

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE PRODUCCIÓN AGRÍCOLA Y ANIMAL
MAESTRÍA EN CIENCIAS AGROPECUARIAS

“EVALUACIÓN DEL USO DE INFORMACIÓN GENÓMICA PARA LA SELECCIÓN DE
PESO CORPORAL A LA COSECHA EN CAMARÓN BLANCO DEL PACÍFICO
(*Litopenaeus vannamei*) EN ESTANQUERÍA COMERCIAL”

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS

PRESENTE

EDUARDO SEBASTIAN ALVAREZ CASTILLO

COMITÉ TUTORAL

DIRECTORA

ALEJANDRA CABALERO ZAMORA

CODIRECTOR

GABRIEL RICARDO CAMPOS MONTES

ASESOR

BALTASAR FERNANDES GARCIA NETO

DEDICATORIA

A Dios, el creador de todo, por estar conmigo y darme la capacidad para aprender, reconociendo que de Él viene la inteligencia y la sabiduría. Por todo lo que hizo y hará...

A mi madre, por su apoyo moral y emocional, por su manera firme de impulsarme cuando fue necesario y por enseñarme que la resiliencia también se hereda.

A Alejandra Caballero Zamora, directora, maestra y amiga, por creer en mí, por escucharme, y por su paciencia y sabiduría al enseñar.

A Gabriel Campos Montes, por su dirección y amistad, por enseñarme que el esfuerzo y la dedicación constante son esenciales en la vida.

A Baltasar Fernandes Garcia Neto, por estar presente pese a la distancia, por su tiempo al enseñarme y porque, sin mapa ni genoma, siempre supo guiarme.

A la memoria del Dr. Héctor Castillo Juárez, cuya enseñanza sigue viva en cada mente y corazón que formó. Por sus clases de bioestadística, en las que sembró en mí la curiosidad por la genética.

AGRADECIMIENTOS

A la empresa genética Marsel, así como a los ingenieros Juan Carlos Quintana Casares y Cesario Cabrera Villela, por proporcionar los organismos, los recursos económicos y el espacio de trabajo necesarios para la realización de este estudio. De igual manera, a los trabajadores de la empresa, por su valiosa colaboración en la toma de muestras y en las labores operativas requeridas. Su apoyo y confianza fueron fundamentales para llevar a cabo cada etapa de la investigación hasta su conclusión.

A la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco, mi casa de estudios, por brindarme la formación académica y el espacio para desarrollar este trabajo.

A Thania Medrano Mendoza, por su ayuda para comprender procesos, por su mano amiga y su calidez que hicieron más sencillo este camino.

Al equipo de trabajo que, de una u otra forma, aportaron a esta trayectoria, y a quienes formaron parte de mi entorno: gracias por brindarme ese efecto común de familia que, más allá de la genética, se refleja en el ambiente compartido de apoyo, aprendizaje y amistad que hizo posible mi crecimiento.

Al jurado de mi examen de grado, integrado por el Dr. Reyes López Ordaz, la Dra. Marina Durán Aguilar y la Dra. Sandra Giovanna Núñez Soto, por el tiempo dedicado a la revisión y evaluación de este trabajo, así como por sus valiosas observaciones.

A la Secretaría de Ciencia, Tecnología e Innovación (SECHITI, antes CONAHCYT), por el apoyo otorgado mediante la beca de posgrado (CVU 1306147) que hizo posible culminar este proyecto.

INDICE

INTRODUCCIÓN	4
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	5
HIPÓTESIS.....	5
OBJETIVOS	5
<i>Objetivo General</i>	<i>5</i>
<i>Objetivos Específicos</i>	<i>5</i>
REVISIÓN DE LITERATURA	6
<i>Camarón blanco del Pacífico (L. vannamei).....</i>	<i>6</i>
<i>Camaronicultura en México</i>	<i>6</i>
<i>Peso corporal a la cosecha en L. vannamei</i>	<i>7</i>
<i>Programas de mejoramiento genético en L. vannamei</i>	<i>7</i>
<i>Estimación de parámetros genéticos con el Modelo Animal</i>	<i>9</i>
<i>Estudio de asociación del genoma completo (GWAS).....</i>	<i>12</i>
MATERIALES Y MÉTODOS	13
<i>Origen de la información</i>	<i>13</i>
<i>Control de calidad de los genotipos</i>	<i>14</i>
<i>Asignación de sexo genómico y reconstrucción de paternidades.</i>	<i>15</i>
<i>Estimación de parámetros genéticos.....</i>	<i>15</i>
<i>Estudio de asociación del genoma completo (GWAS).....</i>	<i>16</i>
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	18
<i>Estadística descriptiva.....</i>	<i>18</i>
<i>Control de calidad de la información genómica.</i>	<i>18</i>
<i>Estimación de parámetros genéticos.....</i>	<i>19</i>
<i>Estudio de asociación del genoma completo (GWAS).....</i>	<i>21</i>
CONCLUSIONES.....	24
REFERENCIAS.....	25

INTRODUCCIÓN

La acuicultura es un sector que ha mostrado un incremento constante y un desarrollo más rápido que otros sectores destinados a la producción de alimentos; se espera que para el año 2032 continúe creciendo y contribuya a garantizar la seguridad alimentaria (FAO, 2024). Una de las especies más cultivadas a nivel mundial es el camarón blanco del Pacífico (*Litopenaeus vannamei*), debido a su alta tasa de crecimiento, tolerancia a salinidades, soporte a altas densidades de siembra, buena adaptación al manejo y aceptación por parte del consumidor (FAO, 2022; Reis et al., 2023).

En México la producción de camarón ha desempeñado un papel importante en el desarrollo socioeconómico de las zonas costeras que se dedican a ella, debido a la generación de empleos directos e indirectos, demostrando ser una actividad de gran relevancia (FAO, 2022; Rivas & Silva, 2023), llegando en 2023 a una producción de 192 mil toneladas y generando ingresos aproximados de 19 mil 800 millones de pesos (Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural, 2024).

El objetivo de la camaronicultura es la obtención de biomasa con alto valor comercial, la cual está determinada por el peso corporal y la cantidad de organismos cosechados (FAO, 2022; Said et al., 2024). Para alcanzar este objetivo, se han implementado programas de mejoramiento genético (PMG), los cuales evalúan e identifican individuos que sean genéticamente superiores y diseñan los apareamientos que favorezcan la media de las características de interés en la siguiente generación, aprovechando la variabilidad genética existente sin incrementar la consanguinidad en la población (Gjedrem & Rye, 2018; Song et al., 2023). En los PMG de este sector se ha abierto la posibilidad de utilizar información genómica a partir del uso de paneles de polimorfismo de nucleótido simple (SNP, por sus siglas en inglés) ofreciendo la posibilidad de obtener estimaciones más precisas, evaluar edades más tempranas, aprovechar la variación dentro de familia y localizar regiones genómicas asociadas a la característica de interés (Silva, 2020; Rasal et al., 2024).

Dado lo anterior, el presente estudio tuvo como objetivo evaluar el uso de información genómica para la selección de peso corporal a la cosecha del camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*) en estanques comerciales.

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿El uso de información genómica permitirá obtener una mayor precisión en la evaluación genética y por lo tanto una mayor respuesta a la selección para el peso corporal a la cosecha del camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*) en estanques comerciales?

HIPÓTESIS

El uso de la información genómica genera un incremento en la precisión de parámetros genéticos y existen regiones del genoma asociadas con el peso corporal a la cosecha del camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*) a partir de información proveniente de estanques comerciales.

OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar el uso de información genómica para la selección de peso corporal a la cosecha del camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*) en estanques comerciales.

Objetivos Específicos

1. Estimar parámetros genéticos para el peso corporal a la cosecha del camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*) a partir de información genealógica y genómica.
2. Realizar un estudio de asociación del genoma completo para localizar regiones genómicas asociadas con el peso corporal a la cosecha en el camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*).

REVISIÓN DE LITERATURA

Camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*)

El camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*) es un crustáceo decápodo perteneciente a la familia Penaeidae, el cual es nativo de la costa oriental del océano Pacífico, desde Sonora en México, hacia el centro y Sudamérica hasta Tumbes en Perú (FAO, 2024). Se encuentran en hábitats marinos tropicales con aguas con temperatura media anual de 20°C, en un intervalo óptimo de 24 – 30°C (Cota-Durán et al., 2021). Durante su desarrollo, el camarón llega a la madurez sexual entre los seis y siete meses de edad, cuando han alcanzado alrededor de 20 g en el caso de machos y 28 g en las hembras. Las reproductoras comerciales alcanzan un peso de 30 g a 45 g de peso corporal y son capaces de liberar entre 100,000 a 250,000 huevos, además se ha observado que, bajo condiciones de cultivo comerciales, los camarones pueden lograr ganancias de peso de hasta 2 g por semana (Cobo et al., 2018). Tiene una alta tasa de crecimiento, tolerancia a salinidades, soporte a altas densidades de siembra y buena adaptación al manejo (FAO, 2022).

Camaronicultura en México

México es el 7º productor de camarón a nivel mundial, con una producción anual que supera las 180 mil toneladas, siendo los estados de Sonora, Sinaloa y Nayarit los mayores productores (Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, 2023). Este sector ha generado empleos directos e indirectos, beneficiado a la estabilidad social debido a que este sector ofrece salarios competitivos y contribuye significativamente a las exportaciones agroalimentarias del país (González-Peinado et al., 2021; Maldonado-Hernández et al., 2023; López-Meza et al., 2024).

