



AquaTIC

ISSN: 1578-4541

igjaugar@upv.es

Universidad de Zaragoza

España

Mendoza-Pacheco, Oliva; Parra-Bracamonte, Gaspar Manuel; De la Rosa-Reyna, Xochitl Fabiola; Sifuentes-Rincón, Ana María; Ambriz-Morales, Pascuala

**Genes candidatos para mejorar la deposición de ácidos grasos en carne de bagre de canal (*Ictalurus punctatus*)**

AquaTIC, núm. 51, 2018, pp. 1-15

Universidad de Zaragoza

España

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49460615002>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org  
UAEM

Sistema de Información Científica Redalyc  
Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal  
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

## Genes candidatos para mejorar la deposición de ácidos grasos en carne de bagre de canal (*Ictalurus punctatus*)

Oliva Mendoza-Pacheco, Gaspar Manuel Parra-Bracamonte\*, Xochitl Fabiola De la Rosa-Reyna, Ana María Sifuentes-Rincón y Pascuala Ambriz-Morales

Centro de Biotecnología Genómica, Instituto Politécnico Nacional (IPN). Reynosa, Tamaulipas, México.  
\*email: [gparra@ipn.mx](mailto:gparra@ipn.mx)

### Resumen

El presente trabajo es una revisión sobre la importancia de los marcadores moleculares para el mejoramiento genético y del enfoque de genes candidatos asociados a la ruta de los ácidos grasos en la carne de bagre de canal (*Ictalurus punctatus*), como estrategia para mejorar la calidad de la carne de esta especie. Los genes candidatos son una herramienta que permite identificar aquellas variaciones asociadas a cambios puntuales directa o indirectamente implícitos en la ruta de ácidos grasos. Actualmente existe una demanda creciente en el mercado enfocada a la calidad de la carne de pescado con mayores cantidades de ácidos grasos insaturados benéficos a la salud humana, en comparación de los saturados que se desea disminuir en el consumo humano; sin embargo, en bagre de canal es un potencial poco explorado. La información aquí presentada incluye la integración de genes localizados en una red de interacciones de la ruta de ácidos grasos, y se analizaron aquellos que desde un punto de vista bioquímico tienen un potencial para el desarrollo eficiente en el mejoramiento genético asistido por marcadores moleculares. Esta estrategia mediante el uso de herramientas moleculares eficientiza el trabajo reduciendo costos de inversión, tiempo y espacio, e incrementa la productividad y rentabilidad de los programas de mejoramiento en el sector acuícola.

*Palabras clave:* ácidos grasos, bagre de canal, genes candidatos, rutas metabólicas.

### Summary

#### **Candidate genes for fatty acids deposition improvement of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) meat**

The present review describes some important genetic improvement concepts and the candidate genes approach and the relationship with those genes associated with the pathway of fatty acids on the meat of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) to improve the quality of the carcass of this species. The candidate genes strategy allows to identify variations associated with specific changes that are implicit in the fatty acids pathway. Although there is a growing demand in the market focused on the meat quality related to increase the unsaturated fatty acids content, which are beneficial to human health, compared to the saturated ones that we want to decrease in human consumption. For channel catfish this information is scarce. The perspectives presented here integrate genes located in an interactions network in the fatty acids pathway, and those that from a biochemical point of view have a potential for efficient development in genetic improvement. Marker assisted selection is a strategy through of the use of molecular tools, makes that the work will be more efficient reducing investment costs, time and space, and increases the productivity and profitability of breeding programs in the aquaculture industry.

*Keywords:* Channel catfish, candidate genes, fatty acids, metabolic pathways.

### Introducción

Los lípidos y sus ácidos grasos son componentes orgánicos importantes de los peces y desempeñan un papel fundamental como fuentes de energía metabólica para el crecimiento, la reproducción y el movimiento migratorio. Además, los ácidos grasos de pescado son ricos en omega-3 de cadena larga y altamente insaturados (n-3 HUFA) que tienen un papel particularmente importante en la nutrición animal, incluyendo peces y nutrición humana, reflejando su papel en procesos fisiológicos (Tocher, 2003).

La acuacultura es el sector de mayor crecimiento en la producción de proteína de origen animal (Yue y Wang, 2017), es fuente de minerales, vitaminas (Tacon y Metian, 2013) y ácidos grasos (Tur *et al.*, 2012). A su vez contribuye a la seguridad alimenticia, nutrición humana, minimiza el impacto de la sobreexplotación en mares y representa una fuente de empleo. La acuacultura proporciona aproximadamente un tercio de los productos pesqueros en el mundo de los cuales los peces se consideran fuentes de alimentos naturales que proveen beneficios a la salud humana (Farias *et al.*, 2017).

El bagre de canal (*Ictalurus punctatus*) es una especie dulceacuícola, nativa del sur de Canadá, este de Estados Unidos y noreste de México. Debido a su alta producción de carne (50% a nivel mundial) y fácil adaptabilidad ambiental, ha sido introducida en diversas regiones del mundo (FAO, 2016). En México, los estados que destacan por su producción son: Coahuila, Chihuahua, Durango, Guerrero, Jalisco, Michoacán, San Luis Potosí y Tamaulipas (Lara-Rivera *et al.*, 2015, Suarez-Salgado *et al.*, 2016).

En la industria pesquera, la producción de bagre de canal creció lentamente en los años 60, y se fue expandiendo rápidamente en los años 80-90 (FAO, 2014), como resultado del avance de tecnologías en la formulación de alimentos. La calidad en la carne es posible medirse mediante parámetros como: olor, color, sabor, textura y valor nutricional. En bagre de canal los perfiles totales de ácidos grasos han sido poco estudiados. Las principales investigaciones se han enfocado a enfermedades, ganancia de peso, crecimiento, conversión alimenticia (la composición alimenticia representa el 45-47% del costo de inversión, mientras que 33-36% corresponde al manejo de granjas) entre otras (FAO, 2016).

A pesar de que el sector productivo de bagre de canal ha indicado a los caracteres de crecimiento como primordiales para establecer programas de mejora productiva y genética (Lara-Rivera *et al.*, 2015), la identificación de variabilidad genética y genómica relacionada a caracteres de calidad de la carne como la deposición de ácidos grasos, ayudaría a incentivar la competencia con otras especies más reconocidas en México y sobre todo ampliar el mercado que se encuentra limitado a ciertos estados de la república mexicana.

El presente trabajo revisa la importancia de los marcadores moleculares para el mejoramiento genético y presenta la evidencia de algunos genes que están directamente relacionados al metabolismo de ácidos grasos como candidatos para descubrir variantes asociadas a su deposición en carne de especies acuáticas como el bagre de canal.

### ***El bagre de canal y su importancia***

El bagre de canal se distribuye de manera natural desde el sur de Canadá hasta el noreste de México (Mejía-Mojica *et al.*, 2013). Actualmente, ha sido introducido a diversos países (Europa, la Federación Rusa, y partes de América Latina) (FAO-FishStat, 2017). Los bagres son nativos de aguas que fluyen en ambientes templados, pero se desarrollan bien en condiciones con inviernos fríos y veranos cálidos (Lara-Rivera *et al.*, 2015; Parra-Bracamonte *et al.*, 2017). Los adultos desovan por primera vez a los dos o tres años. El desove en la naturaleza ocurre en la primavera, comenzando alrededor de marzo en la parte sur de la distribución geográfica y más tarde en la medida que aumenta la latitud (FAO-FishStat, 2016).

El bagre de canal es uno de los pocos peces de agua dulce del continente americano usado en la acuacultura, por lo cual se han introducido en otras regiones del mundo desde 1950. Sin embargo, en Estados Unidos (EEUU) es donde mayor éxito ha tenido su producción y comercialización (Mejía-Mojica *et al.*, 2013). Esta especie se ha usado como

modelo para inmunología comparativa, fisiología reproductiva y toxicología de vertebrados ectotérmicos (Liu *et al.*, 2016).

