

SELECCIONES



La cachama blanca (*Piaractus brachypomus*), una especie potencial para el mejoramiento genético.

Revista
Colombiana de
Ciencias
Pecuarias

Martha N Mesa-Granda, MV, Esp.^{1,2}; Mónica C Botero-Aguirre, Zoot, Dr Sci.²

¹ Grupo GICAUNAD. Universidad Nacional Abierta y a Distancia. ² Grupo GRICA.
Facultad de ciencias Agrarias. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.
marthamesa@agronica.udea.edu.co

(Recibido: 14 febrero, 2005; aceptado: 7 febrero, 2007)

Resumen

*En Colombia, la piscicultura continental es una alternativa de seguridad alimentaria, que tiene un alto incremento (10% anual), considerándose especies como Tilapia (*Oreochromis sp*) y cachama blanca (*Piaractus brachypomus*), los dos renglones más importantes para su desarrollo. Aunque la cachama blanca es una especie en la cual se han realizado investigaciones que han demostrado su potencial zootécnico, gracias a características tales como poseer hábitos omnívoros, adaptación a diferentes tipos de producciones, gran docilidad y buena tasa de conversión alimenticia, se han desarrollado pocos estudios acerca de parámetros genéticos, que involucren la caracterización fenotípica, variabilidad genética y fenotípica, coeficiente de heredabilidad, correlaciones genéticas de sus características productivas más importantes; estos aportarían información para la toma de decisiones en el establecimiento de programas de mejoramiento genético, especialmente en características que limitan su desempeño comercial en el mercado internacional, como es la de ‘número de espinas intramusculares’ (EIMT).*

Palabras clave: *espina intramuscular, genética, heredabilidad, peces, selección*

Introducción

El potencial de la acuicultura para mantener la seguridad alimentaria y para generar empleo y divisas en los países en desarrollo, está demostrado por su rápido aumento, el cual ha aumentado desde 1984 a una tasa anual del 10% (23). En Colombia, según estadísticas del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, en 1998 la producción creció hasta 46.000 toneladas métricas (23), siendo la cachama blanca (*P. brachypomus*) la segunda especie

piscícola en el ámbito nacional y la principal en el programa de seguridad social alimentaria.

La cachama blanca “*Piaractus brachypomus Cuvier, 1818*”, es nativa de las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas (11, 34); es considerada como la especie de mayor potencial productivo y comercial en la piscicultura extensiva, semi intensiva e intensiva de aguas cálidas continentales de América tropical; es una especie, resistente al manejo en cautiverio, presenta alta docilidad y rusticidad; es

resistente a enfermedades (21) y de fácil adaptación a condiciones limnológicas desfavorables por períodos no prolongados (11).

Establecer un programa de mejoramiento genético en la cachama blanca, requiere que previamente se determine su desempeño productivo, lo cual debe combinarse con la caracterización fenotípica, buscando la relación entre desempeño productivo y fenotipo, como también haciendo seguimiento de aquellas características que están asociadas a una mejor producción y finalmente determinando cómo se transmite a los descendientes.

Aunque la cachama blanca ha demostrado su potencial productivo, esta posee alto número de espinas intramusculares (EIMT), que se distribuyen como una malla en su musculatura (14) y dificultan el fileteado de la canal a pesos bajos (300 – 500 g). Se ha planteado como solución cosecharla por encima de los 1000 g o más, pero esta condición hace que presente sabor a aceite de bacalao por su proporción de grasa, lo que limita su mercado; además, producirlas a este peso representa un mayor costo en la producción y pérdidas en la eficiencia alimenticia.

Hasta el momento no se ha determinado, en la cachama blanca, el desempeño fenotípico de la EIMT, no se conocen los parámetros genéticos como la heredabilidad y las correlaciones genéticas entre características morfológicas, óseas y productivas; información que podría servir para el diseño de un programa de mejoramiento genético de disminución de EIMT, mediante la estrategia de selección artificial. Con esta revisión se pretende sustentar que la cachama blanca es una especie susceptible de mejoramiento genético de EIMT, como también identificar los parámetros más relevantes a ser implementados en un programa de disminución de EIMT en la especie.

