

# Respuesta a la selección genética para crecimiento en juveniles de *Ostrea chilensis* Philippi (Bivalvia: Ostreidae), mantenidos en condiciones de laboratorio

Response to genetic selection for growth rate in juveniles of *Ostrea chilensis* Philippi  
(Bivalvia: Ostreidae), maintained under laboratory conditions

Jorge E. Toro, Angélica C. Alcapán, Johana A. Ojeda y Ana M. Vergara

Instituto de Biología Marina “Dr. Jürgen Winter”, Universidad Austral de Chile  
Casilla 567, Valdivia, Chile  
jtoro@uach.cl

**Abstract.**- The oyster parental stock was taken from the 1998 natural spatfall from the wild population of *Ostrea chilensis* at the Quempillén River Estuary, located at Chiloe Island, southern Chile. From a cohort of 34 months of age 5232 oysters were monitored for the traits shell length and live weight. Selection was carried out applying a selection intensity of +1.7 for the trait live weight, using a control group. The conditioning was carried out in 5 tanks of 120 L, 3 of them containing high selected lines and other 2 control lines of oysters. A highly significant correlation (0.76,  $p < 0.001$ ,  $N = 5232$ ) was found between the traits live weight and shell length. Spat from the 3 selected subgroups and 2 control groups were obtained. Plastic collectors with the spat attached were placed in a common rearing tank. Shell length was monitored after 6 and 16 weeks of age in 200 juveniles of each selected and control lines. The ANDEVA results show a significant difference ( $p < 0.05$ ) between the shell length of the selected and control groups at 6 and 16 weeks of age. Also, a significant response to selection was obtained even when selection was applied for the trait live weight at 34 m-old. These results confirm those obtained in an earlier study using the same natural oyster population from Quempillén.

Key words: Genetic improvement, selection, oyster, molluscs

**Resumen.**- La población base de *Ostrea chilensis* utilizada en el presente trabajo corresponde a una cohorte obtenida del estuario del río Quempillén, isla de Chiloé, sur de Chile. A los 34 meses de edad y en base a 5232 ostras de la cohorte tomadas al azar, se realizó una curva de distribución para los caracteres peso vivo y longitud de la valva. Como criterio de selección se aplicó una intensidad de selección de +1,7 para el peso vivo, manteniéndose un grupo control. Cada grupo, control y seleccionado ( $N = 400$  y  $N = 600$  respectivamente), se dividió al azar en subgrupos de 200 ostras, 3 de los cuales contenían líneas seleccionadas y los otros 2, ostras como grupo control. El acondicionamiento se realizó en 5 estanques de 120 L cada uno. El carácter peso vivo mostró tener una alta correlación fenotípica con el carácter longitud de la valva con un valor de 0,76 ( $N = 5.232$ ,  $p < 0,001$ ). Se obtuvieron juveniles en los 5 sub-grupos. Los colectores plásticos con los juveniles adheridos marcados se mantuvieron en crecimiento en un estanque común. Se realizaron dos monitoreos de crecimiento de longitud de valva en 200 juveniles tomados al azar en cada uno de los subgrupos seleccionados. El ANDEVA indica una diferencia significativa ( $p < 0,05$ ) en la longitud de la valva entre juveniles del grupo control y grupo seleccionado, a las 6 y 16 semanas de edad. Ello, aun cuando la selección se basó en el carácter peso vivo a los 34 meses de edad (talla comercial). Estos resultados confirman los obtenidos en un estudio previo utilizando la misma población natural de ostras de Quempillén.

Palabras clave: Mejoramiento genético, selección, ostra, moluscos

---

## Introducción

La ostra chilena, *Ostrea chilensis* Philippi 1845, se ha cultivado desde hace ya varias décadas (Toro & Chaparro 1990) y es una especie de alto valor

comercial. Su cultivo es mas bien extensivo (Lépez 1983) y se ha visto restringido por la falta de juveniles, obtenidos principalmente de captaciones naturales poco confiables en relación con su cantidad y regularidad en el tiempo. Sin embargo, uno de los problemas mas serios en el cultivo de esta especie se refiere a la muy