En el territorio nacional se cultivan diferentes especies como el camarón azul (*L. stylirostris*), camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*) y el camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*), siendo este último el más importante al representar casi el 75 % de la producción en México (Chong-Carrillo et al., 2024). Esto se debe a que *L. vannamei* cuenta con características favorables las cuales son de gran interés para la camaronicultura como es la facilidad de manejo y la tolerancia a altas salinidades, así como a altas densidades de siembra (FAO, 2022)

Los sistemas de producción en camaronicultura comprenden procesos como crianza, engorda y cosecha, y se clasifican en extensivos, semi-intensivos e intensivos, según el nivel de tecnificación, densidad de siembra y control ambiental. En México, generalmente se utilizan sistemas semintensivo, en uno o dos ciclos por año, clasificados como ciclos cortos (100 días, con pesos de 16 g) o ciclos largos (180 días, con pesos de 22 g) (Peña-Navarro y Chacón-Guzmán, 2019; FAO, 2022; Maldonado-Hernández et al., 2023).

Peso corporal a la cosecha en *L. vannamei*

En México la producción de *L. vannamei* generó un ingreso aproximado de 19 mil 800 millones de pesos durante 2023 (SAGARPA, 2024), aportando al desarrollo socioeconómico de las zonas costeras y mostrando relevancia para la economía nacional (FAO, 2022; Rivas & Silva, 2023). El valor económico de *L. vannamei* está determinado por la supervivencia y el peso corporal a la cosecha, esta última característica define la talla comercial y, en consecuencia, el precio que el producto puede obtener en el mercado (Hossain et al., 2024). El peso corporal a la cosecha es una característica multifactorial influenciado por la acción de múltiples genes y la interacción con factores ambientales como la densidad de siembra, la alimentación o la calidad del agua (Houston et al., 2022; Said *et al.*, 2022). Cabe señalar que se ha observado un marcado dimorfismo sexual para el peso corporal a la cosecha en donde las hembras suelen alcanzar mayores pesos en comparación con los machos al momento de la madurez sexual (Cobo et al., 2018).

Programas de mejoramiento genético en *L. vannamei*

Con la finalidad de potenciar la producción y la rentabilidad de los sistemas de producción, se han implementado programas de mejoramiento genético (PMG) (Castillo-Juárez et al., 2015; Ren et al., 2024), los cuales son una herramienta utilizada en los sistemas de producción para mejorar características de interés en una población, mediante la aplicación de principios biológicos, matemáticos y económicos (Gjedrem & Rye, 2018; Kause et al., 2022).

Estos programas tienen la finalidad de aprovechar de manera óptima la variabilidad genética existente en la población, a partir de la evaluación de candidatos a reproductor y el diseño de apareamientos que permitan obtener el mayor avance genético con la menor pérdida de variabilidad genética, que mejore la rentabilidad del sistema de producción. En especies como tilapias, carpas, salmones y camarones estos programas han permitido el mejoramiento de características relacionadas con la resistencia a enfermedades, la calidad de la carne, la tolerancia a factores ambientales y el crecimiento (Oldenbroek & van der Waaij, 2015; Gjedrem & Rye, 2018; Yáñez et al., 2022; Sankaran & Mandal, 2024).

El objetivo de selección en los PMG se define como la combinación de variables productivas que definen el éxito del sistema de producción. Estas variables son conocidas como criterios de selección, los cuales estarán relacionadas directa e indirectamente con el objetivo del PMG, y son utilizados para evaluar el desempeño de los individuos dentro de la población, facilitando así la identificación y selección de los mejores candidatos a reproductores. Para que un criterio sea funcional dentro de un PMG, debe cumplir con ciertos requisitos: ser medible en los candidatos y/o sus parientes, ser heredable, estar correlacionado genéticamente con el objetivo de selección y ser económicamente viable en su evaluación (Harris, 1970; Falconer & Mackay, 1996; Bodin, 2008). En un sistema de producción dedicado al cultivo de camarón, el objetivo principal es obtener biomasa de alto valor comercial, determinada por el número de organismos cosechados y su peso promedio, ya que este último influye directamente en su valor de mercado, a mayor peso, mejores precios (Nguyen et al., 2020).

Para mejorar la eficiencia de los PMG, es importante estimar parámetros genéticos como la heredabilidad (h^2) y predecir los valores genéticos con la mayor precisión posible. De manera convencional se utiliza el Modelo Animal, metodología que considera además de la información fenotípica, todas las relaciones de parentesco a partir de información pedigrí y/o genómica, esta última a partir de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP, por sus siglas en inglés Single Nucleotide Polymorphisms). Lo anterior con la finalidad de mejorar la precisión en la estimación de parámetros genéticos y para ampliar el conocimiento de la determinación genética de las características de interés a partir de la identificación de

regiones genómicas asociadas mediante estudios del genoma (Legarra et al 2009; Stock et al., 2020).

Estimación de parámetros genéticos con el Modelo Animal

Para estimar parámetros genéticos como la h^2 existe una metodología que utiliza un modelo estadístico denominado “Modelo Animal”. Este modelo permite estimar el mérito genético (valor genético aditivo) de los individuos al integrar simultáneamente información fenotípica, de pedigrí y/o genómica, lo que permite descomponer la varianza genética y estimar el valor genético de los organismos, ajustando los factores ambientales que influyen sobre la característica de interés. Se trata de un modelo de regresiones lineales en las que los determinantes explicativos son una combinación de efectos fijos y aleatorios (Falconer & Mackay, 1996; Kruuk et al., 2008).

El Modelo Animal puede expresarse en su forma matricial como:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

donde $\mathbf{y}$ es el vector de observaciones fenotípicas, $\mathbf{b}$ representa los efectos fijos, $\mathbf{u}$ los valores genéticos aditivos, con $\mathbf{u} \sim N(0, \mathbf{A}\sigma_a^2)$, donde $\mathbf{A}$ representa la matriz de relaciones genéticas construida a partir de información genealógica (pedigrí); mientras que $\mathbf{X}$, $\mathbf{Z}$ son matrices de incidencia que relacionan los efectos fijos, efectos genéticos aditivos aleatorios y $\mathbf{e}$ corresponde al error residual aleatorio, con $\mathbf{e} \sim N(0, I\sigma_e^2)$, donde σ_e^2 es la varianza residual. El Modelo Animal tradicional (P-BLUP) la cual incorpora una matriz correspondiente en el componente de varianza genética de los valores genéticos aditivos, en el caso de usar información genealógica, la matriz $\mathbf{A}$ se basa en registros de pedigrí y asume una proporción esperada de genes compartidos (Henderson, 1975). En cambio, al incorporar información genómica se utiliza una matriz de similitud genómica entre pares de animales calculada a partir de datos de marcadores SNP (Matriz $\mathbf{G}$), representa la similitud genómica entre pares de individuos estimando las relaciones efectivas al cuantificar la proporción real de alelos compartidos entre individuos, basándose en la identidad por estado (G-BLUP) (VanRaden,

2008). La ventaja de **G** es que captura de manera más precisa la variación genética aditiva, incluso entre individuos sin genealogía registrada.

Para el Modelo Animal GBLUP puede expresarse en su forma matricial como:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{g} + \mathbf{e}$$

Donde **y** es el vector de observaciones fenotípicas, **b** es el vector de efectos fijos, **g** es el vector de valores genéticos aditivos genómicos, con $\mathbf{g} \sim N(0, G \sigma_g^2)$ y $\mathbf{e} \sim N(0, I \sigma_e^2)$ es el vector de errores residuales, siendo σ_e^2 la varianza residual. **X**, **Z** son matrices de incidencia que relacionan las observaciones con los efectos fijos y genéticos, respectivamente. La matriz de relaciones genómicas aditivas **G** se incorpora a través de la varianza de **g**: $\text{Var}(\mathbf{g}) = G \sigma_g^2$. Sea **M** la matriz de genotipos centrados de dimensión $n_g \times m$, donde n_g es el número de individuos genotipados y m el número de SNP (cada SNP codificado 0/1/2 y restado $2p_j$, donde p_j es la frecuencia del alelo de referencia). Una forma común de construir **G** es:

$$G = \frac{M M^T}{2 \sum_j p_j (1 - p_j)}$$

G es simétrica de dimensión $n_g \times n_g$, con n_g que representa las relaciones genómicas aditivas entre los individuos genotipados; σ_g^2 es la varianza genética aditiva genómica y σ_e^2 la varianza residual.

Cuando se dispone de información genealógica y genómica, se puede incorporar la matriz **H**, la cual combina la información contenida en la matriz **A** (relaciones esperadas por pedigrí) y en la matriz **G** (relaciones genómicas observadas) en una única matriz de relaciones genéticas. Este enfoque se conoce como *single-step GBLUP* (ssGBLUP), este modelo permite incluir en el análisis tanto animales genotipados como no genotipados dentro de un mismo modelo. De esta manera la matriz **H** mejora la precisión en la predicción de los valores genéticos al aprovechar de manera simultánea ambas fuentes de información ajustando sesgos (Song et al., 2023).

La heredabilidad es un parámetro genético que permite estimar en qué proporción las diferencias de un rasgo dentro de la población pueden ser atribuidas a variaciones genéticas aditivas (Bley et al., 2024). Este parámetro se expresa en una escala de 0 a 1; valores cercanos a 0 indican que las diferencias en la característica se deben principalmente a factores ambientales, mientras que valores próximos a 1 sugieren una predominancia de factores genéticos en la variación observada y se representa como (Falconer & Mackay, 1996):

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2}$$

Donde h^2 representa la heredabilidad en sentido estricto; σ_a^2 corresponde a la varianza genética aditiva, que refleja la proporción de la variación atribuible a genes transmisibles a la descendencia, y σ_p^2 es la varianza fenotípica total, la cual incluye los componentes genéticos y ambientales de la característica.

