



Reseña

Evolución de los marcadores genéticos empleados en estudios genéticos de *Penaeus vannamei*

Evolution of Molecular Markers Used in Genetic Studies of *Penaeus vannamei*

Enrique Casado Simón*, Héctor Cabrera Alarcón**, Georgina Espinosa López***, Amílcar Arenal Cruz**** 

*Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad de Camagüey, Cuba.

**Centro Criadero de Camarón de Yaguacam, Cienfuegos, Cuba.

***Departamento de Bioquímica, Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba.

****Universidad de San Nicolás: Escuela de Medicina Veterinaria, Morne Daniel, Roseau, Dominica.

Correspondencia: enrique.casado@reduc.edu.cu

Recibido: Mayo 2023; Aceptado: Mayo 2023; Publicado: Julio 2023.

RESUMEN

Antecedentes: El cultivo intensivo del camarón es una de las principales actividades de la acuicultura. Entre las especies de camarones se destaca el *Penaeus vannamei*, que representa alrededor del 70% de la producción mundial. El control de la diversidad genética es fundamental para mejorar los programas de crianza selectiva dentro de la camaronicultura. En los últimos años se ha incrementado el volumen de información sobre los marcadores genéticos del *Penaeus vannamei*.

Objetivo. Analizar la información sobre los estudios genéticos en esta especie de camarones a través de los marcadores genéticos de más amplio uso. Se valoraron diferentes estudios sobre la caracterización genética mediante el empleo de marcadores genéticos en cultivos de camarones blancos. **Desarrollo:** Se analizaron los marcadores microsatélites (SSR) y de polimorfismos de un solo nucleótico (SNP) en esta especie, así como las caracterizaciones genéticas de las poblaciones de camarón en Cuba mediante el empleo de marcadores genéticos. Por otra parte, se realizó una revisión de los SNP marcadores relacionados con rasgos fenotípicos del en cultivos de *Penaeus vannamei*. **Conclusiones:** El estudio reveló que los marcadores microsatélites y SNP son las herramientas más útiles para el análisis del genoma y desempeñan un rol significativo en la caracterización genética de *Penaeus vannamei*. Asimismo, esta revisión demostró las potencialidades de los marcadores genéticos asociados a rasgos fenotípicos para aplicar en la crianza selectiva en el cultivo de camarones, particularmente en los países en desarrollo.

Palabras clave: camarón, microsatélite, SNP (*Fuente: MESH*)

Como citar (APA)

Casado Simón, E., Cabrera Alarcón, H., Espinosa López, G., & Arenal Cruz, A. (2023). Evolución de los marcadores genéticos empleados en estudios genéticos de *Penaeus vannamei*. *Revista de Producción Animal*, 35(2). <https://revistas.reduc.edu.cu/index.php/rpa/article/view/e4518>



©El (los) autor (es), Revista de Producción Animal 2020. Este artículo se distribuye bajo los términos de la licencia internacional Attribution-NonCommercial 4.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>), asumida por las colecciones de revistas científicas de acceso abierto, según lo recomendado por la Declaración de Budapest, la que puede consultarse en: Budapest Open Access Initiative's definition of Open Access.

ABSTRACT

Background: Shrimp farming is one of the pillars of aquaculture. Among the main shrimp species, *Penaeus vannamei* stands out, which represents around 70% of the world's shrimp production. The control of genetic diversity is essential to improve a selective breeding program in the shrimp industry. The volume of data on genetic markers in *Penaeus vannamei* has been growing in the last few years.

Aim. To review and analyze the information related to genetic studies in this shrimp species using the most widely known molecular markers. Several different studies on genetic characterization through molecular markers in white-leg shrimp culture were reviewed. **Development:** This study also tackled the analysis of microsatellite and Single Nucleotide Polymorphism (SNP) markers of this *Penaeus* shrimp and the genetic characterization of shrimp populations in Cuba using molecular markers. This paper also includes different reviews of research studies of SNP trait-associated markers in *Penaeus vannamei* shrimp culture. **Conclusions:** Microsatellite and SNP markers were found to play an important role in the genetic characterization of *Penaeus vannamei* shrimps, as the most powerful tools for genome analysis. Furthermore, the genetic polymorphism markers associated with phenotypic traits can be used in future selective breeding applications in shrimp farming mainly in developing countries. **Keywords:** shrimp, microsatellite, SNP (*Source: MESH*)

INTRODUCCIÓN

La acuicultura es una de las actividades económicas de mayor crecimiento, que aporta cerca del 50 % de la oferta mundial de pescado . El cultivo del camarón representa uno de los sectores más lucrativos debido a la creciente demanda en el mercado internacional. El tamaño global del mercado del camarón fue de 39 mil millones para fines de 2017, y se estima que para el año 2027 alcance un valor de más de 67 mil millones (FAO, 2020). El camarón blanco es el crustáceo marino que más se cultiva en la acuicultura, con el 75,7 % de la producción mundial de todas las especies de camarones marinos cultivados. Sin embargo, la intensificación de este sector expone a los organismos de cultivo a condiciones de estrés, las cuales conducen al desarrollo de enfermedades que causan una alta mortalidad. Ante esta situación los probióticos emergen como una alternativa viable para una acuicultura sostenible y amigable con el medio ambiente.

La acuicultura es el sector de la ganadería con más rápido crecimiento. La industria acuícola ha alcanzado un rápido desarrollo en los últimos años, con una tasa de crecimiento anual del 5%. La acuicultura también se convirtió en una de las industrias más productivas con perspectivas de mayor expansión y desarrollo. En 2019, se produjeron 86 500 millones t en todo el mundo, mucha más que las 2 500 millones t registradas en 1970 (FAO, 2020).