En México, el bagre de canal es nativo de la cuenca del Río Bravo que comprende parte de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas. Este último estado, posee las condiciones climatológicas ideales para el cultivo del bagre de canal; inviernos fríos y cambios de temperatura que fomentan la maduración de las gónadas en los peces, además de ríos, presas y canales de riego disponibles para su reproducción (González *et al.*, 2014); lo que ha posicionado al estado de Tamaulipas como líder en la producción de crías de esta especie en México llegando hasta la producción de 10 millones de alevines, esto en 2016 representó un 85% del total para abastecer las granjas de producción que existen en el país (Consejo Nacional del Bagre, 2016).

Debido a su fácil domesticación y adaptación el bagre de canal (*Ictalurus punctatus*) se ha introducido en varios estados de la república mexicana entre los cuales destacan por su producción; Jalisco (112 ha), Tamaulipas (60 ha), Coahuila (50), Chihuahua (40 ha), Michoacán (36 ha), Guerrero (24 ha) y San Luis Potosí (10 ha) (Lara-Rivera *et al.*, 2015).

El bagre de canal se sitúa dentro de las 6 primeras especies acuícolas (camarón, salmón, bivalvos, tilapia y carpa) utilizadas en la producción comercial y que han sido decisivas para impulsar la demanda y el consumo mundial, gracias a que han pasado de capturarse del medio silvestre a producirse en extensiones acuícolas, con la consiguiente disminución de sus precios y el aumento de su comercialización (FAO, 2016). En México, *I. punctatus* se sitúa en la cuarta posición después de trucha, tilapia y carpa (SAGARPA, 2017).

Actualmente se han registrado mercados especializados que requieren carne de mayor calidad, esto hace referencia a aquellas carnes ricas en proteínas, vitaminas y minerales y bajas en grasas saturadas. En México existe una demanda creciente de filete y fajitas de bagre en todos los mercados, especialmente en la zona de Nuevo León, Jalisco y en el centro de México. A pesar de ello, el mercado de *Ictalurus punctatus* no está totalmente desarrollado (SAGARPA, 2017), por lo que su estudio es una área de oportunidad a diferentes niveles: producción y comercialización.

### **Perspectivas de mejoramiento en el contenido de ácidos grasos**

Los ácidos grasos son los principales componentes de todos los organismos vivos, que participan en diversos procesos metabólicos, como el almacenamiento de energía y como elementos estructurales de las membranas biológicas. Todos los ácidos grasos desempeñan un papel importante en procesos biológicos clave que incluyen el suministro de energía, la estructura y las funciones de las membranas biológicas. Algunos ácidos grasos, particularmente los ácidos grasos poliinsaturados y sus derivados, son altamente activos biológicamente y participan en la señalización y la regulación del metabolismo lipídico, la respuesta inflamatoria y la división celular (Schmitz y Ecker, 2008). La Asociación Americana del Corazón, recomienda el consumo de pescados, especialmente para la prevención secundaria de enfermedades cardiovasculares por su contenido de ácidos grasos (Wang *et al.*, 2016). Además, tiene relevancia en la alimentación humana ya que proporcionan beneficios a la salud como el control de enfermedades, inflamatorias, desarrollo neuronal, artritis, asma, colitis, diabetes, cáncer, entre otras (Young *et al.*, 2014).

Algunos estudios han analizado las fuentes de variación relacionadas a la deposición de los ácidos grasos en tejidos musculares de peces desde diferentes perspectivas. Young *et al.* (2014) evaluaron los cambios en la composición de ácidos grasos de tejidos musculares, hepáticos y adiposos del bagre de canal transferidos del Río Kaskaskia

(Illinois, EEUU) a estanques de tierra en el Centro de Pesca, Acuicultura y Ciencias Acuáticas Makanda (Illinois, EEUU) imitando la migración del río a un hábitat de inundación. Con el tiempo, los ácidos grasos poliinsaturados n-3 y C:18 disminuyeron en todos los tejidos, mientras que los ácidos grasos monoinsaturados aumentaron. Este estudio demuestra que la sincronía de ácidos grasos cambia con el tiempo en respuesta a los cambios de dieta y hábitat, y pueden ser útiles en el seguimiento al momento de los cambios en la dieta (Young *et al.*, 2014).

Dong *et al.* (2015) determinaron que el ácido linoleico conjugado (CLA) dietético podía reducir el contenido de lípidos tisulares de bagre de color oscuro (*Pelteobagrus vachelli*) y si el contenido de lípidos disminuido se debía en parte a alteraciones en las actividades enzimáticas del metabolismo lipídico y a los perfiles de ácidos grasos. Se encontró que la deposición de CLA parecía ser principalmente a expensas de MUFA y n-3 PUFA en la grasa intraperitoneal, mientras que en músculo era a causa de los ácidos grasos poliinsaturados n-3.

De igual manera Zhang *et al.* (2015) analizaron el efecto de seis diferentes concentraciones de té chino en función a la cantidad producida en ácidos grasos de bagre de canal. Los resultados mostraron que el contenido de ácidos grasos saturados (C16:0 y C18:0) en el músculo dorsal disminuyeron, mientras que los ácidos grasos insaturados (C18:1, C18:2, C20:1 y C20:4) aumentaron con la adición del té a las dietas. La adición de 1% de té (DragonWell tea) a las dietas mejoró significativamente el rendimiento del crecimiento y la utilización de alimentos y redujo el contenido de grasa hepática.

Otro estudio en bagre de canal, reveló que al proveer una dieta con aceite de pescado oxidado dietético llevó a una disminución significativa en las concentraciones hepáticas de DHA y PUFA, y tuvo un aumento significativo en las concentraciones musculares de EPA y PUFA, los peces mostraron mayores niveles de DHA y PUFA en el músculo comparados a los del hígado (Dong *et al.*, 2014).

Cahu *et al.* (2004) mencionan que el bagre de canal silvestre tiene mayor contenido de ácido eicosapentanoico (EPA) y de ácido docosahexanóico DHA. Sin embargo, los peces cultivados tienen un mayor contenido de lípidos totales. Por lo tanto, las cantidades de EPA y DHA suministradas pueden ser superiores a la producida por la misma cantidad de peces silvestres a pesar de sus concentraciones relativas más bajas: por ejemplo, 100 g de filetes en especies cultivadas tienen una proporción de 10-20 veces más EPA y DHA que en 100 g de carne de peces silvestres (Cahu *et al.*, 2004).

Si bien, estudios indican que el contenido total de grasas en bagre de canal puede ser influenciado por la alimentación, el costo de una alimentación ideal para el buen desarrollo o para el incremento en los niveles del contenido nutricional de la carne de los peces implica un mayor costo de inversión en cada ciclo productivo, lo que a mediano plazo resulta en pérdidas en la rentabilidad del sistema de producción. La variabilidad genética por lo tanto provee una alternativa de mejoramiento sobre todo para caracteres como la deposición de ácidos grasos, influenciada primariamente por el componente ambiental.

### **Mejoramiento genético**

El mejoramiento genético (MG) por definición es el proceso que involucra el reconocimiento de la variabilidad genética existente en una característica de interés dentro de una población para distinguir y seleccionar a aquellos individuos que por su potencial genético pueden producir un cambio o progreso genético en un sentido favorable (Parra y Sifuentes, 2012). El MG, permite seleccionar rasgos deseables en un

individuo, grupo o familia, este proceso permite incrementar los caracteres de interés a nivel estructural y funcional en una población. El MG, esta medido por la capacidad en la producción para la obtención de características (resistencia a enfermedades, obtención de metabolitos, ganancia de peso, crecimiento, conversión alimenticia, entre otros) con fines económicos, de seguridad alimenticia e investigación. Además, en el mejoramiento genético están implícitos el estudio de: la cría selectiva que se ve influenciada directamente por el hombre, hibridación y cruzamiento entre especies y dentro de especies, manipulación de los juegos de cromosomas, transgénesis y marcadores genéticos que se ha usado para diferenciar especies, identificar individuos o grupos de interés (Gjerde, 2005).