La estimación de h^2 permite predecir la capacidad de un individuo para transmitir características específicas a su descendencia, para después ordenar a los animales que presenten valores favorables para seleccionarlos como reproductores y generar un cambio en la media de la siguiente generación (respuesta a la selección) (Knibb et al., 2020), de tal forma que su conocimiento orienta sobre la velocidad del avance genético de los procesos de selección dentro de un PMG (Fisher, 1918; Wright, 1921; Thompson, 2019).

En acuicultura, los valores de h^2 reportados para peso corporal en *L. vannamei* suelen encontrarse en un rango de 0.20 a 0.36 (Castillo-Juárez et al., 2015; Campos-Montes et al., 2023; Rivero-Martínez et al., 2021), mientras que en otras especies acuícolas de interés productivo, como tilapias, carpas, salmones y cangrejos, se han estimado h^2 que varían entre 0.26 y 0.56 (Wang et al., 2017; Nguyen et al., 2020; Song et al., 2022; Sui et al., 2024; Chen et al., 2025; Massault et al., 2025). En cuanto a la estimación de h^2 para peso corporal en camarón blanco del Pacífico, diversos estudios han estimado heredabilidades a partir de información genealógica con un intervalo de 0.25 a 0.81, y al utilizar información genómica los valores varían de 0.20 a 0.63 (Sui et al., 2016; Rivero-Martínez et al., 2021; Shin et al.,

2023; Sui et al., 2024; Wang et al., 2024). A pesar de que los rangos pueden ser similares, los estudios que incorporaron información genómica mostraron una mayor precisión en la predicción de los valores genéticos en comparación con los análisis basados únicamente en pedigrí, lo cual se traduce en estimaciones con menos sesgo (Yáñez et al., 2022; Ampofo et al., 2023; Sui et al., 2024; Liu et al., 2025). Es importante considerar que la estimación de la heredabilidad para el peso corporal en *L. vannamei* puede verse influenciada por efectos genéticos no aditivos y de ambiente común, el cual representa la proporción de la variación por lo que es importante incluir este efecto en los modelos de evaluación genética, ya que permite estimar de manera más precisa la varianza genética aditiva de aquella asociada a efectos familiares compartidos, evitando así la sobrestimación de la heredabilidad y de los valores genéticos aditivos (Castillo-Juárez et al., 2007).

Estudio de asociación del genoma completo (GWAS).

El estudio de asociación del genoma completo (GWAS) es una herramienta que permite identificar marcadores genéticos de tipo SNPs significativos para la localización de regiones en el genoma relacionadas a la característica de interés mediante un procedimiento estadístico que determina la asociación de un SNP con la variación fenotípica en la población, midiendo la asociación entre regiones del genoma, definidas por un SNP, y el fenotipo. Permite analizar el genoma cubierto por SNPs de los organismos e identificar dichas variantes, al explorar grandes cantidades de datos genómicos con el fin de encontrar marcadores genéticos que expliquen un porcentaje significativo la variación fenotípica (Polonnikov et al., 2021; Nguyen et al., 2022; Khatei et al., 2022; Yáñez et al., 2022; Wenne et al., 2023; Song et al., 2023; Thompson, 2023; Cohn, Scherer, & Hamosh, 2023). En GWAS basados en evaluación genética se emplean modelos BLUP/GBLUP de la familia BLUPF90, que integran las matrices A, G o H. En estos estudios, los efectos aditivos se estiman por REML/BLUP y, con POSTGSF90, se expresan como efectos por SNP o como proporción de varianza genética aditiva explicada por regiones del genoma definidas mediante ventanas consecutivas no solapadas (por número fijo de SNP o por tamaño físico; p. ej., 2 Mb), lo que permite resumir la señal a nivel regional y localizar segmentos con mayor contribución a la variación aditiva (Miszta et al., 2014; Lourenco et al., 2020). Dentro de cada ventana con mayor significancia es posible localizar marcadores significativos y a partir de la Herramienta Básica de

Búsqueda de Alineamiento Local (BLAST, por sus siglas en inglés), identificar regiones de similitud entre secuencias para inferir relaciones tanto funcionales, como evolutivas entre secuencias, así como identificar miembros de familias de genes (Altschul et al., 1990; National Center for Biotechnology Information [NCBI], 2025).

En las especies acuícolas de interés productivo se han realizado análisis de GWAS características relacionados a la resistencia a enfermedades, la maduración sexual, el crecimiento, la textura del filete y el contenido de grasa (Sodeland et al., 2013; Liu et al., 2015; Gutierrez et al., 2015; Gonzalez-Pena et al., 2016; Li et al., 2018; Zhou et al., 2017; Rochus et al., 2018; Tan et al., 2018). Mientras que, para camarón blanco del Pacífico, se han realizado estudios para características asociados a resistencia a enfermedades, tasa de crecimiento, tolerancia a cambios ambientales y determinación del sexo (Yáñez et al., 2022; Song et al., 2024; Marín-Nahuelpi et al., 2024; Huang et al., 2024). A partir de GWAS han identificado variantes genéticas asociadas al crecimiento: marcadores en genes como *LvSRC* explican hasta el 13 % de la varianza, y análisis integrados de QTL han revelado genes como *STEAP4* con papel significativo en el crecimiento en *L. vannamei* (Yu et al., 2019).

MATERIALES Y MÉTODOS

Origen de la información

La información se obtuvo a partir de una población de camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*), proveniente del núcleo genético de la empresa Genética MarSel S.A. de C.V. Se contó con la información del ciclo de producción 2023 donde se formaron 176 familias a partir de inseminación artificial con una relación macho:hembra de 1:2, con un coeficiente de consanguinidad esperada menor al 6.25 %. Para mantener la identidad familiar, cada familia se sembró por separado. Durante el desarrollo larvario se alimentaron según los requerimientos de cada etapa de crecimiento. La temperatura del agua se mantuvo a 30 °C, la salinidad a 35 gL⁻¹, con una aireación constante y recambios de agua diaria con una tasa del 4 % al 5 %.

A los 28 días post-eclosión, se sembraron todas las familias con un aproximado de 1,500 organismos / familia, contabilizados a partir del sistema XpertCount2 ®, en un estanque comercial ubicado en Bahía de Kino, Sonora. El estanque se mantuvo con una columna de agua de 1.4 m, con una temperatura promedio de 32 °C, una salinidad de 33 ppm, y una tasa de intercambio de agua del 5 al 20 %, dependiendo de la calidad del agua. Los camarones fueron alimentados con pellet comercial el cual contenía entre 35 % y el 40 % de proteína, dependiendo de la etapa de crecimiento; la dieta diaria consistió en el 3 % de la biomasa del estanque. La supervivencia del estanque y el peso a los 152 días post-eclosión fue de 25.3% promedio y de 31.8 g, respectivamente. Después, se tomó una muestra de 8,000 organismos y se trasladó vía terrestre a las instalaciones de Maricultura del Pacifico en Los Pozos, Sinaloa y se establecieron en una sala de maduración para tener un proceso de cuarentena. Una vez concluida la cuarentena, un total de 6,248 organismos fueron identificados a través de anillos oculares y se obtuvo el peso corporal a los 180 días (P180D) y veinte días después, se les tomó un pleópodo como muestra de tejido para su genotipado. La muestra de tejido se colocó en microtubos de 2 ml con tapa de rosca, con etanol al 96 % durante 72 horas. Posteriormente se retiró el etanol para su envío junto con las muestras de los progenitores (n = 264) al Center of Aquaculture Technologies (CAT) ubicado en San Diego, California, Estados Unidos, para su genotipificación con el microarreglo AquaArray HD (50 K) vannamei® desarrollado por Neogen® (Nebraska, EE. UU.), el cual contiene un total de 50,811 SNP). Las coordenadas de los marcadores del CAT Shrimp 50K se asignaron con base en la última ensamblaje disponible del genoma de *L. vannamei* (GCA_042767895.1; ASM4276789v1) (NCBI Assembly, 2025)

Control de calidad de los genotipos

Para la estimación de parámetros genéticos y el estudio de asociación del genoma completo se contó con la información genómica de 5,850 organismos y se filtraron los genotipos por tasa de llamado para SNP (<90%), frecuencia del alelo menor (<0.05), por pérdida del equilibrio de Hardy Weinberg ($P < 1 \times 10^{-6}$) y tasa de llamado de genotipo (<90%). Posteriormente se eliminaron los marcadores que no tenían una posición asignada y que no fueron asignados a algunos de los grupos de ligamiento (GL) asociados a los 44 cromosomas de la especie mediante el programa de Plink 1.9 (Purcell et al., 2007)

Asignación de sexo genómico y reconstrucción de paternidades.

La asignación de sexo se realizó en función del marcador *Yu_C19299G_A* que cuenta con una precisión de asignación de sexo del 99%. Los genotipos C/C y C/G correspondieron a machos y G/G a hembras (Yu et al., 2017). Para la asignación de paternidades se utilizó la información de los individuos candidatos y los 244 reproductores con la función *apparent* en el entorno de R, a partir de los marcadores disponibles después del control de calidad con una precisión de $\alpha = 0.01$, previamente se redujo la matriz genómica por el método de poda de SNPs por desequilibrio de ligamiento a 1005 SNPs. Para la asignación de ambos progenitores de cada organismo se utilizaron en promedio 245 SNPs (Melo & Hale, 2019).