El camarón es uno de los productos más comerciados y el segundo grupo de especies más exportados en la acuicultura, según su valor (FAO, 2018). El cultivo del camarón es una de las principales actividades de la acuicultura (FAO, 2020; Sampantamit et al., 2020). En los últimos diez años, el cultivo intensivo del camarón se ha incrementado a una velocidad vertiginosa, dejando rezagada la producción de los mismos especímenes de manera natural. Sin embargo, altas densidades de animales en los cultivos pueden generar condiciones de estrés ideales para brotes de enfermedades. Las pandemias virales y bacterianas ocasionan las más altas pérdidas a los productores de camarón (Flegel, 2019). Entre las principales especies, se destaca *Penaeus vannamei* con alrededor del 70% de la producción mundial de camarones (FAO, 2020; Sampantamit et al., 2020). *Penaeus vannamei* es la especie más cultivada en el mundo. Es una especie eurihalina con mejor

tolerancia en altas densidades de población y mayor disponibilidad de crías domesticadas genéticamente seleccionadas y exentas de patógenos virales (Chong-Robles et al., 2014).

La elevada demanda de camarones en el mercado internacional favoreció el desarrollo de sistemas de producción más eficientes, mediante un manejo efectivo del desarrollo de larvas, nutrición controlada, avances en el diagnóstico de enfermedades, mantenimiento de la calidad del agua y mejoramiento de los indicadores productivos (Andriantahina et al., 2013). El control de la diversidad genética es fundamental para mejorar los programas de crianza selectiva. Una población con baja variabilidad genética comparada con otras de la misma especie tiene una menor capacidad de asimilar el medio (Tiknaik et al., 2020). Existen varios ejemplos documentados de la depresión por consanguinidad en cianzas de ciclo cerrado en especies cultivadas como *Penaeus vannamei* (Perez-Enriquez, Medina-Espinoza, et al., 2018). El desarrollo y empleo de las mejores prácticas de domesticación y manejo de los bancos de crías se deben realizar con el empleo de técnicas genéticas (Cobo and Pérez, 2018).

Teniendo en cuenta el creciente volumen de información sobre los marcadores genéticos en *Penaeus vannamei* y debido al elevado tratamiento que se le ha dado a este tema en años recientes, el objetivo de esta investigación fue analizar la información sobre los estudios genéticos de cultivo de *Penaeus vannamei*, con el empleo de los marcadores genéticos más usados, facilitar el acceso a esta información en posteriores estudios y valorar el uso de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) marcadores en futuros programas de manejo genético para esta especie de camarones en Cuba.

DESARROLLO

Los estudios genéticos sobre el cultivo de camarones se iniciaron hace más de cuatro décadas. Los primeros productores que completaron el ciclo de vida de especies como *Penaeus monodon* tuvieron en cuenta las variaciones en las frecuencias genéticas y la alteración en el desarrollo de estos animales mientras los cultivaban (Andriantahina et al., 2013; Cobo y Pérez, 2018).

Aún es insuficiente la clasificación de los marcadores microsatélites y polimorfismos de un solo nucleótido y su estandarización en bases de datos específicas para *Penaeus vannamei* (Mangabeira-Silva et al., 2020). Durante la anterior década, la secuenciación del genoma del *P. vannamei* se desarrolló a pasos agigantados a través de la caracterización de marcadores múltiples como los polimorfismos de un solo nucleótido y microsatélites (SSR), la construcción de mapas de enlace y la generación de transcriptomas y genomas parciales. Asimismo, en los últimos 30 años de mejora genética, el *P. vannamei* ha sufrido altas presiones de selección que han afectado su genoma profundamente (Zhang et al., 2019).

En acuicultura, estos marcadores genéticos son útiles para monitorear y seleccionar organismos en un cultivo que se utilizará en programas de cruzamiento genético. Mediante ellos, la variabilidad y estructura genética pueden determinar los mejores cruces, reducir al mínimo el apareamiento cerrado y aumentar la respuesta a la selección (Cobo y Pérez, 2018; Machado Tamayo, 2006).

Evolución de los marcadores genéticos empleados en estudios genéticos de *Penaeus vannamei*

Como parte de los marcadores genéticos, los SSR y SNP son los preferidos para analizar la variabilidad genética y asociación debido a sus propiedades (Cobo, 2016). Una revisión de diferentes estudios sobre la diversidad genética y el análisis de la estructura genética en poblaciones de *P. vannamei* con el empleo de los marcadores genéticos SSR y SNP (Tabla 1), reveló que el uso reciente de SNP está relacionado a los avances en una secuenciación de nueva generación (NGS), análisis de genotipo, altos niveles de polimorfismos, frecuencias genómicas y heredabilidad codominante de los marcadores SNP. Garcia *et al.*, (2021); Medrano-Mendoza *et al.* (2023) utilizaron el mayor número de SNP como marcadores genéticos en estudios de diversidad genética, 50 K (50 mil SNP). Esta cantidad de marcadores excedió por mucho los 35 SSR empleados por Garcia y Alcivar-Warren (2007). Para ambos marcadores aumentó el tamaño total de las muestras de los últimos cinco años, de la misma manera que aumentó la cantidad de poblaciones de *P. vannamei* estudiadas. El mayor número de estudios se desarrollaron sobre los reproductores, debido a su importancia para obtener resultados satisfactorios en la cadena de producción de los camarones. Garcia y Alcivar-Warren (2007) obtuvieron entre 21 y 31 alelos por locus, con el empleo de 35 marcadores microsatélites, mientras que Lu *et al.* (2018) obtuvieron entre 1,17 and 2,0 alelos por locus luego del análisis de genotipo 318919 con marcador SNP (Tabla 1).