baja tasa de crecimiento con relación a otros moluscos bivalvos en la región sur-austral de Chile. La talla comercial de 50 mm se alcanza después de los 3 años en cultivo suspendido (Winter *et al.* 1984, Kino & Valencia 1990). La ostricultura en Chile no ha utilizado los beneficios agregados de la manipulación genética para el mejoramiento de la especie, debido a que tradicionalmente no se ha hecho uso de la reproducción artificial para la obtención de "semillas", con la consecuente falta de control sobre el ciclo vital de esta especie, requisito fundamental para cualquier tipo de cambio genético dirigido (Hershberger *et al.* 1984). El mejoramiento genético, a través de programas de selección genética tradicional, posee enormes beneficios para el cultivo de especies marinas (Moav 1976, Newkirk 1980, 1983; Gjedrem 1983, Gjerde 1986, Guiñez 1988, Toro & Newkirk 1990, Bustos *et al.* 1991, Koment *et al.* 2000, Beaumont & Hoare 2003).

El mejoramiento genético de caracteres como tasa de crecimiento se basa en la teoría de la genética cuantitativa, ya que estos caracteres productivos están generalmente determinados por un gran número de genes (poligenes), acompañados de una considerable influencia ambiental (Newkirk 1980, Lande 1982).

Numerosos autores han reportado una alta variabilidad fenotípica para la tasa de crecimiento de esta especie (DiSalvo & Martínez 1985, Toro & Varela 1988, Toro & Newkirk 1991, Bustos *et al.* 1991), sin embargo, la literatura cita muy pocos estudios sobre parámetros genéticos (Guiñez & Galleguillos 1985, Guiñez 1988) ó selección para crecimiento (Toro & Newkirk 1990, Bustos *et al.* 1991, Toro 1992). Toro (1992) llevó a cabo un experimento de selección con *O. chilensis*, en el cual obtuvo una respuesta significativa a la selección para el carácter peso vivo.

El debate sobre el estatus taxonómico de la ostra nativa chilena continúa generando nuevos nombres genéricos para esta especie (Toro 1995, Jeffs & Hickman 1999). En la mayor parte de las referencias científicas esta especie es citada como *Ostrea chilensis* Philippi 1845. Sin embargo, recientemente ha sido asignada al género *Tiostrea* como *Tiostrea chilensis* (Chanley & Dinamani 1980) y seguidamente reasignada al género *Ostrea* como *Ostrea (Eostrea) puelchana* (Harry 1985) y últimamente, propuesta como *Ostrea puelchana* D'Orbigny 1846 por Carriker *et al.* 1996. Debido a que Carriker *et al.* (1996) proponen a *O. puelchana* como sinónimo de *O. chilensis* y recientemente, Jeff & Creese (1996) y Jeff & Hickman (1999) aceptan como sinónimo taxonómico a *Tiostrea chilensis* y *O. chilensis* dado a las similitudes observadas en su ecología, historia de vida y

bioquímica, los autores del presente trabajo continuarán refiriéndose a la ostra nativa chilena como *Ostrea chilensis* Philippi 1845.

El presente estudio se diseñó para evaluar y a su vez validar estudios previos sobre la respuesta a la selección para crecimiento de *O. chilensis*, producto de la aplicación de un diferencial de selección en la generación parental. Este estudio forma parte de un programa a largo plazo para la estimación de parámetros genéticos en esta especie.

## Materiales y métodos

Los reproductores se obtuvieron de una cohorte captada como "semilla" mediante fijación natural en diciembre de 1998, desde la población natural del estuario Quempillén, ubicado en la isla de Chiloé (41°51'S; 73°46'O). Los juveniles fueron trasladados para su crecimiento suspendido a la localidad de Calbuco (X Región). Aproximadamente 6.000 ejemplares de ostras, tomados al azar de esta cohorte de 34 meses de edad, se trasladaron al centro de cultivo donde se midieron los caracteres peso vivo y longitud de la valva de 5.232 ostras cuyas distribuciones para ambas variables son normales (prueba Kolmogorov-Smirnov,  $p > 0,05$ ). Se aplicó un esquema de selección sobre el carácter peso vivo (por ser una variable tri-dimensional) a los 34 meses de edad. Ello, con el propósito de obtener una línea seleccionada y otra de control para el carácter peso vivo, utilizando como criterio de selección, una intensidad de selección de + 1,755 (Falconer 1981). Los reproductores correspondieron al 10% superior y el grupo control a ostras alrededor del promedio ( $\pm 0,5 s$ ) de la curva de distribución para el carácter peso vivo. El grupo de ostras seleccionadas se subdividió en tres subgrupos y el grupo control en dos subgrupos para el proceso de acondicionamiento en el laboratorio.