Estimación de parámetros genéticos

Para la estimación de los componentes de varianza y la h^2 se analizó el efecto de la consanguinidad, sexo y edad sobre el peso a partir de modelos lineales a través del programa de JMP, resultando significativos el sexo y la edad a la cosecha. La estimación de los componentes de varianza se realizó a partir de un Modelo Animal univariado a través del software BLUPF90, con dos enfoques: El primero utilizó una matriz de relaciones de parentesco (Matriz A) basada en información genealógica con 21 generaciones de profundidad (P-BLUP) y el segundo utilizó una matriz genómica (Matriz G) que contempló únicamente individuos genotipados (G-BLUP). Ambos enfoques consideraron el sexo y la edad a la cosecha como efectos fijos, y como efectos aleatorios se incluyeron el efecto aditivo del animal y el efecto común de familia.

El Modelo Animal considerado fue:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Wf} + \mathbf{e}$$

Donde $\mathbf{y}$ es el vector del fenotipo (P180D), $\mathbf{b}$ es un vector de efectos fijos (sexo y edad), $\mathbf{u}$ es un vector desconocido de efectos genéticos aditivos, donde $u \sim N(0, A \sigma_a^2)$ para el modelo P-BLUP, donde A representa la matriz de relaciones genéticas construida a partir de información genealógica (pedigrí) y $u \sim N(0, G \sigma_a^2)$, para el modelo G-BLUP y $\mathbf{G}$ es la

matriz de relaciones genéticas, construida a partir de información genómica (VanRaden, 2008), $\mathbf{f}$ es un efecto aleatorio común de familia que incluye, donde $\mathbf{f} \sim N(0, \sigma_f^2 \mathbf{I})$, mientras que $\mathbf{X}$, $\mathbf{Z}$ y $\mathbf{W}$ son matrices de incidencia que relacionan los efectos fijos, efectos genéticos y efectos común de familia e $\mathbf{I}$ es una matriz identidad de orden apropiado y $\mathbf{e}$ es el error residual aleatorio, con $\mathbf{e} \sim N(0, \sigma_e^2 \mathbf{I})$, donde σ_e^2 es la varianza residual.

La varianza fenotípica se obtuvo a partir de la suma de los componentes de varianza estimados.

La h^2 y la proporción del f^2 se estimaron como la proporción entre la varianza correspondiente y la varianza fenotípica total. La significancia de los parámetros se determinó considerando como significativos aquellos intervalos de confianza al 95 % que no incluyeron el valor cero.

Estudio de asociación del genoma completo (GWAS)

El control de calidad fue el mismo que para la estimación de parámetros genéticos. El GWAS se realizó a través de un método basado en el mejor predictor lineal insesgado (BLUP) el cual utiliza un modelo lineal mixto a través del mejor predictor lineal insesgado genómico (GBLUP). El modelo estadístico considerado fue:

$$y = 1\mu + Xb + Zg + Wf + e$$

Donde $\mathbf{y}$ es el vector del fenotipo (P180D); $\mathbf{1}$ es un vector de unos, μ es la media general de la población de la variable de interés; $\mathbf{b}$ es un vector de efectos fijos (sexo y edad), $\mathbf{u}$ es el vector de efectos genéticos aditivos directos con $\mathbf{g} \sim N(0, \mathbf{G} \sigma_g^2)$, donde $\mathbf{G}$ es la matriz de relaciones genómicas ($\mathbf{G}$), σ_g^2 es la varianza genética aditiva, $\mathbf{f}$ es el vector de efectos aleatorios (efecto común de familia) que sigue una distribución normal $\mathbf{f} \sim N(0, \mathbf{I} \sigma_f^2)$, donde σ_f^2 es la varianza del efecto común de familia e $\mathbf{I}$ es una matriz de identidad. $\mathbf{X}$, $\mathbf{Z}$ y $\mathbf{W}$ son matrices de incidencia que relacionan los efectos fijos, los efectos genéticos y el efecto común de familia, respectivamente. Finalmente, $\mathbf{e}$ es el error residual aleatorio con una distribución $\sim N(0, \sigma_e^2 \mathbf{I})$, donde σ_e^2 es la varianza residual.

El P180D se analizará como característica lineal utilizando AIREMLF90 y BLUPF90 (Misztal *et al.*, 2016). Para GBLUP, las soluciones para los efectos de los SNPs ($\hat{u}$) se obtuvieron de acuerdo con VanRaden *et al.*, (2012), Strandén & Garrick (2009), como:

$$\hat{u} = DZ'[ZDZ']^{-1}\hat{a}_g$$

donde D es la matriz diagonal con factores de ponderación para los SNPs ($D = 1$), Z es una matriz que relaciona los genotipos en cada locus, y $\hat{a}_g$ es el vector de valores genéticos predichos para los animales genotipados.

Para identificar regiones del genoma asociadas con la variación de la característica de interés, se utilizó el modelo GBLUP implementado en la familia BLUPf90, empleando un análisis por ventanas genómicas consecutivas no solapadas. El genoma se dividió en ventanas de 2 megabases (Mb); para cada ventana, se estimó la proporción de la varianza genética aditiva explicada por los SNPs contenidos en cada ventana mediante POSTGSF90 (Misztal *et al.*, 2014; Fraslin *et al.*, 2022). La representación gráfica de los resultados se realizó mediante un gráfico tipo Manhattan con el paquete *qqman* (Turner, 2014) en R (R Core Team, 2013).

Aquellas ventanas deslizantes con proporción de varianza explicada mayor a 1% fueron consideradas como regiones candidatas para la búsqueda de genes putativos. Para cada ventana significativa (tamaño de 2 Mb), se identificaron los SNPs posicionados al inicio y fin de cada ventana, el marcador al centro de la misma y aquel con mayor porcentaje de varianza explicada. Para la búsqueda de genes putativos se consideró una región flanqueante de ± 100 kb “rio arriba, rio abajo” de cada SNP (Wang *et al.*, 2019). Estas secuencias se analizaron mediante el algoritmo BLAST con el fin de identificar genes homólogos, utilizando el genoma de referencia de *L. vannamei* GCF_042767895.1 disponible en GenBank (Zhang *et al.*, 2019; NCBI, 2025). Para los genes localizados se realizó una búsqueda en revistas científicas especializadas para determinar su relación con procesos que definen el peso corporal en *L. vannamei*.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estadística descriptiva

En el Cuadro 1 se presentan las estadísticas descriptivas del peso (P180D) en *L. vannamei*, considerando la clasificación por sexo. Se observó una media general de 30.81 g con una desviación estándar de 4.29 g, un coeficiente de variación (CV) de 13.94 %, y las hembras fueron 10.82 % más pesadas que los machos. Otros autores han reportado una amplia variabilidad para el peso a edades similares, lo que puede ser atribuible a diferencias en sistema de cultivo, densidad y origen genético. Zhang et al., (2025) reportaron un peso promedio de 27.29 g a los 174 – 178 días; Sui et al., (2024) registraron un peso de 16.21 g a 183 días; mientras que Iunes et al., (2021) encontraron pesos de 10.6–14.4 g a 180 días en sistemas intensivos heterotróficos y de agua clara.

Cuadro 1.- Estadística descriptiva de peso corporal a la cosecha (P180D) en camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*).

	n	Media (g)	SD	CV (%)	Mínimo (g)	Máximo (g)
General	5850	30.81	4.29	13.94	9.96	61.36
Macho	3091	29.31	3.46	11.81	11.23	44.47
Hembra	2716	32.54	4.48	13.78	9.96	61.36
Sin asignación	43	28.91	4.95	17.12	15.9	38.1

n: Número de organismos, (SD) Desviación estándar, (CV) Coeficiente de variación.

Control de calidad de la información genómica.

De los 50,811 SNPs que se contemplaron para este estudio, se removieron un total de 29,404 SNPs (57.87%) y se retuvieron 21.407 SNPs (42.13%). En trabajos que emplearon el mismo microarreglo de 50 K para *L. vannamei*, García et al. (2021) reportaron pérdidas del 32.23 %, 23.04 % y 15.79 % según el umbral de MAF; Medrano-Mendoza et al., (2023) reportaron una eliminación aproximada del 36.96 % de los marcadores; mientras que García et al. (2024) obtuvieron una pérdida del 34.14 %. Estas diferencias responden a los criterios específicos de filtrado aplicados en cada población (García et al., 2021; Medrano-Mendoza et al., 2023; Garcia et al., 2024). El Cuadro 2 muestra los marcadores removidos en cada proceso del control de calidad para los SNPs de este proyecto. Además de los 5,850 organismos iniciales se removieron 7 en el proceso de tasa de llamado de genotipo al 90 %.

