Coho, Plateado o del Pacífico. La especie se distribuye por las dos costas del Pacífico Norte, desde la isla de Hokkaidō, Japón y el este de Rusia, rodea el mar de Bering hasta Alaska, y se extiende hacia el sur hasta la Bahía de Monterrey en California. Esta especie se ha introducido en todos los grandes lagos, y otros depósitos de agua en los Estados Unidos.

Dominio : Eukaryota
Reino : Animalia
Filo : Chordata
Subfilo : Vertebrata
Clase : Actinopterygii
Superorden : Protacanthopterygii
Orden : Salmoniformes
Familia : Salmonidae
Género : *Oncorhynchus*
Especie : *O. kisutch* Walbaum, 1792

Constituye una de las especies salmonídeas cultivadas en Chile, y la tercera en volumen de producción nacional (Figura 1). A nivel mundial, Chile es el principal productor de esta especie en cultivo con una participación en el mercado del 90%.

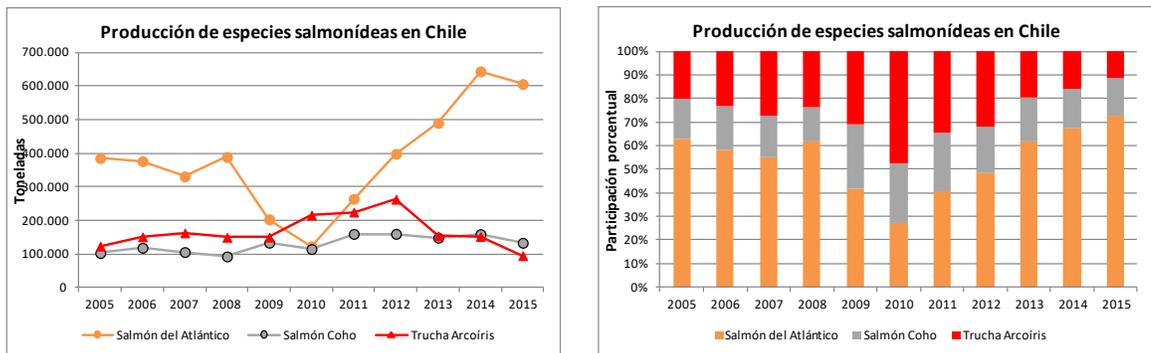


Figura 1. Producción de especies salmonídeas en Chile (Sernapesca, 2016).

Su ciclo de vida contempla una fase en agua dulce desde el nacimiento como ova hasta la etapa de smolt, momento en el cual está fisiológicamente preparado para emigrar al mar (Figura 2). El cultivo de esta especie se basa exclusivamente en ovas producidas localmente.

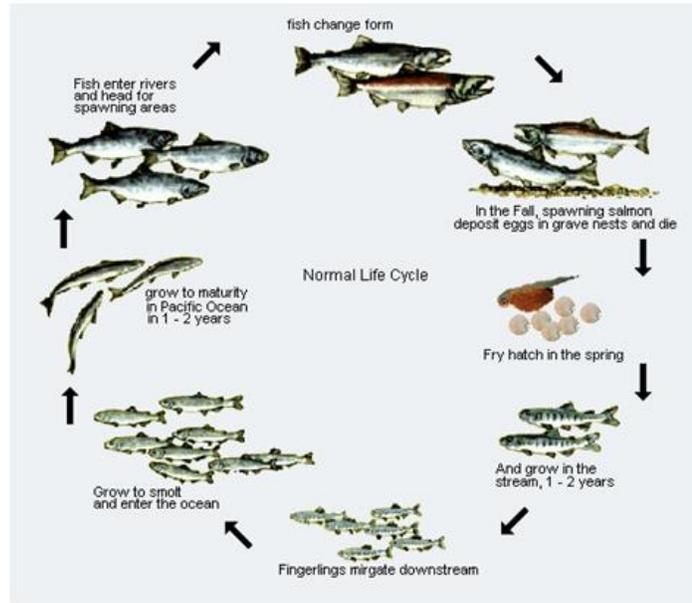


Figura 2. Ciclo de vida del Salmón Coho que considera las etapas de agua dulce y mar.

Ciclo reproductivo

El ciclo reproductivo del salmón Coho en condiciones de cultivo en Chile es de 2 años (ciclo S0), situación que determina la necesidad de que las empresas que cultivan esta especie mantengan dos clases año de peces (clases año par e impar) para abastecer continuamente el mercado. Esto, también define un intervalo entre generaciones de dos años (Figura 3). El ciclo considera una fase de agua dulce (piscicultura y/o lago, año 0) y una fase de engorda (centro de mar, año 1) donde se mantienen los peces en prueba hasta el momento de la cosecha, momento en el cual son evaluados para la mantención de los reproductores seleccionados.

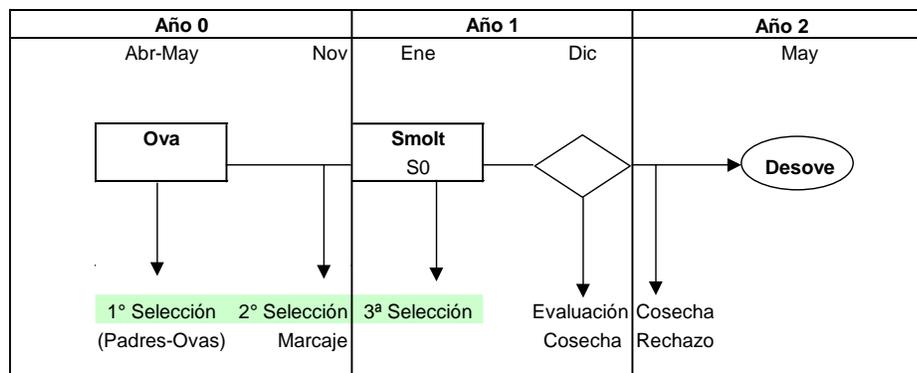


Figura 3. Esquema representativo del ciclo reproductivo de Salmón Coho, *Oncorhynchus kisutch*, empleado en el presente estudio.

Conceptos Generales Sobre Mejoramiento Genético

La selección artificial es la metodología que mayores resultados ha producido en la obtención del mejoramiento de características productivas en peces (Rye *et al.* 2010; Gjedrem 2012). Su principio fundamental se basa en la reproducción de aquellos individuos que manifiestan mayor mérito genético en uno o más rasgos (criterios de selección) en relación al resto de la población. Así, sólo pasan a la descendencia aquellos genes que son más favorables para la expresión del carácter en el sentido que el mejorador desea, produciendo cambios lentos pero acumulativos en el tiempo. Para eso es necesario identificar el mérito genético de cada individuo en las características usadas como rasgos o criterios de selección (García, 1992). El mérito o valor genético aditivo de un individuo se deduce de su valor fenotípico y la heredabilidad (h^2) del rasgo, utilizando diversas metodologías, y se expresa como un desvío en relación al resto de la población evaluada (Falconer and Mackay, 1996).