La cachama blanca (*P. brachypomus*) como especie productiva

La cachama blanca empezó a producirse desde 1983, con un promedio de 50 toneladas/año; en la actualidad se obtienen entre 16.000 a 18.000 toneladas/año (54). Su importancia comercial (23),

radica en la excelente calidad y sabor de su carne (4), que le da buena aceptación en el mercado (9, 57); igualmente, su valor productivo depende de sus hábitos omnívoros con tendencia a consumo de frutos y semillas que le permite aceptar diferentes tipos de alimentos naturales (14), logrando altas tasas de conversión alimenticia.

Según proyecciones de las Naciones Unidas, la población mundial llegará en el 2025 a 8000 millones de personas y según la FAO 1998, la producción acuícola es una buena alternativa para cubrir sus deficiencias alimenticias, por lo que se necesitará pasar de una producción actual de 137 a 165 millones de toneladas métricas, a través del aumento en la eficiencia productiva, que implica mejorar las condiciones de manejo, infraestructura y calidad genética de la especie (47). En el mundo la eficiencia productiva en las piscícolas, está encaminada a aplicar biotecnologías reproductivas, genéticas, nutricionales y sanitarias, aspectos limitados aún en la explotación de cachama, por ser una producción reciente en nuestro medio que lleva escasas dos décadas de desarrollo (54).

Los esfuerzos de investigación en cachama blanca en Colombia, han sido orientados principalmente al conocimiento de su biología (17), anatomía (28), hematología básica (13, 35), sanidad, hábitos alimenticios (11, 26) y requerimientos nutricionales (32, 45, 55), efectos productivos en policultivo con otras especies (52), criopreservación de gametos y manipulación de su ciclo reproductivo bajo condiciones de cautiverio (18, 27, 31), pero muy pocos se han dedicado al conocimiento de su composición genética (38, 39) y ninguno ha evaluado la respuesta genética en programas de selección.

Los estudios morfológicos de la cachama blanca se han centrado en la descripción macro y microscópica del bazo (22), la descripción del tejido sanguíneo (13) y la organización general del sistema circulatorio (35). En la evaluación genética aún no se ha puesto particular interés para aplicar mejoramiento genético, a pesar de que la especie ha demostrado tener condiciones zootécnicas importantes, como también limitaciones en el fileteado por EIMT. Entre las investigaciones genéticas, se reporta el estudio del polimorfismo genético en la población

de la Estación piscícola de la Universidad de Antioquia, el cual concluyó que la especie mantiene su componente original y se encuentra en equilibrio Hardy-Weinberg; por lo tanto está poco afectada por migración o selección artificial (38), lo que permitiría realizar un estudio de caracterización fenotípica y de parámetros genéticos, de individuos que presentan fenotipos similares a los individuos del medio natural. También se tienen resultados de la relación taxonómica entre 4 especies de peces de la familia *Characidae*, utilizando RAPD (Polimorfismo de ADN amplificado al azar), en la cual se concluyó que con esta técnica es posible identificar individuos del medio natural y en cautiverio dentro del mismo género, así como entre géneros provenientes de diferentes hábitats (39).

En el estudio de la biología de la *P. brachypomus* se encontró que tiene alto número de EIMT que forman una malla que sostiene la musculatura (14), pero no se cuantificaron, ni se estableció su asociación con los parámetros productivos. Sin embargo, en carpa común (*Cyprinus carpio*) se desarrolló la caracterización ósea encontrándose un intervalo de 94–105 de EIM, con un promedio de 99 (29); muchas de estas, se encontraron osificadas y conectadas al tejido por fuera del sistema esquelético (28), sugiriendo que es una característica propia de algunos teleósteos, que cumple una función anatómica en el individuo, aspecto que hace indispensable su aclaración mediante la caracterización de la cachama blanca (*P. brachypomus*).

El mejoramiento genético en las especies piscícolas

La aplicación de principios biológicos, económicos y matemáticos a los diferentes sistemas productivos, permite aprovechar la variación genética entre individuos de la misma raza o entre razas y maximizar su mérito productivo. Esto implica la evaluación productiva, el registro genealógico y el análisis de datos para identificar con precisión los individuos aptos a ser seleccionados con respecto a sus congéneres y así poder difundir el material genético de mejor calidad, mediante las metodologías reproductivas adecuadas (6, 16, 51).

