

Hibridación de camarones peneidos en acuicultura

Martin Perez-Velazquez^{a*}, Mayra L. González-Félix^a

^aDepartamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad de Sonora, Edificio 7-G, Blvd. Luis Donaldo Colosio s/n, e/Sahuaripa y Reforma, Col. Centro, C.P. 83000, Hermosillo, Sonora, México. Phone: (662) 259-2169 Fax: (662) 259-2197

E-mail: mperezv@dictus.uson.mx

Resumen

La hibridación o cruce inter-específica puede definirse como el apareamiento entre individuos genéticamente diferenciados que pueden pertenecer a especies o incluso a géneros distintos. En algunas ocasiones y en comparación con las formas parentales de las que provienen, los híbridos presentan características superiores, el denominado vigor híbrido, tales como una mayor talla adulta, mayor tasa de crecimiento, mayor resistencia a enfermedades o mayor tolerancia a condiciones ambientales adversas. El ejemplo de hibridación más conocido es probablemente la mula, que es originada a través de la cruce de un burro macho y un caballo hembra. En acuicultura, la hibridación ha permitido la producción masiva de algunos organismos, entre los que destaca la perca híbrida listada. Este pez se obtiene al cruzar una perca blanca hembra (*Morone chrysops*) con una perca listada macho (*M. saxatilis*). La perca híbrida listada posee una mayor tasa de crecimiento y tolera un amplio intervalo de temperatura y oxígeno disuelto en el agua. Otros ejemplos de hibridación en peces son las tilapias y los bagres. Aunque esta técnica ha sido aplicada exitosamente en peces, aún no se ha explotado comercialmente en el caso de camarones peneidos. Sin embargo, la investigación científica indica que la hibridación de camarones peneidos es posible. Como ejemplo pueden citarse los primeros camarones híbridos, obtenidos al inicio de la década de los 80's, producto de la cruce de camarón azul del océano Pacífico, *Litopenaeus stylirostris*, y camarón blanco del océano Atlántico, *L. setiferus*. En este trabajo se hace una revisión de las investigaciones anteriores y actuales sobre hibridación de camarones peneidos y se discute el potencial de esta técnica en el futuro.

I-Introducción

La hibridación o cruce inter-específica puede definirse como el apareamiento entre individuos genéticamente diferenciados que pueden pertenecer a especies o incluso a géneros distintos (Bartley *et al.*, 2001). Uno de los mayores atractivos del empleo de esta técnica radica en que, en comparación con las formas parentales de las que provienen, los híbridos algunas veces presentan características superiores, el denominado vigor híbrido o heterosis positiva, tales como una mayor talla adulta, mayor tasa de crecimiento, mayor resistencia a enfermedades o mayor tolerancia a condiciones ambientales adversas. Además, la hibridación también puede emplearse para transferir características deseables, e.g., la resistencia a enfermedades de un grupo o especie al otro y buena calidad de carne. Características no menos importantes a menudo observadas tras la aplicación de esta técnica son la producción de organismos estériles, así como la manipulación de las proporciones sexuales, características todas ellas con aprovechamiento potencial (Dunham *et al.*, 2000; Bartley *et al.*, 2001). El ejemplo de hibridación más conocido es probablemente la mula, que es originada a través de la cruce de un burro macho y un caballo hembra. Afortunadamente, se ha encontrado aplicación de esta técnica en el caso de la acuicultura. En el presente trabajo se hace una revisión de las investigaciones anteriores y actuales sobre hibridación de camarones peneidos y se discute el potencial de esta técnica en el futuro.