Cuadro 2.- Parámetros para control de calidad aplicado a SNPs

Proceso	Umbral	SNPs eliminados
Tasa de llamado de SNPs	90 %	5,760
Frecuencia de alelo menor (MAF)	< 0.05	7,055
Equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE)	$p < 1 \times 10^{-6}$	10,800
SNPs no asignados a los 44 cromosomas	GL > 44	5,183
SNPs sin posición	Sin GL	606
SNPs FINAL	-	21,407

GL: Grupo de Ligamiento

Estimación de parámetros genéticos

En este estudio, el estimador de la proporción del efecto común de familia (f^2) fue de 0.09 ± 0.02 , al no contemplar este efecto se sobreestimó la estimación de la h^2 un 77 % cuando se utilizó información de pedigrí y 59.8 % con información genómica. En el Cuadro 3 se presentan los valores de h^2 obtenidos bajo ambos escenarios (con y sin f^2). Por lo tanto, la inclusión del f^2 en el modelo es importante, ya que permite capturar la variación ambiental y no aditiva compartida por individuos de una misma familia, evitando que dicha variación sea erróneamente atribuida a la varianza genética aditiva (Castillo-Juárez et al., 2015; Nguyen et al., 2023; Huang et al., 2025). Estudios realizados por Vu et al. (2023) reportaron que omitir este efecto en bagre rayado (*Pangasianodon hypophthalmus*) sobreestimó la heredabilidad y la precisión de predicción hasta en más del 90 %, generando sesgos importantes en la evaluación genómica. Kong et al. (2020) reportaron que omitir el f^2 puede sobreestimar la heredabilidad y sesgar los valores genéticos en *L. vannamei*, al confundir varianza ambiental común con varianza aditiva, Phuc et al. (2021) y Van Sang et al. (2020) observaron que en *M. rosenbergii* y *Penaeus monodon* se sobreestimó la heredabilidad al excluir el efecto f^2 en aproximadamente un 20 – 50 %.

Para la heredabilidad (h^2) del P180D a partir de información de pedigrí, el valor estimado fue de 0.26 ± 0.06 , con un efecto común de familia (f^2) de 0.09 ± 0.02 , lo cual concuerda con estimaciones obtenidas para la misma población en ciclos productivos anteriores (Caballero-Zamora et al., 2015; Campos-Montes et al., 2017; Rivero-Martínez et al., 2021); otros estudios en *L. vannamei* estiman la h^2 para la misma característica entre 0.23 y 0.52

con valores de f^2 entre 0.07 y 0.22 (Nguyen et al., 2020; Wang et al., 2024; Huong et al., 2024).

Respecto a la estimación de la h^2 a partir de información genómica, la estimación fue de 0.19 ± 0.02 , y f^2 de 0.12 ± 0.02 . El valor de la h^2 es más bajo en comparación con estudios recientes en *L. vannamei*, los cuales han reportado valores entre 0.25 a 0.71 (Wang et al., 2017; Sui et al., 2024; Luo et al., 2024). Cabe señalar que dichas estimaciones no contemplaron el f^2 en su modelación, a pesar de la importancia de incluirlos.

Cuadro 3.- Estimación de heredabilidad para peso corporal a la cosecha (180 días) en camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*) con y sin el efecto común de familia a través de información genómica y pedigrí.

	$h^2 \pm \text{e.e.}$	$f^2 \pm \text{e.e.}$
Pedigrí con f^2	0.26 ± 0.06	0.09 ± 0.02
Genómica con f^2	0.19 ± 0.02	0.12 ± 0.02
Pedigrí sin f^2	0.47 ± 0.04	-
Genómica sin f^2	0.31 ± 0.02	-

e.e.: Error estándar.

En este estudio, las estimaciones obtenidas con el modelo genómico mostraron menor error estándar, lo que representa una mayor precisión en la estimación de h^2 . Esto se debe a que el uso de información genómica mejora la estimación debido a la construcción de matriz de relaciones genómicas, la cual capta las relaciones realizadas entre individuos a partir de los SNPs, lo que reduce el sesgo por errores de pedigrí y se logra una partición más precisa de la varianza aditiva, por la disminución de la varianza residual. El incremento en la precisión dependerá de la densidad del microarreglo y el tamaño de la población evaluada a diferencia de la matriz de relaciones entre individuos de PBLUP, la cual asume un parentesco estimado basado en pedigrí. Por lo tanto, estos resultados sugieren que el uso de información genómica permite estimar de manera más confiable la varianza genética aditiva en *L. vannamei* (VanRaden, 2008; Nguyen et al., 2020; Song & Hu, 2022; Song et al., 2023; Yáñez et al., 2023; Wang et al., 2024; Sui et al., 2024; Sae-Lim et al., 2025; Ajithkumar et al., 2025).

Estudio de asociación del genoma completo (GWAS)

Se presenta un GWAS el cual ocupó los 21,407 SNPs posteriores al control de calidad (Cuadro 2). Con este conjunto de datos, la heredabilidad de SNPs (h^2_{SNP}) (Yang et al., 2017), estimada como la proporción de la varianza fenotípica explicada por la varianza asociada a los SNPs, fue de 0.23 ± 0.02 , valor que se encuentra entre los dos valores estimados de heredabilidad (0.26 ± 0.06 y 0.19 ± 0.02 para PBLUL y GBLUP respectivamente).

Los resultados del GWAS permitieron identificar regiones genómicas asociadas al P180D en *L. vannamei* y se identificaron 3 ventanas con una significancia mayor al 1%, ubicadas en el grupo de ligamiento 15, 30 y 34 (Figura 1).

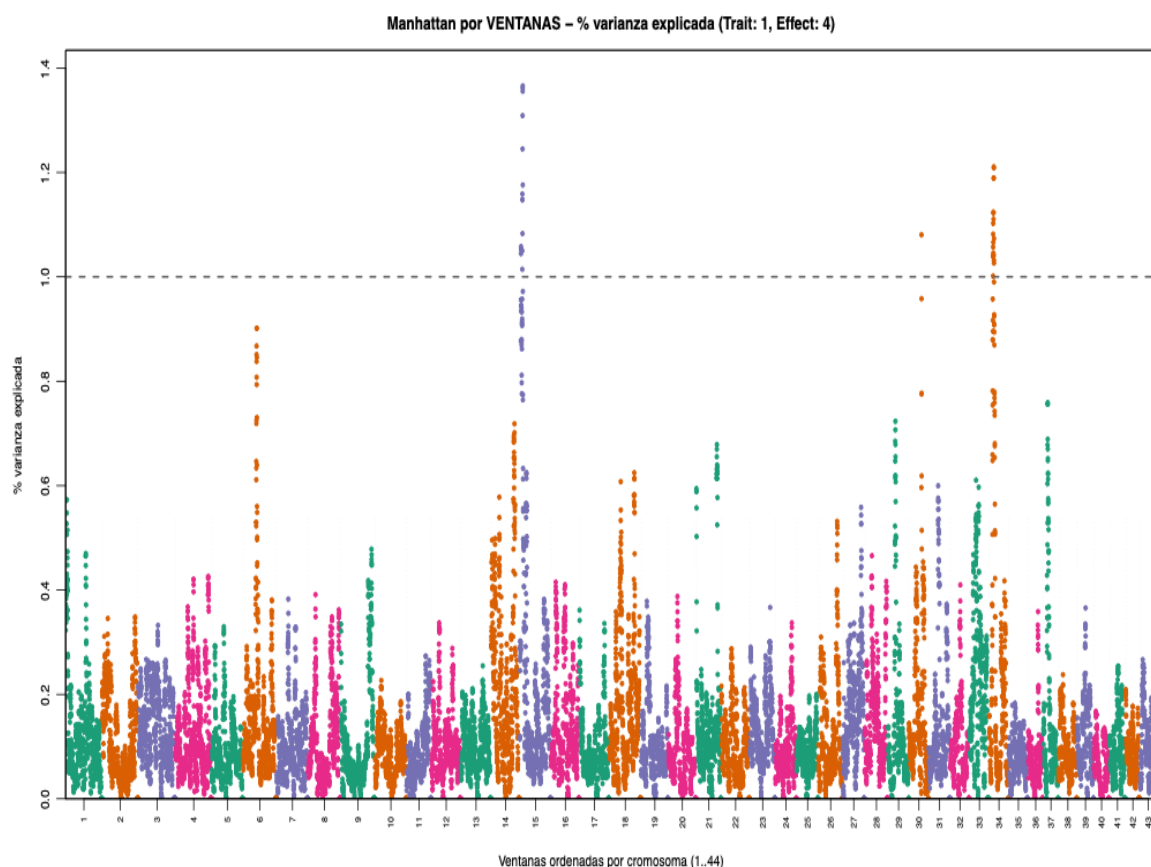


Figura 1. Estudio de asociación del genoma completo para P180D en una población de camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*) elaborado a través de BLUPF90. Gráfico de Manhattan para P180D.

Estos resultados permitieron la identificación de SNPs que se encontraban en los extremos de cada ventana, al centro de la ventana y aquel con mayor significancia dentro de la misma, con la finalidad de realizar la búsqueda de genes putativos a través de la herramienta BLAST, los cuales se presentan en el Cuadro 4.

Cuadro 4.- Resumen de ventanas significativas de SNP's asociadas al P180D e identificación de genes putativos en camarón blanco del Pacífico (*L. vannamei*); GL, ventana, y proporción de la varianza genética explicada.

Cromosoma	Ventana (inicio - fin)	% de la varianza explicada	SNP	Gen asociado	Función
15	3821671 - 5775212	1.36 %	1) AX- 249711196	Phosphatase and actin regulator 2 (Phactr2)	Organización del citoesqueleto de actina
			2) AX- 249540831		
			3) AX- 249581398		
			4) AX- 249628467		
34	6869482 - 8804649	1.21 %	1) 825_189	-	-
			2) AX- 249671125	-	-
			3) AX- 250012121	3) Uncharacterized protein (LOC113819326), transcript variant X1, m_RNA / X2, misc_RNA.	Sin función determinada
			4) AX- 249867224	4) Organic solute transporter subunit alpha (LOC113828116), mRNA 4) Fringe connection (frc), transcript variant X7, misc_RNA	Sin función determinada Transportador de UDP-azúcares localizado en Golgi
30	20245671 - 22236988	1.08 %	1) AX- 249535109	-	-
			2) AX- 249778710	-	-
			3) AX- 249965228	-	-
			4) AX- 249467982	Nephrin-like (LOC138867510), mRNA	Filtración de orina

Dentro de ventana (SNP) el 1) se refiere al SNP al inicio de la ventana, 2) al SNP al final, el 3) SNP al centro y el 4) al SNP con mayor porcentaje de varianza.