La heredabilidad ($h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_P^2$) cuyo recorrido es entre 0 y 1, formalmente se define como una razón de varianzas, específicamente como la proporción de la varianza fenotípica total de una población para una medida en particular (σ_P^2), que se atribuye a la variación genética aditiva transmisible (σ_A^2) (Vissher *et al.*, 2008). En otras palabras, permite saber que tan heredable es la variación observada en un carácter, y la confianza que se puede tener en el fenotipo como estimador del valor de cría (García, 1992). Cabe indicar finalmente, que h^2 es una propiedad de cada población y debe ser estimada en cada caso particular.

Aspectos generales de respuesta a la selección

En términos generales, la magnitud de la respuesta a la selección anual ($R = h \cdot i \cdot \sigma_A / L$) o ganancia genética (ΔG) está en función de la precisión (h) o raíz cuadrada de la heredabilidad del rasgo, la intensidad de selección (i), la desviación estándar genética aditiva del rasgo de interés (σ_A), y el intervalo entre generaciones (L), que corresponde a la edad de los padres cuando nacen sus hijos. De esta relación se deduce que a medida que la heredabilidad, intensidad de selección o desviación estándar genética aditiva aumentan, mayor es ΔG y que mientras mayor es el intervalo entre generaciones, disminuye esta respuesta anual ΔG a la selección. La intensidad de selección se refiere a la presión de selección que se ejerce sobre la población bajo mejoramiento, y se expresa como la diferencia estandarizada entre el promedio de la población y el promedio de los individuos seleccionados ($i = [\mu_{sel} - \mu_0] / \sigma_P$). La magnitud de i está directamente relacionada con el porcentaje de individuos seleccionados y la variación fenotípica de la población (Falconer and Mackay, 1996).

La respuesta a la selección es fundamental para que el programa de mejoramiento genético cumpla su objetivo, que en peces ha sido principalmente aumentar la productividad de la industria aumentando el peso de cosecha a través de las generaciones (RYE *et al.* 2010), o disminuyendo el tiempo a la cosecha. Para lograr este objetivo, la empresa debe determinar criterios de selección que deben ser definidos sobre la base de la estructura de costos y la realidad productiva de cada empresa. En este aspecto, históricamente el principal criterio de mejoramiento elegido por las empresa es el crecimiento, evaluado como peso cosecha en salmón Coho (Neira *et al.* 2006 a). Este autor trabajó con poblaciones de salmón Coho en Coyhaique, midiendo parámetros genéticos de dos líneas de reproductores, una línea que desova en año par (línea par) y otra que desova alternadamente en año impar (línea impar).

Obtuvo valores de heredabilidad de $h^2 = 0,39 \pm 0,03$ en la línea par, y de $h^2 = 0,4 \pm 0,04$ en la línea impar. Los parámetros obtenidos por estos autores se resumen en la Tabla 1. Este programa de mejoramiento genético en la variable peso de cosecha tuvo una ganancia de 13,9 % sobre la población base (10,2 % por generación).

Tabla 1. Parámetros genéticos del peso de cosecha de dos poblaciones de salmón Coho, cultivados en Coyhaique (Neira *et al.* 2006a).

Parámetros Genéticos	Línea Par	Línea Impar
Heredabilidad	0.39 ± 0.03	0.40 ± 0.04
Consanguinidad (4 ^a generación)	9.5 %	4.4 %
Respuesta a la selección	383.2 ± 1.26 g	302 ± 1.23 g

Una empresa salmonera ubicada en Chiloé desarrolló un programa de reproducción y mejoramiento genético basado en la generación de familias, de las cuales se obtuvieron los planteles propios de producción de salmón Coho. En este contexto se propuso conocer los parámetros genéticos de las dos líneas genéticas (clase año par e impar) de esta empresa, las ganancias acumuladas desde que se establecieron y el nivel de consanguinidad alcanzado luego de 6 generaciones de selección en la línea par y 4 en la línea impar, y conocer el impacto del crecimiento en agua dulce sobre la etapa de engorda en agua de mar al peso de cosecha, y particularmente estimar el nivel de correlación genética que existe entre el crecimiento en la fase de agua dulce y la etapa de crecimiento en mar.

HIPÓTESIS

Hipótesis 1. La consanguinidad acumulada del programa es mayor al 5% en ambas líneas genéticas.

Hipótesis 2. La heredabilidad rasgos de peso y crecimiento evaluado en el programa es mayor a 0,25 en ambas líneas genéticas.

Hipótesis 3. La ganancia genética del programa no alcanza al 10% por generación, en ambas líneas genéticas.

Hipótesis 4. No existe correlación genética entre el crecimiento durante la fase de agua dulce y la fase de mar, en ambas líneas genéticas.

OBJETIVOS

a. GENERAL.

Determinar los parámetros genéticos, el nivel de consanguinidad y la respuesta a la selección de los rasgos de peso alevín, peso smolt y peso de cosecha, de dos líneas de cultivo de salmón Coho, cultivadas en Chiloé.

b. ESPECÍFICOS.

1. Estimar la consanguinidad por generación y acumulada, de ambas líneas genéticas de salmón Coho.
2. Estimar la heredabilidad y correlaciones genéticas de las variables peso alevín, peso smolt y peso cosecha, en dos líneas genéticas de salmón Coho.
3. Estimar la ganancia genética por generación, en ambas líneas genéticas de salmón Coho.

MATERIALES Y MÉTODOS

Registro de Datos

Las poblaciones provenían de plantales propios de un núcleo genético comercial, los que se desovaron cada año de acuerdo a la metodología estándar de producción de ovas, con el propósito de abastecer el requerimiento productivo de smolts de salmón Coho, una de las especies que esta Empresa producía. La producción de cada clase anual se obtenía de hembras y machos maduros, mantenidos en condiciones de engorda en centros de mar entre enero y diciembre de cada año, aproximadamente, y trasladados a pisciculturas de agua dulce en marzo del año siguiente donde se producía la maduración final y desove en condiciones controladas, tanto de la producción normal como de los grupos pertenecientes al núcleo de mejoramiento genético (Familias).

Los registros fenotípicos, datos genealógicos y ambientales de ambas clases año durante el periodo de los años 2000 al 2010, fueron proporcionados por el núcleo genético comercial desde la base de datos de su programa de mejoramiento genético. En este programa se usaba, en general, un sistema de apareamientos jerárquico: un macho con 2 a 3 hembras, excepto en la primera generación en la que se usó una relación 1:1, en ambas líneas.