II-Hibridación en acuicultura

En acuicultura, la hibridación ha permitido la producción masiva de algunas especies de peces, siendo la perca híbrida listada uno de los más exitosos ejemplos. Este pez se obtiene al cruzar una perca blanca hembra (*Morone chrysops*), un pez de agua dulce miembro de la familia de las percas, con una perca listada macho (*M. saxatilis*), que es una perca marina que migra a ríos y lagos en época de desove. La perca híbrida listada, conocida también como “sunshine bass”, posee una alta tasa de crecimiento y gran tolerancia a un amplio intervalo de temperatura y oxígeno disuelto en el agua, que la

hacen más apta para el cultivo y que le han permitido ocupar una posición valiosa en cuanto a producción acuícola en el mercado actual de los EE.UU. Estas características no se observan en las especies puras de forma separada ni en la cruce híbrida recíproca llamada “Palmetto”, i.e., hembra *M. saxatilis* x macho *M. chrysops* (Smith, 1988; Cotter *et al.*, 2008).

Otro organismo donde la hibridación ha encontrado aplicación es la tilapia. Este es un término genérico designado a un grupo de peces comercialmente importantes de la familia Cichlidae (Fryer y Iles, 1972; Cnaani *et al.*, 2000). Este grupo de cultivo es el segundo en importancia a nivel mundial, siendo China el principal productor, con 897,276 toneladas en 2004, seguida por Egipto y Filipinas con 199,038 y 145,869 toneladas, respectivamente (FAO, 2006). Estos peces han sido introducidos a numerosos países y actualmente se cultivan en todo el mundo (Bartley *et al.*, 2001). En los Estados Unidos, el cultivo comercial de tilapia se concentra en Arizona, California y Florida, donde los peces híbridos constituyen una parte importante de la producción comercial. En este caso, la hibridación ha sido dirigida básicamente a la producción de poblaciones de un solo sexo, con individuos machos únicamente, ya que éstos crecen más rápidamente que las hembras y se evita la reproducción no deseada en los cultivos. Ha sido posible documentar el vigor híbrido o heterosis positiva para las siguientes cruces: *Oreochromis niloticus* x *O. aureus*, en la que toda la descendencia son machos fértiles, con mayor tolerancia al frío y a salinidad alta (Lahav y Lahav, 1990; Rosenstein y Hulata, 1993; Wohlfarth, 1994); *O. urolepis hornorum* x *O. mossambicus*, que originó la tilapia roja con amplia tolerancia a la salinidad (Head *et al.*, 1994) y *O. mossambicus* x *O. niloticus*, también un híbrido de tilapia de color rojo con algunas otras variantes de color que presentan tolerancia a la salinidad y mayor crecimiento (Lim *et al.*, 1993).

Un ejemplo más de hibridación exitosa es el del bagre en EE.UU., en el que el bagre híbrido, producto de la cruce entre la hembra del bagre de canal (*Ictalurus punctatus*) y el macho del bagre azul (*I. furcatus*), presenta mayores rendimientos que los obtenidos en

cultivos tradicionales de las especies puras por separado. En los organismos híbridos, el porcentaje de carne, sin cabeza y sin vísceras, es más alto que en el bagre de canal y azul. Con base en estos datos, que confirman la heterosis positiva con respecto a este rasgo, los acuacultores han tenido oportunidad de incrementar sus producciones (Argue *et al.*, 2003). En otros trabajos, Dunham (1987), Dunham y Smitherman, (1983) y Dunham *et al.* (1990) encontraron, con esta misma cruce, híbridos con mayor crecimiento en altas densidades de cultivo, buena resistencia a las enfermedades y tolerancia a niveles bajos de oxígeno.

En Tailandia, el bagre híbrido africano Thai (*Clarias gariepinus* x *C. macrocephalus*) es usado ampliamente, ya que combina aspectos muy deseables de su carne con excelente crecimiento (Suresh, 1991).

III-Hibridación en camarones peneidos

Como se ha visto, la hibridación ha sido aplicada exitosamente en peces, pero aún no se ha explotado comercialmente en el caso de camarones peneidos. Sin embargo, la investigación científica indica que la hibridación de camarones peneidos es posible. La obtención de progenie viva, producto de cruces recíprocas de camarón azul del océano Pacífico, *Litopenaeus stylirostris*, y camarón blanco del océano Atlántico, *L. setiferus*, por Lawrence *et al.* (1984), constituye el primer registro exitoso de hibridación de camarones peneidos.