El primer paso para un programa de mejoramiento genético, es conocer los parámetros estadísticos de la característica seleccionada (media, varianza, desviación estándar, coeficiente de variación y rango); la desviación estándar y el coeficiente de variación determinan qué tanto se puede alcanzar en un programa de selección (50). Como segundo paso, es indispensable estimar la heredabilidad (h^2) del carácter a ser evaluado, lo que significa cual porcentaje de variación entre individuos de la misma especie se debe a los genes, y que es debido al medio ambiente (36); así se podrá continuar con un tercer paso que se refiere a la estrategia o método de mejoramiento genético, mediante la selección o cruzamiento y finalmente como cuarto paso, implementar el uso de marcadores moleculares que permitan el seguimiento genotípico de los individuos que pertenecen al programa genético ya establecido.

El crecimiento acelerado de la acuicultura mundial en los últimos 25 años, especialmente en los países como Venezuela, Brasil y Colombia, se ha logrado a través del mejoramiento animal haciendo uso de la selección artificial, y se ha centrado en el desarrollo de especies como tilapia, carpa y salmónidos (7, 36, 47). Estudios genéticos en salmónidos como trucha café (*Salmo trutta*) y trucha arco iris (*Onchorhynchus mykiss*), han centrado sus investigaciones en la evaluación genética y el mejoramiento de características cuantitativas, analizando la respuesta a la selección, estimando la heredabilidad, y valorando la interacción genotipo-ambiente (41). Así mismo, países como Israel y Colombia han utilizado la investigación genética para el desarrollo de la tilapia (*Oreochromis spp*) para obtener líneas muy superiores en rendimiento, adaptabilidad, sobrevivencia, y conversiones alimenticias (7).

Los programas de mejoramiento genético en peces, han utilizado la selección artificial con excelentes resultados; como ejemplo de ello, en la trucha (*Onchorhynchus mykiss*) se logró reducir en 68 días la edad de reproducción; en tilapia (*Oreochromis spp*) se incrementó la edad de maduración a 50 días al transcurrir cuatro generaciones y la tasa de crecimiento se logró aumentar 250% en el salmón (*Salmo salar*) y en

85% en tilapia nilótica (*Oreochromis niloticus*) (23, 36).

La selección, es la elección de individuos con mejores características dentro de una población, para que sean los parentales de la siguiente generación, teniendo en cuenta la importancia económica de la característica, el valor de h^2 y los recursos necesarios en la implementación del método de selección (15, 24, 50). Entre los aspectos relevantes para obtener ganancia genética por medio de la selección se encuentran: la variación genética propia para la característica (6, 15, 56), que aún no se ha evaluado en cachama; la intensidad de selección o porción de individuos de la población que se eligen como padres (15, 24), esta depende de la eficiencia reproductiva, y en la *P. brachypomus* es alta, pues los desoves ocurren cada año con una producción de 1.000-1.400 ovas por gramo de huevo, aproximadamente 100.000 huevos por kilogramo de peso (57), lo cual permite manejar una alta intensidad de selección.

Otro aspecto importante para obtener ganancia genética, es la exactitud de selección, asociada a la h^2 , es decir, si la heredabilidad es mayor, habrá una mayor exactitud de selección y mayor ganancia genética (50). La h^2 proporciona un buen elemento de valoración de la influencia de factores ambientales sobre la característica (36). No se registran resultados de estudios que hayan evaluado h^2 de EIMT en cachama (*P. brachypomus*); sin embargo, en otras especies se han estimado valores de h^2 para algunas características óseas, así: para tilapia nilótica (*Oreochromis niloticus*), se estimó la h^2 del número de radios de aleta dorsal en 0.67 y el número de radios de la aleta anal en 0.61 (50); en trucha café (*Salmo trutta*), en 0.90 para número de vértebras (24); en trucha arco iris (*Onchorhynchus mykiss*), se estimó h^2 de 0.66 para número de vértebras (24), 0.93 para número de radios de aleta dorsal (25) y 0.90 para número de radios de aleta anal (25).

Con base en estos datos, se puede suponer que las características esqueléticas en peces, muestran h^2 superiores a 0.5, similar a lo reportado en mamíferos (6); ahora bien, suponiendo que la heredabilidad de EIMT en cachama blanca tenga

valores similares y si hubiese alta variabilidad de la característica, se podría elegir individuos con bajo número de estas para realizar un apareamiento selectivo y lograr la disminución de EIMT, aspecto que mejoraría la preferencia de la canal en mercados nacionales e internacionales.