Tabla 1. Diversidad genética y análisis de la estructura de la población con el empleo de marcadores microsatélites o SSR y polimorfismos de un solo nucleótido (SNP), en *P. vannamei* para caracterizar poblaciones. PL (Post-Larvas)

Tipo de marcador	Cantidad de marcadores	Tamaño total de la muestra	Cantidad de población en estudios	Estadios de vida	Cantidad de alelos por locus	Referencia
SSR	2	601	1	Reproductores	7,5 - 10	(Cruz <i>et al.</i> , 2004)
SSR	5	207	5	Adultos/ Juveniles/PL	7,4 - 8,6	(Valles-Jimenez <i>et al.</i> , 2004)
SSR	11	35	1	Adultos	18	(Zhi-Ying <i>et al.</i> , 2006)
SSR	4	310	4	Reproductores / Juveniles/PL	4,5 - 6,8	(Tamayo, 2006)
SSR	35	48	4	Adultos/juveniles	21 - 31	(Garcia and Alcivar-Warren, 2007)
SSR	6	658	13	Reproductores	8,9	(Perez-Enriquez <i>et al.</i> , 2009)
SSR	4	200	5	Reproductores	1,0 - 12	(Adriana Artiles <i>et al.</i> , 2011)
SSR	4	130	6	Reproductores	3,5 - 6	(Pérez-Beloborodova <i>et al.</i> , 2012)
SSR	7	192	7	Adultos	4,0 - 21	(Zhang <i>et al.</i> , 2014)
SSR	4	123	4	Reproductores	5,0 - 9,0	(Artiles <i>et al.</i> , 2015)
SSR	10	90	1	Juveniles	7,8	(Andriantahina <i>et al.</i> , 2015)
SSR	4	45	3	PL	5,0 - 10	(Rezaee <i>et al.</i> , 2016)
SSR	7	216	3	Adultos/PL	4,0 - 8,0	(Suárez, 2016)
SSR	4	360	9	Reproductores	3,5 - 9,0	(Cobo, 2016)
SSR	5	192	81	Reproductores	6,6	(Perez-Enriquez and Max-Aguilar, 2016)
SNP	76	192	81	Reproductores	1,97	(Perez-Enriquez and Max-Aguilar, 2016)
SSR	6	195	7	Reproductores	14	(Guadalupe, 2017)
SNP	192	162	7	Reproductores	1,9 - 1,91	(Guadalupe, 2017)
SNP	6	119	3	Juveniles		(Ferreira Jr <i>et al.</i> , 2017)
SSR	7	1162	30	Reproductores	5,8 - 12,4	(Ren <i>et al.</i> , 2018)
SSR	14	359	5	Reproductores	3 - 13,2	(Perez-Enriquez, Medina-Espinoza, <i>et al.</i> , 2018)
Rev. prod. anim., 35(2), https://revistas.reduc.edu.cu/index.php/rpa/article/view/4518	6	500	10	Reproductores	15,6	(Perez-Enriquez, Millán-Márquez, <i>et al.</i> , 2018)

SNP	96	615	19	Reproductores		(Silva et al., 2022)
SNP	192	311	6	Reproductores	1,7 - 1,8	(Casado et al., 2022)
SNP	50 K	6160	176	Juveniles		(Medrano-Mendoza et al., 2023)

La revisión sobre las diferentes aplicaciones de los marcadores genéticos microsatélites y SNP empleados en *P. vannamei* para caracterizar las poblaciones (Tabla 2), mostró que el 80,5% de los artículos usaron los SNP como marcadores genéticos, principalmente para crear mapas de enlaces genéticos y los estudios de asociación a través de loci de características cuantitativas (QTL). Medina González (2006) emplearon la mayor cantidad de marcadores microsatélites con 120 SSR para generar un mapa de enlace genético del camarón blanco *Penaeus vannamei* con el empleo de marcadores codominantes. Por otro lado, Jones, Jerry, Khatkar, Raadsma, Steen, *et al.* (2017) crearon un mapa integral comparativo de enlace de genes, así como un mapa de desequilibrio de enlace para el camarón blanco del Pacífico, con el empleo de un marcador SNP 234452 de alta densidad, mientras que Lu *et al.* (2018), para identificar marcadores SNP relacionados con la tolerancia a la toxicidad por amoniaco, mediante análisis de genotipo selectivo a partir de un novo ensamblaje de transcriptoma en *Penaeus vannamei*, emplearon un marcador SNP 318919 de alta densidad, como MAS.

Los mapas de enlace de alta densidad son necesarios para realizar estudios genéticos e identificar los rasgos deseados de QTL Shekhar *et al.* (2021) y Sui *et al.* (2022) emplearon el marcador con la más alta densidad (SNP 629748) como GWAS para las firmas genómicas de una selección artificial de la fecundidad del camarón blanco del Pacífico (Tabla 2), el ensamblaje del genoma de camarón y una gran cantidad de marcadores SNP constituyen recursos útiles para aplicar los estudios de asociación del genoma completo y la selección genómica. De esa manera se incrementará el ritmo de mejora genética en el cultivo de camarón (Zhang *et al.*, 2019).

Tabla 2. Diferentes aplicaciones de marcadores genéticos de polimorfismos de nucleótidos simples (SNP) y microsatélites, en *P. vannamei* para caracterizar poblaciones en loci con características cuantitativas (QTL), selección genética (GS), selección asistida por marcadores (MAS) y estudio de asociación amplia del genoma (GWAS)

Tipos de marcadores	Aplicación de los marcadores	Cantidad de marcadores	Referencia
SNP	Mapa de enlace genético y QTL	5	(Glenn et al., 2005)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	6	(Yu et al., 2006)
SSR	Mapa de enlace genético	120	(Medina González, 2006)
SSR	Mapa de enlace genético y GS	35	(Garcia and Alcivar-Warren, 2007)
SSR	Mapa de enlace genético	30	(Zhang et al., 2007)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	5	(Zeng et al., 2008)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	211	(Ciobanu et al., 2010)
SNP	Mapa de enlace genético	1344	(Du et al., 2010)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	18	(Liu et al., 2014b)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	38	(Liu et al., 2014a)