La base de la cría selectiva consiste en seleccionar como progenitores a individuos que posean un alto valor genético aditivo para un fenotipo deseado (característica), y de esta manera puedan heredar sus genes superiores a su descendencia (Gjerde, 2005). En general, el método de selección que puede llevarse a cabo en poblaciones acuícolas puede ser individual o masal, familiar, intrafamiliar y combinado (Farias *et al.*, 2017); la posibilidad de elección de cualquiera de estos métodos depende de la característica la cual este dirigida el mejoramiento, la facilidad de registrar la característica en animales vivos, la magnitud de la heredabilidad y la capacidad de reproducción de la especie (Gjedrem y Baranski, 2009). En general, se sabe que la deposición de grasa total en especies de acuacultura tiene una heredabilidad moderada (0,50), y para *Ictalurus punctatus* este valor va de moderado a alto (0,20-0,65; Tabla 1) (Martínez-Portela, 2009). Sin embargo, la heredabilidad de la deposición de ácidos grasos específicos no se ha documentado.

**Tabla 1.** Heredabilidad ( $h^2$ ) en caracteres de deposición de grasa en especies acuícolas.

<b><math>h^2</math></b>	<b>Característica</b>	<b>Especie</b>
0,10	grasa total	Trucha alpina ( <i>Salvelinus alpinus</i> ) <sup>1</sup>
0,12-0,21	grasa total	Camarón ( <i>Litopenaeus vannamei</i> ) <sup>2</sup>
0,17-0,26	grasa en filete	Salmón del Pacífico ( <i>Oncorhynchus kisutch</i> ) <sup>3</sup>
0,19-0,28	grasa total	Salmón del Atlántico ( <i>Salmo salar</i> ) <sup>4</sup>
0,20-0,65	grasa total	Bagre de canal ( <i>Ictalurus punctatus</i> ) <sup>5</sup>
0,25-0,40	grasa muscular	Trucha arcoíris ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> ) <sup>6</sup>
0,58	grasa muscular	Carpa ( <i>Cyprinus carpio</i> L.) <sup>7</sup>

<sup>1</sup>Martínez-Portela, 2009; <sup>2</sup>Nolasco-Alzaga, 2016; <sup>3</sup>Sodeland *et al.*, 2013; <sup>4,6</sup>Tobin *et al.*, 2006;

<sup>4</sup>Powell *et al.*, 2008; <sup>5</sup>Martínez-Portela, 2009; <sup>6</sup>Quillet *et al.*, 2005; <sup>7</sup>Kocour *et al.*, 2007.

La existencia de pocos programas de mejoramiento genético en acuacultura se debe a diferentes factores; por ejemplo, a la poca información sobre los ciclos reproductivos de especies cultivadas, a la captura regular de especímenes silvestres para la cría, lo que compromete la domesticación de la especie y a los investigadores, extensionistas y acuicultores con poco conocimiento sobre genética cuantitativa, teorías y programas de mejoramiento (Farias *et al.*, 2017). Adicionalmente, la dificultad en el manejo de algunas características productivas como los caracteres de composición de la carne que requieren de mayor infraestructura o del sacrificio de los organismos, dificulta la identificación de la variabilidad genética de dichos rasgos que puedan aprovecharse para la selección.

### **Mejoramiento genético asistido**

Con el desarrollo de las ciencias genómicas, se abrieron nuevas perspectivas de análisis y descubrimiento de las fuentes de variación genética en las características de

importancia económica de especies domésticas. A través de dos décadas de investigación genómica, algunos de los principales logros en acuacultura han sido, el desarrollo de marcadores moleculares para identificar y diferenciar poblaciones de peces; el descubrimiento y caracterización de marcadores de DNA con amplia cobertura en el genoma permitiendo su asociación con caracteres productivos mediante estudios de asociación de genoma completo (GWAS: *Genome Wide Association Study*); la secuenciación de genomas completos de especies comercialmente importantes como bagre de canal, tilapia, carpa, salmonídos; el descubrimiento de una gran cantidad de genes en estas especies y los procesos de expresión relevantes en la acuacultura (Dunham, 2014), la implementación potencial de la información de arreglos derivados de la secuenciación en modelos de predicción genómica (Gjedrem y Robinson, 2014).

El principal reto para la implementación del mejoramiento genético asistido por marcadores es la identificación de las variaciones que significativamente expliquen los fenotipos de interés. Las regiones donde se encuentran estas variaciones se les conoce como *loci* de características cuantitativas (QTLs: *Quantitative Trait Loci*, por sus siglas en inglés) que son descubiertos mediante el mapeo de la relación entre los genotipos y fenotipos. El descubrimiento de los QTLs ha sido relativamente fructífero, mediante la implementación de métodos de ligamiento y asociación que son los más frecuentemente usados (Ashton *et al.*, 2017), sin embargo, debido a sus ventajas, fueron reemplazados cada vez más por los SNPs implementando con mayor frecuencia los estudios de asociación, que tienen mayor nivel de precisión usando un número mayor de marcadores y no requieren de información familiar o de estructura poblacional (Ashton *et al.*, 2017).

Sin embargo, la implementación de los métodos y herramientas genómicas en la acuacultura no ha sido tan intenso como en otras especies domésticas (p. ej. bovinos, porcinos y aves). En teleósteos, las especies más estudiadas son la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), con el 15% de reportes de QTLs, salmón (*Salmo salar*) con el 10% y la carpa común (*Cyprinus carpio*) con el 8% (Ashton *et al.*, 2017). Para el caso de la trucha arcoíris el número de QTLs reportado en el *Animal QTL database* (Hu *et al.*, 2016) hasta agosto de 2018, es de 128 QTLs, de los cuales 51 son relacionados al nivel de cortisol después del confinamiento.

Si bien el avance en el descubrimiento de QTLs, no ha sido substancial como en otras especies, la cada vez mayor disponibilidad de genomas completos ensamblados (Yue y Wang, 2017), ayudará a la implementación de metodologías de genómica comparativa, el descubrimiento de nuevos QTLs al incrementarse la disponibilidad de arreglos de gran densidad (Ashton *et al.*, 2017), y eventualmente a la identificación de las bases genómicas que expliquen la mayor variabilidad en diferentes características de importancia para la industria acuícola, como el crecimiento, resistencia y resiliencia a patógenos, maduración sexual, tolerancia a la salinidad y temperatura, y características de la calidad de la carne.

En los últimos años, una estrategia de descubrimiento de nuevas variaciones genómicas que expliquen el fenotipo de caracteres de importancia económica ha sido implementada exitosamente (Hemmer-Hansen *et al.*, 2011; Suárez-Salgado, 2017). La estrategia de gen candidato está basada en la hipótesis de asociación (directa o por desequilibrio de ligamiento) debido a su participación en la codificación de proteínas que están relacionadas con los procesos fisiológicos y metabólicos de la característica en cuestión.

### **Genes candidatos**

Los genes candidatos, son generalmente genes con funciones biológicas que directa o indirectamente regulan los procesos en las características investigadas y que pueden ser confirmadas mediante una evaluación de los efectos de las variantes del gen mediante

un análisis de asociación (Zhu y Zhao, 2007). Los genes candidatos son comúnmente dirigidos basándose en el conocimiento previo de su papel en la regulación de vías metabólicas específicas que influyen en un rasgo cuantitativo particular (De-Santis y Jerry 2007).