Numerosos estudios demuestran que la temperatura guarda una relación directa con el fenotipo de las características óseas merísticas (42); por lo tanto, a mayor temperatura, mayor variabilidad en la expresión del fenotipo, lo cual influye en la h^2 ; por ejemplo en *Gasterosteus aculeatus* (espinoso o pinchudo), se estimó la h^2 de placas laterales en 0.5 a 16°C y 0.83 a 21°C (25) y en *Poecilia reticulata* (Gupi), la h^2 para el número de radios de aleta dorsal fue de 0.41 a 19°C y 0.77 a 25°C (50). La temperatura y la salinidad del agua tienen una relación alta con la circulación de la hormona relacionada con la paratohormona (THrP) que tiene influencia en la regulación del calcio, lo que influye en la calcificación ósea (53), condición que puede ser atribuida a la expresión de la variable ósea.

La h^2 también puede cambiar de acuerdo con el momento de desarrollo del individuo, como lo demuestran estudios realizados por varios autores en carpa común (*Ciprinus carpio*), en los cuales se mostraron cambios de h^2 para longitud y peso de acuerdo con la edad, obteniéndose coeficientes de 0.49, 0.15, 0.24 y 0.21 para talla a 1, 2, 3 y 4 años de edad, respectivamente (40, 46, 49). Igualmente, en estudios recientes en *Dicentrarchus labrax* L., (Lubina), se demostró que la h^2 estimada para talla en peces, tiende a incrementarse con la edad (44).

El ambiente, ejerce una influencia importante sobre el estimativo de h^2 , argumento que utilizó Pérez, 1996 (36), para concluir que en peces la h^2 de las características en general es baja (<0.25) y depende del método de estimación, el número de individuos y la forma de realizar el experimento (16). Por lo tanto, para evaluar la h^2 de la EIMT en cachama blanca, es necesario contar con un buen diseño experimental donde se controlen los factores ambientales y se minimicen sus efectos, además de emplear para el análisis estadístico de la información, un modelo animal que permita valorar los efectos

estacionales, de granja y de lotes contemporáneos, como también incluir una matriz de parentesco con suficiente información genealógica.

El valor estimado de la h^2 permite definir qué método de selección se debe utilizar para el mejoramiento genético de las características cuantitativas (6). Si la h^2 es baja o media, se recomienda la selección basada en el pedigrí (prueba de ascendencia y descendencia) o la prueba de progeñe (prueba de descendencia); pero si la h^2 es alta se prefiere la selección por desempeño individual o masal (16), la cual se ha usado para características de fácil medición como talla, peso y ganancia de peso (24). Otro método de selección es el familiar, aplicable a especies con tasas reproductivas elevadas, el cual elige los individuos mejores dentro de cada familia con ambiente común; por ser el más adecuado en cuanto a costos y utilización de espacio (6), es el más aplicado en piscicultura (36).

El último aspecto relevante en la selección artificial para obtener ganancia genética, es el intervalo generacional, que hace referencia a la edad promedio de los padres cuando nace su descendencia; entre más corto sea, más progreso genético por año se produce (15). En la cachama blanca el intervalo generacional equivale a 3.5 años (31), considerado un poco alto, pero es una especie piscícola que presenta gran número de descendientes y puede reproducirse dos veces al año (18), lo cual puede producir suficientes individuos para hacer los reemplazos en la explotación.

Para emprender un programa de mejoramiento genético en la cachama blanca, se deberán establecer criterios de selección artificial, que busquen especialmente disminuir la cantidad de EIMT y mejorar el rendimiento en canal, lo que obligará a tener conocimiento del valor económico del carácter, del potencial biológico y de los parámetros genéticos (heredabilidades y correlaciones genéticas) de éste (7, 16, 50). Durante este proceso deberá existir un control de los parámetros productivos, defectos genéticos y funcionales; la estimación de valores genéticos, la elección de la reposición de los núcleos de apareamiento y la selección de parentales (6, 50), para obtener un individuo con el mejor desempeño.