Evolución de los marcadores genéticos empleados en estudios genéticos de *Penaeus vannamei*

SNP	Mapa de enlace genético	25140	(Yu et al., 2015)
SSR	Selección genética (GS)	10	(Andriantahina et al., 2015)
SSR	Asignación parental	5	(Perez-Enriquez and Max-Aguilar, 2016)
SNP	Asignación parental	76	(Perez-Enriquez and Max-Aguilar, 2016)
SNP	Mapa de enlace genético	234452	(Jones, Jerry, Khatkar, Raadsma, Van Der Steen, et al., 2017)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	6	(Ferreira Jr et al., 2017)
SNP	Selección genética (GS)	3.2K	(Wang et al., 2017)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	2619	(Perez-Enriquez, Robledo, et al., 2018)
SNP	Selección asistida por marcadores (MAS)	318919	(Lu et al., 2018)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	7000	(Santos et al., 2018)
SNP	Asignación parental y QTL	76	(Nolasco-Alzaga et al., 2018)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	30	(X. Zhang et al., 2019)
SNP	Selección genética (GS)	6	(Lien et al., 2019)
SNP	Mapa de enlace genético y QTL	17242	(Peng et al., 2020)
SNP	Mapa de enlace genético y QTL	17338	(Zeng et al., 2020)
SNP	Selección genética (GS)	3	(Perez-Enriquez et al., 2020)
SNP	Mapa de enlace genético	3567	(Huang et al., 2021)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	582	(Mangabeira-Silva et al., 2020)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	1	(Kaewduang et al., 2021)
SNP	Estudios de asociación (QTL)	9	(Kongchum et al., 2022)
SNP	Estudio de asociación del genoma completo (GWAS)	94113	(Lyu et al., 2021)
SSR	Asignación parental	16	(Jiang et al., 2021)
SSR	Selección genética (GS)	12	(Ren et al., 2022)
SNP	Estudio de asociación del genoma completo (GWAS)	629748	(Sui et al., 2022)
SNP	Asignación parental	96	(Silva et al., 2022)
SNP	Estudio de asociación del genoma completo (GWAS)	50K	(Medrano-Mendoza et al., 2023)

Los microsatélites de ADN se hicieron muy populares en las aplicaciones de biotecnología avanzada. La disponibilidad y empleo de microsatélites facilitan la recopilación de información sobre rasgos funcionales importantes, como la supervivencia y el crecimiento al nivel de familia. El alto polimorfismo y la facilidad de marcaje son dos de sus principales características que se ponen en práctica en numerosos estudios de la genética de los camarones (Machado Tamayo, 2006). Los paneles SNP, por otro lado, se utilizan ampliamente para analizar la diversidad genética de elementos fenotípicos específicos en ciertas poblaciones (Ciobanu *et al.*, 2010).

Garcia y Alcivar-Warren (2007) caracterizaron 35 nuevos marcadores genéticos microsatélites para determinar su utilidad en el estudio de la diversidad genética de las crías salvajes y

cultivadas, el seguimiento del linaje en programas genéticos y el mapeo de enlaces genéticos. Los genotipos y los rasgos productivos están asociados a varias especies de camarones, incluso con la descripción de una región SSR asociada a la diversidad genética y la selección genética del crecimiento en *Penaeus vannamei* (Andriantahina *et al.*, 2015). Otro ejemplo es la descripción del SNP asociado a la sobrevivencia y resistencia a enfermedades en el *Penaeus vannamei* (Martin Marti *et al.*, 2010). Por otra parte, Medrano-Mendoza *et al.* (2023) evaluaron la diversidad genética, estructura de la población y el desbalance de los enlaces, y llevaron a cabo un estudio de asociación del genoma completo (GWAS) en busca de SNP que pudieran relacionarse con la resistencia del camarón blanco del Pacífico (*Penaeus vannamei*) al virus causante de la mancha blanca (WSSV).

La identificación de marcadores SNP en el camarón blanco se realizó gracias a anteriores reportes de regiones codificadas en el Genbank, mediante un programa informático que analiza la información (Du *et al.*, 2010). Zhang *et al.* (2019) identificaron 31993474 SNP en el genoma de *P. vannamei*. Estos fueron los primeros datos publicados sobre el alineamiento del genoma de estas especies y representa el mayor conjunto de SNP de alta calidad obtenidos de *P. vannamei*, además de que constituye un recurso valioso para la investigación y selección genética. Un número limitado de investigaciones emplean los estudios de asociación del genoma completo (GWAS) en camarones, el cual pudiera convertirse en un recurso potencial para obtener grandes cantidades de marcadores SNP con los que se pueda llevar a cabo la selección genómica de varios rasgos en esta especie acuícola, aunque el futuro desarrollo de marcadores de alta densidad y bajo costo en los camarones pudieran ser indispensables para maximizar el potencial de GWAS (Yu *et al.*, 2014).

En Cuba, Artiles *et al.* (2011) estimaron la variabilidad genética y el índice de parentesco entre las primeras cinco crías de la misma especie, introducidas y cultivadas en Cuba en años diferentes. En la quinta y última introducción, los autores detectaron los menores valores de heterozigosidad de todas las crías anteriores. Los autores sugirieron la necesidad de realizar cruzamientos con crías de otros orígenes para mejorar el banco de genes y, por consiguiente, los rendimientos productivos. Asimismo, Pérez-Beloborodova *et al.* (2012) caracterizaron los primeros descendientes de cuatro líneas fundadoras y dos cruzamientos de *P. vannamei* introducidos en la acuicultura cubana, con el empleo de regiones de microsatélites. Los autores observaron un decrecimiento de sus variables genéticas. Además, Artiles *et al.* (2015) evaluaron la variación genética y los marcadores productivos de cuatro descendientes del primer grupo introducido en el cultivo de *Penaeus vannamei* en Cuba; se exploraron cuatro regiones microsatélites para caracterizar las cuatro poblaciones del cultivo. Casado *et al.* (2022) realizaron el primer informe sobre el empleo de SNP para la caracterización genética de una especie de camarón exótica en Cuba.