Cada pareja de padres generó ovas que se incubaron individualmente como ova verde y ova ojo, y se mantuvieron en estanques segregados, hasta el momento del marcaje. Se manejó un número de familias que fluctuó entre 47 (2008) y 104 (2000) (Tabla 4). Todos los peces incorporados al programa y usados para la evaluación genética fueron marcados electrónicamente con PIT-tags (Passive Integrated Transponder), marcas que han sido exitosamente utilizadas en programas de mejoramiento aplicados en salmónes (Mahapatra *et al.*, 2001).

El marcaje de los peces usados en este estudio se realizó en piscicultura desde los 5 gramos

de peso promedio o en etapas posteriores. Para esto, de cada estanque familiar se marcaron al azar entre 69 y 200 peces por familia, aproximadamente, y se registró el peso del alevín al momento de marcar. Estos peces se muestrearon nuevamente una vez terminada la esmoltificación e ingresados al mar, para registrar su peso de inicio en la etapa de engorda (peso smolt). Finalmente se registró la información de peso corporal al momento previo a la cosecha (peso cosecha), momento en que se realizó la identificación del sexo mediante ultrasonido (Figura 4).

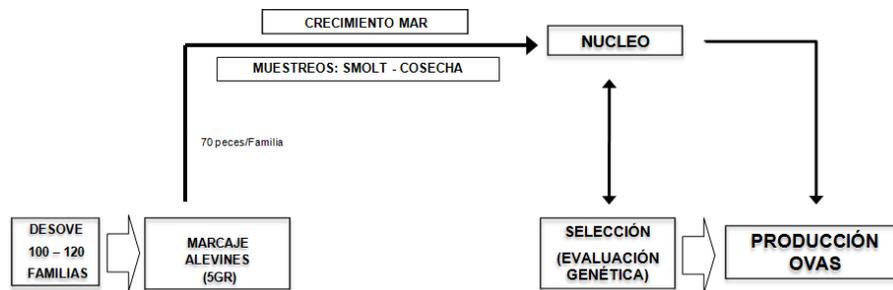


Figura 4. Esquema general de mantención y movimiento de peces pertenecientes al programa de mejoramiento genético de S. Coho.

Definición de grupos

Las poblaciones consideradas se clasificaron como poblaciones de reproductores de año par y de año impar, constituyendo clases anuales, dependiendo del año en que fueron generadas las ovas pertenecientes a cada población. De esta manera, se tiene:

Línea Par: 2000, 2002, 2004, 2006, 2008 y 2010

Línea Impar: 2001, 2003, 2005 y 2007

La información obtenida de cada uno de estos muestreos se registró en una base de datos para el análisis cuantitativo.

VARIABLES DE CRECIMIENTO

Las variables de crecimiento utilizadas fueron el peso al momento del marcaje (Peso alevín de 205 días de edad en promedio), el peso una vez ingresados al mar (Peso smolt, de 363 días de edad en promedio) y el peso previo a la cosecha (Peso cosecha, de 605 días de edad en promedio). Las edades al momento de cada medición fueron fluctuantes en cada generación y dependieron de la factibilidad operacional del centro en que se mantenía el núcleo comercial. Los detalles de cada punto de muestreo se indican en la Tabla 3.

Análisis Estadístico

Se estimó la normalidad y homogeneidad de los parámetros poblacionales de las distintas generaciones de ambas líneas genéticas con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (KS.test) con el programa estadístico R (2015).

Para los cálculos se eliminaron los valores fuera de rango (outliers) tomando como criterio los datos que superaban el valor de tres veces la desviación estándar (3σ) lo que se aplicó en cada carácter. Los datos no fueron transformados, para hacerlos comparables con los resultados de otros autores.

Estimación de parámetros genéticos.

Estimación de la consanguinidad

El nivel de consanguinidad se calculó para cada generación como el promedio de los coeficientes de consanguinidad de cada individuo al momento de la cosecha, de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) F_{t-1}$$

Donde F_t es el coeficiente de consanguinidad de la progenie en la generación t , y F_{t-1} es el coeficiente de consanguinidad de la progenie de la generación anterior. La tasa de consanguinidad se calculó con la siguiente fórmula (Falconer y Mackay, 1996):

$$\Delta F = (F_t - F_{t-1}) / (1 - F_{t-1})$$

Donde F_t y F_{t-1} son los coeficientes de consanguinidad promedio en las generaciones t y $t-1$, respectivamente.

En las poblaciones base de ambas líneas genéticas se asumió que el nivel de consanguinidad era cero. El control de la consanguinidad se realizó mediante el cruce controlado de individuos no emparentados, es decir que no pertenecían a una misma familia. En las sucesivas generaciones, junto con el cálculo de los valores de cría para la selección de los mejores reproductores, se consideró la probabilidad asociada de consanguinidad de cada posible combinación o cruce. Además se tuvo a disposición el software Pedigree Viewer (2010) para realizar los diferentes análisis y cálculos mencionados anteriormente.

Estimación de la heredabilidad (h^2).

Los valores de heredabilidad se obtuvieron mediante la siguiente fórmula:

$$h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_P^2$$

Donde, σ_A^2 es la varianza genética aditiva, y σ_P^2 es la varianza de origen fenotípico del carácter estudiado.

Los métodos de estimación de heredabilidad (h^2) y de correlaciones genéticas a utilizar (r_{Axy}), se basan en la aplicación de modelos mixtos o modelos animales (Elvingson y Johansson, 1993), los cuales permiten introducir en la ecuación de estimación efectos fijos y aleatorios a la vez, junto con la información genealógica de todos los individuos de la población, y con esto obtener una mejor precisión en la predicción de los valores genéticos aditivos y en la estimación de componentes de varianza. El modelo general utilizado es el siguiente:

$$y = Xb + Za + e$$

Donde y es el vector de observaciones para cada variable; b es el vector de efectos fijos, relacionados con "y" a través de la matriz de diseño X ; a es el vector de efectos genéticos aditivos (valores de cría) relacionados con "y", a través de la matriz de diseño Z , e es el vector de efectos residuales no estimados por Z . Este modelo puede resolverse en forma matricial utilizando un algoritmo derivativo libre de máxima verosimilitud restringida (DFREML; Van Tassell y Van Vleck, 1996).

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A \frac{\sigma_e^2}{\sigma_a^2} \end{bmatrix}^{-1} \times \begin{bmatrix} b \\ a \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

Para todas las variables analizadas, los efectos fijos son:

- Año: corresponde a la clase anual asignada a cada población
- Fecha Fertilización: correspondiente a la fecha en que los peces fueron generados como ovas,
- Edad Alevín: corresponde a la edad en días desde la fertilización, a la que los peces fueron marcados individualmente como alevines,
- Edad Smolt: correspondiente a la edad en días desde la fertilización, en que los peces fueron muestreados después del ingreso al mar,
- Edad Cosecha: correspondiente a la edad en días desde la fertilización, en que los peces fueron muestreados en mar previo a la cosecha,
- Sexo: correspondiente al sexo asignado por ultrasonido a cada individuo en el muestreo previo a la cosecha.