Todos los ejemplares reproductores fueron marcados individualmente (Toro 1992) y el acondicionamiento se llevó a cabo en estanques de 120 L de capacidad con aireación continua (con 200 ostras c/u) instalados en una sala con temperatura controlada. En la Tabla 1 se presentan los principales datos estadísticos para la población (N=5.232), grupo seleccionado y control (n=600 y 400 respectivamente). El proceso de acondicionamiento y sus variables ambientales fueron similares a las llevadas a cabo en el estudio de Toro (1992). El período de acondicionamiento fue de siete semanas, similares a las reportadas en la literatura (Chaparro 1990, Toro & Chaparro 1990). Luego de producido el asentamiento, los colectores se identificaron con la procedencia de los juveniles (grupo

parental) y se mantuvieron en crecimiento en un estanque común de 2000 L. Los cambios de agua se realizaron cada 48 h, manteniéndose una temperatura de  $16 \pm 1^\circ\text{C}$  y una alta ración (50 L diarios de microalgas con una concentración promedio de 1,8 millones de cél/L) de microalgas durante 4 meses, período durante el cual se llevaron a cabo dos mediciones bajo lupa estereoscópica (a las 6 y 16 semanas de asentados) de la longitud de la valva en 200 individuos tomados al azar de cada sub-grupo seleccionado (Toro *et al.* 1992). Para evaluar el crecimiento en longitud de la valva entre los grupos seleccionados y control se utilizó el análisis de varianza (ANDEVA) (Sokal & Rohlf 1981), llevado a cabo con el programa computacional estadístico SYSTAT 5.01. No se determinó la mortalidad en esta fase de crecimiento, ya que aún los juveniles están adheridos a sus colectores.

## Resultados

Se obtuvieron correlaciones fenotípicas significativas entre el carácter peso vivo y los caracteres longitud de la valva, ancho de la valva y alto de la valva, con valores de 0,76, 0,77 y 0,82 ( $N=5.232$ ), respectivamente ( $p<0,05$ ), lo cual indica que estos caracteres están asociados, permitiendo construir (si mas adelante se

obtienen correlaciones genéticas significativas y positivas), un índice de selección que permita incrementar los tres caracteres al mismo tiempo.

Se realizaron dos evaluaciones (6 y 16 semanas) de la longitud de la valva en 200 juveniles tomados al azar en cada una de las diferentes líneas de seleccionadas. Se determinó este carácter ya que en esta etapa los juveniles aún permanecen adheridos a los colectores. En la Tabla 2 se presentan los datos de estas evaluaciones, apreciándose diferencias significativas en los promedios en la longitud de la valva entre los juveniles provenientes de diferentes sub-grupos, tanto del grupo seleccionado como control, a las 6 y 16 semanas de edad (análisis de varianza jerárquico, Tabla 3). Al tomar en consideración los sub-grupos en conjunto para cada grupo (seleccionado y control) se demuestra que ya a las 6 y 16 semanas de edad se obtiene una diferencia significativa ( $p<0,05$ ) entre ambos grupos, aun cuando la selección de los reproductores se basó en el carácter peso vivo a los 34 meses de edad (talla comercial). Ello podría ser un indicio, por una parte, de la existencia de una correlación genética positiva entre ambos caracteres y, por otra, de la existencia de una alta correlación positiva entre diferentes estados del ciclo de vida de la ostra.