Las técnicas moleculares en el mejoramiento genético de peces

Las técnicas moleculares ofrecen una importante posibilidad para el conocimiento genético animal, pero requieren del apoyo de los métodos tradicionales de selección y un buen conocimiento fenotípico de la especie (30). En los estudios de diversidad genética de organismos acuáticos, es recomendable que se tenga en cuenta la variabilidad genética intra e interespecífica, siendo de gran utilidad las técnicas moleculares como AFLP (Amplified fragment length polymorphism), RFLP (Restriction fragment length polymorphism), microsatélites, mtDNA (analysis of mitochondrial DNA); herramientas que requieren el uso de buenas técnicas estadísticas (5). Estos métodos permiten iniciar la caracterización genética de los peces (17). Las técnicas moleculares también permiten evaluar la diversidad genética de acuerdo con el medio (48); así mismo los QTLs (Quantitative trait loci) son utilizados para identificar regiones de genoma responsables de diferencias fenotípicas (1, 37).

En el ámbito de la producción de cachama, estas técnicas apenas están siendo empleadas en la evaluación de divergencia entre individuos de medios naturales y en cautiverio (38), al igual que entre géneros de diferentes cuencas (39), obteniéndose buenos resultados, lo que induce a presumir que la cachama blanca que se encuentra en cautiverio, aun conserva su genoma sin variación importante respecto de las poblaciones naturales, aspecto relevante al momento de establecer un programa de mejora genética, ya que por ahora se tiene una buena reserva de genes en estas poblaciones, sin el riesgo de tener efectos deletéreos en ellas.

Consideraciones finales

La cachama blanca (*P. brachypomus*) posee un alto número de EIMT y aún no se ha determinado su coeficiente de heredabilidad, ni su desempeño fenotípico, para así determinar la variabilidad de la característica y poder plantear una estrategia de mejoramiento genético mediante la selección artificial. La reducción del número de EIMT por

apareamientos selectivos, depende de la variabilidad genética y fenotípica encontrada para la especie.

Si la producción y regulación de tejido óseo en los peces, tiene un desempeño similar al descrito en la fisiología de los mamíferos y el desempeño fenotípico de las características óseas muestran una heredabilidad alta, propias de las características anatómicas, podría esperarse ganancias genéticas altas en la disminución de EIMT en cachama blanca (*P. brachypomus*), utilizando el método de la selección masal recomendado para h^2 altas; además, conseguiría fijarse la característica rápidamente, siempre y cuando se encuentre variabilidad fenotípica marcada que permita la selección y el apareamiento de individuos con bajo número de EIMT. Igualmente, se cuenta con una especie con gran número de descendientes lo que permitiría una intensidad de selección más estricta.

Para considerar un programa de mejoramiento genético en disminución de EIMT, se deben realizar estudios de caracterización fenotípica,

estudios de heredabilidad de la característica ósea y correlación con otras características de interés productivo, al igual que estudios de ganancia génica a través de la selección.

Los rendimientos productivos conseguidos en las diferentes granjas, hacen de la cachama blanca, una especie potencial para el mejoramiento genético; por eso el Ministerio de Agricultura y Desarrollo rural en Colombia, ha recomendado trabajar con esta especie en la cadena piscícola del país, apoyando las investigaciones que brinden resultados para abordar mejor su conocimiento y producción.

Agradecimientos

Los autores agradecen a: Martha Olivera Ángel, Coordinadora Grupo de Biotecnología y fisiología animal. Mario Cerón Muñoz, Jefe del Centro de Investigaciones Agrarias de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad de Antioquia.

Summary

White cachama (Piaractus brachypomus), a potencial species for genetic improvement.

In Colombia continental pisciculture has shown a significant growth (by 10% per year), because it is considered a good source of high quality protein for human beings. Some researches have proven that cachama blanca (Piaractus brachypomus) has several advantages because of its omnivorous behaviour, adaptation to different types of production, high docility, and good rate of food conversion among others. Very few studies have been done regarding white cachama's genetic parameters such as phenotypic characterization, genetic variability, inheritance coefficient and other genetic correlation about its most important productive characteristics. This knowledge would be extremely useful at the time of making decisions concerning the establishment of programs for genetic improvement, particularly considering characteristics that impair its commercial performance in the international trade market such as the number of intramuscular spines.

Key words: bone intramuscular, fish, hereditary, profit, selection.