La estimación de los valores de cría para cada uno de los distintos parámetros de crecimiento, se obtiene al resolver la ecuación matricial presentada arriba. Donde A es la matriz de parentesco, σ_a^2 es la varianza genética aditiva y σ_e^2 es la varianza residual. La matriz de parentesco (A) se construye a partir de las relaciones de parentesco provenientes entre los distintos individuos marcados individualmente.

Para los predictores aleatorios y residuales se establece el supuesto que los datos tienen una distribución normal multivariada. La estimación de los componentes de la varianza, heredabilidades, correlaciones genéticas y valores de cría son calculadas utilizando el set de programas MTDREML (Boldman *et al.*, 1995) y DFREML (Meyer, 1998), para la estimación

de componentes de varianzas y covarianzas par rasgos continuos de máxima verosimilitud restringida. El criterio de convergencia se fijó a 10^{-16} para todos los análisis.

Estimación de la correlación genética

Las correlaciones genéticas entre caracteres se obtuvieron de la aplicación del programa MTDFREML (Boldman *et al.*, 1995), mediante la fórmula:

$$r_{Ax,y} = \frac{cov(x,y)}{\sigma_x * \sigma_y}$$

Donde $r_{Ax,y}$ es la correlación genética entre los rasgos x e y , y $cov(x,y)$ es la covarianza genotípica entre ambos rasgos, con varianzas genéticas aditivas σ_x y σ_y , respectivamente.

Estimación de la ganancia genética

Las respuestas a la selección para las variables de peso son estimadas usando las fórmulas propuestas por Falconer y Mackay (1996):

$$R_x = i \ h_x \ \sigma_{Ax}$$

$$CR_y = i \ h_x \ h_y \ r_{Axy} \ \sigma_{Ay}$$

R_x y CR_y son las respuestas a la selección directa y correlacionada a la selección para las variables de peso; i , es la intensidad de selección, que corresponde a la proporción de individuos seleccionados; h , es la precisión de la estimación; r_{Axy} , corresponde a la correlación genética aditiva entre las variables X e Y ; σ_{Ax} y σ_{Ay} , son las desviaciones estándar genética aditiva para las variables de peso, dependiendo de la ecuación utilizada.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La estimación de parámetros genéticos es fundamental en el diseño e implementación de programas de mejoramiento genético, ya que permiten comprender la importancia de la variación obtenida y determinar si las causas de esa variación son debido a factores hereditarios o ambientales (Neira *et al.*, 2014).

De acuerdo con Martínez *et al.* (1999), los efectos de ambiente común y los efectos genéticos no aditivos fueron la principal fuente de variabilidad al evaluar la aplicación de modelos animales en la estimación de componentes de varianza sobre resultados de un programa de mejoramiento de salmón Coho, aunque dejan en claro que se trata del análisis de dos generaciones y los datos pudieran no tener un nivel adecuado de relaciones para que un modelo animal separa completamente los efectos. Gallardo *et al.* (2010), comparando parámetros y valores de cría, señalan la importancia de incluir los efectos no aditivos en la estimación de los componentes de varianza en el carácter de peso de cosecha, pudiendo inclusive modificar el ranking de los animales analizados.

Estadística descriptiva

Los datos analizados no muestran una distribución normal (Tabla 2), y no se realizaron transformaciones para hacer comparables los resultados con los obtenidos por otros autores. La estadística descriptiva de las poblaciones analizadas se muestra en la Tabla 3. Se muestran los valores de promedios y desviaciones de las etapas de Alevín, Smolt y Cosecha de las diferentes clases anuales.

Tabla 2. Valores de significancia para la prueba de normalidad y homogeneidad Kolmogorov-Smirnov (KS.test) para un $\alpha = 0,5$.

	Línea par		Línea impar	
	D	p-value	D	p-value
Peso Alevín	0.99	$< 2.2e^{-16}$	0.99	$< 2.2e^{-16}$
Peso Smolt	1.00	$< 2.2e^{-16}$	1.00	$< 2.2e^{-16}$
Peso Cosecha	1.00	$< 2.2e^{-16}$	1.00	$< 2.2e^{-16}$

No se registró datos de Smolt los años 2004, 2008 y 2010, y los años 2006 y 2010 los valores registrados corresponden a muestreos tardíos posteriores a la fecha de ingreso como smolts, por lo que son mayores que los registrados en los demás años. Los valores del año 2007 se muestran como datos totales de la clase anual, ya que no se identificó el sexo.

Los coeficientes de variación (CV) del peso alevín fluctuaron entre un 28,6% y 108,2% en la línea par, y entre un 40,8% y un 107, 7% en la línea impar, reflejo de las diferencias en las fechas de marcaje en cada generación ya que la edad de alevín mostró un bajo coeficiente de variación (CV = 5.8%). Por su parte, los CV del peso smolt, fluctuaron entre un 16,6% y 55,6% en la línea par y un 21,4% y 39,1% en la impar. La edad al estado de smolt tuvo una amplia variación (CV = 23.2%). En el caso del peso cosecha, los CV obtenidos fluctuaron entre 15,0% y un 26,9% para la línea par y un 20,9% y 21,6% en la línea impar. Esto indica que el tiempo definido para el muestreo de cosecha es más estándar en la empresa y los peces se ajustan mejor al peso objetivo. A medida que se muestreaba etapas con peces más grandes, se encontró menor variación en este estadígrafo.

Tabla 3. Estadística descriptiva de poblaciones par e impar de salmón coho (*Oncorhynchus kisutch*), para machos y hembras pertenecientes al programa genético de un núcleo genético comercial.