**Tabla 1**

**Estadísticos básicos para una cohorte de *O. chilensis* a los 34 meses de edad, utilizada como población base en el programa de selección. Grupos Control y Seleccionado, para los caracteres peso vivo, longitud, ancho y alto de la valva**

Basic statistics from a 34 m-old *O. chilensis* cohort, used as a base population in a genetic selection program. Control and Selected (Seleccionado) groups for the traits live weight, shell length, shell wide and shell height

	<b>Población</b>	<b>Control</b>	<b>Seleccionado</b>
N	5,232	400	600
<b>Peso vivo</b>			
Promedio (g)	30,06	30,26	37,68
Desviación estándar	9,53	4,52	6,31
Coefficiente de variación (%)	31,70	4,93	16,76
<b>Longitud de la valva</b>			
Promedio (mm)	50,65	50,39	62,70
Desviación estándar	7,04	3,10	3,55
Coefficiente de variación (%)	12,00	6,15	5,66
<b>Ancho de la valva</b>			
Promedio (mm)	42,14	39,42	44,18
Desviación estándar	7,28	3,20	3,81
Coefficiente de variación (%)	17,27	8,11	8,62
<b>Alto de la valva</b>			
Promedio (mm)	17,49	18,50	24,19
Desviación estándar	4,11	2,10	2,66
Coefficiente de variación	23,49	11,35	10,99

Tabla 2

**Valores promedio ( $\bar{X}$ ) de longitud de la valva (mm) y desviación estándar ( $s$ ) para los juveniles de *O. chilensis* obtenidos en el programa de selección genética a las 6 y 16 semanas de edad para el grupo control y seleccionado. Se presentan los datos para cada sub-grupo (n= 200) y el promedio para el grupo**

Mean values ( $\bar{X}$ ) for shell length (mm) and standard deviation ( $s$ ) for *O. chilensis* juveniles from the control and selected group, obtained in the genetic selection program after 6 and 16 weeks of growth.

Mean data for each replicate (n=200) and group average

GRUPO	6 semanas		16 semanas	
	$\bar{X}$	$s$	$\bar{X}$	$s$
<b>Grupo control</b>	3,02	1,53	8,54	4,02
Sub-grupo 1	3,08	1,45	8,38	4,78
Sub-grupo 2	2,96	1,62	8,71	5,99
<b>Grupo seleccionado</b>	3,66	1,03	10,56	2,94
Sub-grupo 1	3,68	1,33	10,17	3,72
Sub-grupo 2	3,72	1,08	11,08	3,88
Sub-grupo 3	3,59	1,14	10,45	3,96

Tabla 3

**Análisis de varianza: Cuadrados medios (CM) y valores de  $p$ , para el carácter longitud de la valva a las 6 y 16 semanas de edad en juveniles de *O. chilensis*. Efectos: entre subgrupos dentro de cada grupo, entre grupos e interacción, g.l. = grados de libertad**

Analysis of variance: Mean squares (CM) and  $p$  values for shell length of *O. chilensis* juveniles at 6 and 16 weeks of age. Sources: between sub-groups within group, between groups and interaction, g.l.=degrees of freedom

Efecto	g.l.	6 semanas		16 semanas	
		CM	$p$	CM	$p$
Grupo	1	18.779	<0,05	180.324	<0,05
Sub-grupos dentro de grupo	2	2.256	<0,05	22.551	<0,05
Residual	495	0,467		7.619	

En la Tabla 4 se presentan las intensidades de selección calculadas y las respuestas estandarizadas a la selección. Las respuestas estandarizadas fluctuaron entre 0,40 y 0,42 unidades de desviación estándar a partir del grupo control. Las ganancias para incrementar el carácter, expresadas en porcentaje, fluctuaron entre el 19 y el 21% entre las 6 y 16 semanas de edad en relación a los controles (Tabla 4).

## Discusión

Se detectó una respuesta significativa a la selección para la tasa de crecimiento en longitud de la valva a partir de la sexta semana de edad (Tablas 3 y 4). La diferencia en el crecimiento de la longitud de valva entre la línea seleccionada y el control, está indicando que existe una componente genética aditiva significativa, la cual

podría ser utilizada en un programa de selección. Estos resultados concuerdan con lo reportado para esta misma especie por Bustos *et al.* (1991) y Toro (1992), quienes obtuvieron una respuesta estadísticamente significativa a la selección para incrementar el carácter longitud de la valva. Toro & Newkirk (1991) reportan también una respuesta significativa a la selección para disminuir el mismo carácter, utilizando un grupo control y una línea para bajo crecimiento. Las respuestas significativas a la selección se observan ya a las 6 y 16 semanas de edad, aun cuando la selección estuvo basada en el carácter peso vivo a los 34 meses de edad. La respuesta entonces pudo ser medida en un carácter correlacionado (Toro & Newkirk 1989, 1990, Toro 1992); sin embargo, esto estaría indicando la presencia de variación genética aditiva para el carácter seleccionado (peso vivo a los 34 meses de edad).