Recientes métodos analíticos y de estudios de genotipo de alto rendimiento pueden contribuir a la simplificación de esquemas reproductivos e incrementar la ganancia genética, particularmente asociados a rasgos complejos o características difíciles de medir. En particular, el mapeo de loci

de rasgos cuantitativos, o de los genes con un mayor efecto, pueden tener una aplicación inmediata en la selección asistida por marcadores (MAS) (Khatkar *et al.*, 2017).

Como resultado del rápido desarrollo de técnicas de secuenciación y de análisis genotípico de alta efectividad, es posible identificar múltiples genes causales de las variantes fenotípicas de *P. vannamei* (Lukwambe *et al.*, 2019; Lyu *et al.*, 2021; Wang, Yu, Zhang, Zhang, Yuan, *et al.*, 2019).

Actualmente, los datos genómicos se emplean para llevar a cabo el cultivo del camarón y se espera que los avances genéticos se produzcan a mayor velocidad en el futuro. La utilización de SNP favorecerá los estudios sobre la selección del genoma del camarón, así como otros muy importantes con relación al genoma completo, en dependencia de cuánto desequilibrio del ligamiento (LD) se pueda determinar (Garcia *et al.*, 2021). Los autores consideran que prácticamente no se han producido estudios de genoma completo en esta especie.

CONCLUSIÓN

Este artículo de revisión recopiló y analizó información sobre estudios genéticos en los cultivos de *Penaeus vannamei* a través del empleo de marcadores genéticos con mayor frecuencia utilizados. Los marcadores microsatélites y SNP desempeñan un papel esencial en la caracterización genética de los camarones *Penaeus vannamei*. Ambos tipos de marcadores constituyen las herramientas más poderosas para analizar el genoma y permiten la asociación de rasgos genéticos con una variación genética subyacente.

El desarrollo y optimización de técnicas de biología molecular conllevaron a una reducción de los costos de las determinaciones genéticas mediante SNP, lo cual ha hecho posible el empleo de esta técnica en Cuba para la caracterización genética de poblaciones de camarones. No obstante, es aún insuficiente para las necesidades del cultivo del camarón en Cuba. El conocimiento sobre la presencia de SNP marcadores asociados a rasgos fenotípicos en el cultivo de *Penaeus vannamei* permitirá la puesta en práctica de un programa de manejo genético para esta especie de camarones en Cuba.

Implementar el recurso del genoma de camarones penaeid basado en marcadores genéticos aumentaría la producción sostenible de camarón en el mundo. Las ventajas del conocimiento de la diversidad y de la estructura genética de las poblaciones de *Penaeus vannamei* permiten el monitoreo y toma de decisiones con relación a estas poblaciones, para maximizar la diversidad y manejar las mejoras genéticas, así como valorar las características genéticas de futuras introducciones. Los marcadores de polimorfismos de un solo nucleótido asociados a los rasgos fenotípicos podrán utilizarse en futuras crías selectivas del camarón en cultivo, especialmente en países en desarrollo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Profesor y DrC Peter Bossier del ARC-UGent por la colaboración y asesoría brindada y al Fondo Belga para la Cooperación y el Desarrollo, a través de VLIR-UOS, una organización que patrocina asociaciones entre universidades e institutos en Flandes (Bélgica).

REFERENCIAS

- Andriantahina, F., Liu, X., Feng, T., and Xiang, J. (2013). Current status of genetics and genomics of reared penaeid shrimp: information relevant to access and benefit sharing. *Marine Biotechnology*, 15(4), 399-412. <https://www.proquest.com/openview/69e195494f46d52d6f63766c2b09e305/1?pqorigsite=gscholar&cbl=55468>
- Andriantahina, F., Liu, X., and Huang, H. (2015). Using microsatellite markers to identify heritability of Pacific whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Acta Oceanologica Sinica*, 34, 59-65. <https://www.infona.pl/resource/bwmeta1.element.springer-a344b87d-11b7-38a0-83a2-bf9ad279598e>
- Artiles, A., Cobo, R., Benítez, L., and Espinosa, G. (2015). Assessment of genetic variation and productive markers through four progenies of the first introduced stock of cultured shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* in Cuba. *International Journal of Aquaculture*, 5. <https://aquapublisher.com/index.php/ija/article/view/1842>
- Artiles, A., Rodríguez, I., Pérez, A., Pérez, L., and Espinosa, G. (2011). Low genetic variability in the fifth introduction of *Litopenaeus vannamei* in Cuba, as estimated with microsatellite markers. [Limitada variabilidad genética de la quinta introducción en Cuba de *Litopenaeus vannamei* estimada con el uso de marcadores microsatélites]. *Biotecnología Aplicada*, 28(3), 147-150. Retrieved from http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S102728522011000300003&lang=en
- Casado, E., Cabrera, H., González, M., Espinosa, G., Reyes, Y., Artiles, A., . . . Arenal, A. (2022). Genetic diversity and growth-related traits in *Penaeus vannamei* after ten years without introducing new stocks into Cuba. *Aquaculture*, 554, 738097. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0044848622002137>
- Chong-Robles, J., Charmantier, G., Boulo, V., Lizárraga-Valdés, J., Enríquez-Paredes, L. M., and Giffard-Mena, I. (2014). Osmoregulation pattern and salinity tolerance of the white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) during post-embryonic development. *Aquaculture*, 422, 261-267. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0044848613006467>