En estudio, en el cromosoma 15 se identificó una ventana que incluye el gen *phosphatase and actin regulator 2* (phactr2). Este gen se ha descrito en el pez cebra (*Danio rerio*) como un ortólogo relacionado con la capacidad de unión de la actina la cual se ha asociado a procesos clave para la estructura de las fibras musculares (Lee, Lee, & Nam, 2017; Zebrafish Information Network [ZFIN], 2025).

En *L. vannamei*, los GWAS para peso corporal han mostrado que esta característica tiene un origen poligénico, es decir, no depende de un solo gen de gran efecto, sino que está regida por el efecto pequeño y acumulado de muchos locus distribuidos en el genoma. Estos estudios se han identificado SNPs asociados con el peso corporal, identificando regiones asociadas a genes candidatos, entre ellos *LvSRC*, *PKC-delta* y *RAP-2a* (Wang et al., 2019; Yu et al., 2019), los cuales se han relacionado con el peso en *L. vannamei*. Asimismo, Lyu et al., (2021) identificaron los genes *dCMPD* y *NPTK*, los cuales fueron incorporados en modelos de MAS y se observó un aumento en la precisión de la predicción genética. Cabe destacar que en este GWAS se incluyó el efecto común de familia (f^2) en el modelo, con la finalidad de evitar la sobreestimación de la varianza aditiva relacionada con los SNPs y mejorar la precisión de las asociaciones. Hasta donde sabemos, este es uno de los primeros estudios en *L. vannamei* que lo contempla, lo cual es relevante considerando que la crianza inicial por familia puede generar efectos ambientales compartidos, no considerar el f^2 puede causar una sobreestimación tal como lo reporta Kong et al. (2020).

CONCLUSIONES

El uso de información genómica proporcionó estimaciones de la heredabilidad con mayor precisión y con menor error estándar que las obtenidas mediante pedigrí. La inclusión del efecto común de familia en el modelo evitó la sobrestimación de la varianza genética aditiva, lo que permitió separar con mayor precisión la variación atribuible los efectos comunes a las familias de hermanos completos (un efecto combinado del ambiente del tanque, efectos genéticos no aditivos y materno) de aquella que corresponde a efectos genéticos aditivos.

El peso en *L. vannamei* es un rasgo de origen poligénico, determinado por el efecto pequeño y acumulado de múltiples loci. El estudio de asociación del genoma completo detectó un gen putativo asociado a la producción de actina, la cual podría participar en el desarrollo y crecimiento del músculo.

REFERENCIAS

Abrantes, R. C., & Jar, L. P. (2018). Aspectos generales del cultivo y la genética del camarón blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931). *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*, 35(1), 0138-8452.

Ajithkumar, M., D'ambrosio, J., Travers, M. A., Morvezen, R., & Degremont, L. (2025). Genomic selection for resistance to one pathogenic strain of *Vibrio splendidus* in blue mussel *Mytilus edulis*. *Frontiers in Genetics*, 15, 1487807.

Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of molecular biology*, 215(3), 403-410.

Ampofo, I., Kobayashi, J., Miller, C., O'Neil, S., Dhar, A., & Fragomeni, B. O. (2023). PSXII-4 Genomic Improvement of Disease Resistance Using Two Breeding Strategies in a Population of *Penaeus Vannamei* (Pacific White shrimp): a Simulation Study. *Journal of Animal Science*, 101(Supplement_3), 347-348.

Blasco, A. (2021). Mejora genética animal.

Bley, O., Lei, E., Zhou, A., & Shen, X. (2024). Estimating Broad Sense Heritability via Kernel Ridge Regression. *arXiv preprint arXiv:2411.00346*.

Bodin, L. (2008). Criterios de selección. Lecciones que se han de sacar del pasado para nuevas perspectivas. *ITEA, información técnica económica agraria: revista de la Asociación Interprofesional para el Desarrollo Agrario (AIDA)*, (2), 116-126.

Caballero-Zamora, A., Montaldo, H. H., Campos-Montes, G. R., Cienfuegos-Rivas, E. G., Martínez-Ortega, A., & Castillo-Juárez, H. (2015). Genetic parameters for body weight and survival in the Pacific White Shrimp *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* affected by a White Spot Syndrome Virus (WSSV) natural outbreak. *Aquaculture*, 447, 102-107.

Campos-Montes, G. R., Garcia, B. F., Medrano-Mendoza, T., Caballero-Zamora, A., Montoya-Rodríguez, L., Quintana-Casares, J. C., & Yáñez, J. M. (2023). Genetic and

genomic evaluation for resistance to white spot syndrome virus in post-larvae of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Aquaculture*, 575, 739745.

Campos-Montes, G. R., Montaldo, H. H., Armenta-Córdova, M., Martínez-Ortega, A., Caballero-Zamora, A., & Castillo-Juárez, H. (2017). Incorporation of tail weight and tail percentage at harvest size in selection programs for the Pacific white shrimp *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei*. *Aquaculture*, 468, 293-296.

Castillo-Juárez, H., Campos-Montes, G. R., Caballero-Zamora, A., & Montaldo, H. H. (2015). Genetic improvement of Pacific white shrimp [*Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei*]: perspectives for genomic selection. *Frontiers in genetics*, 6, 93.

Castillo-Juárez, H., Casares, J. C. Q., Campos-Montes, G., Villela, C. C., Ortega, A. M., & Montaldo, H. H. (2007). Heritability for body weight at harvest size in the Pacific white shrimp, *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei*, from a multi-environment experiment using univariate and multivariate animal models. *Aquaculture*, 273(1), 42-49.

Chen, L., Zhang, Y., Jia, P., Zhou, S., Qin, Q., Zhang, W., ... & Ye, H. (2025). Genome-Wide Association Study for Weight-Related Traits in *Scylla paramamosain* Using Whole-Genome Resequencing. *Animals*, 15(13), 1829.

Chong-Carrillo, O., Peña-Almaraz, O. A., Aréchiga-Palomera, M. A., Nieves-Rodríguez, K. N., Palma-Cancino, D. J., Guerrero-Galván, S. R., ... & Vega-Villasante, F. (2024). Scientific research on crustacean farming in Mexico: a scientometric scenario. *Agro Productividad*, 17(9), 183-200.

Cohn, R., Scherer, S., & Hamosh, A. (Eds.). (2024). *Thompson y Thompson. Genética y genómica en medicina*. Elsevier Health Sciences.

Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. (2023). *Anuario estadístico de acuacultura y pesca* 2023.
https://nube.conapesca.gob.mx/sites/cona/dgppe/2023/ANUARIO_ESTADISTICO_DE_ACUACULTURA_Y_PESCA_2023.pdf

Cota-Duran, A., Petatan-Ramirez, D., Ojeda-Ruiz, M. Á., & Marín-Monroy, E. A. (2021). Potential impacts of climate change on shrimps distribution of commercial importance in the Gulf of California. *Applied Sciences*, 11(12), 5506.

Falconer, D. S. (1996). *Introduction to quantitative genetics*. Pearson Education India.

FAO. (2022). *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2022: Hacia la transformación azul*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cc0461es>

FAO. (2024). *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2024. La transformación azul en acción*. Roma. <https://doi.org/10.4060/cd0683es>

Fisher, R. A. (1919). XV.—The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 52(2), 399-433. <https://doi.org/10.1017/S0080456800012163>

Fraslin, C., Koskinen, H., Nousianen, A., Houston, R. D., & Kause, A. (2022). Genome-wide association and genomic prediction of resistance to *Flavobacterium columnare* in a farmed rainbow trout population. *Aquaculture*, 557, 738332.

Garcia, B. F., Bonaguro, Á., Araya, C., Carvalheiro, R., & Yanez, J. M. (2021). Application of a novel 50K SNP genotyping array to assess the genetic diversity and linkage disequilibrium in a farmed Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) population. *Aquaculture Reports*, 20, 100691.

Garcia, B. F., Cáceres, P. A., Marín-Nahuelpi, R., Lopez, P., Cichero, D., Ødegård, J., ... & Yáñez, J. M. (2024). Prioritized imputed sequence variants from multi-population GWAS improve prediction accuracy for sea lice count in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 581, 740422.

Gjedrem, T., & Rye, M. (2018). Selection response in fish and shellfish: a review. *Reviews in Aquaculture*, 10(1), 168-179.

González Félix, G. K., Peinado Guevara, V. M., & Peinado Guevara, H. J. (2022). Aporte al desarrollo económico y bienestar social de la actividad acuícola camaronera en el municipio Guasave, Sinaloa, México.

Gonzalez-Pena, D., Gao, G., Baranski, M., Moen, T., Cleveland, B. M., Kenney, P. B., ... & Leeds, T. D. (2016). Genome-wide association study for identifying loci that affect fillet yield, carcass, and body weight traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Frontiers in genetics*, 7, 203.

Gonzalez-Rivas, D. A., & Tapia-Silva, F. O. (2023). Estimating the shrimp farm's production and their future growth prediction by remote sensing: Case study Gulf of California. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1130125.

Gutierrez, A. P., Yáñez, J. M., Fukui, S., Swift, B., & Davidson, W. S. (2015). Genome-wide association study (GWAS) for growth rate and age at sexual maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *PloS one*, 10(3), e0119730.

Harris, D. L. (1970). Breeding for efficiency in livestock production: defining the economic objectives. *Journal of Animal Science*, 30(6), 860-865.