Referencias

- 1 Alberson RC, Streelman JT y Kocher TD. Directional selection has shaped the oral jaw of Lake Malawi cichlid fish. Edited by David B. Wake. University of California, Berkeley, CA, PNAS 2003; 100:5252-5257.
- 2 Aulstand D, Gjerdem T y Skjervold H. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (*Salmo gairdnerii*). J Fish Res Board Can 1972; 29:237-241.
- 3 Barlet JP, Gaumet N, Coxam V, Davicco MJ. Calcitonin and stanniocalcin. Particular aspects of the endocrine regulation of phospho-calcium metabolism in mammals and fish. Ann Endocrinol 1998; 59:281-290.
- 4 Bello RA, Gil RW. Evaluación y aprovechamiento de la cachama (*Colossoma macropomum*) cultivada como fuente de alimento. Documento de campo No. 2. Proyecto Aquila II. Gcp/rla/102 ita. FAO, México, 1992, 113p.

- 5 Bert TM, Seyoums T, Tringali M, McMillen-Jackson A. Methodologies for conservation assessments of the genetic biodiversity of aquatic macro-organisms. *Braz J Biol* 2002; 62:387-408.
- 6 Cardelino R, Rovira J. Mejoramiento genético animal. 2nd ed. Montevideo: Hemisferio Sur; 1987. p. 65-91.
- 7 Castillo LF. La tilapia roja. Una evolución de 22 años de la incertidumbre al éxito 2003; URL: http://www.produce.gob.pe/mipe/dna/doc/ctilapia_1.pdf.
- 8 Chevassus B. Variability and heritability of growth in rainbow trout (*Salmo gairdnerii* Richardson). *Ann Genet Sel Anim* 1976; 8:273-283.
- 9 CIID. Report 1989-1991: Aquaculture, a development option in Latin America. Regional Network of Latin American Aquaculture Agencies and Centers; 1992, 6p.
- 10 Crotwell PL, Clark TG, Mabey PM. Gdf5 is expressed in the developing skeleton of median fins of late-stage zebrafish, *Danio rerio*. *Dev Genes Evol* 2001; 211:555-558.
- 11 Díaz FJ, López RA. El cultivo de la cachama blanca (*Piaractus brachyomus*) y de la cachama negra (*Colossoma macropomum*): Fundamentos de acuicultura continental. Instituto nacional de pesca y acuicultura (INPA), Bogotá, 1995. p. 207 – 221.
- 12 Erts D, Gathercole LJ, Atkins AD. Scanning probe microscopy of crystallites in calcified collagen. *J Mater Sci Mater Med* 1994; 5:200–206.
- 13 Eslava PR, Hernández CP, Gómez LA. Hematología básica de la cachama blanca (*Piaractus brachyomus*). *Rev MVZ Unillanos* 1995; 1:3-5.
- 14 Espejo C. Biología de la cachama. *Rev Vet Zoot Caldas* 1984; 3:14–16.
- 15 Falconer DS, Mackay J. Introduction to quantitative genetics. 4th ed. England: Longman Group Ltd Edinburgh Gate; 1996.
- 16 Falconer DS. Introducción a la genética cuantitativa. México: Compañía editorial Continental S.A.; 1981.
- 17 Fernandez-Calienes A, Hernandez N, Fraga J. Amplificación al azar del ADN de 5 poblaciones cubanas de peces larvivoros del género *Rivulus*. *Rev Cubana Med Trop* 2003; 55:203-207.
- 18 Fresneda A, Lenis G, Agudelo E, Olivera-Ángel M. Espermiación inducida y crioconservación de semen de cachama blanca (*Piaractus brachyomus*). *Rev Col Cienc Pec* 2004; 17 (Suplemento) :46-52.
- 19 Gannory W. Control hormonal del metabolismo del calcio y fisiología del hueso. En: Fisiología médica. Mexico: Editorial Moderna; 1998, p.427-441.