Línea	CA	N	Peso Alevín				Peso Smolt				Peso Cosecha					
			Edad (días)	\bar{X} (g)	DE (g)	CV (%)	N	Edad (días)	\bar{X} (g)	DE (g)	CV (%)	N	Edad (días)	\bar{X} (g)	DE (g)	CV (%)
Par	2000	7106	222	20.7	5.9	28.3	2106	271	146.6	30.9	21.1	3195	619	5992.8	1367.3	22.8
	2002	6560	203	69.6	59.9	86.2	5148	281	154.5	91.1	59.0	3977	610	4615.1	1833.4	39.7
	2004	5727	210	171.3	53.0	31.4						661	616	5036.2	833.6	16.6
	2006	7296	197	133.0	33.4	25.1	4513	473	728.3	255.1	35.9	2612	615	3595.5	629.7	17.5
	2008	9627	199	20.0	8.7	43.4						3311	720	3914.4	588.4	15.0
	2010	8119	215	37.2	12.4	33.4	5645	440	1121.9	231.8	20.7	5585	559	3156.4	627.1	19.9
	Total	44435	207	68.6	65.1	94.8	17412	381	615.9	461.2	74.9	19341	616	4178.2	1489.1	35.6
Impar	2001	6624	204	107.6	101.4	94.2	4061	303	167.3	64.8	38.7	2959	609	4775.2	1279.9	26.8
	2003	5968	221	171.4	120.5	70.3	3923	357	307.2	150.7	49.0	2309	629	6485.3	1407.9	21.7
	2005	9200	184	122.3	34.3	28.0						724	573	3110.8	696.3	22.4
	2007	8296	202	92.8	26.8	28.9	3563	354	171.0	36.7	21.4					
		Total	30088	201	120.7	80.4	66.6	11547	337	216.0	117.9	54.6	5992	612	5233.1	1698.0
		74523	205	89.6	76.1	84.9	28959	363	456.4	414.5	90.8	25333	615	4427.7	1604.9	36.2

CA: Clase Anual

N: número de individuos

\bar{X} : peso promedio

DE: desviación estándar

La información de la estructura de las clases anuales de año par e impar de la especie estudiada se muestra en la Tabla 4. Se analizaron los datos correspondientes a 6 generaciones de la población par, con 305 padres y 486 madres de la población par, con una progenie de 44.437 individuos, y a 4 generaciones de la población impar, con 202 padres y 327 madres con una progenie de 30.090 individuos

En todas las clases anuales se alcanza el mínimo número efectivo de reproductores (Estay *et al.*, 1995) (Tabla 4), quien recomienda mantener un número mínimo efectivo de reproductores sobre 50 ($N_e \geq 50$), con el propósito de mantener controlada y baja la consanguinidad.

Tabla 4. Número de padres y madres de las poblaciones par e impar de salmón coho (*Oncorhynchus kisutch*) pertenecientes al programa genético de un núcleo genético comercial.

Línea	Año	Progenie	Padres	Madres	Ne
Par	2000	7.106	104	104	208
	2002	6.560	49	96	130
	2024	5.727	52	83	128
	2026	7.298	30	66	83
	2008	9.627	33	47	78
	2010	8.119	37	90	105
	Total	44.437	305	486	
Impar	2001	6.624	96	96	192
	2003	5.968	35	87	100
	2005	9.200	35	92	101
	2007	8.298	36	52	85
	Total	30.090	202	327	

Ne: número efectivo de reproductores.

Consanguinidad

Aunque los cruzamientos se diseñaron considerando el uso de individuos sin relación (hermanos o medios hermanos) y a pesar que el número efectivo de reproductores (N_e) de las poblaciones base fue alto (208 en la línea par y 192 en la impar), la población par muestra un rápido incremento de la consanguinidad, ya a partir de la segunda generación, la que aumenta en cada generación sucesiva coincidiendo con la disminución en el correspondiente número de madres. Se ha descrito que en general esta forma de control de la consanguinidad tiene buenos resultados hasta la cuarta generación de un plantel reproductor de núcleo genético.

En la Tabla 5 se muestran los valores promedio, mínimo y máximo y desviación estándar de la consanguinidad, junto con el cambio en consanguinidad en cada generación de las poblaciones par e impar estudiadas.

Tabla 5. Coeficientes y tasas de consanguinidad de cada generación de las poblaciones par e impar de salmón coho (*Oncorhynchus kisutch*) pertenecientes al programa genético de un núcleo genético comercial. Valores en %.

Línea	Año	F	DE	Min	Max	ΔF
Par	2000	0.00	0.00	0.00	0.00	
	2002	0.26	2.55	0.00	25.00	0.26
	2004	0.68	2.57	0.00	18.75	0.42
	2006	1.46	1.94	0.00	9.38	0.78
	2008	3.40	4.13	0.00	25.00	1.97
	2010	4.21	2.89	0.00	10.74	0.84
	Promedio					0.85
Impar	2001	0.00	0.00	0.00	0.00	
	2003	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2005	0.07	0.65	0.00	6.25	0.07
	2007	0.45	1.51	0.00	6.25	0.38
	Promedio					0.15

F: coeficiente de consanguinidad

ΔF : tasa de consanguinidad

DE: desviación estándar

Min: mínimo

Max: máximo.

La población impar muestra un valor de consanguinidad (0.45) que es un tercio de la consanguinidad acumulada en igual número de generaciones de la línea par (1.46), lo que se refleja en una tasa de consanguinidad $\Delta F = 0.85$ en la línea par y $\Delta F = 0.15$ en la línea impar, a pesar de tener similares N_e ambas líneas (208 y 192, respectivamente). Dado que la línea impar solo abarca cuatro generaciones, no es posible conocer su comportamiento posterior, y aunque se aprecia que tiene una evolución similar a la población par, el primer valor se registra en la tercera generación, por lo que podría mostrar un mejor control de la consanguinidad (Figura 5).

Los resultados muestran que en ambas poblaciones analizadas hay bajos niveles de consanguinidad. La consanguinidad acumulada promedio en la línea par es de un 4,2% y en la línea impar de solo un 0,45%, ambos valores están por debajo de lo esperado (5%) lo que muestra un adecuado control de la consanguinidad desarrollado por un núcleo genético comercial en su programa genético.

En el programa genético de IFOP en Coyhaique las consanguinidades acumuladas de las líneas par e impar fueron superiores a las estimadas para el núcleo genético comercial de este estudio.

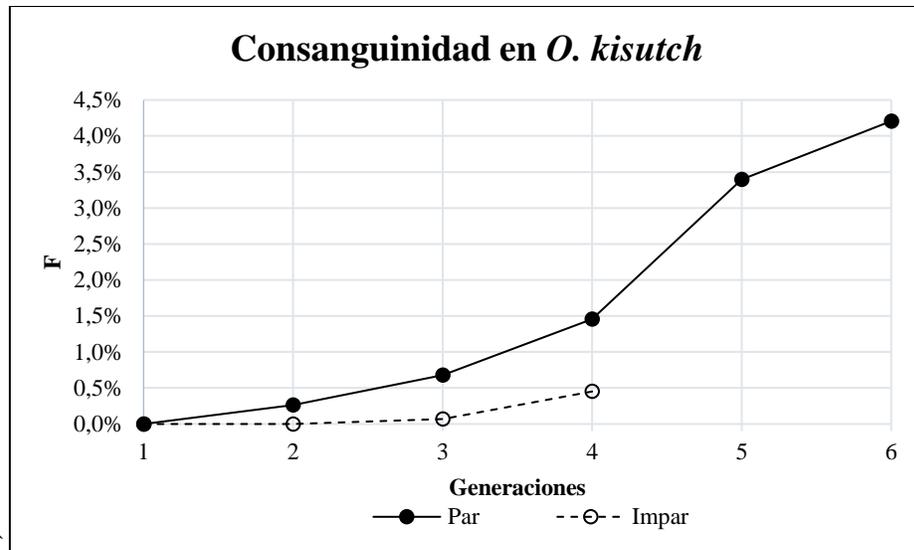


Figura 5. Coeficientes de consanguinidad (F) de cada generación de las poblaciones par e impar de salmón coho (*Oncorhynchus kisutch*) pertenecientes al programa genético de un núcleo genético comercial.