Henderson, C. R. (1975). Comparison of alternative sire evaluation methods. *Journal of Animal Science*, 41(3), 760-770.

Hossain, A., Nielsen, M., & Nielsen, R. (2024). The choice of prawn or shrimp? Lesson from consumer preferences and price acceptance in the Bangladesh wet fish market. *Aquaculture*, 583, 740580.

Houston, R. D., Kriaridou, C., & Robledo, D. (2022). Animal board invited review: Widespread adoption of genetic technologies is key to sustainable expansion of global aquaculture. *animal*, 16(10), 100642.

Huang, D. D., Qin, H., Zhu, Z. X., Liang, X. Y., & Xia, J. H. (2024). Genome-wide association studies in a F1 tilapia population reveal novel genetic loci associated with salinity tolerance. *Aquaculture*, 588, 740913.

- Huang, G., Kong, J., Tian, J., Luan, S., Liu, M., Luo, K., ... & Meng, X. (2025). Genetic Parameter Estimation of Body Weight and Vp AHPND Resistance in Two Strains of *Penaeus vannamei*. *Animals*, 15(9), 1266.
- Huong, T. T. M., Hung, N. H., Ty, V. D., Tru, D. C., & Nguyen, N. H. (2024). Mitigating Genotype–Environment Interaction Effects in a Genetic Improvement Program for *Litopenaeus vannamei*. *Journal of Marine Science and Engineering*, 12(10), 1855.
- Iunes, R. S., Branco, P. C., Pressinotti, L. N., de Carvalho, R. A. D. L., & da Silva, J. R. M. (2021). Does the heterotrophic system influence the cellular immune response of *Litopenaeus vannamei* shrimp? In vitro phagocytosis indices and superoxide anion production comparisons. *Fish and Shellfish Immunology Reports*, 2, 100009.
- Kause, A., Nousiainen, A., & Koskinen, H. (2022). Improvement in feed efficiency and reduction in nutrient loading from rainbow trout farms: the role of selective breeding. *Journal of Animal Science*, 100(8), skac214.
- Khatei, A., Tripathy, P. S., & Parhi, J. (2022). Molecular markers in aquaculture. In *Advances in Fisheries Biotechnology* (pp. 165-174). Singapore: Springer Nature Singapore.
- Knibb, W., Giang, C. T., Premachandra, H. K. A., Ninh, N. H., & Domínguez, B. C. (2020). Feasible options to restore genetic variation in hatchery stocks of the globally important farmed shrimp species, *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture*, 518, 734823.
- Kong, Z., Kong, J., Hao, D., Lu, X., Jian, T., Meng, X., ... & Luan, S. (2020). Reducing the common environmental effect on *Litopenaeus vannamei* body weight by rearing communally at early developmental stages and using a reconstructed pedigree. *Journal of Ocean University of China*, 19(4), 923-930.
- Kruuk, L. E., Slate, J., & Wilson, A. J. (2008). New answers for old questions: the evolutionary quantitative genetics of wild animal populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 525-548.

Lee, S. Y., Lee, J. A., & Nam, Y. K. (2017). Molecular characterization of three muscle alpha actin genes in mud loach (*Misgurnus mizolepis*; Cypriniformes). *Fisheries and Aquatic Sciences*, 20(1), 27.

Legarra, A., Aguilar, I., & Misztal, I. (2009). A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *Journal of dairy science*, 92(9), 4656-4663.

Li, N., Zhou, T., Geng, X., Jin, Y., Wang, X., Liu, S., ... & Liu, Z. (2018). Identification of novel genes significantly affecting growth in catfish through GWAS analysis. *Molecular Genetics and Genomics*, 293(3), 587-599.

Liu, M., Li, X., Kong, J., Meng, X., Luo, K., Sui, J., ... & Luan, S. (2025). Genomic selection of resistance to acute hepatopancreatic necrosis disease in *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture*, 596, 741828.

Liu, S., Vallejo, R. L., Palti, Y., Gao, G., Marancik, D. P., Hernandez, A. G., & Wiens, G. D. (2015). Identification of single nucleotide polymorphism markers associated with bacterial cold water disease resistance and spleen size in rainbow trout. *Frontiers in genetics*, 6, 298.

López-Meza, E., Terán-Bustamante, A., & Leyva-Hernández, S. N. (2024). Knowledge and absorption capacity for innovation process in the aquaculture sector: A case study in the Mezquital Valley-Mexico. *Journal of Infrastructure, Policy and Development*, 8(14), 9223.

Lourenco, D., Legarra, A., Tsuruta, S., Masuda, Y., Aguilar, I., & Misztal, I. (2020). Single-step genomic evaluations from theory to practice: using SNP chips and sequence data in BLUPF90. *Genes*, 11(7), 790.

Luo, Z., Yu, Y., Bao, Z., & Li, F. (2024). Evaluation of machine learning method in genomic selection for growth traits of Pacific white shrimp. *Aquaculture*, 581, 740376.

Lyu, D., Yu, Y., Wang, Q., Luo, Z., Zhang, Q., Zhang, X., ... & Li, F. (2021). Identification of growth-associated genes by genome-wide association study and their potential application in the breeding of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Frontiers in genetics*, 12, 611570.

Marín-Nahuelpi, R., García, B. F., Piña-Elgueda, A., Gallardo-Hidalgo, J., López, P., Cichero, D., ... & Yáñez, J. M. (2024). GWAS meta-analysis of resistance against *Piscirickettsia salmonis* in Atlantic salmon. *Aquaculture*, 579, 740249.

Massault, C., Jones, D. B., Lillehammer, M., Cate, H., Harrison, P., Strugnell, J. M., ... & Jerry, D. R. (2025). Accuracies of genomic prediction accounting for genotype by environment remain high when using small sets of selected SNPs in barramundi *Lates calcarifer*. *Aquaculture*, 599, 742138.

Medrano-Mendoza, T., García, B. F., Caballero-Zamora, A., Yáñez, J. M., Montoya-Rodríguez, L., Quintana-Casares, J. C., ... & Campos-Montes, G. R. (2023). Genetic diversity, population structure, linkage disequilibrium and GWAS for resistance to WSSV in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) using a 50K SNP chip. *Aquaculture*, 562, 738835.

Melo, A. T., & Hale, I. (2019). ‘apparent’: a simple and flexible R package for accurate SNP-based parentage analysis in the absence of guiding information. *BMC bioinformatics*, 20(1), 108.

Misztal, I., Tsuruta, S., Strabel, T., Auvray, B., Druet, T., & Lee, D. (2002, August). BLUPF90 and related programs (BGF90). In *Proceedings of the 7th world congress on genetics applied to livestock production* (Vol. 28, No. 07, p. 743).

National Center for Biotechnology Information. (2025). BLAST: Basic Local Alignment Search Tool. <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>

NCBI Assembly. (2025). *L. vannamei* genome assembly **ASM4276789v1** (RefSeq: **GCF_042767895.1**; GenBank: **GCA_042767895.1**) [Genome assembly]. National Center for
Biotechnology Information.
https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_042767895.1/

Nguyen, N. H., Ninh, N. H., & Hung, N. H. (2020). Evaluation of two genetic lines of Pacific White leg shrimp *Litopenaeus vannamei* selected in tank and pond environments. *Aquaculture*, 516, 734522.

Nguyen, N. H., Phuthaworn, C., & Knibb, W. (2020). Genomic prediction for disease resistance to Hepatopancreatic parvovirus and growth, carcass and quality traits in Banana shrimp *Fenneropenaeus merguensis*. *Genomics*, *112*(2), 2021-2027.

Nguyen, N. H., Vu, N. T., Patil, S. S., & Sandhu, K. S. (2022). Multivariate genomic prediction for commercial traits of economic importance in Banana shrimp *Fenneropenaeus merguensis*. *Aquaculture*, *555*, 738229.

Oldenbroek, K., & van der Waaij, L. (2015). Introduction to animal breeding. *Textbook Animal Breeding and Genetics for BSc Students*.

Peña Navarro, N., & Chacón Guzmán, J. (2019). Acuicultura en Costa Rica.

Phuc, T. H., Vu, N. T., Nga, N. T. K., Ky, N. T., & Nguyen, N. H. (2021). Assessment of a long-term selective breeding program for giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* since 2007. *Aquaculture*, *541*, 736745.

Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A., Bender, D., ... & Sham, P. C. (2007). PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American journal of human genetics*, *81*(3), 559-575.

Rasal, K. D., Kumar, P. V., Asgolkar, P., Shinde, S., Dhere, S., Siriyappagounder, P., ... & Nagpure, N. (2024). Single-Nucleotide Polymorphism (SNP) array: an array of hope for genetic improvement of aquatic species and fisheries management. *Blue Biotechnology*, *1*(1), 3.

Reis, W. G., Wasielesky Jr, W., Abreu, P. C., Brandão, H., & Krummenauer, D. (2023). The influence of different light wavelengths in the culture of the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* reared in BFT using LED lights. *Aquaculture*, *563*, 738924.

Ren, S., Yáñez, J. M., Perez-Enriquez, R., Rye, M., Houston, R. D., Hurwood, D. A., ... & Jerry, D. R. (2024). 100 years domestication of penaeid shrimp and meta-analysis of breeding traits. *bioRxiv*, 2024-06.

Rivero-Martínez, P. V., Castillo-Juárez, H., Medrano-Mendoza, T., Quintana-Casares, J. C., & Campos-Montes, G. R. (2021). Estimation of genetic parameters for body weight in a multistage within-family selection process in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Aquaculture*, 542, 736903.