En el estudio realizado Hemmer-Hansen *et al.* (2011), se identificaron SNPs en genes candidatos para crecimiento y reproducción en bacalao del atlántico. Sus hallazgos demuestran que el enfoque del gen candidato es un complemento valioso y dirigido al enfoque aleatorio para descubrir la variación genética en el genoma y transcriptoma a través de métodos de secuenciación de alto rendimiento en especies no modelo (Hemmer-Hansen *et al.*, 2011).

La identificación de genes candidatos asociados a las rutas metabólicas de lípidos exclusivamente en ácidos grasos, es un trabajo poco analizado en peces de agua dulce (Tabla 2); sin embargo, es una herramienta dentro del mejoramiento genético que permite aludir aquellas limitaciones para la obtención de un organismo con las mejores características deseables de generación tras generación reduciendo los costos de inversión a mediano y largo plazo.

### ***Genes candidatos asociados a las rutas de síntesis y metabolismo de ácidos grasos***

Para el descubrimiento de variaciones que expliquen significativamente el fenotipo de deposición de ácidos grasos, todas las rutas de síntesis y metabolismo de lípidos son candidatas que valen la pena explorar, ya que los ácidos grasos son bloques constructores de fosfolípidos y glicolípidos (componentes de las membranas biológicas), muchas proteínas son modificadas por la unión covalente de ácidos grasos, los cuales los dirigen a la localización de membrana, se almacenan como triglicéridos (ésteres de glicerol sin carga) y los derivados de los ácidos grasos sirven como hormonas y mensajeros intracelulares (Kanehisa *et al.*, 2017).

#### **Degradación de los ácidos grasos**

La oxidación de los ácidos grasos consiste en la eliminación secuencial de unidades de dos átomos de carbono, a través de una ruta metabólica denominada  $\beta$ -oxidación (Koolman y Röhm, 2004). El proceso de la  $\beta$ -oxidación se desarrolla en su mayor parte en la matriz mitocondrial, aunque también es posible en otros orgánulos citoplasmáticos como son los peroxisomas. La  $\beta$ -oxidación peroxisómica funciona sobre ácidos grasos de cadena muy larga, entre 20 y 26 átomos de carbono (Koolman y Röhm, 2004). Los genes implicados en la degradación de los ácidos grasos en bagre de canal son: acetil-CoA acetiltransferasa 2 (*acat2*), acetil-CoA aciltransferasa (*acaa1* y *acaa2*), hidroxiacil-CoA deshidrogenasa (*hadh*), acil-CoA deshidrogenasa de cadena muy larga (*acadv1*), ácido graso-CoA de cadena larga de ligasa 3 (*acs13*), carnitinapalmitoiltransferasa 2 (*cpt2*) (Kanehisa *et al.*, 2017). Juegan un papel importante en la degradación de ácidos grasos insaturados, activándose antes de su degradación en la membrana externa mitocondrial en una reacción catalizada por acil-CoA sintetasa o tiocinasa de ácidos grasos.

#### **Biosíntesis de los ácidos grasos**

En peces los ácidos grasos pueden provenir de dos fuentes, la síntesis *de novo* de carbonos de fuentes no lipídicas del animal o directamente de los lípidos de la dieta (Henderson, 1996). La fuente principal de carbonos para la biosíntesis de nuevos lípidos es Acetil-CoA formadas en la mitocondria desde la descarboxilación oxidativa de piruvato (carbohidratos) o de la degradación oxidativa de aminoácidos (proteínas) (Tocher, 2003).

**Tabla 2.** Genes asociados al metabolismo de ácidos grasos en diferentes especies de peces.

ID del gen	Nombre	Longitud (pb)	Localización (cromosoma)	Símbolo	Organismo
100304843 * <sup>4</sup>	Proteína de transferencia de fosfolípidos	19793	11	pltp	Bagre de canal ( <i>Ictalurus punctatus</i> )
100528199 * <sup>1</sup>	Apolipoproteína A4	1877	28	apoA4	Bagre de canal ( <i>Ictalurus punctatus</i> )
108263594 *	Desaturasa de estearoil-CoA	6874	3	scd	Bagre de canal ( <i>Ictalurus punctatus</i> )
108273998 * <sup>4</sup>	Sintetasa de ácidos grasos	23287	13	fasn	Bagre de canal ( <i>Ictalurus punctatus</i> )
102683090 *	Enzima mática 1	151641	LG1	me1	Catán pinto ( <i>Lepisosteus oculatus</i> )
105016706 *	Proteína de transferencia de fosfolípidos	19492	LG17	pltp	Lucio del norte ( <i>Esox lucius</i> )
105021150 *	Sintetasa de ácidos grasos	28154	LG05	fasn	Lucio del norte ( <i>Esox lucius</i> )
101159698 *	Enzima mática 1	77398	16	me1	Medaka japonés ( <i>Oryzias latipes</i> )
30354 * <sup>7</sup>	Lipasa de lipoproteína	4608	22	lpl	Pez cebra ( <i>Danio rerio</i> )
140615 * <sup>10</sup>	Desaturasa de ácidos grasos	15231	25	fads2	Pez cebra ( <i>Danio rerio</i> )
393425 * <sup>9</sup>	Elongasa 5 de ácido graso	23205	13	elovl5	Pez cebra ( <i>Danio rerio</i> )
445125 * <sup>8</sup>	Proteína de transferencia de fosfolípidos	36155	6	pltp	Pez cebra ( <i>Danio rerio</i> )
559001 * <sup>5</sup>	Sintasa de Ácido graso	55605	12	fasn	Pez cebra ( <i>Danio rerio</i> )
100862707 * <sup>3</sup>	Proteínas de unión a ácidos grasos 7	1599	ssa06	fabp7	Salmon del Atlántico ( <i>Salmo salar</i> )
100136441 * <sup>3</sup>	Desaturasa Delta - 6 de acil grasa	13816	ssa23	fadsd6	Salmón del Atlántico ( <i>Salmo salar</i> )
100196111 * <sup>2</sup>	Apolipoproteína A – I	2276	ssa09	apoA1	Salmón del Atlántico ( <i>Salmo salar</i> )
100196174 * <sup>3</sup>	Proteína de unión a ácidos grasos, adipocito	1870	Un	fabp4	Salmón del Atlántico ( <i>Salmo salar</i> )
100534502 *	Sintetasa de ácidos grasos	30223	LG8	fasn	Tilapia del Nilo ( <i>Oreochromis niloticus</i> )
100693990 *	Enzima mática 1	78643	LG11	me1	Tilapia del Nilo ( <i>Oreochromis niloticus</i> )
100704227 * <sup>6</sup>	Leptina	1928	LG7	lepa	Tilapia del Nilo ( <i>Oreochromis niloticus</i> )
100704475 *	Proteínas de unión a ácidos grasos 7	1740	LG15	fabp7	Tilapia del Nilo ( <i>Oreochromis niloticus</i> )
100708634 *	Apolipoproteína A4	2062	LG14	apoA4	Tilapia del Nilo ( <i>Oreochromis niloticus</i> )
102077519 *	Proteína de transferencia de fosfolípidos	31146	LG3b	pltp	Tilapia del Nilo ( <i>Oreochromis niloticus</i> )

<sup>1</sup>Pridgeon y Klesius, 2013; <sup>2</sup>Leong *et al.*, 2010; <sup>3</sup>Zheng *et al.*, 2009; <sup>4</sup>Liu *et al.*, 2012; <sup>5</sup>Karanth *et al.*, 2013; <sup>6</sup>Shpilman *et al.*, 2014; <sup>7</sup>Feng *et al.*, 2014; <sup>7</sup>Mohammed-Geba *et al.*, 2016; <sup>8</sup>Strausberg *et al.*, 2002; <sup>9</sup>Zheng *et al.*, 2009; <sup>10</sup>Romvári *et al.*, 2002; \* <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>.