**Tabla 4**  
**Intensidades de selección y respuestas estandarizadas de selección, para el carácter longitud de la valva (mm) a las 6 y 16 semanas de edad en *O. chilensis***

Selection intensity and standardized response to selection for the trait shell length (mm) at 6 and 16 weeks of age in *O. chilensis*

	Grupo seleccionado	Grupo control	Población	
			$\bar{X}$	s
<b>Intensidad de selección</b>				
Progenitores	62,70	50,39	50,65	7,04
Índice estandarizado	1,75	0,26		
Índice ajustado	1,49	0,00		
<b>Respuesta a la selección</b>				
<b>6 semanas</b>				
Grupos seleccionados	3,66	3,02	3,02	1,53
Índice estandarizado	0,42	0,00		
Porcentaje de ganancia	21,19			
<b>16 semanas</b>				
Grupos seleccionados	10,17	8,54	8,54	4,02
Índice estandarizado	0,40	0,00		
Porcentaje de ganancia	19,08			

A diferencia de otros moluscos bivalvos, la ostra chilena incuba sus larvas hasta que están próximas al asentamiento, es por ello que podría existir un efecto materno como fuente de variación ambiental. Ostras de mayor tamaño (dentro de la cohorte) podrían producir huevos más grandes que resulten con un mayor crecimiento y mejor supervivencia (Chaparro & Paschke 1990). Sin embargo, la fecundidad está correlacionada positivamente con el tamaño de la hembra, lo que podría contrarrestar el efecto del tamaño materno para con los huevos (Walne 1964, 1979). Ryman (1972) reporta que hembras grandes del pez *Lebistes reticulatus* mostraron una mayor fecundidad la cual estaba correlacionada negativamente con la tasa media de crecimiento de la descendencia. Un efecto similar es descrito por Campton & Gall (1988) en el pez *Gambusia affinis*. Sin embargo, el efecto materno en general disminuye al aumentar la edad de la prole (Monteiro & Falconer 1966, Falconer 1981, Kirpichnikov 1981, Campton & Gall 1988) y por lo tanto podría ser importante sólo en los primeros estadios de desarrollo (Arthur 1984). En estudios previos (Toro *et al.* 1992) y en los resultados obtenidos en el presente trabajo las diferencias entre los grupos control y seleccionados se detecta ya a partir de una temprana edad (algunas semanas), lo que sugiere que el efecto materno tendría una mínima importancia.

En la literatura científica no existen muchos trabajos sobre selección artificial y estimación de parámetros

genéticos básicos en la ostra chilena. Uno de los motivos podría ser que sólo hace muy poco se logró el control sobre el ciclo vital de esta especie, a través de la implementación de "hatcheries" (DiSalvo *et al.* 1983, 1984, Chaparro 1990). Por otro lado, dado a que esta especie presenta fertilización interna de sus ovas con un período de incubación que se prolonga por 6 a 9 semanas, impide realizar cruzamientos controlados. La utilización del desove masivo impide el control sobre el número de individuos que contribuye con gametos en cada uno de los grupos, desconociéndose especialmente la contribución de los machos. Este factor es discutido en la literatura por Newkirk (1986), quien reporta un cruzamiento controlado exitoso para *O. edulis*. El diseño de desove masivo se utilizó con el propósito de asegurar la obtención de juveniles de todas las líneas seleccionadas y también debido a limitación de espacio en el laboratorio.

A pesar que cuando se utiliza el desove masivo es difícil estimar cuantos individuos contribuyen con genes para la descendencia que se obtiene, se puede realizar una cierta estimación de la contribución de hembras, a través de la estimación de la cantidad de larvas pedivelígeras con mancha ocular en cada estanque (Toro 1992).