Evolución de los marcadores genéticos empleados en estudios genéticos de *Penaeus vannamei*

- Ciobanu, D. C., Bastiaansen, J. W., Magrin, J., Rocha, J., Jiang, D. H., Yu, N., . . . Gong, H. (2010). A major SNP resource for dissection of phenotypic and genetic variation in Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Animal genetics*, 41(1), 39-47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2009.01961.x>
- Cobo, A. R. (2016). Parámetros genéticos y desempeño productivo en lotes de camarón *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) cultivados en Cuba. <https://aquadocs.org/handle/1834/14093>
- Cobo, R., and Pérez, L. (2018). Aspectos generales del cultivo y la genética del camarón blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931). <https://aquadocs.org/handle/1834/15129>
- Cruz, P., Ibarra, A. M., Mejia-Ruiz, H., Gaffney, P. M., and Pérez-Enríquez, R. (2004). Genetic variability assessed by microsatellites in a breeding program of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Marine Biotechnology*, 6, 157-164. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14595549/>
- Du, Z.-Q., Onteru, S. K., Gorbach, D., and Rothschild, M. F. (2010). A SNP Genetic Map for Pacific White Shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Animal Industry Report*, 656(1), 35. doi:https://doi.org/10.31274/ans_air-180814-604
- FAO. (2018). Meeting the sustainable development goals. *The State of World Fisheries and Aquaculture 2018* Retrieved from <https://www.fao.org/documents/card/es/c/I9540ES>
- FAO. (2020). Sustainability in action. *The State of World Fisheries and Aquaculture 2020*. Retrieved from <http://www.fao.org/3/ca9229en/online/ca9229en.html>
- Ferreira Jr, A., Maggioni, R., ConceiÃ, D., Perazzolo, L., and Petersen, R. (2017). Hsp70 gene polymorphisms in farmed marine shrimp *Litopenaeus vannamei* populations exposed to white spot disease and infectious myonecrosis. *Genetics and Molecular Research*, 16(2). doi:DOI <http://dx.doi.org/10.4238/gmr16029668>
- Flegel, T. W. (2019). A future vision for disease control in shrimp aquaculture. *Journal of the World Aquaculture Society*, 50(2), 249-266. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jwas.12589>
- Garcia, B. F., Bonaguro, Á., Araya, C., Carvalheiro, R., and Yáñez, 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. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2352513421001071>
- Garcia, D. K., and Alcivar-Warren, A. (2007). Characterization of 35 new microsatellite genetic markers for the pacific whiteleg shrimp, *Litopenaeus vannamei*: Their usefulness for studying genetic diversity of wild and cultured stocks, tracing pedigree in breeding

- programs, and linkage mapping. *Journal of shellfish research*, 26(4), 1203-1216. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\[1203:CONMGM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26[1203:CONMGM]2.0.CO;2)
- Glenn, K., Grapes, L., Suwanasopee, T., Harris, D., Li, Y., Wilson, K., and Rothschild, M. (2005). SNP analysis of AMY2 and CTSL genes in *Litopenaeus vannamei* and Penaeus monodon shrimp. *Animal genetics*, 36(3), 235-236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2005.01274.x>
- Guadalupe, B. (2017). *Caracterización genética de líneas de reproductores de camarón blanco Penaeus (Litopenaeus) vannamei en cultivo*. (Maestro en Ciencias en Acuicultura). <https://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/1876>
- Huang, Y., Zhang, L., Ge, H., Wang, G., Huang, S., and Yang, Z. (2021). SNP Development in *Penaeus vannamei* via Next-Generation Sequencing and DNA Pool Sequencing. *Fishes*, 6(3), 36. <https://www.mdpi.com/2410-3888/6/3/36>
- Jiang, H. G., Channarong, J., Ngernsiri, L., and Swatdipong, A. (2021). Microsatellite Techniques in Guam's Specific-Pathogen-Free *Penaeus Vannamei* Stock: Genetic Variance and Parentage Identification. *Fisheries and Aquaculture Journal*. S, 2. <https://hal.science/hal-03629030/>
- Jones, D. B., Jerry, D. R., Khatkar, M. S., Raadsma, H. W., van der Steen, H., Prochaska, J., . . . Zenger, K. R. (2017). A comparative integrated gene-based linkage and locus ordering by linkage disequilibrium map for the Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. *Scientific reports*, 7(1), 1-16. DOI: [10.1038/s41598-017-10515-7](https://doi.org/10.1038/s41598-017-10515-7)
- Kaewduang, M., Prasertlux, S., Janpoom, S., Rongmung, P., Ratdee, O., Lirdwitayaprasit, T., . . . Khamnamtong, B. (2021). Differential expression following ammonia stress and growth-related SNP of ferritin: Applications for establishment of stress-tolerant stocks with high growth performance of Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei* in Thailand. *Regional Studies in Marine Science*, 42, 101656. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2352485521000487>
- Khatkar, M., Zenger, K., Jones, D., Prochaska, J., van der Steen, H., Jerry, D., and Raadsma, H. W. (2017). Quantitative genomic analyses in the pacific whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei*. In *Proc. Assoc. Advmt. Anim. Breed. Genet.* 22, 121-124. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20203385280>
- Knibb, W., Giang, C., Premachandra, H., Ninh, N., and Dominguez, B. (2020). Feasible options to restore genetic variation in hatchery stocks of the globally important farmed shrimp species, *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture*, 518, 734823. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0044848619321738>
- Kongchum, P., Chimtong, S., and Papaiwong, N. (2022). Association between single nucleotide polymorphisms of nLvALF1 and PEN2-1 genes and resistance to Vibrio