Los principales productos del ácido graso sintetasa son el ácido palmitílico (16:0) y el esteárico (18:0), los cuales pueden ser sintetizados *de novo* por todos los organismos, incluidos los peces (Henderson, 1996). Ocho unidades de acetil-CoA de dos carbonos son necesarios para la biosíntesis de 16:0 con una unidad de acetil CoA sirviendo como iniciador y los siete restantes son descarboxiladas por acetil-CoA descarboxilasa a malonil-CoA antes de ser combinados vía la ácido graso sintetasa en una serie de pasos de condensación que requieren NADH. La acetil-CoA deriva principalmente de proteínas que pueden convertirse en ácidos grasos mediante la vía de la acetil-CoA carboxilasa y ácido graso sintetasa (Henderson, 1996).

La tasa de síntesis de ácidos graso *de novo* está inversamente relacionada a la cantidad de lípidos en la dieta (Henderson, 1996). La generalización es que en el caso de peces que consumen naturalmente dietas ricas en lípidos, probablemente no hay síntesis de ácidos grasos *de novo*. Por ejemplo, en peces marinos, se ha sugerido que los lípidos provienen en mayor medida, sino exclusivamente, del fitoplancton y zooplancton. En peces de agua dulce, por el contrario, la dieta natural rica en lípidos es menos común lo que se refleja en la sustancial actividad lipogénica (Tocher, 2003). Existe evidencia en algunas especies que el incremento de los carbohidratos y en consecuencia de la insulina son un regulador positivo de la lipogénesis en peces de agua dulce. Adicionalmente, aunque el tejido adiposo tiene cierta actividad lipogénica, el hígado es cuantitativamente el principal sitio de lipogénesis (p. ej. trucha arcoíris) (Tocher, 2003).

#### Elongación de los ácidos grasos

La elongación de los ácidos grasos consiste en cuatro reacciones enzimáticas (condensación, reducción, deshidratación y reducción) (Jakobsson *et al.*, 2006). El primer paso implica la formación conducida por malonil-CoA de un 3-cetoacil-CoA catalizado por una de las siete elongasas (ELOVL1-7). En la segunda reacción, la 3-cetoacil-CoA se reduce a 3-hidroxiacil-CoA. Esta reacción requiere NADPH y se lleva a cabo mediante una sola enzima llamada, 3-cetoacil-CoA reductasa, codificada por hidroxiesterol 17-beta deshidrogenasa 12 (HSD17B12). En el tercer paso, 3-hidroxiacil-CoA se deshidrata a trans-2,3-enoil-CoA por 3-hidroxiacil-CoA deshidratasa (HACD). Finalmente, la trans-2,3-enoil-CoA se reduce a una acil-CoA grasa mediante la trans-2,3-enoil-CoA reductasa (TECR), que también requiere NADPH. El resultado es un éster de acil-CoA graso que se extiende con 2 átomos de carbono, que puede alargarse aún más durante los ciclos de elongación subsiguientes (Schackmann *et al.*, 2015).

La familia de genes ELOVL (Elongasa de ácidos grasos) se compone de siete subtipos distintos de elongasa de ácidos grasos (ELOVL1-7) (Guillou *et al.*, 2010). Estos genes catalizan la reacción de condensación inicial y limitan la velocidad del ciclo de elongación de ácidos grasos. Los genes ELOVL1, ELOVL3, ELOVL6 y ELOVL7 actúan preferentemente sobre los ácidos grasos saturados y los ácidos grasos monoinsaturados, mientras que ELOVL2, ELOVL4 y ELOVL5 están implicados en la elongación de acil-CoAs poliinsaturados (Cheng *et al.*, 2014).

En bagre de canal, se ha reportado que de estos siete subtipos sólo ELOVL 2, 5 y 6 son los genes que participan en la ruta de ácidos grasos insaturados (Kanehisa *et al.*, 2017). Oboh *et al.*, (2016), en su estudio en bagre africano (*Clarias gariepinus*) observaron que el gen FADS2, se encuentra en relación con el gen ELOVL2 y ELOVL5, y participa en la ruta de los ácidos grasos insaturados 18:3n-3, 18:2n-6, 18:3n-6, 20:4n-3, 20:3n-6, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:6n-3 y 22:5n-6. Las vías de biosíntesis de LC-PUFA implican la desaturación y elongación sucesiva de los precursores de C18 catalizados por las enzimas Fads y Elov1, esta primera enzima incorpora enlaces dobles en cadenas de acil de grasas,

mientras que ELOVL incorpora elongasas de proteínas a los ácidos grasos de cadena muy larga (Castro *et al.*, 2016; Monroig *et al.*, 2011; Vagner y Santigosa, 2011).

A su vez el gen ELOVL6 está identificado como un gen diana a SREBP y está altamente expresado en tejidos lipogénicos, tales como hígado y tejido adiposo en mamíferos, y participa en la elongación de ácidos grasos saturados y monoinsaturados (Bond *et al.*, 2016). Aun cuando se ha reportado que el gen ELOVL5 participa principalmente en los PUFAS, se tiene que ELOVL6 alarga más eficazmente los ácidos grasos C:12-16 saturados y 16:1, n-7 (Green *et al.*, 2010).

La ruta metabólica de ácidos grasos en bagre de canal indica la presencia de la familia del gen HACD. Esta familia de genes HACD1-4 interactúa con las proteínas ELOVL1-7 (Ikeda *et al.*, 2008). HACD1 y HACD2 muestran actividades redundantes en una amplia gama de vías de elongación de ácidos grasos, incluidos los ácidos grasos saturados a poliinsaturados, siendo HACD2 la principal de 3-hidroxiacil-CoA deshidratasa la que realiza esta reacción (Sawai *et al.*, 2017).

Las diferencias entre los ácidos grasos en la longitud de la cadena y el número de dobles enlaces crean diversidad de lípidos. Los genes HACD1-4 catalizan el tercer paso en el alargamiento de los ácidos grasos (Sawai *et al.*, 2017). A su vez el gen PECR participa en la elongación de ácidos grasos insaturados y de cadena larga (Piórkowska *et al.*, 2017).

Las desaturasas de acil-coenzima A (CoA) introducen un doble enlace en una posición específica sobre la cadena acilo de ácidos grasos de cadena larga, influyendo así varias de las propiedades biológicas clave del propio ácido graso y de lípidos más complejos que contienen esta cadena acilo (Cheng *et al.*, 2014).

Las desaturasas se pueden dividir en dos familias distintas denominadas estearoil-CoAdesaturasas (SCDs), y desaturasas de ácidos grasos (FADS). Las actividades de desaturación de ácidos grasos mediadas por los genes SCD y FADS generalmente se consideran por separado debido a que sus especificidades de sustrato son más importantes para los ácidos grasos saturados e insaturados, respectivamente (Park *et al.*, 2016).