Al comparar estos resultados con los encontrados por Gallardo et al. (2004), se encuentra que el actual estudio muestra una menor consanguinidad que los encontrados en ambas poblaciones (9,5% en cinco generaciones para la línea par 4,3% en la línea impar) (Figura 6 a). Yáñez et al. (2013), también en el programa de Coyhaique, con poblaciones de años pares encuentran niveles levemente superiores a los del presente estudio (7,3% en 8 generaciones). La línea impar también muestra una mayor consanguinidad (5,3% en seis generaciones), aunque se comporta similar a los resultados de Gallardo et al. (2004) (Figura 6b). No es posible conocer si la tendencia de la línea impar en el presente estudio se mantiene o no, debido a la falta de mediciones en el actual estudio que registra solo cuatro generaciones.

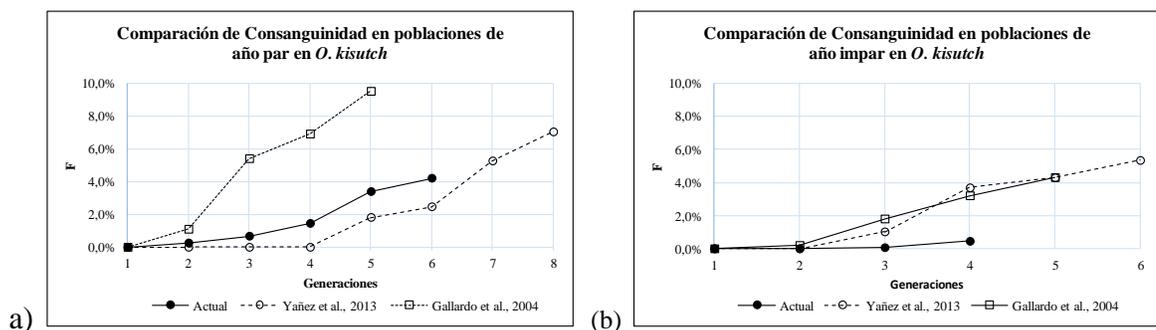


Figura 6. Comparación de los valores de Consanguinidad (F) del presente estudio y los resultados de Gallardo et al. (2004) y Yañez et al. (2013), en distintas generaciones de las poblaciones de año par (a) e impar (b), de salmón coho (*Oncorhynchus kisutch*).

Heredabilidad (h^2)

La heredabilidad es una medida de la fuerza de la relación entre los valores fenotípicos de un carácter y sus valores de cría. Se puede clasificar la heredabilidad como (García, 1992):

Heredabilidad:

- baja : $h^2 < 0,2$
- media : h^2 entre 0,2 y 0,4
- alta : $h^2 > 0,4$

Los índices de heredabilidad se calcularon a partir de los componentes de de varianza de peso alevín, peso smolt y peso cosecha, según se ha descrito antes para cada etapa de cultivo, y se muestran en la Tabla 6.

Para la línea par, en general los valores de heredabilidad de peso alevín (0.19), peso smolt (0.18) son bajos y menores a los valores que se informan en otros estudios, excepto para el peso cosecha (0.57) que es alto y mayor a lo reportado por Neira *et al.* (2004 y 2006a) (Tabla 8).

Por el contrario, en la línea impar, los valores de heredabilidad son altos para el peso alevín (0.88) y peso smolt (0.85), y mayores a los reportados por los otros autores mencionados anteriormente. La heredabilidad del peso cosecha (0.36) es media y cercana a la obtenida por Neira *et al.* (2006a).

Tabla 6. Heredabilidad (diagonal) y correlaciones genéticas (bajo la diagonal) y fenotípicas (sobre la diagonal), de los rasgos de peso y crecimiento de la línea par e impar de salmón Coho, cultivado en Chiloé.

Población	Rasgo	Peso alevín	Peso smolt	Peso cosecha
Línea Par	Peso alevín	0.19	0.34	-0.22
	Peso smolt	0.27	0.18	0.09
	Peso cosecha	-0.10	0.24	0.57
Línea Impar	Peso alevín	0.88	0.41	0.02
	Peso smolt	0.64	0.85	0.24
	Peso cosecha	0.28	0.53	0.36

Los valores obtenidos son diferentes entre ambas líneas, posiblemente por la diferencia de fechas en que se registraron, los que da resultados poco comparables. Los valores más cercanos a los que se encuentran en la literatura (Tabla 8), corresponden a la línea impar, en peso smolt y peso cosecha, aunque en esta línea no se tiene la misma cantidad de generaciones tratándose de dos poblaciones completamente diferentes.

Tabla 7. Valores de heredabilidad registrados para variables de peso en diferentes etapas de cultivo de salmón Coho.

Variable de Peso	$h^2 \pm EE$	Referencia	Actual (par/impar)
------------------	--------------	------------	--------------------

57 días post swim-up	0.61 ± 0.31	Iwamoto <i>et al.</i> (1982)	
84 días post swim-up	0.38 ± 0.25	Iwamoto <i>et al.</i> (1982)	
130 días post eclosión	0.80	Martínez <i>et al.</i> (1999)	
141 días post swim-up	0.25 ± 0.22	Iwamoto <i>et al.</i> (1982)	0.19 / 0.88
a la transferencia al mar	0.25 ± 0.22/0.63 ± 0.19	Hershberger <i>et al.</i> (1990a)	0.18 / 0.85
a los 8 meses en mar	0.19 ± 0.11/0.33 ± 0.10	Hershberger <i>et al.</i> (1990a)	
a los 8 meses en mar	1.22 ± 0.32/0.81 ± 0.3	Hershberger <i>et al.</i> (1990a)	
a los 8 meses en mar	0.29 ± 0.13/0.40 ± 0.15	Iwamoto <i>et al.</i> (1990)	
a la cosecha (par/impar)	0.13 ± 0.04/0.24 ± 0.05	Neira <i>et al.</i> (2004)	0.57 / 0.36
a la cosecha	0.39 ± 0.03	Neira <i>et al.</i> (2006a)	
a la cosecha	0.24 ± 0.07	Gall y Neira (2004)	

Correlación Genética (r_{Axy})

La correlación genética nos indica el grado en que la respuesta a la selección en un carácter también es obtenida en otro carácter, y particularmente da el grado de asociación que hay entre una característica medida en los padres y otra medida en los hijos (García, 1992) y representa la extensión en que los mismos genes afectan la expresión de esos caracteres. La correlación fenotípica, por su parte, mide el grado de asociación de dos rasgos observados, medidos en el mismo animal, aunque su relevancia reside en la medida que se conozca la magnitud y el signo de la correlación genética existente entre ellos.