- parahaemolyticus in the Pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture and Fisheries*, 7(4), 373-381.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2468550X21000964>
- Lien, N. T. K., Van Tung, N., Thanh, D. C., Hien, N. T., Ngoc, N., Lan, N. T. T. N., . . . Hung, N. H. (2019). Evaluate the potential SNPs for breeding selection of white spot syndrome virus resistance in *Litopenaeus vannamei*. *Journal of Biotechnology*, 17(4), 637-643.
<https://vjs.ac.vn/index.php/vjbt/article/view/13555>
- Liu, J., Yu, Y., Li, F., Zhang, X., and Xiang, J. (2014a). A new ALF from *Litopenaeus vannamei* and its SNPs related to WSSV resistance. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 32(6), 1232-1247. <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/914167>
- Liu, J., Yu, Y., Li, F., Zhang, X., and Xiang, J. (2014b). A new anti-lipopolysaccharide factor (ALF) gene with its SNP polymorphisms related to WSSV-resistance of *Litopenaeus vannamei*. *Fish & Shellfish Immunology*, 39(1), 24-33.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1050464814001156>
- Lu, X., Kong, J., Meng, X., Cao, B., Luo, K., Dai, P., and Luan, S. (2018). Identification of SNP markers associated with tolerance to ammonia toxicity by selective genotyping from de novo assembled transcriptome in *Litopenaeus vannamei*. *Fish & Shellfish Immunology*, 73, 158-166. DOI:[10.1016/j.fsi.2017.12.005](https://doi.org/10.1016/j.fsi.2017.12.005)
- Lukwambe, B., Nicholaus, R., Zhang, D., Yang, W., Zhu, J., and Zheng, Z. (2019). Successional changes of microalgae community in response to commercial probiotics in the intensive shrimp (*Litopenaeus vannamei* Boone) culture systems. *Aquaculture*, 511, 734257.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734257>
- 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. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2021.611570/full>
- Machado Tamayo, R. (2006). Assessment of genetic variability in two lots of white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) introduced to Cuba.
<https://munin.uit.no/handle/10037/344>
- Mangabeira-Silva, I. S., Soares, P. E. T., and Lanza, D. C. F. (2020). Single nucleotide polymorphism associated with disease resistance in *Penaeus vannamei*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 177, 107498.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0022201120302044>
- Medina González, M.K. (2006). *Elaboración de un mapa genético del ligamiento para el camarón blanco Penaeus vannamei empleando marcadores codominantes*. (Tesis de grado). Universidad estatal Península de Santa Elena, Facultad de Ciencias del Mar Escuela de Biología Marina, Ecuador. <https://repositorio.upse.edu.ec/handle/46000/826>

Evolución de los marcadores genéticos empleados en estudios genéticos de *Penaeus vannamei*

- Martin Marti, S., Onteru, S. K., Du, Z.-Q., and Rothschild, M. F. (2010). SNP analyses of the 5HT1R and STAT genes in Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 8(1), 53. DOI:[10.5424/sjar/2010081-1162](https://doi.org/10.5424/sjar/2010081-1162)
- 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. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0044848622009528>
- Nolasco-Alzaga, H. R., Perez-Enriquez, R., Enez, F., Bestin, A., Palacios-Mechetnov, E., and Haffray, P. (2018). Quantitative genetic parameters of growth and fatty acid content in the hemolymph of the Whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture*, 482, 17-23. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0044848616309668>
- Peng, M., Zeng, D., Zhu, W., Chen, X., Yang, C., Liu, Q., . . . Liang, J. (2020). Construction of a high-density genetic map and identification of quantitative trait loci for nitrite tolerance in the Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Frontiers in genetics*, 11, 571880. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2020.571880/full>
- Pérez-Beloborodova, A., Artiles-Valor, A., Pérez-Jar, L., Hernández-Martínez, D., Guerra-Aznay, M., and Espinosa-López, G. (2012). Genetic Characterization of Six Stocks of *Litopenaeus vannamei* used in Cuba for Aquaculture by means of Microsatellite Loci. *International Journal of Zoology*, 2012. <https://aquadocs.org/handle/1834/5347?locale-attribute=es>
- Perez-Enriquez, R., Hernández-Martínez, F., and Cruz, P. (2009). Genetic diversity status of White shrimp Penaeus (*Litopenaeus*) vannamei broodstock in Mexico. *Aquaculture*, 297(1), 44-50. doi:<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.08.038>
- Perez-Enriquez, R., Llera-Herrera, R., Torres, P. G., and Avila, S. (2020). A fast sex detection method for the Whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei* by post-PCR high resolution melting (HRM). *Aquaculture*, 520, 734784. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S004484861932664X>
- Perez-Enriquez, R., and Max-Aguilar, A. (2016). Pedigree traceability in whiteleg shrimp (*Litopenaeus vannamei*) using genetic markers: A comparison between microsatellites and SNPs. *Ciencias marinas*, 42(4), 227–235-227–235. doi:<http://dx.doi.org/10.7773/cm.v42i4.2662>
- Perez-Enriquez, R., Medina-Espinoza, J. A., Max-Aguilar, A., and Saucedo-Barrón, C. J. (2018). Genetic tracing of farmed shrimp (Decapoda: Penaeidae) in wild populations from a main aquaculture region in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 66(1), 381-393. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S003477442018000-100381