Los miembros de la familia FADS se consideran productos de la fusión de compuestos por un dominio N-terminal del citocromo b5 y una porción de desaturasa que abarca una membrana múltiple C-terminal, ambos caracterizados por motivos conservados de histidina (Khang *et al.*, 2007). Las enzimas desaturasas regulan la insaturación de ácidos grasos mediante la introducción de dobles enlaces entre los carbonos definidos de la cadena de acilo graso. El gen funcional FADS2 es responsable de la biosíntesis de ácidos grasos poliinsaturados mediante la introducción de un doble enlace en la posición C6, principalmente la conversión de ALA y LA en PUFA de cadena larga (C20-22) en especies de mamíferos y aves. La actividad enzimática cambia con las alteraciones del contenido de ácidos grasos en la nutrición (Rzehak *et al.*, 2009). La desaturasa FADS2 cataliza la desaturación inicial y limitante de la velocidad de C18:2n -6 y C18:3n -3 para la producción de PUFA de cadena más larga (Guillou *et al.*, 2010). La expresión génica de FADS2 y su regulación nutricional han sido reportados en algunos estudios sobre peces (Geay *et al.*, 2010, 2012). Sin embargo, otros mecanismos en la regulación de expresión génica del gen FADS2, especialmente en ácidos grasos rara vez se han estudiado (Xu *et al.*, 2014).

En bagre africano se ha demostrado que el gen FADS2 codifica para la enzima Fads2 que es una  $\Delta 6\Delta 5$  desaturasa bifuncional capaz de operar hacia un rango de sustratos incluyendo n-3 (18:3n-3 y 20:4n-3) y n-6 (18:2n-6 y 20:3n-6) PUFA. Encontrando que la expresión de este gen en hígado fue aproximadamente cuatro veces mayor que en el

intestino (Oboh *et al.*, 2016). Las principales rutas de lipogénesis, es la biosíntesis de ácido graso, las cuales están catalizados por dos enzimas acetil-CoA carboxilasa y la multienzimasintasa de ácido graso (FAS), la cual usa acetil-CoA como fuente de carbón para producir ácido graso saturado (Castro *et al.*, 2016).

La enzima estearoil coenzima-A desaturasa (SCD; también conocida como  $\Delta 9$ -desaturasa) es una proteína de membrana (compuesta de cuatro dominios transmembranales) intrínseca que se une al retículo endoplásmico (RE), SCD es la enzima principal que introduce el primer doble enlace *cis* en la posición delta-9 de los ácidos grasos saturados para generar ácidos grasos monoinsaturados, que son sustratos principales para la biosíntesis de ácidos grasos poliinsaturados y lípidos complejos tales como triglicéridos, fosfolípidos, ésteres de colesterol y ésteres de cera como almacenamiento de energía, componentes de la membrana biológica y moléculas de señalización.

La proporción de ácidos grasos insaturados a ácidos grasos saturados desempeña un papel vital en la señalización celular y la fluidez de la membrana, en la que el desequilibrio de esta relación a menudo se asocia con enfermedades como diabetes, enfermedades cardiovasculares, hígado graso, cáncer y resistencia al estrés, etc. El gen SCD se considera como un gen candidato al ser un regulador clave en el contenido de grasa y la composición de ácidos grasos de la carne (García-Fernández *et al.*, 2010).

La biosíntesis de ácidos grasos monoinsaturados, así como 18:1n-9 y 16:1n-7 son producidos a través de la actividad de acil graso desaturasa  $\Delta 9$ , incluyendo en animales (Castro *et al.*, 2016). Estearoil CoA desaturasa (SCD), cataliza la conversión de ácidos grasos saturados a monoinsaturados. Esta reacción oxidativa introduce un doble enlace en *cis* a un espectro de acil-CoA de ácido graso interrumpido por el metileno.

Los ácidos grasos monoinsaturados desempeñan diversos papeles en los organismos vivos como componentes de los fosfolípidos de membrana, triacilgliceroles y ésteres de colesterol, además de ser componentes de lípidos. Los ácidos grasos monoinsaturados han sido implicados como mediadores en la transducción de señales, la apoptosis y la diferenciación de neuronas y otros tipos de células. Trabajos realizados en ovejas indican que la enzima sintasa de ácido graso (FAS) está codificada por el gen FASN. Quien cataliza la síntesis de palmitato de acetil-CoA y malonil-CoA, en presencia de NADPH, en ácidos grasos saturados de cadena larga (Dervishi *et al.*, 2011).

Otro gen que resalta su papel en el metabolismo de ácidos grasos es el gen ACOX el cual ha sido establecido como un sensor de correlación directa de la modulación del peroxisoma, no sólo de forma clásica en roedores, sino también en peces (Madureira *et al.*, 2016). Las acil-CoA oxidadas 1 (Acox1) y 3 (Acox3) son enzimas clave en la regulación de la homeostasis lipídica. Los factores endógenos y exógenos pueden alterar su expresión/actividad normal (Madureira *et al.*, 2016).

En los peroxisomas, entre la gama enzimática necesaria para la  $\beta$ -oxidación de los ácidos grasos de cadena larga a muy larga. El primer paso de la  $\beta$ -oxidación en el peroxisoma es catalizado por la enzima acil-CoA oxidasa (Acox). Esta enzima es responsable de convertir los ésteres de acil-CoA en los ésteres de 2-trans-enoil-CoA correspondientes (Madureira *et al.*, 2016).

El gen ACOX1 cataliza la primera etapa paso-limitante en la  $\beta$ -oxidación peroxisomal de las cadenas medias a largas de los ácidos grasos (Morais *et al.*, 2007). En humanos, actualmente se reconocen tres genes ACOX, mientras que, en los peces teleósteos, el gen ACOX2 aparentemente no existe (Morais *et al.*, 2007). Curiosamente, también se sabe que después de un evento de inducción del proliferador de peroxisomas (por ejemplo, fibratos), peces y humanos son respondedores proliferativos de peroxisomas

débiles que se correlaciona con la expresión apenas leve de ACOX correspondientes (Madureira *et al.*, 2016). En un estudio realizado se aisló y caracterizó los genes ACOX y también ACOX3 en la trucha marrón (*Salmo trutta f. fario*), identificando que el gen ACOX está bien conservado entre los vertebrados y es responsable de la metabolización de los ligandos de PPARα. Teniendo en cuenta la importancia de los Acox como enzimas limitantes de la velocidad en la β-oxidación peroxisomal para regular el metabolismo de los lípidos en mamíferos y peces (He *et al.*, 2014).

Los genes candidatos resultan ser una estrategia que permiten el estudio de asociaciones de genes que se encuentran en una red de interacciones para una característica dada, como lo son los genes anteriormente descritos quienes están implicados en la ruta de ácidos grasos. Estos genes candidatos son clave en la obtención de polimorfismos y pueden estar fuertemente ligados a la deposición de ácidos grasos en la carne de algunos peces como en bagre de canal ya sea directamente o por el desequilibrio de ligamiento.

## Conclusiones

La estrategia de genes candidatos aplicados al mejoramiento genético asistido, se han convertido en una herramienta en la obtención de información referente a rasgos de interés económico o de investigación, reduciendo el tiempo en obtener una característica con interés productivo, así como el costo de inversión a mediano plazo, a diferencia del mejoramiento convencional resulta ser más tardado y debe repetirse cada ciclo productivo.

En las rutas metabólicas de los lípidos, ELOVL, FAD, SCD, HSD17B12, HACD y TECR corresponden a las cuatro familias de genes que participan en la elongación de los ácidos grasos presentes en especies acuáticas como bagre de canal que pueden ser candidatos potenciales para descubrir variaciones favorables para la su deposición.

Si bien, la secuenciación del genoma completo de *Ictalurus punctatus* nos permitió identificar la ubicación de genes implícitos en la ruta lipídica y sus interacciones, sin embargo, es poca la información disponible referente a estudios relacionados a esta estrategia de los genes candidatos. No obstante, los estudios de secuenciación que se están realizando en esta especie de bagre de canal, permitirá tener información más completa sobre los genes y su asociación en las diferentes rutas metabólicas

## Agradecimientos

La autora agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca para sus estudios de maestría en Ciencias en Biotecnología Genómica. Los autores agradecen al Instituto Politécnico Nacional por el financiamiento del proyecto SIP20181002.