Es posible clasificar los niveles de correlación genética de acuerdo a la magnitud y signo obtenidos:

Correlación genética:

negativa	alta	-1.0 a -0.6
	media	-0.5 a -0.4
	baja	-0.3 a -0.2
despreciable		-0.1 a 0.1
positiva	baja	0.2 a 0.3
	media	0.4 a 0.5
	alta	0.6 a 1.0

Ambas líneas de salmón Coho tienen diferencia en los valores de correlaciones genéticas que se han estimado y no se observa un patrón común. En las correlaciones genéticas observadas en la línea par, el peso alevín mostró una correlación genética positiva y baja con el peso smolt ($r_{Axy}= 0.27$), y negativa con el peso cosecha ($r_{Axy}= -0,10$) (Tabla 6). Lo anterior indica que es posible seleccionar indirectamente por peso alevín para incrementar el peso de smolt, aunque la correlación es baja. El peso smolt se correlacionó de manera baja y positivamente con el peso cosecha ($r_{Axy}=0.24$).

En la línea impar, el peso alevín se correlaciona positivamente y de manera alta con el peso smolt y media con el peso cosecha ($r_{Axy}= 0.64$ y 0.34 , respectivamente). La correlación genética entre el peso smolt y el peso cosecha fue alta y positiva ($r_{Axy}= 0.53$).

De acuerdo a la Tabla 9, los valores estimados entre el ingreso al mar (smolt) y la cosecha se encuentran dentro de los rangos descritos para salmón Coho por Hershberger *et al.* (1990 a) en ambas líneas, aunque menores al valor máximo obtenido por ese autor (0.73).

Tabla 8. Valores de correlaciones genéticas registrados para el carácter peso (edad a los 54 y 84 días post swim up y traslado al mar y cosecha) en diferentes etapas de cultivo de salmón Coho.

Carácter Peso	Corr G \pm EE	Corr P \pm EE	Referencia
(57 días / 84 días) post swim-up	0.80 \pm 0.21	0.49	Iwamoto et al. (1982)
Traslado al mar / 8 meses en mar	0.42 \pm 0.21 a 0.73 \pm 0.09	0.10 0.18	Hershberger et al. (1990 a)
Peso cosecha / Factor de condición	0.48 \pm 0.02	0.02 \pm 0.22	Neira et al. (2004)

Corr G: correlación genética

Corr P: correlación fenotípica

EE: error estándar

Respuesta a la Selección (R) o Ganancia genética (ΔG)

La respuesta a la selección, es el cambio que se produce en el promedio poblacional como consecuencia de la selección, y de una generación a otra, es la diferencia entre el valor fenotípico de la progenie y el de sus padres antes de la selección (García, 1992).

Los valores de respuesta a la selección en las diferentes generaciones de ambas líneas se muestran en la Tabla 10. Se observa diferentes respuestas entre ambas líneas en todas las etapas registradas. El peso alevín tiene una menor respuesta en la línea par (19,2%) que en la impar (96.9%), al igual que el peso smolt (10.5% vs 59.0%). Esto muestra una mejor respuesta en la etapa de agua dulce en la línea impar. El resultados ganancia en peso de cosecha es mejores en la línea par (R_x par= 32.4%, R_x impar= 12.5%). Esto representa una ganancia de 225.5 g (5.4%) por generación para la línea par, y de 163.8 g (3.3%) en la línea impar. Estos valores son menores a los reportados por otros autores (Tabla 1). Neira et al (2006 a) reporta una ganancia de 13.9% por generación en el programa de mejoramiento en Coyhaique. Esta diferencia posiblemente muestra las limitaciones operacionales con que puede haberse encontrado el presente estudio durante su desarrollo, en el contexto de un programa de mejoramiento genético reproductivo inserto en un modelo de producción, donde la prioridad de los recursos suelen definirse de acuerdo a la política que la empresa debe aplicar para lograr ante todo sus objetivos productivos y comerciales antes que los del diseño del programa, lo que suele repercutir en la precisión con que se registran los datos en las

diferentes etapas, y que también se ven reflejados en las diferencias en fechas y edades en que se obtuvieron los datos en las diferentes generaciones.

Tabla 9. Respuestas a la selección para las líneas par e impar de Salmón Coho cultivado en Chiloé. Respuesta directa a la selección (R_x) en la diagonal, y respuesta correlacionada para el rasgo Peso cosecha y Eficiencia de la respuesta correlacionada bajo la diagonal.

Línea	Rasgo	Peso Alevín	Peso Smolt	Peso Cosecha	Rx/gen
Par	Peso Alevín (g)	13.2 (19.2%)			2.2 (3.2%)
	Peso Smolt (g)		64.6 (10.5%)		10.8 (1.7%)
	Peso Cosecha (g)	-2.1 (-3%)	24.9 (4%)	1.353.0 (32.4%)	225.5 (5.4%)
Impar	Peso Alevín (g)	116.9 (96.9%)			29.2 (24.2%)
	Peso Smolt (g)		127.4 (59.0%)		31.9 (14.7%)
	Peso Cosecha (g)	7.4 (6%)	16.9 (8%)	655.2 (12.2%)	163.8 (3.1%)

Rx/gen: respuesta o ganancia genética a la selección de cada variable de peso por generación, expresada en gramos y en porcentaje.

La selección genética en un plantel también produce, o puede producir, cambios en otras características o rasgos que están genéticamente relacionadas con el carácter bajo selección, que dependen del grado de correlación genética entre ambos caracteres, de la heredabilidad y de la variabilidad fenotípica de ambos caracteres.

La respuesta correlacionada para peso cosecha por peso alevín fue negativa en la línea par (-3%) y positiva en la impar (6%). Por peso smolt la respuesta correlacionada fue positiva en las líneas par e impar (4% y 8%, respectivamente). En ambas líneas las respuestas correlacionadas para peso de cosecha fueron bajas, aunque en la línea impar levemente mayores a la línea par, lo cual era esperable ya que las respuestas directas mostraron un comportamiento similar. Lo importante de estos resultados, es que la posibilidad de seleccionar para peso de cosecha considerando el peso de smolt es una herramienta factible de usar tempranamente, y que en escalas productivas esta estrategia resulta en poblaciones con mejor performance productivo a la cosecha, situación que en general se aplica en la industria del salmón.