- Perez-Enriquez, R., Robledo, D., Houston, R. D., and Llera-Herrera, R. (2018). SNP markers for the genetic characterization of Mexican shrimp broodstocks. *Genomics*, 110(6), 423-429. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2018.10.00>
- Ren, S., Mather, P. B., Tang, B., and Hurwood, D. A. (2018). Levels of genetic diversity and inferred origins of *Penaeus vannamei* culture resources in China: Implications for the production of a broad synthetic base population for genetic improvement. *Aquaculture*, 491, 221-231. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0044848617325358>
- Ren, S., Mather, P. B., Tang, B., and Hurwood, D. A. (2022). Standardized microsatellite panels for pedigree management of farmed white-leg shrimp (*Penaeus vannamei*) stocks validated in a VIE tagged family selection line. *Aquaculture*, 551, 737946. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0044848622000606>
- Rezaee, S., Farahmand, H., and Nematollahi, M. A. (2016). Genetic diversity status of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) using SSR markers in Iran. *Aquaculture international*, 24(2), 479-489. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10499-015-9939-y>
- Sampantamit, T., Ho, L., Lachat, C., Sutummawong, N., Sorgeloos, P., and Goethals, P. (2020). Aquaculture production and its environmental sustainability in Thailand: Challenges and potential solutions. *Sustainability*, 12(5), 2010. <https://www.mdpi.com/2071-1050/12/5/2010>
- Santos, C. A., Andrade, S. C., and Freitas, P. D. (2018). Identification of SNPs potentially related to immune responses and growth performance in *Litopenaeus vannamei* by RNA-seq analyses. *PeerJ*, 6, e5154. DOI: [10.7717/peerj.5154](https://doi.org/10.7717/peerj.5154)
- Shekhar, M. S., Katneni, V. K., Jangam, A. K., Krishnan, K., Kaikkolante, N., and Vijayan, K. K. (2021). The Genomics of the farmed shrimp: Current status and application. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 29(4), 654-665. <https://doi.org/10.1080/23308249.2020.1858271>
- Silva, N. M. L., Ianella, P., Yamagishi, M. E. B., Rocha, J. L., Teixeira, A. K., Farias, F. G., . . . Caetano, A. R. (2022). Development and validation of a low-density SNP panel for paternity and kinship analysis and evaluation of genetic variability and structure of commercial Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) populations from Brazil. *Aquaculture*, 560, 738540. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0044848622006561>
- Suárez, V. (2016). *Uso de marcadores genéticos para la diferenciación genética de poblaciones cultivadas de camarón blanco.*

- Sui, J., Luan, S., Cao, J., Dai, P., Meng, X., Luo, K., . . . Kong, J. (2022). Genomic signatures of artificial selection in fecundity of Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*. *Frontiers in genetics*, 13, 929889. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2022.929889/full>
- Tiknaik, A., Khedkar, C., Khedkar, G., Prakash, B., Mamatha, D. M., Sangale, D., and Kalyankar, A. (2020). Microsatellite Genotyping Corroborated Loss of Genetic Diversity in *Clarias batrachus* as a Result of Lack of Regulatory Reforms in Aquaculture. *Biochemical genetics*, 58(4), 595-616. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10528-020-09963-0>
- Valles-Jimenez, R., Cruz, P., and Perez-Enriquez, R. (2004). Population genetic structure of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) from Mexico to Panama: microsatellite DNA variation. *Marine Biotechnology*, 6(5), 475-484. doi:DOI: 10.1007/s10126-004-3138-6. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10126-004-3138-6>
- Wang, Q., Yu, Y., Yuan, J., Zhang, X., Huang, H., Li, F., and 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), 1-9. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28514941/>
- 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. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2019.00520/full>
- Yu, M., Cheng, Y., and Rothschild, M. F. (2006). SNP analysis of Molting related genes in *Penaeus monodon* and *Litopenaeus vannamei* shrimp (Brief report). *Archives Animal Breeding*, 49(4), 411-412. <https://aab.copernicus.org/articles/49/411/2006/>
- Yu, Y., Wei, J., Zhang, X., Liu, J., Liu, C., Li, F., and Xiang, J. (2014). SNP discovery in the transcriptome of white Pacific shrimp *Litopenaeus vannamei* by next generation sequencing. *PloS one*, 9(1). DOI:[10.1371/journal.pone.0087218](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087218)
- Yu, Y., Zhang, X., Yuan, J., Li, F., Chen, X., Zhao, Y., . . . Xiang, J. (2015). Genome survey and high-density genetic map construction provide genomic and genetic resources for the Pacific White Shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Scientific reports*, 5(1), 1-14. DOI: [10.1038/srep15612](https://doi.org/10.1038/srep15612)
- Zeng, D., Chen, X., Li, Y., Peng, M., Ma, N., Jiang, W., . . . Li, M. (2008). Analysis of Hsp70 in *Litopenaeus vannamei* and detection of SNPs. *Journal of Crustacean Biology*, 28(4), 727-730. <http://dx.doi.org/10.1651/08-3019.1>
- Zeng, D., Yang, C., Li, Q., Zhu, W., Chen, X., Peng, M., . . . Liu, H. (2020). Identification of a quantitative trait loci (QTL) associated with ammonia tolerance in the Pacific white

Evolución de los marcadores genéticos empleados en estudios genéticos de *Penaeus vannamei*

shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *BMC Genomics*, 21(1), 1-12.
<https://bmcbioinformatics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-020-07254-x>

Zhang, L., Yang, C., Zhang, Y., Li, L., Zhang, X., Zhang, Q., and Xiang, J. (2007). A genetic linkage map of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*): sex-linked microsatellite markers and high recombination rates. *Genetica*, 131, 37-49.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10709-006-9111-8>

Zhang, X., Yuan, J., Sun, Y., Li, S., Gao, Y., Yu, Y., . . . Zhang, X. (2019). Penaeid shrimp genome provides insights into benthic adaptation and frequent molting. *Nature communications*, 10(1), 356. <https://www.nature.com/articles/s41467-018-08197-4>

Zhi-Ying, J., Xiao-Wen, S., Li-Qun, L., Da-Yu, L., and Qing-Quan, L. (2006). Isolation and characterization of microsatellite markers from Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). *Molecular Ecology Notes*, 6(4), 1282-1284.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1471-8286.2006.01515.x>

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Concepción y diseño de la investigación: ECS, HCA, AAC; redacción del manuscrito: ECS, AAC.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflicto de intereses.