## Bibliografía

1. Ashton, D. T., Ritchie, P. A., Wellenreuther, M. (2017). Fifteen years of quantitative trait loci studies in fish: challenges and future directions. *Molecular Ecology*, 26(6), pp. 1465–1476.
2. Bond, L. M. *et al.* (2016). Fatty Acid Desaturation and Elongation in Mammals. *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins, and Membranes*. Elsevier.
3. Cahu, C., Salen, P. , de Lorgeril, M. (2004). Farmed and wild fish in the prevention of cardiovascular diseases: Assessing possible differences in lipid nutritional values. *Nutrition, Metabolism and Cardiovascular Diseases*, 14(1), pp. 34–41.
4. Castro, L. F. C., Tocher, D. R., Monroig, O. (2016). Long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis in chordates: Insights into the evolution of Fads and Elovl gene repertoire. *Progress in Lipid Research*, 62, pp. 25–40.

5. Cheng, J. H. *et al.* (2014). Texture and Structure Measurements and Analyses for Evaluation of Fish and Fillet Freshness Quality: A Review. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 13(1), pp. 52–61.
6. De-Santis, C., Jerry, D. R. (2007). Candidate growth genes in finfish — Where should we be looking? *Aquaculture*, 272(1), pp. 22–38.
7. Dervishi, E. *et al.* (2011). The effect of feeding system in the expression of genes related with fat metabolism in semitendinous muscle in sheep. *Meat Science*, 89(1), pp. 91–97.
8. Dong, G. F. *et al.* (2015). Conjugated linoleic acid alters growth performance, tissue lipid deposition, and fatty acid composition of darkbarbel catfish (*Pelteobagrus vachellii*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 41(1), pp. 73–89.
9. Dong, G. *et al.* (2014). Effects of oxidized fish oil intake on tissue lipid metabolism and fatty acid composition of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Aquaculture Research*, 45(11), pp. 1867–1880.
10. Dunham, R. A. (2014). Introduction to genetics in aquaculture XI: The past, present and future of aquaculture genetics. *Aquaculture*, (420-421), S1-S2.
11. FAO-FishStat (2016). National Aquaculture Sector Overview. Mexico. National Aquaculture Sector Overview Fact Sheets. Text by Montero Rodríguez, M. In: *FAO Fisheries and Aquaculture Department* [online]. Rome. Actualizado: 1 febrero 2005.
12. FAO-FishStat (2017). Cultured Aquatic Species Information Programme. *Ictalurus punctatus*. Cultured Aquatic Species Information Programme. Text by Stickney, R.R. In: *FAO Fisheries and Aquaculture Department* [online]. Rome. Actualizado: 1 febrero 2004.
13. FAO (2016). *El estado mundial de la pesca y la acuicultura: Contribución a la seguridad alimentaria y la nutrición para todos*. p. 224.
14. FAO (2014). *El estado mundial de la pesca y la acuicultura*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.
15. Farias, T., César, J., Silva, L. (2017). Methods of Selection Using the Quantitative Genetics in Aquaculture-A Short Review. *Insights Aquac Cult Biotechnol*, 1.
16. Feng, D. *et al.* (2014). Comparative studies of zebrafish *Danio rerio* lipoprotein lipase (Ipl) and hepatic lipase (Iipc) genes belonging to the lipase gene family: evolution and expression pattern. *Journal of Fish Biology*, 85(2), pp. 329–342.
17. García-Fernández, M. *et al.* (2010). Detection of quantitative trait loci affecting the milk fatty acid profile on sheep chromosome 22: role of the stearoyl-CoA desaturase gene in Spanish Churra sheep. *Journal of Dairy Science*, 93(1), pp. 348–57.
18. Gjedrem, T., Baranski, M. (2009). The Success of Selective Breeding in Aquaculture. In pp. 13–23. [http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-2773-3\\_3](http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-2773-3_3).
19. Gjedrem, T., Robinson, N. (2014). Advances by Selective Breeding for Aquatic Species: A Review. *Agricultural Sciences*, 5(12), pp. 1152–1158.
20. Gjerde, B. (2005). Design of Breeding Programs. In: Gjedrem, T. (Ed.), *Selection and Breeding Programs in Aquaculture*. Springer Netherlands, pp. 173–195.
21. González, A. *et al.* (2014). El sistema de información sobre especies invasoras. In: R. Mendoza y P. Koleff (coords.). *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 95–112.
22. Green, C. D. *et al.* (2010). Role of fatty acid elongases in determination of *de novo* synthesized monounsaturated fatty acid species. *Journal of Lipid Research*, 51(7), pp. 1871–7.
23. Guillou, H. *et al.* (2010). The key roles of elongases and desaturases in mammalian fatty acid metabolism: Insights from transgenic mice. *Progress in Lipid Research*, 49(2), pp. 186–199.
24. He, A. Y. *et al.* (2014). Identification, characterization and nutritional regulation of two isoforms of acyl-coenzyme A oxidase 1 gene in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Gene*, 545(1), pp. 30–35.
25. Hemmer-Hansen, J. *et al.* (2011). Identification of single nucleotide polymorphisms in candidate genes for growth and reproduction in a nonmodel organism; the Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Molecular Ecology Resources*, 11(s1), pp. 71–80.
26. Hu, Z. L., Park, C. A., Reecy, J. M. (2016). Developmental progress and current status of the Animal QTLdb. *Nucleic Acids Research*, 44(D1), pp. D827-33.
27. Ikeda, M. *et al.* (2008). Characterization of four mammalian 3-hydroxyacyl-CoA dehydratases involved in very long-chain fatty acid synthesis. *FEBS Letters*, 582(16), pp. 2435–2440.
28. Jakobsson, A., Westerberg, R., Jacobsson, A., (2006). Fatty acid elongases in mammals: Their regulation and roles in metabolism. *Progress in Lipid Research*, 45(3), pp. 237–249.