Rochus, C. M., Holborn, M. K., Ang, K. P., Elliott, J. A. K., Glebe, B. D., Leadbeater, S., ... & Boulding, E. G. (2018). Genome-wide association analysis of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) resistance in a North American Atlantic salmon population. *Aquaculture Research*, 49(3), 1329-1338.

Sae-Lim, P., Boison, S. A., Brand, W., Norris, A., & Baranski, M. (2025). Genomic prediction accuracy of growth in Atlantic salmon (*Salmo salar*) when genotype-by-environment interaction is present. *Aquaculture*, 603, 742391.

Said, M. M., Abo-Al-Ela, H. G., El-Barbary, Y. A., Ahmed, O. M., & Dighiesh, H. S. (2024). Influence of stocking density on the growth, immune and physiological responses, and cultivation environment of white-leg shrimp (*Litopenaeus vannamei*) in biofloc systems. *Scientific Reports*, 14(1), 11147.

Said, M. M., El-Barbary, Y. A., & Ahmed, O. M. (2022). Assessment of performance, microbial community, bacterial food quality, and gene expression of whiteleg shrimp (*Litopenaeus vannamei*) reared under different density biofloc systems. *Aquaculture Nutrition*, 2022(1), 3499061.

Sankaran, G. B., & Mandal, A. (2024). Genetic Improvements in Aquaculture. *The Trout Journal of Atatürk University*, 1(2), 17-27. <https://doi.org/10.62425/tjau.1570599>

Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. (2024). Garantizado abasto de camarón en Cuaresma; productores pesqueros y acuícolas. En Gobierno de México. <https://www.gob.mx/agricultura/prensa/garantizado-abasto-de-camaron-en-cuaresma-productores-pesqueros-y-acuicolas>

Shin, H. S., Montachana Chimborazo, M., Escobar Rivas, J. M., Lorenzo-Felipe, Á., Martínez Soler, M., Zamorano, M. J., ... & Afonso López, J. M. (2023). Genetic parameters

for growth and morphological traits of the Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* from a selective breeding programme in the industrial sector of Ecuador. *Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA)*.

Silva, N. M. L. (2020). Validação de um painel de SNPS de baixa densidade para análise de paternidade e parentesco e avaliação da variabilidade genética do camarão cinza (*Litopenaeus vannamei*).

Sodeland, M., Gaarder, M., Moen, T., Thomassen, M., Kjøglum, S., Kent, M., & Lien, S. (2013). Genome-wide association testing reveals quantitative trait loci for fillet texture and fat content in Atlantic salmon. *Aquaculture*, 408, 169-174.

Song, H., & Hu, H. (2022). Strategies to improve the accuracy and reduce costs of genomic prediction in aquaculture species. *Evolutionary Applications*, 15(4), 578-590.

Song, H., & Hu, H. (2022). Strategies to improve the accuracy and reduce costs of genomic prediction in aquaculture species. *Evolutionary Applications*, 15(4), 578-590.

Song, H., Dong, T., Wang, W., Yan, X., Geng, C., Bai, S., & Hu, H. (2024). GWAS enhances genomic prediction accuracy of caviar yield, caviar color and body weight traits in sturgeons using whole-genome sequencing data. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(17), 9756.

Song, H., Dong, T., Yan, X., Wang, W., Tian, Z., Sun, A., ... & Hu, H. (2023). Genomic selection and its research progress in aquaculture breeding. *Reviews in aquaculture*, 15(1), 274-291.

Stock, J., Bennewitz, J., Hinrichs, D., & Wellmann, R. (2020). A review of genomic models for the analysis of livestock crossbred data. *Frontiers in Genetics*, 11, 568.

Strandén, I., & Garrick, D. J. (2009). Derivation of equivalent computing algorithms for genomic predictions and reliabilities of animal merit. *Journal of dairy science*, 92(6), 2971-2975.

Sui, J., Luan, S., Luo, K., Meng, X., Lu, X., Cao, B., ... & Kong, J. (2016). Genetic parameters and response to selection for harvest body weight of Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture Research*, 47(9), 2795-2803.

Sui, J., Sun, K., Kong, J., Tan, J., Dai, P., Cao, J., ... & Meng, X. (2024). Estimation of genetic parameters for growth and wssv resistance traits in *Litopenaeus vannamei*. *Animals*, 14(12), 1817.

Tan, S., Zhou, T., Wang, W., Jin, Y., Wang, X., Geng, X., ... & Liu, Z. (2018). GWAS analysis using interspecific backcross progenies reveals superior blue catfish alleles responsible for strong resistance against enteric septicemia of catfish. *Molecular genetics and genomics*, 293(5), 1107-1120.

Team, R. C. T. C. (2021). *R: A language and environment for statistical computing [Computer software]*. R Foundation for Statistical Computing.

Thompson, E. A. (2019). Correlations between relatives: From Mendelian theory to complete genome sequence. *Genetic epidemiology*, 43(5), 577-591.

Thompson, E. A. (2019). Correlations between relatives: From Mendelian theory to complete genome sequence. *Genetic epidemiology*, 43(5), 577-591.

Van Sang, N., Luan, N. T., Van Hao, N., Van Nhien, T., Vu, N. T., & Nguyen, N. H. (2020). Genotype by environment interaction for survival and harvest body weight between recirculating tank system and pond culture in *Penaeus monodon*. *Aquaculture*, 525, 735278.

VanRaden, P. M. (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of dairy science*, 91(11), 4414-4423.

Vu, N. T., Phuc, T. H., Nguyen, N. H., & Van Sang, N. (2023). Effects of common full-sib families on accuracy of genomic prediction for tagging weight in striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus*. *Frontiers in Genetics*, 13, 1081246.

- Vu, N. T., Phuc, T. H., Nguyen, N. H., & Van Sang, N. (2023). Effects of common full-sib families on accuracy of genomic prediction for tagging weight in striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus*. *Frontiers in Genetics*, *13*, 1081246.
- Wang, L., Wang, J., Fu, S., & Liu, J. (2024). Genetic parameters associated with growth and multiple-stress traits in *Litopenaeus vannamei* according to age. *Aquaculture International*, *32*(6), 8151-8169.
- Wang, Q., Yu, Y., Yuan, J., Zhang, X., Huang, H., Li, F., & Xiang, J. (2017). Effects of marker density and population structure on the genomic prediction accuracy for growth trait in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *BMC genetics*, *18*(1), 45.
- Wang, Q., Yu, Y., Zhang, Q., Zhang, X., Yuan, J., Huang, H., ... & Li, F. (2019). A novel candidate gene associated with body weight in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Frontiers in genetics*, *10*, 520.
- Wenne, R., Boudry, P., Hemmer-Hansen, J., Lubieniecki, K. P., Was, A., & Kause, A. (2007). What role for genomics in fisheries management and aquaculture?. *Aquatic Living Resources*, *20*(3), 241-255.
- Wright, S. (1921). Systems of mating. I. The biometric relations between parent and offspring. *Genetics*, *6*(2), 111.
- Yanez, J. M., Barria, A., Lopez, M. E., Moen, T., Garcia, B. F., Yoshida, G. M., & Xu, P. (2023). Genome-wide association and genomic selection in aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, *15*(2), 645-675.
- Yang, J., Zeng, J., Goddard, M. E., Wray, N. R., & Visscher, P. M. (2017). Concepts, estimation and interpretation of SNP-based heritability. *Nature genetics*, *49*(9), 1304-1310.
- Yáñez, J. M., Xu, P., Carneiro, R., & Hayes, B. (2022). Genomics applied to livestock and aquaculture breeding. *Evolutionary Applications*, *15*(4), 517-522.

Yu, Y., Wang, Q., Zhang, Q., Luo, Z., Wang, Y., Zhang, X., ... & Li, F. (2019). Genome scan for genomic regions and genes associated with growth trait in pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Marine Biotechnology*, 21(3), 374-383.

Yu, Y., Zhang, X., Yuan, J., Wang, Q., Li, S., Huang, H., ... & Xiang, J. (2017). Identification of sex-determining loci in Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* using linkage and association analysis. *Marine Biotechnology*, 19(3), 277-286.

Zebrafish Information Network. (2025). phacr2 (phosphatase and actin regulator 2) [Gene report]. ZFIN. Recuperado de <https://zfin.org/ZDB-GENE-040724-11#summary>

Zhang, S., Kong, J., Tan, J., Meng, X., Dai, P., Cao, J., ... & Luan, S. (2025). Multi-Trait Genomic Prediction of Meat Yield in Pacific Whiteleg Shrimp (*Penaeus vannamei*). *Animals*, 15(8), 1165.

Zhang, X., Yuan, J., Sun, Y., Li, S., Gao, Y. I., Yu, Y., ... & Xiang, J. (2019). Penaeid shrimp genome provides insights into benthic adaptation and frequent molting. *Nature communications*, 10(1), 356.

Zhou, T., Liu, S., Geng, X., Jin, Y., Jiang, C., Bao, L., ... & Liu, Z. (2017). GWAS analysis of QTL for enteric septicemia of catfish and their involved genes suggest evolutionary conservation of a molecular mechanism of disease resistance. *Molecular Genetics and Genomics*, 292(1), 231-242.

Полоников, А. В., Клёсова, Е. Ю., & Азарова, Ю. Э. (2021). Биоинформатические инструменты и интернет-ресурсы для оценки регуляторного потенциала полиморфных локусов, установленных полногеномными ассоциативными исследованиями мультифакториальных заболеваний (обзор). *Научные результаты биомедицинских исследований*, 7(1), 15-31.