- 20 Gavaia P, Ortiz JB, Simes D, Cancela L, Sarasquete C. Acumulación y expresión de proteínas GLA de la matriz en lenguado, *Solea senegalensis* y el pez cebra, *Danio rerio*, 2002. URL: http://www.juntadeandalucia.es/agriculturaypesca/pesca/acuicultura/descargas/Genetica/1_acumulacion_proteina_gla.pdf.
- 21 Hernández A. Estado actual del cultivo de *Colossoma* y *Piaractus* en Brasil, Colombia, Panamá, Perú y Venezuela. Memorias del VIII Congreso Latinoamericano de Acuicultura y V Seminario Nacional de Acuicultura, Acuicultura y Desarrollo Sostenible. Santafé de Bogotá, 1994, p. 9–23.
- 22 Herrera DC, Eslava PE, Iegui CA. Aspectos de anatomía macro y microscópica del bazo de cachama blanca (*Piaractus brachyomus*). *Rev ACOVEZ* 1996; 21:16-21.
- 23 INPA. Fundamentos de nutrición y alimentación en acuicultura. Serie fundamentos N° 3, 1998, 342 p.
- 24 Kirpichnikov VS. Genetic bases of fish selection. New York: Springer-Verlag, 1981, 410 p.
- 25 Leary RF, Allendorf FW, Knudsen KL. Inherent variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout. *Evolution* 1985; 39:308-314.
- 26 López I. Evaluación de la digestibilidad aparente de la torta de soya *Glycine max* (L) como ingrediente principal para cachama blanca (*Piaractus brachyomus*). VIII Congreso Latinoamericano de Acuicultura, V Seminario nacional de Acuicultura. La acuicultura y el desarrollo sostenible, Bogotá; 1994, p. 357-365.
- 27 Martino G. Ensayos preliminares sobre criopreservación de esperma de cachama (*Colossoma macropomum*) y morocoto (*Piaractus brachyomus*). Memorias del VIII Congreso Latinoamericano de Acuicultura y V Seminario Nacional de Acuicultura. *Acuicultura y Desarrollo Sostenible*. Bogotá; 1994, p. 354 – 356.
- 28 Meske CH. Research into carp management, mechanical properties of *C. carpio* rib bone: Fish aquaculture: Technology and Experiments. *Biomed Mater Res* 1985; 54:547-553.
- 29 Moav R, Finkel A, Wohlfarth G. Variability of intermuscular bones, vertebrae, ribs, dorsal fin rays and skeletal disorders in the common carp. *Theor Appl Gen* 1975; 46:33-43.
- 30 Montaldo H. Mejoramiento genético en animales. Ciencia al día. 1998; 1:1-19; URL: <http://www.ciencia.cl/cienciaaldia/vol1/numero2.htm>.
- 31 Muñoz D, Vásquez W, Cruz PE. Inducción de la ovulación y el desove de la cachama blanca (*Piaractus brachyomus*) con buserelina LH-RH análogo. En: Iván Rey C y Rocío Puente S; III. Reunión Red Nacional de Acuicultura. Cali: Editores 1989, p. 111-117.
- 32 Murillo R, Guevara S, Ortiz A. Evaluación de dos dietas con proteína de origen vegetal en alimentación de cachama blanca (*Piaractus brachyomus*) en fase de levante, utilizando ingredientes de la región del Ariari. Instituto de Acuicultura de la Universidad de los Llanos, Villavicencio, URL: http://www.iap.org.pe/publicaciones/CDs/MEMORIAS_VALIDAS/pdfs/Murillo.pdf.
- 33 Nenashev GA. Determination of the heritability of different characters in fish. *Sov Genetic* 1966; 2:39-43.