El presente estudio, que forma parte de un programa mucho mas amplio sobre selección artificial para crecimiento en *O. chilensis*, confirma los resultados

obtenidos en la misma especie por Toro *et al.* (1992), validando la presencia de una componente genética aditiva en el carácter longitud de valva a las 6 y 16 semanas de edad, sugiriendo que podría hacerse un efectivo progreso a través de selección para obtener ostras de rápido crecimiento.

## Agradecimientos

El contenido de esta publicación es parte de los resultados considerados en el Proyecto FONDECYT 1010166.

## Literatura citada

- Arthur W. 1984.** Mechanisms of morphological evolution. A combined genetic developmental and ecological approach, 146 pp. John Wiley & Sons, USA.
- Beaumont AR & K Hoare. 2003.** Biotechnology and Genetics in Fisheries and Aquaculture, 158 pp. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Bustos E, Guíñez R, Olavarría E, Paredes A & J Valencia. 1991.** Desarrollo de técnicas de producción de semillas y repoblación de recursos bentónicos. II Investigaciones en la ostra chilena *Tiostrea chilensis* (Philippi, 1845). Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo; Instituto de Fomento Pesquero (Chile) Informe Técnico 23 23 pp.
- Campton DE & GAE Gall. 1988.** Responses to selection for body size and age at sexual maturity in the mosquitofish, *Gambusia affinis*. Aquaculture 68: 221-241.
- Carriker MR & PM Gaffney. 1996.** A catalogue of selected species of living oysters (Ostreacea) of the world. En: Kennedy VS, RIE Newell & AF Eble (eds), The Eastern oyster *Crassostrea virginica*, pp. 1-18. Maryland Sea Grant College, College Park.
- Chanley P & P Dinamani. 1980.** Comparative descriptions of some oyster larvae from New Zealand and Chile, and a description of a new genus of oyster, *Tiostrea*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 14: 103-120.
- Chaparro OR. 1990.** Effect of temperature and feeding on conditioning of *Ostrea chilensis* Philippi, 1845 reproducers. Aquaculture and Fisheries Management 21: 399-405.
- Chaparro OR & KA Paschke. 1990.** Nurse egg feeding and energy balance in embryos of *Crepidula dilatata* (Gastropoda: Calyptraeidae) during intracapsular development. Marine Ecology Progress Series 65: 183-191.
- Disalvo LH, Alarcón E & Martínez E. 1983.** Induced spat production from *Ostrea chilensis* Philippi 1845 in mid-winter. Aquaculture 30: 357-362.
- Disalvo LH, Alarcón E & Martínez E. 1984.** Progress in hatchery production of seeds of *Ostrea chilensis* (Philippi 1845). Proceedings International Symposium. Avances y Perspectivas de la Acuicultura en Chile. Universidad del Norte, Coquimbo, Chile, pp. 269-280.
- Disalvo LH & E Martínez. 1985.** Culture of *Ostrea chilensis* Philippi 1845 in a north central Chilean coastal bay. Biología Pesquera 14: 16-22.
- Falconer DS. 1981.** Introduction to quantitative genetics, 340 pp. Longman Group Limited, USA.
- Gjedrem T. 1983.** Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. Aquaculture 33: 51-72.
- Gjerde B. 1986.** Growth and reproduction in fish and shellfish. Aquaculture 57: 37-55
- Guíñez R & R Galleguillos. 1985.** Clinal variation in morphological distance between genotypes at the carbonic anhydrase locus in the Chilean oyster, *Tiostrea chilensis* (Philippi, 1845). Brazilian Journal of Genetics 3: 609-616.
- Guíñez R. 1988.** Mejoramiento genético en recursos marinos: situación actual y perspectivas. Investigación Pesquera (Chile) 35: 113-121.
- Harry HW. 1985.** Synopsis of the supraespecific classification of living oysters (Bivalvia: Gryphaeidae and Ostreidae). The Veliger 28: 121-158.
- Hershberger WK, Perdue JA & D JH Beattie. 1984.** Genetic selection and systematic breeding in Pacific oyster culture. Aquaculture 39: 237-245.
- Jeffs AG & B Creese. 1996.** Review of the New Zealand oyster literature. Journal of Shellfish Research 15: 305-311.
- Jeffs AG & B Hickman. 1999.** Reproductive activity in a pre-epizootic wild population of the Chilean oyster, *Ostrea chilensis*, from southern New Zealand. Aquaculture 183: 241-254
- Kino S & J Valencia. 1990.** El informe final de las investigaciones de la repoblación y cultivo de la ostra chilena y del erizo en la Isla de Chiloé en la República de Chile. Overseas Fishery Cooperation Foundation, Santiago (Informe Técnico 195), 58 pp.
- Kirpichnicov VS. 1981.** Genetic bases of fish selection, 410 pp. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.