29. Karanth, S. *et al.* (2013). Polyunsaturated fatty acyl-coenzyme As are inhibitors of cholesterol biosynthesis in zebrafish and mice. *Disease Models and Mechanisms*, 6(6), pp. 1365–1377.
30. Khang, N. T. K. *et al.* (2007). Association of the FADS2 Gene with  $\omega$ -6 and  $\omega$ -3 PUFA Concentration in the Egg Yolk of Japanese Quail. *Animal Biotechnology*, 18(3), pp. 189–201.
31. Kocour, M. *et al.* (2007). Heritability estimates for processing and quality traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.) using a molecular pedigree. *Aquaculture*, 270(1), pp. 43–50.
32. Koolman, J., Röhm, K. H. (2004). *Bioquímica: texto y atlas*. Medica panamericana.
33. Lara-Rivera, A. L. *et al.* (2015). El bagre de canal (*Ictalurus punctatus* Rafinesque, 1818): estado actual y problemática en México. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(3), pp. 424–434.
34. Leong, J. S. *et al.* (2010). *Salmo salar* and *Esox lucius* full-length cDNA sequences reveal changes in evolutionary pressures on a post-tetraploidization genome. *BMC Genomics*, 11(1), p. 279.
35. Liu, S. *et al.* (2012). Efficient assembly and annotation of the transcriptome of catfish by RNA-Seq analysis of a doubled haploid homozygote. *BMC Genomics*, 13(1), p. 595.
36. Liu, Z. *et al.* (2016). The channel catfish genome sequence provides insights into the evolution of scale formation in teleosts. *Nature Communications*, 7, p. 11757.
37. Madureira, T. V., Castro, L. F. C., Rocha, E. (2016). Acyl-coenzyme A oxidases 1 and 3 in brown trout (*Salmo trutta f. fario*): Can peroxisomal fatty acid  $\beta$ -oxidation be regulated by estrogen signaling? *Fish Physiology and Biochemistry*, 42(1), pp. 389–401.
38. Martínez-Portela, P. (2009). *Genética y genómica en acuicultura: genética* (No. 639.8 G328ge). In Madrid, ES: Fundación Observatorio Español de Acuicultura. pp. 158–167.
39. Mejía Mojica, H., Lira Paredes, M. E., López Beltrán, R. G. (2013). Primer registro y establecimiento del bagre de canal *Ictalurus punctatus* (Siluriformes: Ictaluridae) en un tributario del Río Balsas, México, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.
40. Mohammed-Geba, K. *et al.* (2016). VY6, a  $\beta$ -lactoglobulin-derived peptide, altered metabolic lipid pathways in the zebra fish liver. *Food and function*, 7(4), pp. 1968–74.
41. Monroig, Ó., Li, Y., Tocher, D. R. (2011). Delta-8 desaturation activity varies among fatty acyl desaturases of teleost fish: High activity in delta-6 desaturases of marine species. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 159(4), pp. 206–213.
42. Morais, S. *et al.* (2007). Conserved expression of alternative splicing variants of peroxisomal acyl-CoA oxidase 1 in vertebrates and developmental and nutritional regulation in fish. *Physiological Genomics*, 28(3), pp. 239–252.
43. Nolasco-Alzaga, H. R. (2016). Estimación de la heredabilidad de ácidos grasos en *Litopenaeus vannamei*.
44. Oboh, A. *et al.* (2016). Biosynthesis of long-chain polyunsaturated fatty acids in the African catfish *Clarias gariepinus*: Molecular cloning and functional characterisation of fatty acyl desaturase (fads2) and elongase (elovl2) cDNAs7. *Aquaculture*, 462, pp. 70–79.
45. Park, H. G. *et al.* (2016). Palmitic acid (16:0) competes with omega-6 linoleic and omega-3  $\alpha$ -linolenic acids for FADS2 mediated  $\Delta$ 6-desaturation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids*, 1861(2), pp. 91–97.
46. Parra, B. G. M., Sifuentes, R. A. M. (2012). Mejoramiento genético asistido para características reproductivas de animales domésticos. *Memorias Reunión Bimensual sobre Reproducción. Animal*. Temascaltepec, Mexico, pp. 5–16.
47. Piórkowska, K. *et al.* (2017). Evolution of peroxisomal trans-2-enoyl-CoA reductase (PECR) as candidate gene for meat quality. *Livestock Science*, 201, pp. 85–91.
48. Powell, J. *et al.* (2008). Genetic parameters of production traits in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 274(2), pp. 225–231.
49. Pridgeon, J. W., Klesius, P. H. (2013). Apolipoprotein A1 in channel catfish: Transcriptional analysis, antimicrobial activity, and efficacy as plasmid DNA immunostimulant against *Aeromonas hydrophila* infection. *Fish and Shellfish Immunology*, 35(4), pp. 1129–1137.
50. Quillet, E. *et al.* (2005). Two-way selection for muscle lipid content in pan-size rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 245(1), pp. 49–61.
51. Romvári, R. *et al.* (2002). Non-invasive measurement of fillet composition of four freshwater fish species by computer tomography. *Aquaculture International*, 10(3), pp. 231–240.
52. Rzehak, P. *et al.* (2009). Evidence for an association between genetic variants of the fatty acid desaturase 1 fatty acid desaturase 2 (FADS1 and FADS2) gene cluster and the fatty acid composition of erythrocyte membranes. *British Journal of Nutrition*, 101(01), p. 20.

53. SAGARPA (2017). Exitosa la 1<sup>er</sup> edición de la México alimentaria 2016 "FOOD SHOW." Publicacion digital CONAPESCA, p.35.
54. Sawai, M. *et al.* (2017). The 3-hydroxyacyl-CoA dehydratases HACD1 and HACD2 exhibit functional redundancy and are active in a wide range of fatty acid elongation pathways. *Journal of Biological Chemistry*, 292(37), pp. 15538–15551.
55. Schackmann, M. J. A. *et al.* (2015). Enzymatic characterization of ELOVL1, a key enzyme in very long-chain fatty acid synthesis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids*, 1851(2), pp. 231–237.
56. Schmitz, G., Ecker, J. (2008). The opposing effects of n-3 and n-6 fatty acids. *Progress in Lipid Research*, 47(2), pp. 147–155.
57. Shpilman, M. *et al.* (2014). Production, gene structure and characterization of two orthologs of leptin and a leptin receptor in tilapia. *General and Comparative Endocrinology*, 207, pp. 74–85.
58. Sodeland, M. *et al.* (2013). Genome-wide association testing reveals quantitative trait loci for fillet texture and fat content in Atlantic salmon. *Aquaculture*, 408, pp. 169–174.
59. Strausberg, R. L. *et al.* (2002). Generation and initial analysis of more than 15,000 full-length human and mouse cDNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(26), pp. 16899–16903.
60. Suarez-Salgado, D. *et al.* (2016). Diversidad y origen genético de poblaciones introducidas de bagre de canal (*Ictalurus punctatus* Rafinesque, 1818), en el centro occidental de México. *J. Aquat. Res.*, 44(3), pp. 525–534.
61. Suárez Salgado, D. (2017). Búsqueda y caracterización de marcadores genéticos en genes candidatos para rasgos productivos de bagre de canal. p.95. <https://tesis.ipn.mx/handle/123456789/24572> [Acceso: 11 enero 2019].
62. Tacon, A. G. J. , Metian, M. (2013). Fish Matters: Importance of Aquatic Foods in Human Nutrition and Global Food Supply. *Reviews in Fisheries Science*, 21(1), pp. 22–38.
63. Tobin, D. *et al.* (2006). Fat or lean? The quantitative genetic basis for selection strategies of muscle and body composition traits in breeding schemes of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 261, pp. 510–521.
64. Tocher, D. R. (2003). Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish. *Reviews in Fisheries Science*, 11(2), pp. 107–184.
65. Tur, J. A. *et al.* (2012). Dietary sources of omega 3 fatty acids: public health risks and benefits. *British Journal of Nutrition*, 107(S2), pp. S23–S52.
66. Vagner, M., Santigosa, E. (2011). Characterization and modulation of gene expression and enzymatic activity of delta-6 desaturase in teleosts: A review. *Aquaculture*, 315(1–2), pp. 131–143.
67. Xu, H. *et al.* (2014). Regulation of Tissue LC-PUFA Contents, Δ6 Fatty Acyl Desaturase (FADS2) Gene Expression and the Methylation of the Putative FADS2 Gene Promoter by Different Dietary Fatty Acid Profiles in Japanese Seabass (*Lateolabrax japonicus*). *PLoS ONE*, 9(1), p. e87726.
68. Young, M. P., Whittle, G. W. , Trushenski, J. T. (2014). Changes in fatty acid profiles of three tissue types in channel catfish *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) transferred from river to pond environments. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(5), pp. 895–905.
69. Yue, G. H., Wang, L. (2017). Current status of genome sequencing and its applications in aquaculture. *Aquaculture*, 468, pp. 337–347.
70. Zhang, Y. *et al.* (2015). Effect of dietary Chinese tea on growth performance, disease resistance and muscle fatty acid profile of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Aquaculture International*, 23(2), pp. 683–698.
71. Zheng, X., Leaver, M. J., Tocher, D. R. (2009). Long-chain polyunsaturated fatty acid synthesis in fish: Comparative analysis of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) Δ6 fatty acyl desaturase gene promoters. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 154(3), pp. 255–263.
72. Zhu, M., Zhao, S. (2007). Candidate gene identification approach: progress and challenges. *International Journal of Biological Sciences*, 3(7), pp.420–7.