- 34 Orozco JJ. Estudio de crecimiento y de producción de cachama negra (*Colossoma macropomum*) y la cachama negra (*Colossoma bidens*) a densidades altas en tanques y jaulas flotantes. Informe CERER-U, de Lieje. Bélgica, 1990, 42 p.
- 35 Pardo-Carrasco S, Atencio V, Arias A. Contribución al conocimiento del aparato circulatorio de la cachama blanca (*Piaractus brachypomus*). Rev Asoc Col Ict 1999; 3:63-68.
- 36 Pérez JE. Mejoramiento genético en acuicultura. Instituto de Oceanográfico de Venezuela. Universidad de Oriente. Cumaná: Imprenta universitaria. 1996, 178 p.
- 37 Pérez-Panadés J, Carbonell EA, Asíns MJ. Optimización del análisis de QTLs (Quantitative trait loci) en poblaciones de primera líneas recombinantes puras (RILs). IX Conferencia Española de Biometría. La coruña, 2003, p. 21-25.
- 38 Pineda-Santis H, Olivera-Ángel M, Urcuqui-Inchima S, Builes-Gómez JJ, Trujillo-Bravo E. Polimorfismo genético en cachama blanca *Piaractus brachypomus* (Characidae, Serrasalminae) mantenida en cautiverio. II Congreso Colombiano de acuicultura, Villavicencio 2004, p. 49-50.
- 39 Pineda-Santis H, Pareja-Molina D, Olivera-Ángel M, Builes-Gómez J. Contribución a la relación taxonómica entre 4 especies de peces de la familia Characidae mediante el polimorfismo de ADN amplificado al azar (RAPD). Rev Col Cienc Pec 2004; 17 (Suplemento):30-37.
- 40 Reagan RE, Pardue GB, Eisen ES. Predicting selection response for growth of channel catfish. J Hered 1976; 67:49-63.
- 41 Reunión anual sociedad de genética de Chile. Perspectivas de la paliación de biotecnologías en la acuicultura. Chile: Grupo de Ciencias de la Acuicultura; 1988-2000.
- 42 Rojo AL. Diccionario enciclopédico de anatomía de peces. Madrid: Ministerio de Agricultura, pesca y alimentación. 1988, 310 p.
- 43 Roy ME, Nishimoto SK, Rho JY, Bhattacharya SK, Lin JS, et al. Correlations between osteocalcin content, degree of mineralization in fish and shellfish. Aquaculture 2001; 33:51-72.
- 44 Saillant E, Dupont-Nivet M, Haffray P, Chatain B. Estimates of heritability and genotype-environment interactions for body weight in sea bass (*Dicentrarchus labrax L.*) raised under communal rearing conditions. Aquaculture 2006; 254:139-147.
- 45 Sanabria AI. Evaluación de la digestibilidad aparente de la *Azolla foliculoides* como ingrediente principal en la formulación de dietas en alevinos de cachama blanca *Piaractus brachypomus*. VIII Congreso Latinoamericano de Acuicultura. V Seminario nacional de Acuicultura, La acuicultura y el desarrollo sostenible. Santa Fe de Bogotá, Colombia, Octubre 25-28, 1994, p 365-377.
- 46 Smisek J. Considerations of body conformations, heredability and biochemical characters in genetic studies of carpa in Czechoslovakia. Abstract in Anim Breed Abs 1980; 48:302.
- 47 Solar Igar. Biotecnología aplicada a la acuicultura. Aquanoticias. Chile, Diciembre 2001- Enero 2002, 10 p.
- 48 Strecker U, Bernatchez L, Wilkens H. Genetic divergent between cave and surface populations of *Astyanax* in Mexico (*Characidae, Teleostei*). Mol Ecol. 2003; 12:699-710.
- 49 Tave D, Smitherman RO. Predicted response to selection for early growth in tilapia nilótica. Trans Anim Fish Soc 1980; 109:439-445.
- 50 Tave D. Genetics of quantitative phenotypes. In: Genetic for fish hatchery managers. Connecticut: Westport; 1986, p. 115-160.
- 51 Tave D. Genetics for fish hatchery managers, 2a ed. New York: Van Nostrand Reinhold; 1993.
- 52 Torres E. levante superintensivo de poslarvas de *Macrobachium rosenbergii* y engorde en policultivo con cachama blanca *Piaractus brachypomus* y Mojarra plateada *Oreochromis niloticus*. En: Iván Rey C y Rocío Puente S. III. Reunión Red Nacional de Acuicultura. Editores: Cali. Nov 1989, p 201-214.
- 53 Trivett MK, Walker TI, Clement JG, Ho PM, Martin TJ, Danks JA. Effects of water temperature and salinity on parathyroid hormone-related protein the circulation and tissues of elasmobranchs. Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol 2001; 129:327-336.
- 54 Vásquez-Torres W. Retrospectiva del cultivo de las cachamas en Colombia. II Congreso nacional de acuicultura. Universidad de los Llanos, Villavicencio, 2004, p. 71-73.
- 55 Vásquez-torres W, Pereira M, Arias A. Exigencias de proteínas, carbohidratos y lípidos en dietas para juveniles de cachama blanca (*Piaractus brachypomus*). VIII jornadas de Acuicultura. Universidad de los Llanos, Villavicencio, 2002, p. 7-23.
- 56 Wattiaux MA. Principios de selección. Instituto para la investigación y desarrollo internacional de la industria lechera. Universidad de Wisconsin-Madison. 2001, p. 57-60.
- 57 Wedler E. Introducción en la Acuicultura con énfasis en los geotrópicos. Santa Marta: Eds. E. Wedler; 1998, p. 304 - 346.