Al estudio anterior le siguió el de Lin *et al.* (1988), quienes realizaron cruces recíprocas del camarón tigre gigante *P. monodon* y *P. penicillatus*, obteniendo híbridos que tuvieron porcentajes de desove, eclosión y supervivencia larval más bajos que los observados en las cruces entre una misma especie, pero tasas de crecimiento mayores.

Por su parte, Bray *et al.* (1990), bajo la hipótesis de que, por presentar características morfológicas muy similares entre sí y coincidir en su distribución geográfica,

consideraron altamente factible la hibridación entre *L. setiferus* y *L. schmitti*. Efectivamente, los autores también tuvieron éxito con esta hibridación, pero a diferencia de los estudios anteriores, no realizaron cruza recíprocas sino solamente cruza entre hembras de *L. setiferus* y machos de *L. schmitti*. No obstante, de manera muy interesante, los autores realizaron un largo seguimiento de cultivo hasta la madurez de estos híbridos y reportaron la presencia de ova y espermatozoides maduros. Lamentablemente, cuando se aplicó oclotomía a estas hembras híbridas, no se observó maduración sexual ni apareamiento.

Continuando cronológicamente, Ting *et al.* (1991), en un ambicioso estudio donde emplearon cuatro especies distintas de camarones peneidos para intentar su hibridación, realizaron las siguientes cruza: *Fenneropenaeus penicillatus* × *F. chinensis*, *P. monodon* × *F. chinensis* y *F. penicillatus* × *F. indicus*. Las tres cruza fueron exitosas, produciendo camarones híbridos que además fueron cultivados durante 10 a 12 días hasta alcanzar el estadio de postlarva. Los camarones híbridos compartían características morfológicas de sus padres, refiriendo los autores cierta dificultad para distinguirlos de las especies puras.

Una nueva cruza, en esta ocasión entre las especies *P. monodon* y *P. esculentus*, fue realizada por Benzie *et al.* (1995). Los autores cruzaron únicamente machos de *P. esculentus* con hembras de *P. monodon* y mencionaron haber obtenido larvas vigorosas, 85% de las cuales alcanzaron el estadio de postlarva. Sin embargo, no hubo indicación alguna de vigor híbrido con respecto al crecimiento, ya que estos organismos apenas alcanzaron una talla de aproximadamente 10 g después de 130 días de cultivo, momento en el que la mayor parte murió a causa de enfermedades virales. Es importante mencionar que este estudio careció de tratamientos control para la evaluación de crecimiento, i.e., la inclusión de cultivos larvarios simultáneos de una o ambas especies puras. Por esta razón y de acuerdo con los propios autores, algunos años más tarde decidieron realizar una re-evaluación de la hibridación de estas especies, en donde las postlarvas híbridas obtenidas a través de la misma cruza (macho *P. esculentus* x hembra *P. monodon*), fueron cultivadas simultáneamente con postlarvas de ambas especies puras de la misma edad, como tratamientos control, por separado (Benzie *et al.*, 2001). Como resultado de este

nuevo estudio, una vez más se observaron larvas vigorosas y sin anomalías aparentes. Durante las primeras 4 semanas de desarrollo (hasta el estadio de postlarva 15), no se observaron diferencias en crecimiento entre los híbridos y las especies puras, pero a partir de la semana 7 de cultivo y hasta el momento del fin del estudio (7 meses), los híbridos tuvieron una tasa de crecimiento que consistentemente fue mayor a la de *P. esculentus* y similar a la de *P. monodon*, concluyendo que, si bien los híbridos no sobrepasaron en crecimiento a las especies puras, i.e., no se observó vigor híbrido, si presentaron las adecuadas características de crecimiento rápido del camarón tigre gigante *P. monodon*.

En un estudio de 1997, Misamore y Browdy consideraron que *L. vannamei*, nativo del océano Pacífico pero introducido como especie exótica para su cultivo en litorales del Golfo de México y donde ya se habían detectado organismos libres en el mar, podría representar un riesgo de alteración biológica de los ecosistemas locales. Por ello, evaluaron la factibilidad de hibridación de *L. vannamei* con la especie nativa *L. setiferus*, especie con la que *L. vannamei* podría estar interactuado reproductivamente por tratarse también de un camarón blanco y tener grandes afinidades morfológicas entre sí. Tomando en cuenta lo anterior, los autores ensayaron la hibridación de estas especies a través del apareamiento natural, a través de inseminación artificial y a través de una variante de fertilización *in vitro* en la que se hizo fluir una suspensión de espermatozoides hacia una hembra durante la oviposición. Nunca se observó apareamiento espontáneo entre las dos especies y tampoco dieron resultado ni la inseminación artificial ni la fertilización *in vitro*. Se concluyó que la posibilidad de entrecruzamiento espontáneo entre los individuos de la especie introducida *L. vannamei* y los de la especie nativa *L. setiferus*, era despreciable.

En ese mismo año (1997), Redón y colaboradores presentaron un trabajo de hibridación entre los camarones *P. kerathurus* y *Marsupenaeus japonicus*. Como en algunos de los estudios anteriores, los autores realizaron solo una de las dos posibles cruces híbridas, inseminando artificialmente hembras de *M. japonicus* con espermatozoides de machos de *P.*

kerathurus. Así mismo, intentaron el apareamiento natural entre las dos especies, mismo que nunca se observó. No obstante, los ensayos de inseminación artificial dieron resultados sin precedente en camarones peneidos, ya que en 70% de estas cruzas híbridas se observaron huevos fertilizados pero que presentaron diversas anomalías en su desarrollo y no llegaron a eclosionar. Los autores atribuyeron este resultado a poca identidad genética entre las especies.

Después del estudio de Benzie *et al.* (2001) sobre hibridación entre *P. esculentus* y *P. monodon*, nueve años transcurrieron sin aparecer nuevos estudios científicos sobre hibridación de camarones peneidos, con excepción, tal vez, de un trabajo relacionado con el entrecruzamiento de dos poblaciones de camarón azul del Pacífico, *L. stylirostris*, que se habían mantenido en cautiverio por muchos años, aisladas una de otra, una de ellas en Nueva Caledonia y la otra en Hawái, EUA. Cada una de estas poblaciones había sido previamente identificada por tener altos niveles de endogamia, de modo que la población de Hawái se introdujo a Nueva Caledonia con el fin de incrementar la variabilidad alélica. Como resultado, la progenie de ambas cruzas recíprocas tuvo un desempeño en crecimiento y supervivencia significativamente superior al de las dos poblaciones puras (Goyard *et al.*, 2008). Sin dejar de ser un estudio de gran interés y relevancia y, a pesar de que el término híbrido se utiliza repetidamente en el trabajo, uno no puede perder de vista que se describe la reproducción entre dos poblaciones que pertenecen a la misma especie (*L. stylirostris*), por lo que estrictamente, no se trata un estudio de hibridación inter-específica. Así pues, no es sino hasta muy recientemente que un estudio sobre hibridación aparece nuevamente, mismo que exploró la factibilidad de hibridación de *L. vannamei* y *L. stylirostris* (Perez-Velazquez *et al.*, 2010) siendo, al mismo tiempo, el primer estudio de esta década sobre el tema. En este estudio se ensayaron diversas técnicas de inseminación artificial para las cruzas híbridas recíprocas de estas especies, entre las que se incluyeron la inseminación de hembras con los espermatozoides de uno o más machos, así como la adición de suspensiones de esperma directamente en los tanques de desove. Así mismo, como un control positivo y para confirmar la competencia reproductiva de las hembras utilizadas, en este estudio se ensayó la hibridación de hembras que previamente

habían producido desoves fértiles en cruzas con machos de su misma especie. A pesar de haber ensayado todas las variantes de inseminación artificial mencionadas y de que el número de intentos sobrepasó el de todos los estudios que le antecedieron, ninguna de las cruzas híbridas fue exitosa.

IV-Eficiencia de la inseminación artificial en camarones peneidos

Un aspecto que llama la atención sobre los trabajos de hibridación en camarones peneidos es la eficiencia relativamente baja de la técnica de inseminación artificial que ha sido empleada por la mayoría de los autores. De manera general, se extraen manualmente o mediante otro método como la aplicación de pequeños choques eléctricos, o bien, sacrificando a los organismos a través de la disección, las estructuras pareadas (derecha e izquierda) que contienen el esperma de camarones machos, llamados espermatóforos, para luego ser colocados directamente sobre el télico de una hembra, estructura donde los machos adhieren los espermatóforos durante el apareamiento natural. Esto es posible ya que la masa de esperma de cada espermatóforo está cubierta por un mucílago adherente, mismo que se aprovecha para realizar la inseminación artificial. El procedimiento fue originalmente descrito e incluso patentado por Persyn (1977) para especies de peneidos de télico abierto y luego adoptado y modificado para otras especies, incluyendo aquellas de télico cerrado. El procedimiento imita, entonces, el proceso de inseminación natural observado en los camarones. Sin embargo, el porcentaje de inseminaciones que han producido nauplios es relativamente baja, variando de 15 a 70% para las diversas cruzas descritas anteriormente, y con un reporte de 100% para la crusa *F. penicillatus* x *F. chinensis* realizada por Ting *et al.* (1991), pero cabe aclarar que este porcentaje es el producto de tan solo dos inseminaciones donde ambas fueron exitosas, siendo en realidad un número muy bajo de ensayos como para considerar este porcentaje como representativo de una alta eficiencia de inseminación. Ahora bien, de estas inseminaciones exitosas, si consideramos el porcentaje de huevos que han eclosionado como nauplios del total de huevos desovados (tasa de eclosión), podemos ver que el número es aún más bajo, generalmente variando de menos de 1% a 4%. Nuevamente, la

cruza *F. penicillatus* x *F. chinensis* realizada por Ting *et al.* (1991) parece estar por encima de la norma, con valores de 10 y 97% para los dos intentos mencionados, lo que en realidad da un promedio de 53.5%. Estos números relativamente bajos no son del todo sorprendentes, tomando en cuenta que, incluso al realizarse entre individuos de una misma especie, el grado de éxito de la inseminación artificial no es del todo eficiente (Bray *et al.*, 1992). No obstante lo anterior, la persistencia en utilizar esta técnica para evaluar la factibilidad de hibridación entre camarones peneidos probablemente radica en su potencial de aplicación práctica, ya que de resultar exitosa y de hallarse vigor híbrido en algún rasgo de interés como el crecimiento, la alta fecundidad que caracteriza a los camarones peneidos podría representar una cuantiosa producción de larvas híbridas para su cultivo comercial.

V-Número cromosómico y distancias genéticas

Aunque puede ser razonable suponer que una incompatibilidad en el número cromosómico de las especies sea una barrera determinante al intentar su hibridación, diversas evidencias parecen indicar lo contrario. El caso de la cruce entre el caballo *Equus caballus* ($2n = 64$) y el burro *E. asinus* ($2n = 62$) es del dominio común. El resultado, la mula, tiene un número diploide de 63 (Tomich, 1986). En camarones peneidos, un diferente número cromosómico tampoco parece implicar incompatibilidad de hibridación, como lo es el caso de la cruce exitosa entre *L. stylirostris* ($2n = 92$) y *L. setiferus* ($2n = 88$) (Lawrence *et al.*, 1984); y puede citarse también el caso de los híbridos obtenidos mediante la cruce entre *L. setiferus* ($2n = 88$) y *L. schmitti* ($2n = 90$) (Bray *et al.*, 1990). Por el contrario, existen casos de hibridación de camarones peneidos con el mismo número de cromosomas, pero que no fueron exitosos, como el de la cruce entre *L. vannamei* ($2n = 88$) y *L. setiferus* ($2n = 88$) (Misamore y Browdy, 1997). Con base en estas evidencias, es improbable que el éxito o fracaso al intentar la hibridación de este grupo de organismos pueda basarse en su número cromosómico.

Por otra parte, el cálculo de distancias genéticas entre especies, que teóricamente brindan un índice de la cercanía de sus relaciones filogenéticas, no parece ser un factor decisivo para predecir el éxito de hibridación entre camarones peneidos. Por ejemplo, las distancias genéticas que existen entre las especies *L. vannamei* y *L. stylirostris*, relativamente cortas de acuerdo con lo reportado por Palumbi y Benzie (1991) (distancia genética de 0.164) y por Gutiérrez-Millán *et al.* (2002) (distancia genética de 0.165), sugiere una buena factibilidad de hibridación que, sin embargo, no fue exitosa (Pérez-Velázquez *et al.*, 2010). Un caso similar es el del también infructuoso intento de hibridación de *L. vannamei* x *L. setiferus* (Misamore y Browdy, 1997), cuyas distancias genéticas son similares a las de estudio mencionado anteriormente y que también pueden considerarse relativamente cortas (distancia genética de 0.170) (Palumbi y Benzie, 1991). Irónicamente, Ting *et al.* (1991) reportaron la hibridación exitosa entre las especies *F. penicillatus* y *F. chinensis* y entre *P. monodon* y *F. chinensis*, cuyas distancias genéticas (0.198 y 0.201, respectivamente) (Palumbi y Benzie, 1991) son mayores a las mencionadas anteriormente.

VI-Futuro de la hibridación en camarones peneidos

Hasta la fecha, se ha obtenido poco éxito en la hibridación de camarones peneidos. De las cruces en las que se han obtenido híbridos, en ningún caso se ha documentado vigor híbrido o heterosis positiva para rasgos de interés en acuicultura. Los casos donde la hibridación no ha tenido éxito han puesto de manifiesto la ocurrencia de barreras pre- y post-cigóticas que impiden la fecundación o el desarrollo ontogénico de la progenie. Las técnicas de inseminación artificial hasta ahora ensayadas en los diversos estudios con camarones peneidos han buscado, principalmente, sortear barreras pre-cigóticas, que son aquellas que impiden que la fecundación ocurra (Campbell y Reece, 2005). Con el fin de eludir dichas barreras, en el futuro sería atractivo continuar con ensayos de hibridación de estos organismos a través de fertilización *in vitro*, incluyendo el uso de técnicas más sofisticadas como la inyección intracitoplásmica del material genético masculino dentro de los oocitos secundarios. No obstante, parece claro que la evaluación de hibridación de

camarones peneidos a través de técnicas de inseminación artificial tradicionales continuará siendo utilizada por lo práctico de su aplicación. Finalmente, es necesario destacar que se ha explorado apenas una fracción de las posibilidades de hibridación entre estos organismos, sobre todo en términos de especies disponibles, ya que existe un amplio número de especies que pudieran ser susceptibles de hibridación entre ellas. Generalmente, se ha intentado la hibridación entre especies con afinidades morfológicas, por ejemplo, entre especies que presentan tético abierto. En este sentido, aún queda por ensayar la hibridación entre diversas especies de tético abierto con aquellas de tético cerrado.

Conclusiones

A diferencia de los grandes avances en hibridación de peces para la acuicultura, que han permitido la producción comercial de algunos organismos, esta herramienta aún no se ha explotado comercialmente en el caso de camarones peneidos. No obstante, a partir del inicio de los años 1980s se consiguió, por primera vez, obtener con éxito híbridos de estos organismos. Las técnicas de inseminación artificial utilizadas para este fin, con una eficiencia relativamente baja, probablemente han jugado un papel importante en el magro avance logrado al respecto. Sin embargo, dichas técnicas tienen un amplio potencial de aplicación práctica, sobre todo en función de la alta fecundidad que, en general, presentan los camarones peneidos. Por esta razón, sin duda se seguirán utilizando en nuevos estudios de hibridación de este grupo de organismos, pero parece necesario que, en el futuro, se exploren técnicas de inseminación *in vitro*, incluyendo algunas mucho más sofisticadas como la inyección intracitoplásmica del material genético masculino dentro de los oocitos secundarios. Así mismo, existe un amplio número de especies cuya hibridación no se ha explorado. Dentro de estas posibilidades, se encuentra la hibridación de especies de distintas regiones geográficas, así como la hibridación de especies de tético abierto con especies de tético cerrado.

Literatura citada

- Argue, B. J., Z. Liu y R. A. Dunham. 2003. Dress-out and fillet yields of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, blue catfish, *Ictalurus furcatus*, and their F₁, F₂ and backcross hybrids. *Aquaculture* 228: 81-90.
- Bartley, D.M., K. Rana y A.J. Immink. 2001. The use of inter-specific hybrids in aquaculture and fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 325–337.
- Benzie, J.A.H., M. Kenway, E. Ballment, S. Frusher y L. Trott. 1995. Interspecific hybridization of the tiger prawns *Penaeus monodon* and *Penaeus esculentus*. *Aquaculture* 133: 103-111.
- Benzie, J.A., H. M. Kenway, E. Ballment. 2001. Growth of *Penaeus monodon* x *Penaeus esculentus* tiger prawn hybrids relative to the parental species. *Aquaculture* 193: 227–237.
- Bray, W.A., A.L. Lawrence, L.J. Lester y L.L. Smith, 1990. Hybridization of *Penaeus setiferus* (Linnaeus, 1767) and *Penaeus schmitti* Burkenroad, 1936 (Decapoda). *J. Crust. Biol.* 10: 278-283.
- Bray, W.A. y A.L. Lawrence. 1992. Reproduction of *Penaeus* species in captivity. En: A.W. Fast and L.J. Lester (Eds), *Marine Shrimp Culture: Principles and practices*. Elsevier, Amsterdam, pp. 93-169.
- Campbell, N. A. y J.A. B. Reece, 2005. *Biology*, 7th ed. / AP edition, San Francisco. California. USA. 1231 p.
- Cnaani, A., G.A.E. Gall y G. Hulata. 2000. Cold tolerance of tilapia species and hybrids subtropical parts of Africa. *Aquaculture International* 8: 289–298.
- Cotter, P.A., S. R. Craig y E. Mclean. 2008. Hyperaccumulation of selenium in hybrid striped bass: a functional food for aquaculture?. *Aquaculture Nutrition* 14: 215-222.
- Dunham, R.A. 1987. American catfish breeding programmes. En: Tiews, K. (ed.), *Election, hybridization and genetic engineering in aquaculture of fish and shellfish*, Vol. 2. FAO, pp. 407-416.
- Dunham, R.A. y R.O. Smitherman. 1983. Response to selection and realized heritability for body weight in three strains of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, grown in earthen ponds. *Aquaculture* 33: 88-96.
- Dunham, R.A., R.E. Brummet, M.O. Ella y R. O. Smitherman. 1990. Genotype-environment interactions for growth of blue, channel, and hybrid catfish in ponds and cages at varying densities. *Aquaculture* 85: 143-151.
- Dunham, R.A., Majumdar, K. Hallerman, E. Bartley, D. Mair, G. Hulata, G. Liu, Z. Pongthana, N. Bakos, J. Penman, D. Gupta, M. Rothlisberg, P. & Hoerstgen-Schwark, G. 2000. Review of the status of aquaculture genetics. *Aquaculture in the third millennium. Technical proceedings of the conference on aquaculture in the third millennium*, Bangkok, Thailand. 120:137-166.
- FAO. 2006. *El estado mundial de la pesca y la acuicultura*. Roma. Departamento de Acuicultura de la FAO, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma, 172 p.

- Fryer, G. y T.D. Iles. 1972. The cichlid fishes of the great lakes of Africa: Their biology and evolution. Oliver and Boyd, Edinburgh. 641 pp.
- Goyard, E., Goarant, C., Ansquer, D., Brun, P., de Decker, S., Dufour, R., Galinié, C., Peignon, J.M., Pham, D., Vourey, E., Harache, Y., Patrois, J. 2008. Cross breeding of different domesticated lines as a simple way for genetic improvement in small aquaculture industries: heterosis and inbreeding effects on growth and survival rates of the Pacific blue shrimp *Penaeus (Litopenaeus) stylirostris*. *Aquaculture* 278: 43–50.
- Gutierrez-Millan, L.E., A.B. Peregrino, R.G. Sotelo, F.V. Avarez y G.Y. Plascencia. 2002. Sequence and conservation of a rRNA and tRNA^{Val} mitochondrial gene fragment from *Penaeus californiensis* and comparison with *Penaeus vannamei* and *Penaeus stylirostris*. *Marine Biotechnology* 4: 392-398.
- Head, W. D., A. Zerbi y W. O. Watanabe, 1994. Preliminary observations on the marketability of saltwater-cultured Florida red tilapia in Puerto Rico. *J. World Aquacult. Soc.* 25: 432-441.
- Lahav, M. y E. Lahav, 1990. The development of all-male tilapia hybrids in Nir David. *Isr. J. Aquacult. Bamidgeh* 42:58-61.
- Lawrence, A.L., W.A. Bray, J.S. Wilkenfield y L.J. Lester. 1984. Successful interspecific crosses of two species of marine shrimp, *Penaeus stylirostris* x *Penaeus setiferus*. *World Maricult. Soc.*: 39 (abstract).
- Lim, C., B. Leamaster y J. A. Brock. 1993. Riboflavin requirement of fingerling red hybrid tilapia grown in seawater. *J. World Aquacult. Soc.* 24: 451-458.
- Lin, M.-N., Y.Y. Ting y I. Hanyu, 1988. Hybridization of two closed-thelycum penaeid species *Penaeus monodon* x *P. penicillatus* and *P. penicillatus* x *P. monodon*, by means of spermatophore transplantation. *Bull. Taiwan Fish. Res. Inst.*, 45: 83-101.
- Misamore, M. y C.L. Browdy. 1997. Evaluating for hybridization potential between *Penaeus vannamei* and *Penaeus setiferus*. Through natural mating, artificial insemination and *in vitro* fertilization. *Aquaculture* 150: 1-10.
- Palumbi, S.R., J.A.H. Benzie. 1991. Large mitochondrial DNA differences between morphologically similar Penaeid shrimp. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 1: 27–34.
- Perez-Velazquez, M., González-Félix, M.L., Zúñiga-Panduro, M., Barraza-Guardado, R.H. 2010. Evidence of pre-zygotic barriers in attempts to cross-breed *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* (Boone) and *P. (Litopenaeus) stylirostris* (Stimpson) by means of artificial insemination. *Aquaculture* 304: 100-103.
- Persyn, H. O. 1977. Artificial insemination of shrimp. U.S. Patent 4,031,855, June 28: 4.
- Redón, M.J., R.M^a. Ros, J.A. Rielo y M^a. San Feliu, 1997. First attempt of interspecific hybridization between the shrimps *Penaeus kerathurus*, Forskal, 1775 and *Penaeus japonicus* Bate, 1888. *Aquaculture Research* 28: 271-277.

- Rosenstein, S. y, G. Hulata. 1993. Sex reversal in the genus *Oreochromis*: optimization of feminization protocol. *Aquaculture Fish. Management* 25: 329-339.
- Smith, T.I.J. 1988. Aquaculture of striped bass and its hybrids in North America. *Aquaculture Magazine* 14: 40-49.
- Suresh, A. V. 1991. Culture of walking catfish in Thailand. *J. Aquacult.-Trop.* 2: 10-12.
- Ting, Y.Y., M.N. Lin, B.Sh. Tzenz y Ch.D. Li. 1991. Hybridization in four closed thelycum *Penaeus* spp. and morphology of juvenile offsprings. *Nippon Suisan Gakkaishi* 57(7): 1285-1292.
- Tomich, P.Q. 1986. Mammals in Hawaii. Second edition. Berenice P. Bishop. Museum Special Publication No.76. Honolulu: Bishop Museum Press. 375 p.
- Wohlfarth, G.W. 1994. The unexploited potential of tilapia hybrids in aquaculture. *Aquaculture fish. Management* 25: 781-788.