- Komen H, Haffray P, Kaushick S & M New. 2002.** Defining breeding goals for future sustainable aquaculture. *World Aquaculture* 33: 11-16
- Lande R. 1982.** A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63: 607-615.
- Lepez MI. 1983.** El cultivo de *Ostrea chilensis* en la zona central y sur de Chile. *Memorias Asociación Latinoamericana de Acuicultura* 5: 117-127.
- Moav R. 1976.** Genetic improvement in aquaculture industry. En: Pillay TVR & Wn A Dill (eds), *Advances in aquaculture* 10: 610-622. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey, England.
- Monteiro LS & DS Falconer. 1966.** Compensatory growth and sexual maturity in mice. *Animal Production* 8: 179-192.
- Newkirk GE. 1980.** Review of the genetics and the potential for selective breeding of commercially important bivalves. *Aquaculture* 19: 209-228.
- Newkirk GF. 1983.** Applied breeding of commercially important molluscs: a summary and discussion. *Aquaculture* 33: 415-422.
- Newkirk GF. 1986.** Controlled mating of the European oyster, *Ostrea edulis*. *Aquaculture* 57: 111-116.
- Ryman N. 1972.** An attempt to estimate magnitude of additive genetic variation of body size in the guppy-fish, *Lebistes reticulatus*. *Hereditas* 71: 237-244.
- Sokal RR & FJ Rohlf. 1981.** *Biometry*, 859 pp. W.H. Freeman & Company, New York, USA.
- Toro JE. 1992.** Respuesta a la selección y estima de heredabilidad realizada para el carácter longitud de la valva en la ostra chilena *Ostrea chilensis* Philippi 1845. *Revista de Biología Marina* 26: 267-280.
- Toro JE. 1995.** A bibliography of the literature on the Chilean oyster *Ostrea chilensis* (Philippi, 1845). *Journal of Shellfish Research* 14: 93-96.
- Toro JE & OR Chaparro. 1990.** Conocimiento biológico de *Ostrea chilensis* Philippi 1845. En: Hernández A (ed), *Cultivo de Moluscos en América Latina*, pp 231-264. CIID- Canadá. Bogotá, Colombia.
- Toro JE & GF Newkirk. 1989.** Phenotypic analysis in the Chilean oyster, *Ostrea chilensis* Philippi 1845: relationship between juvenile and adult growth rates. *Aquaculture and Fisheries Management* 21: 285-291.
- Toro JE & GF Newkirk. 1990.** Divergent selection for growth rate in the European oyster (*Ostrea edulis* L.): Response to selection and estimates of genetic parameters. *Marine Ecology Progress Series* 62: 219-228.
- Toro JE & GF Newkirk. 1991.** Response to artificial selection and realized heritability estimate for shell height in the Chilean oyster *Ostrea chilensis*. *Aquatic Living Resources* 4: 101-108.
- Toro JE & CS Varela. 1988.** Growth and mortality of oysters, *Ostrea chilensis* Ph., grown en trays and in the conventional 'cultch' system in the Quempillen River estuary. *Aquaculture and Fisheries Management* 19:101-104.
- Walne PR. 1964.** Observations on the fertility of the oyster (*Ostrea edulis*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 44: 293-310.
- Walne PR. 1979.** *Culture of bivalve molluscs. 50 Year's experience at Conwy*, 189 pp. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey, England.
- Winter JE, Toro JE, Navarro JM, Valenzuela GS & OR Chaparro. 1984.** Recent developments, status and prospects of molluscan aquaculture on the Pacific coast of South America. *Aquaculture* 39: 95-134.