CONCLUSIONES

Se observaron valores de consanguinidad de 4.21% en la línea par y 0.45% en la impar por lo que se rechaza la Hipótesis 1, lo que indicaría que este núcleo comercial fue exitoso en controlar la consanguinidad de ambas líneas genéticas, al menos durante el tiempo que se

mantuvieron operativas ambas líneas, ya que las tendencias de ambas era a aumentar, lo que es consistente con lo que se ha observado en otros programas con una estructura de cruzamientos y control familiar similar.

La heredabilidad para los rasgos de peso cosecha de la línea par y de peso alevín, smolt y cosecha de la línea impar, evaluados en el programa, fueron mayores a 0.25. Estos valores de la línea impar permiten predecir una buena respuesta a la selección para los caracteres estudiados, así como en el peso cosecha de la línea par. Sin embargo no es posible rechazar de manera absoluta la segunda hipótesis debido a que también se obtuvo bajos valores de heredabilidad en el peso alevín y de smolt en la línea par.

La ganancia genética del peso cosecha no alcanza al 10% por generación, en ambas líneas genéticas, por lo que no hay antecedentes que permitan rechazar la tercera hipótesis nula, ya que los valores logrados son menores a los descritos, tanto en la línea par ($R_x/gen = 5.4\%$), como en la impar ($R_x/gen = 3.1\%$).

De acuerdo con los valores obtenidos, es posible establecer que existe correlación genética entre el crecimiento durante la fase de agua dulce y la fase de mar en ambas poblaciones estudiadas, considerando principalmente los valores de smolt y cosecha, con lo cual se rechaza la Hipótesis 4. Considerando ambas etapas de cultivo, en la línea par la correlación es positiva y media ($r_{Axy} = 0.24$), posiblemente explicado por la correlación negativa entre el peso alevín y peso cosecha ($r_{Axy} = -0.10$), mientras que en la línea impar es positiva y alta ($r_{Axy} = 0.53$). Del punto de vista productivo, se refuerza el concepto que disponer de plantales con buen crecimiento en agua dulce medido en la etapa de smolt debieran replicar un buen desempeño productivo durante la etapa de crecimiento en mar o engorda para cosecha.

LITERATURA CITADA

Boldman, K., L. Kriese, L. Van Vleck, C. Van Tassell and S. Kachaman, 1995, A Manual for Use of MTDFREML: A set of Programs to Obtain Estimates of Variance and Covariance [DRAFT], pp. 120, edited by D. o. A. US, Agricultural Research Service, Washington, USA.

Elvingson, P. and K. Johansson, 1993, Genetic and environmental components of variation in body traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to age. *Aquaculture* 118(3-4): 191-204.

Estay, F., N.F. Díaz, L. Valladares, G. Dazarola, 1995, Manejo reproductivo de salmónidos. Serie Publicaciones para la Acuicultura N° 2.

Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay, 1996, Introduction to Quantitative Genetics. Longman, Essex.

Gall, G.A.E. and R. Neira, 2004, Genetic analysis of female reproduction traits of farmed coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *Aquaculture* 234 (2004) 142-154.

Gallardo, J.A., X. García, J.P. Lhorente, R. Neira, 2004, Inbreeding and inbreeding depression of female reproductive traits in two populations of Coho salmon selected using BLUP predictors of breeding values. *Aquaculture* 234 (2004) 111-122.

Gallardo, J.A., J.P. Lhorente and R. Neira, 2010, The consequences of including non-additive effects on the genetic evaluation of harvest body weight in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Genetic Selection Evolution* 2010, 42:19.

García, X. 1992, Estimadores del valor genético aditivo en animales. Departamento de Producción Animal. Publicación docente N° 14. Santiago, 149 pp.

Gjedrem, T., 2012, Genetic improvement for the development of efficient global aquaculture: A personal opinion review. *Aquaculture* 344–349: 12-22.

Iwamoto, R.N., A.M. Saxton, W.K. Herchberger, 1982, Genetic estimates for length and weight of coho salmon during freshwater rearing. *J. Hered.* 73, 187-191.

Mahapatra, K. D., B. Gjerde, P. V. G. K. Reddy, M. Sahoo, R. K. Jana, 2001, Tagging: on the use of passive integrated transponder (PIT) tags for the identification of fish. *Aquaculture Research* 32: 47-50.

Martínez V., R. Neira, G.A.E. Gall, 1999, Estimation of genetic parameters from pedigreed populations: lessons from analysis of alevin weight in Coho salmon *Oncorhynchus kisutch*. *Aquaculture* 180 (1999) 223–236.

Meyer, K., 1998, DFREML user notes. University of New England. Armindale, Australia 33.

Neira, R., N. F. Díaz, G.A.E. Gall, J.A. Gallardo, J.P. Lhorente, 2006, Genetic improvement in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). I: Selection response and inbreeding depression on harvest weight. *Aquaculture* 257: 9-17.

Neira R., J.P. Lhorente, C. Araneda, N. Díaz, E. Bustos, A. Alert. 2004, Studies on carcass quality traits in two populations of Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): phenotypic and genetic parameters. *Aquaculture* 241: 117-131.

Neira R., J.P. Lhorente, S. Newman S., J.M. Yáñez, M. Araneda, M. Filp, 2014, Evolution of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Breeding Programs. *Proceedings, 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*

Pedigree Viewer, 2010. Version 6,5b Copyright Brian and Sandy Kinghorn, 1990, 1994-2010. Disponible en: www-personal.une.edu.au/~bkinghor/.

R, 2015. The R Foundation for Statistical Computing Platform, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Rye, M., B. Gjerde and T. Gjedrem, 2010, Genetic improvement programs for aquaculture species in developed countries., pp. in *9th World congress on genetics applied to livestock production*, Liepzing, Germany.

Sernapesca, 2016. Anuario Estadístico de Pesca. Anuario 2015 – Cosechas CC Mes. Disponible en: www.sernapesca.cl.

Van Tassell, C. P. and L. D. Van Vleck, 1996, "Multiple-trait Gibbs sampler for animal models: flexible programs for Bayesian and likelihood-based (co)variance component inference." *Journal of Animal Science* 74(11): 2586-2597.

Visscher, P.M., W.G. Hill, N.R. Wray, 2008, Heritability in genomic era-concepts and misconceptions. *Nature Reviews. Genetics*. Vol. 9: 255-266.

Yáñez, J.M., L.N. Bassini, M. Filp, J.P. Lhorente, R.W. Ponzoni, R. Neira, 2013, Inbreeding and effective population size in a coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) breeding nucleus in Chile. *Aquaculture*: