

Caracterización del color de cuerpo y porcentaje de reversión sexual en las generaciones F1 y retrocruce en *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758)

Characterization of body color and percentage of sexual reversion in F1 generations and backcrosses in *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758)

Anthony Iglesias-Sánchez¹
<https://orcid.org/0000-0003-1357-2043>

Evelyn Ventura-Aguilar¹
<https://orcid.org/0000-0002-7961-5547>

Zulita Prieto-Lara¹ 
<https://orcid.org/0000-0002-9782-1782>

¹ Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Trujillo, Av. Juan Pablo II, Trujillo 13008, Perú

RESUMEN: Esta investigación describe la variación fenotípica de *Oreochromis niloticus* en las generaciones F1 y del retrocruce con machos progenitores YY, enfocándose en el color del cuerpo y el porcentaje de reversión sexual natural. La generación F1 deriva de machos rojos YY y hembras grises XX, mientras que el retrocruce involucra neohembras XY de F1 con machos rojos YY. Para evaluar el color del cuerpo, se establecieron rangos de porcentaje de manchas grises: 0-5%, 6-30%, 31-50% y 51-100%. La reversión sexual se estimó observando el sexo fenotípico y utilizando marcadores SCAR-PCR ligados a los cromosomas sexuales Y y X para la confirmación del sexo cromosómico. El color del cuerpo fue rojo en ambas generaciones, con menos manchas grises en el retrocruce comparado con F1. Se identificaron neohembras en la F1 y en el retrocruce debido a la reversión sexual natural, con porcentajes de $5.33 \pm 2.31\%$ en F1 y $9.33 \pm 1.15\%$ en el retrocruce. La identificación de neohembras XY y YY, confirmadas con SCAR-PCR, permite una estrategia efectiva para aumentar la producción de machos YY, de importancia en la mejora de la genética del plantel de reproductores de *O. niloticus*.

Palabras clave: Tilapia, *Oreochromis niloticus*, reversión sexual natural, marcadores moleculares SCAR, color de cuerpo.

ABSTRACT: This research describes the phenotypic variation of *Oreochromis niloticus* in the F1 generations and backcrossing with YY parent males, focusing on body color and the percentage of natural sexual reversal. The F1 generation derives from red YY males and XX grey females, while backcrossing involves XY neofemales from F1 with red YY males. To evaluate the color of the body, ranges of percentage of gray spots were established: 0-5%, 6-30%, 31-50% and 51-100%. Sex reversal was estimated by observing phenotypic sex and using SCAR-PCR markers linked to the Y and X sex chromosomes for confirmation of chromosomal sex. The body colour was red in both generations, with fewer grey spots in the backcross compared to F1. Neofemales were identified in F1 and backcrossing due to natural sexual reversal, with percentages of $5.33 \pm 2.31\%$ in F1 and $9.33 \pm 1.15\%$ in backcrossing. The identification of XY and YY neofemales, confirmed with SCAR-PCR, allows an effective strategy to increase the production of YY males, of importance in the improvement of the genetics of the *O. niloticus* broodstock stock.

Keywords: Tilapia, *Oreochromis niloticus*, natural sex reversal, SCAR molecular markers, body color.

Recibido: 30.09.2024

Aceptado: 18.03.2025

Publicado (en línea): 20.01.2026

Citación: Iglesias-Sánchez, A.; E. Ventura-Aguilar & Z. Prieto-Lara. 2024. Caracterización del color de cuerpo y porcentaje de reversión sexual en las generaciones F1 y retrocruce en *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758). *Arnaldoa* 31(3): 365 - 373. <http://doi.org/10.22497/arnaldoa.313.31305>



INTRODUCCIÓN

La tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) es una especie ampliamente cultivada en la acuicultura mundial y se distingue por su capacidad para alterar su sexo fenotípico en respuesta a cambios ambientales, particularmente a cambios en la temperatura. Este fenómeno ha generado un interés en la industria acuícola, ya que los machos de tilapia son preferidos debido a su rápido crecimiento y mayor eficiencia en la producción de carne (Rodríguez *et al.*, 2018). Para garantizar poblaciones de machos, se han desarrollado diversas técnicas, siendo una de las más comunes la administración de hormonas androgénicas, como la 17 alfa-metiltestosterona, durante el período crítico de diferenciación sexual (Celik *et al.*, 2011; Snake *et al.*, 2020). Sin embargo, el uso de estas hormonas ha suscitado preocupaciones ambientales debido a la contaminación del agua y los posibles efectos adversos en las poblaciones de peces silvestres (Botero *et al.*, 2011).

En respuesta a estos desafíos, se ha implementado la tecnología YY, que permite la producción de machos XY a través del cruce de machos YY con hembras XX, sin necesidad de utilizar hormonas exógenas. Este método no solo garantiza poblaciones monosexuales de machos, sino que también minimiza los riesgos ambientales asociados (Mair *et al.*, 1997). No obstante, se ha observado que la reversión sexual natural, influenciada por la temperatura, sigue siendo un problema presente en *O. niloticus*, con tasas de reversión que pueden variar dependiendo de las condiciones ambientales y la generación de los peces (Tessema *et al.*, 2006).

En teoría, la descendencia de los cruces entre neohembras XY y machos XY deberían resultar en una proporción de 75% de machos, sin embargo, se han reportado variaciones en el porcentaje de machos de 69% al 91%, posiblemente debido a la temperatura alta del agua durante la cría en la etapa de alevines Alcántar *et al.* (2014). En el cruce de machos YY y hembras XX, la proporción de machos varió entre el 88% al 93%, porcentajes diferentes a lo esperado (Alcántar *et al.*, 2019). La presencia en un alto porcentaje de hembras puede generar una producción no rentable.

Otro factor no deseado lo constituye la presencia de manchas en el cuerpo de tilapia roja, cuya expresión está asociado al genotipo (Irion & Nüsslein-Volhard, 2019; Wang *et al.*, 2021). La presencia de pigmentos en la piel de los peces está determinada principalmente por cromatóforos (Parichy, 2021; Kimura *et al.* 2014). Los peces teleósteos poseen seis tipos de cromatóforos, que incluyen melanocitos (negro, marrón oscuro), xantóforos (amarillo), eritróforos (rojo/naranja), iridóforos (reflectantes), leucóforos (blancos) y cianóforos (azules) (Zhu *et al.*, 2016; Wang, 2020; Wang *et al.* 2021). Los patrones de coloración en Tilapia incluyen rosa/rojo completo, rosa con manchas negras dispersas y rosa con manchas rojas dispersas (Zhu *et al.*, 2016; Castillo, 2006).

Al realizar un cruzamiento dirigido entre machos rojos YY y hembras grises XX, se obtuvo una progenie F1 con tonalidad roja y variación en el patrón de manchas, posteriormente, al cruzar machos F1 con neohembras F1, la generación F2 resultante mostró una amplia gama de tonalidades, que varió desde un fenotipo rojo con manchas reducidas hasta un fenotipo completamente gris (Prieto *et al.*, 2016).

Adicionalmente a los perfiles de coloración condicionados por el componente genético, se suma las múltiples funciones adaptativas, incluyendo la termorregulación, el camuflaje, la comunicación social, el apareamiento selectivo (Zhu *et al.*, 2016). Los cambios en coloración del cuerpo, producida por cambios en el color de fondo de los tanques de crianza (Merighe *et al.*, 2004), variaciones en la temperatura e iluminación (Zhu *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2020), según la etapa reproductiva (FAO, 2009) y variaciones en la alimentación (Tuan *et al.*, 2024).

Dada la importancia de obtener progenies que incluyan, por un lado, individuos YY con nuevos arreglos genéticos y, por otro, ejemplares con un menor número de manchas, es fundamental realizar una primera aproximación para conocer la frecuencia de reversión sexual que ocurre de manera natural en un entorno determinado, así como la magnitud de la variación fenotípica en las progenies de cruzamientos dirigidos. En este contexto, el objetivo de la presente investigación fue determinar el porcentaje de reversión sexual y la variación en la presencia de manchas grises en el cuerpo en la generación F1 y en la progenie resultante del cruce entre neohembras XY (F1) y machos rojos YY.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Material biológico

Se utilizaron individuos de *Oreochromis niloticus* de 12 meses de edad, provenientes del Centro Experimental de Genética de la Facultad de Biología de la Universidad Nacional de Trujillo, como progenitores para los cruzamientos. Las hembras progenitoras (P1) presentaban un fenotipo gris con bandas dorsales oscuras y cromosomas XX, mientras que los machos YY exhibían un fenotipo rojo (Fig. 1).

2. Obtención de las generaciones F1 y retrocruce

Se realizaron cruces entre machos rojos YY y hembras grises XX de *O. niloticus*, genéticamente comprobadas, en una proporción de 1 macho y 5 hembras por tanque de crianza, generando la progenie F1. Esta progenie fue criada hasta alcanzar la madurez sexual, momento en el cual se identificaron las neohembras mediante la visualización de visual de las papilas genitales y la presencia de ovas, ante una leve presión. Las neohembras identificadas fueron colocadas en tanques de crianza con machos YY fenotipo rojo (progenitores P1) para obtener la progenie del retrocruce.

3. Toma de datos

Color de cuerpo y porcentaje de manchas

Se definieron los rangos para la cantidad de manchas grises en el cuerpo de los individuos, clasificados en: 0-5%, 6-30%, 31-50% y 51-100%. Estos rangos se establecieron mediante el cálculo del área total del cuerpo y la suma de las áreas de las manchas grises en cada pez. Utilizando el software ImageJ, se estimaron los porcentajes de manchas grises en relación con el área total del cuerpo de cada individuo.

Porcentaje de reversión sexual natural

Se identificó el sexo mediante la observación visual de las papilas genitales en los peces de la F1 y del retrocruce, diferenciando claramente entre hembras (papilas más cortas y redondeadas) y machos (papilas alargadas y puntiagudas).

Posteriormente, se realizó la identificación molecular del sexo cromosómico utilizando el método modificado descrito por Arqueros *et al.* (2017). Para esto, se extrajeron 15 mg de la aleta caudal, las muestras fueron almacenadas a -20°C por una hora. Las muestras se enjuagaron tres veces con agua destilada y alcohol al 70%, luego se secaron y rotularon. Se colocaron las muestras en tubos de microcentrífuga de 1.5 ml con 800 µl de buffer de digestión (10 mM TRIS-HCL pH 8.0; 25 mM EDTA pH 8.0; 20 mM NaCl; 2% SDS; Tritón 0.5%; PVP 2%; mercaptoetanol 1%; 7 µl de proteinasa K 20 mg/ml), previamente refrigerado por 20 minutos, siguiendo el protocolo descrito por Arqueros *et al.* (2017), Cawthorn *et al.* (2011), Aljanabi & Martínez (1997) y Kunhareang *et al.* (2010).

Las muestras reposaron por 5 minutos y se incubaron a 55°C durante una hora, agitándolas cada 10 minutos. Posteriormente, se centrifugaron a 14,500 rpm durante 5 minutos. Se añadió 100 µl de NaCl 5M, se homogenizó, y se agregó 300 µl de cloroformo frío. Después se transfirieron 400 µl del sobrenadante a un nuevo tubo, se añadieron 400 µl de isopropanol y se incubó a -20 °C por 20 minutos. Luego se centrifugó por 10 minutos y se descartó el sobrenadante. El pellet se lavó con 400 µl de etanol frío y se centrifugó por 8 minutos, se descartó el etanol y se dejó secar el pellet a 30°C por 30 minutos. Finalmente, el pellet se resuspendió en 80 µl de agua libre de ARNasa (DEPC) y se almacenó a -20°C.

Se realizó una PCR convencional utilizando marcadores SCAR como indicadores del sexo genético, siguiendo los estudios de Sun *et al.* (2014) y Arqueros *et al.* (2017). Los cebadores utilizados fueron:

- SCAR-5F-X (CTGGTTTGCAATAGTTAGGGTGCT)
- Marker-5R (CAGAAATGTAGACGCCCAGGTATC)
- SCAR-5R-Y (TTACAGCACCCAGAGTCAT)
- Marker-5F (TAAATTAATGACATTTTCAGTTATG)

Para la preparación del master mix de cada muestra se usó: 5 µL de 5x Green or Colorless Go Taq Reaction Buffer (PROMEGA), 0.5 µL de PCR Nucleotide Mix 10 mM, 2 µL de primer forward y reverse µM, 0.13 µL de TaqDNA Polymerase, 10.38 µL de agua DEPC y 5 µL de ADN.

El termociclador Applied Biosystem Veriti de 96 pocillos de 0.1 mL se programó con las siguientes condiciones: desnaturalización inicial a 94 °C por 2 minutos, 35 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 1 minuto; hibridación de SCAR-5F/5R-Y a 55 °C por 30 segundos y de SCAR-5F-X/5R a 53 °C por 30 segundos, control positivo B-actin a 61 °C por 30 segundos; extensión a 72 °C por 1 minuto; y una extensión final a 72 °C por 5 minutos (Arqueros *et al.*, 2017).

Los productos de PCR se sometieron a electroforesis en gel de agarosa al 1.5 %, teñidos con 4 µL de SYBR Safe DNA Gel Stain, y se observaron las bandas resultantes en el fotodocumentador de geles ChemiDoc XR+ System. La

presencia o ausencia de amplificación, determinada por los marcadores SCAR utilizados, permitió identificar la presencia de los cromosomas X e Y en los individuos.

Tanto en la progenie F1 como en la progenie del retrocruce entre neohembras F1 y machos YY de fenotipo rojo, se realizaron muestreos para obtener datos sobre la reversión sexual. En ambas generaciones, el sexo genético corresponde a machos, por lo que la presencia de una hembra es un claro indicador de reversión sexual de manera natural.

4. Análisis estadísticos

Se utilizó el análisis de varianza (ANOVA) para comparar los porcentajes de manchas grises en los peces, clasificados en los rangos de 0-5%, 6-30%, 31-50% y 51-100%. Los datos sobre el porcentaje de reversión sexual natural en las generaciones F1 y retrocruce se analizaron mediante la prueba t de Student, con un nivel de significancia de $\alpha=0.05$. Todas las pruebas estadísticas se procesaron utilizando el software Origin Pro 2020.

RESULTADOS

La descendencia F1 mostró un fenotipo predominantemente rojo, con tonalidades que varían desde el rojo pardo hasta el rojo intenso, e incluyeron manchas en diversos porcentajes, según los rangos establecidos (Fig. 1). En cuanto, a la descendencia resultante del retrocruce mostró un fenotipo predominantemente rojo y una cantidad significativamente menor de manchas ($p < 0.05$) (Tabla 1).

La reversión sexual natural de machos a hembras se evidencia en ambas generaciones, F1 y retrocruce, siendo significativamente más frecuente en la generación de retrocruce. Los datos presentados en la Tabla 2 indican que el porcentaje de reversión sexual en la generación F1 fue de $5.33 \pm 2.31\%$, mientras que en la generación de retrocruce alcanzó el $9.33 \pm 1.15\%$ ($p < 0.05$).

A partir de los análisis de PCR realizados en muestras de ADN de *O. niloticus* provenientes de hembras, se identificó una hembra revertida con genotipo YY. En la Figura 2, se observa la presencia de bandas que corresponden al marcador PCR-SCAR-5F/R-Y asociado al cromosoma Y, con un tamaño de 285.8 bp, y con el marcador PCR-SCAR-5R/F-X, al cromosoma X, con un tamaño de 886.0 bp. En la neohembra YY, se detecta únicamente una banda correspondiente al cromosoma Y, pero ausente con el marcador para el X (Carriles 1y 4). Por otro lado, en la neohembra XY se aprecia bandas correspondientes a ambos cromosomas, Y y X (Carriles 2 y 5). En contraste, en el individuo XX, se confirma la ausencia de la banda asociada al cromosoma Y, mientras que la banda asociada al cromosoma X está presente, como se observa en los carriles 3 y 6.

Tabla 1. Porcentaje de manchas grises en el cuerpo de *O. niloticus* en poblaciones F1 y generación del retrocruce de machos YY x hembras F1, procedentes del Centro Experimental de Genética de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Trujillo.

Rango de manchas en el cuerpo	Generación F1 (Rojo)	Generación del retrocruce de machos YY (Rojo) x hembras F1(Rojo)
	%	%
0-5%	1.6 ± 1.97	38.44 ± 7.61
6-30%	49.33 ± 4.44	30.67 ± 3.64
31-50%	40.64 ± 3.18	27.13 ± 6.31
51-100%	8.43 ± 3.45	3.76 ± 1.22

*p<0.05

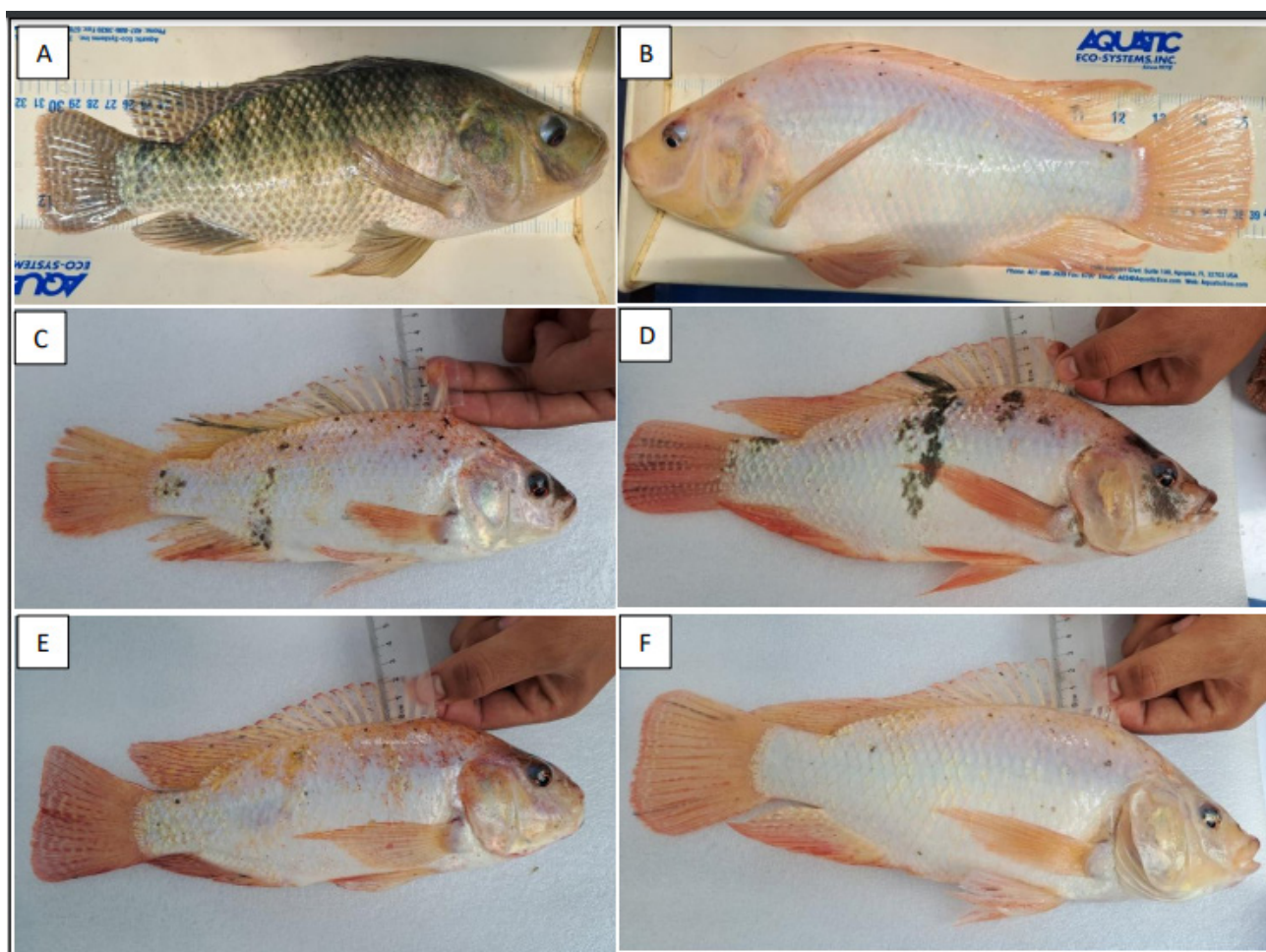


Figura 1. Hembras y Machos de *Oreochromis niloticus* en las generaciones P1, F1 y F2. A) Hembra XX, B) Macho YY, C) Hembra XY, D) Macho XY, E) Hembra YY, F) Macho XX.

Tabla 2. Porcentaje de reversión sexual natural a hembras en las poblaciones F1 y retrocruce de *O. niloticus*

n=50 individuos por repetición

Generaciones	Repeticiones	Cantidad de Hembras	Cantidad de Machos	% Reversión	% Reversión $\bar{X} \pm SD$
F1	R1	2	48	4	5.33 $\pm$ 2.31
	R2	4	46	8	
	R3	2	48	4	
Retrocruce	R1	4	46	8	9.33 $\pm$ 1.15
	R2	5	45	10	
	R3	5	45	10	

$\bar{X} \pm SD$: Promedio $\pm$ Desviación estándar
*p<0.05

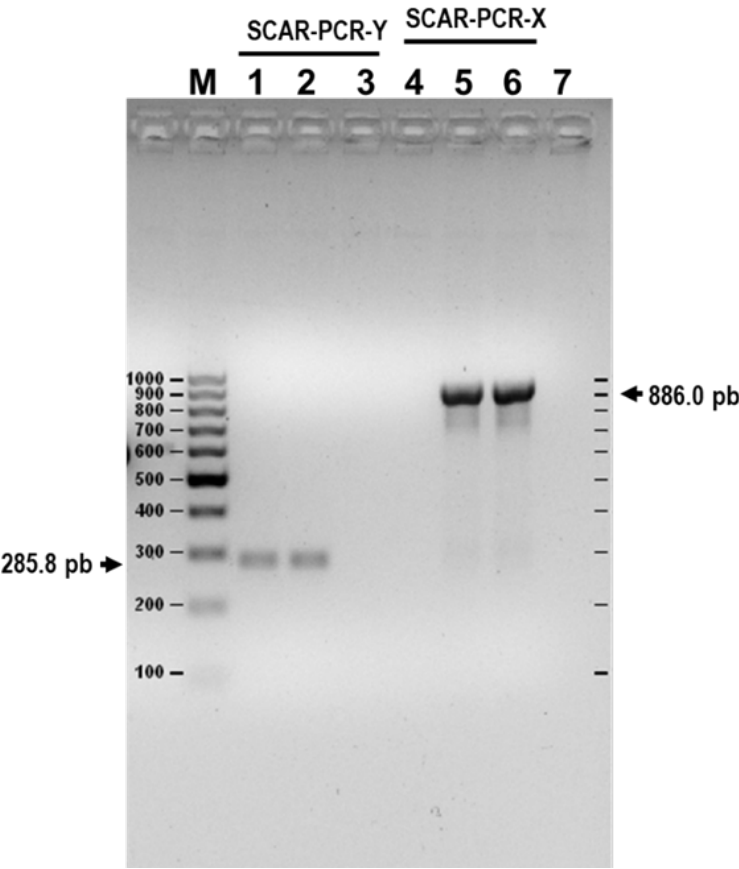


Fig 2. Productos PCR-SCAR-5F/R-Y y PCR-SCAR-5R/F-X en muestras de ADN de *Oreochromis niloticus*. M: Marcador de fragmentos pb. Carriles 1 y 4: Neo hembra YY, carriles 2 y 5: neohembra XY, carriles 3 y 6: hembra XX, carril 7: Control negativo.

DISCUSIÓN

Al cruzar machos rojos (YY) con hembras grises (XX), la generación resultante presentó un fenotipo rojo con variaciones en la intensidad del color, que osciló entre rojo intenso y rosado, y presencia de manchas grises dispersas; resultados que coinciden con lo reportado por Prieto *et al.* (2016) para la generación F1, indicando que el color rojo del cuerpo se comporta como dominante y la presencia de variación en las tonalidades desde el fenotipo rojo hasta el fenotipo gris, indica que es un carácter poligénico o epistático con la participación de más de dos loci.

En el retrocruce entre neohembras rojas (XY) y machos rojos (YY), se observó una reducción significativa en el porcentaje de manchas, que descendió hasta un 37% de la población. Este fenómeno es consistente con los resultados de Kuo (1988), quien, a través de cruces selectivos en *O. niloticus*, logró desarrollar un linaje en el que las manchas grises disminuyeron hasta un 80%. Estos hallazgos indican que el retrocruce y los cruces selectivos pueden ser estrategias efectivas para reducir la expresión de características fenotípicas no deseadas. Los genes responsables de la pigmentación en *O. niloticus* incluyen melanóforos y xantóforos (Wang *et al.*, 2021). Los perfiles de expresión de genes candidatos, como *slc7a11* (Wang *et al.*, 2019) y *mc1r* (Wang *et al.*, 2022), indican su participación en el proceso de pigmentación de la piel en *O. niloticus* rojo.

Además de los factores genéticos, los efectos ambientales desempeñan un papel crucial en la diferenciación del color rojo y en la cantidad de manchas en *O. niloticus*. Wang *et al.* (2018) demostraron que una dieta rica en carotenoides incrementa tanto el contenido de melanina como la actividad de tirosinasa en la piel dorsal y ventral de estos peces. Por otro lado, Tuan *et al.* (2024) destacan la capacidad de estos peces para absorber diversos carotenoides de su dieta. También se ha observado que la variación en el color de fondo es un factor relevante (McLean, 2021).

Asimismo, un aspecto crucial en los peces es la tasa de crecimiento, especialmente relevante en la industria acuícola (Campos *et al.*, 2023). Para lograr una producción rentable de *Oreochromis niloticus*, es fundamental la reversión sexual con el fin de obtener poblaciones monosexo masculinas (Arboleda, 2005), debido a que los machos muestran una tasa de crecimiento superior en comparación con las hembras. En este contexto, se recurre al uso de andrógenos, como la hormona 17 α -metil testosterona, mediante la cual, según la investigación de Asad *et al.* (2024), de 20 especímenes de *O. niloticus* tratados con dicha hormona, se logró que el 85 % fueran machos. Sin embargo, persiste un 15% de hembras, una diferencia notable respecto a la tecnología YY, con la cual se asegura una descendencia exclusivamente masculina (XY) (Jiang *et al.*, 2020; Sun *et al.*, 2014; Mair *et al.*, 1997).

De manera natural, la determinación del sexo en los peces teleosteos puede estar influenciada por diversos factores como la temperatura (Baroiller *et al.*, 1995; Alba *et al.*, 2023), pH (Mayra & Marañón, 2017), salinidad (Saillant *et al.*, 2003) y densidad; como sucede en *O. niloticus*, donde la variación de la temperatura en las etapas iniciales de su crecimiento

genera cambios en el sexo fenotípico funcionales (Nivelle *et al.*, 2019). Estudios en esta especie indican que la reversión sexual de hembras hacia machos, puede desencadenarse por el aumento de la temperatura a 36°C (Alba, 2023). En lo que respecta a la reversión sexual hacia hembras se ha reportado que, en tratamientos combinados de estrógenos con temperaturas de 36°C, se produce una alta tasa de feminización, lo cual podría deberse a la mejor asimilación de la hormona en temperaturas altas (Taslina *et al.* 2023).

De acuerdo a la investigación realizada, en la generación F1 y del retrocruce entre las hembras F1 (XY) y los machos P1 (YY) en *O. niloticus* se evidenciaron la presencia de hembras, dando los siguientes porcentajes de reversión sexual natural: en F1 de 5.33 ± 2.31 % y en el retrocruce de 9.33 ± 1.15 %, resultados que corresponden también a primeros hallazgos sobre reversión sexual natural a hembras. Estos resultados serían indicadores que habría mayor sensibilidad a los cambios de reversión asociado al fenotipo rojo YY.

La determinación del sexo en *O. niloticus* sigue el sistema XY para los machos y XX para las hembras. En condiciones naturales de cruce, la descendencia consiste en machos XY y hembras XX (Mair *et al.*, 1991). Sin embargo, mediante el manejo inducido por hormonas, se ha logrado obtener machos YY funcionales en *O. niloticus*. Esto significa que al cruzar machos YY con hembras XX, se obtiene una generación con la presencia de machos XY y hembras con una variación en el porcentaje de reversión sexual natural. Además, al realizar retrocruces de estas neohembras con machos YY, se generan generaciones con combinaciones XY/YY.

En el contexto de la determinación del sexo mediante la aplicación de temperaturas diferentes en *O. niloticus*, se observan resultados variables en cuanto al porcentaje de reversión de hembras a machos. Se han documentado tasas del 5% (Wang *et al.*, 2019), 37% (Habibah *et al.*, 2021) y más del 74% (Sun *et al.*, 2018). Estas variantes podrían deberse, en primer lugar, a la expresión diferencial de enzimas determinantes del sexo. Se ha reportado que, durante los primeros 5 días en la etapa de alevines, las gónadas XX expresan enzimas esteroideogénicas, mientras que en las gónadas XY durante la misma etapa, no se expresan ni estrógenos ni andrógenos (Tao *et al.*, 2013). Adicionalmente, se suma la influencia de las condiciones de cría y la sensibilidad de los reproductores a los cambios de sexo durante la fase de determinación del mismo (Taslina *et al.*, 2023).

El uso de marcadores SCAR-PCR (Secuencias Amplificadas Caracterizadas por Polimorfismos) es una técnica genética de alta precisión que permite identificar el genotipo de los individuos. En este caso, se ha identificado con éxito a las neohembras XY y YY dentro de la población de *O. niloticus*. Estos individuos son de gran interés en programas de cría selectiva, ya que las neohembras YY son especialmente valiosas para generar machos YY en generaciones posteriores. La utilización de neohembras XY y YY, identificadas mediante SCAR-PCR, permite una estrategia efectiva para aumentar la producción de machos YY, manteniendo o incluso mejorando la calidad genética del plantel reproductor de *O. niloticus*.

CONCLUSIONES

Se concluye que la generación F1 de los peces de *Oreochromis niloticus* presentan coloración de cuerpo roja con mayor magnitud de manchas grises en comparación de la generación del retrocruce de neohembras XY con machos YY.

Los porcentajes de reversión sexual natural de machos a hembras de *O. niloticus* fueron mayores en la población del retrocruce (hembras F1 x machos YY) que en la generación F1.

Se identificaron a neohembras XY y YY en *O. niloticus* usando los marcadores SCAR-PCR,

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Bióloga pesquera Luz Argomado, a las Biólogas Mónica Arqueros y Linda Sánchez, a los Biólogos Carlos Quijano y David Salirrosas; por su invaluable contribución en cada fase de esta investigación. Su dedicación, experiencia y compromiso fueron fundamentales para alcanzar los objetivos trazados y generar resultados significativos.

CONFLICTO DE INTERESES

Declaramos que no tenemos conflicto de intereses.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alba, G.** (2023). Influence of light and temperature on the rhythms of reproduction, thermotolerance and behavior of zebrafish (*Danio rerio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) [Recurso electrónico]: effect of light spectrum and daily thermocycles. Proyecto de investigación. <http://hdl.handle.net/10201/129183>
- Alba, G., Cámara, M., Ángeles, M., Sánchez, F. & López, J.** (2023). Combined effects of rearing temperature regime (thermocycle vs. constant temperature) during early development and thermal treatment on Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) sex differentiation. *Journal of Thermal Biology*, 115: 103596. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103596>
- Alcántar, J., Moreno, R., Calzada, D & Antonio, C.** (2014). Production of YY-male of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) from atypical fish. *Latin american journal of aquatic research*, 42(3), 644-648. DOI: 103856/vol42-issue3-fulltext-21
- Alcántar, J., Pozos, L., Calzada, D., Álvarez, C., Pérez, A., López, R., Antonio, C., & Moreno, R.** (2019). Selection of Potential YY males of Nile Tilapia *Oreochromis niloticus* (LINNAEUS, 1758) and Evaluation of the Percentage of males obtained. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 22(1). doi:<http://dx.doi.org/10.56369/tsaes.2541>
- Aljanabi, S. & Martínez, I.** (1997). Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research* 25, 4692-4693. <https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- Arboleda, D.** (2005). Reversión sexual de las Tilapias Roja (*Oreochromis* Sp), una guía básica para el acuicultor. REDVET. Revista Electrónica de Veterinaria, VI(12), 1-5.
- Arqueros, M., Sánchez, L & Prieto, Z.** (2017). Diferenciación genética de tilapia roja y gris (*Oreochromis niloticus*) mediante microsatélites y marcadores SCAR como indicadores del sexo genético. *Revista Peruana de Biología*, 24(3), 255-262. <https://dx.doi.org/10.15381/rpb.v24i3.13900>
- Asad, F., Naz, S., Ali, T., Gul, Y., Jamal, R., Shaheen, Z., Tasadaq, M., Nadeem, A., Anwar, N., Batool, N. & Baño, S.** (2024). Effect of natural and synthetic androgen hormone on sex reversal of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Brazilian Journal of Biology*, 84, e272413. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.272413>
- Baroiller, J., Chourrout, D., Fostier, A. & Jalabert, B.** (1995). Temperature and sex chromosomes govern sex ratios of the mouthbrooding Cichlid fish *Oreochromis niloticus*. *Journal of Experimental Zoology*, 273(3), 216-223. doi:10.1002/jez.1402730306
- Botero, M., Pineda, J. & Gallego, N.** (2011). Inmersión de ovas de tilapia roja (*Oreochromis* spp.) en diferentes estadios de fertilización en una solución de 17 α -metiltestosterona y la proporción fenotípica del sexo. *Rev Colomb Cienc Pecu*; 24:38-47. <http://www.scielo.org.co/pdf/rccp/v24n1/v24n1a06.pdf>
- Campos, R., Coelho, D., Aparecida, C., Oliveira, S. & Mattos, M.** (2023). Sexual differentiation and sex reversal in tilapia (*Oreochromis niloticus*) by hormone 17 α methyltestosterone similar to that used in cultivation systems. *Aquaculture*, 574: 739624
- Castillo, L.** (2006). Tilapia: Estado actual, Aquatic Depot. <https://ag.arizona.edu/azaqua/ista/Colombia/TILAPIAROA2006.pdf>
- Cawthorn, D., Steinman, H. & Witthuhn, R.** (2011). Comparative study of different methods for the extraction of DNA from fish species commercially available in South Africa. *Food Control* 22(2):231-244. DOI <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2010.07.003>
- Celik, I., Guner, Y. & Celik, P.** (2011). Effect of Orally-Administered 17 α -Methyltestosterone at Different Doses on the Sex Reversal of the Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*, Linnaeus 1758). *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 10, 853-857. DOI: 10.3923/javaa.2011.853.857
- FAO.** (2009). *Oreochromis niloticus*. En Fichas técnicas de especies acuáticas cultivadas. Texto de Rakocy, JE Editado y compilado por Valerio Crespi y Michael New. CD-ROM (multilingüe).
- Habibah, A., Sharifi, A., Wessels, S., Wilting, J., Hoerstgen-Schwark, G. y Holtz, W.** (2021). Growth and gonadal development of female Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) exposed to sex reversing thermal treatment. *Aquaculture*, 51. doi:10.1016/j.aquaculture.2020.735865
- Irion, U., & Nüsslein-Volhard, C.** (2019). The identification of genes involved in the evolution of color patterns in fish. *Current opinion in genetics & development*, 57, 31-38. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2019.07.002>

- Jiang, D., Peng, Y., Huang, Y., Kuang, Z., Yang, K., Mustapha, U., Shi, H. & Li, G. (2020). A new method to produce YY super-male Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) by using naturally sex-reversed XY female. *Journal of Fisheries of China*, 44(11):1862-1872.
- Kimura, T., Nagao, Y., Hashimoto, H., Yamamoto-Shiraishi, Y., Yamamoto, S., Yabe, T., Takada, S., Kinoshita, M., Kuroiwa, A. & Naruse K. (2014). Leucophores are similar to xanthophores in their specification and differentiation processes in medaka. *Proc Natl Acad Sci USA*. 111:7343-7348. <https://doi.org/10.1073/pnas.131125411>
- Kunhareang, S., Zhou, H. & Hickford, J. (2010). Rapid DNA extraction of pig ear tissues. *Meat Science* 85(3), 589-590. DOI <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.02.028>
- Kuo, H. (1988). Progress in genetic improvement of the red hybrids tilapia in Taiwan. pp.219-221. In: R.V.S. Pullin, T. Bhukaswan, T. Tonguthai and J.L. Maclean (eds). *The Second International Symposium on Tilapia in Aquaculture*. ICLARM, Conference Proceedings 15, 623p. https://books.google.com.pe/books?hl=es&lr=&id=k6UTNUgLXMIC&oi=fnd&pg=PA219&ots=BXqDgKI_u-&sig=b8ZqMyxt2uC5InQO5JFB_oNIU0g&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false
- Linnaeus, C. (1758). *Systema Naturae per Regna Tria Naturae Secundum Classes, Ordines, Genera, species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. 1st Edn., Editio Decima, Reformata, Holmiae, Salvius, pp: 1-4
- Mair, G., Abucay, J., Abella, T., Beardmore, J. & Skibinski, D. (1997). Genetic manipulation of sex ratio for the large-scale production of all-male tilapia *Oreochromis niloticus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(2), <https://doi.org/10.1139/f96-282>
- Mair, G., Scott, A., Penman, D., Beardmore, J., & Skibinski, D. (1991). Sex determination in the genus *Oreochromis*: 1. Sex reversal, gynogenesis and triploidy in *O. niloticus* (L.). *Theoretical and applied genetics*, 82(2), 144-152. <https://doi.org/10.1007/BF00226205>
- Mayra, E., & Marañón, S. (2017). Efecto del pH sobre la proporción de sexos, el crecimiento y la sobrevivencia del guppy *Poecilia reticulata* Peters, 1859. *HIDROBIOLÓGICA*, 8(2), 125-132.
- McLean, E. (2021). Fish tank color: An overview. *Aquaculture*, 735750. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735750>
- Merighe, G., Pereira, E., Negrão, J. & Ribeiro, S. (2004). Effect of background color on the social stress of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) [Efeito da cor do ambiente sobre o estresse social em tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*)]. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 33 (4), pp. 828-837. DOI: 10.1590/s1516-35982004000400002
- Nivelle, R., Gennotte, V., Kalala, E., Ngoc, N., Muller, M., Mélard, C. & Rougeot, C. (2019). Temperature preference of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles induces spontaneous sex reversal. *PloS one*, 14(2), e0212504. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212504>
- Parichy, D. (2021). Evolution of pigment cells and patterns: recent insights from teleost fishes. *Current Opinion in Genetics & Development*, 69, 88-96. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2021.02.006>
- Prieto, Z., Arqueros, M., Salirrosas, D., Gatañudi, D., & Fernández, R. (2016). Heterosis para el peso corporal en los híbridos del cruce de *Oreochromis niloticus* roja y gris. *SCIENDO*, 19(1), 25-35. <https://doi.org/10.17268/sciendo.2016.003>
- Rodríguez, J., Mira, T., & Cruz, P. (2018). Determinación, diferenciación sexual y pubertad en peces. *ORINOQUIA*, 22(1), 80-91. <http://www.scielo.org.co/pdf/rori/v22n1/0121-3709-rori-22-01-00080.pdf>
- Saillant, E., Fostier, A., Haffray, P., Menu, B., & Chatain, B. (2003). Saline preferendum for the European sea bass, *Dicentrarchus labrax*, larvae and juveniles: effect of salinity on early development and sex determination. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 287(1), 103-117. doi:10.1016/s0022-0981(02)00502-6
- Snake, M., Maluwab, A., Zidanac H., Chigwechokhad, P. & Simwaka, M. (2020). Production of a predominantly male tilapia progeny using two Malawian tilapias, *Oreochromis shiranus* and *Oreochromis karongae*. *Aquaculture Reports*, 16. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100274>
- Sun, L., Teng, J., Zhao, Y., Li, N., Wang, H. & Ji, X. (2018). Gonad Transcriptome Analysis of High-Temperature-Treated Females and High-Temperature-Induced Sex-Reversed Neomales in Nile Tilapia. *International Journal of Molecular Sciences*, 19 (3), 689. <http://dx.doi.org/10.3390/ijms19030689>
- Sun, Y., Jiang, D., Zeng, S., Hu, C., Ye, K., Yang, C., Yang, S., Li, M. & Wang, D. (2014). Screening and characterization of sex-linked DNA markers and marker-assisted selection in the Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 433, 19-27. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.05.035>
- Tao, W., Yuan, J., Zhou, L., Sun, L., Sun, Y., Yang, S., Li, M., Zeng, S., Huang, B. & Wang D. (2013). Characterization of gonadal transcriptomes from Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) reveals differentially expressed genes. *PLoS One*, 8 (5) p. e63604. doi: 10.1371/journal.pone.0063604
- Taslina, k., Selly, S., McAndrew, B. & Penman, D. (2023). Combined estrogen and elevated temperature treatments induce feminization in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture Reports*, 33, 101773. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2023.101773>
- Tessema M., Müller-Belecke A. & Hörstgen-Schwark G. (2006). Effect of rearing temperatures on the sex ratios of *Oreochromis niloticus* populations. *Aquaculture*, 258, 270-277.
- Tuan, H., Mohd, S., Syuhada N., Mohd F. & Azwanida N. (2024). Effects of dietary astaxanthin enrichment on enhancing the colour and growth of red tilapia, *Oreochromis* sp. *Aquaculture and Fisheries*, 9 (1), 52-56. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2022.06.001>
- Wang, C., Lu, B., Li, T., Liang, G., Xu, M., Liu, X., Tao, W., Zhou, L., Kocher, T. & Wang, D. (2021). Nile Tilapia: A Model for Studying Teleost Color Patterns. *Journal of Heredity*, 112(5), 469-484. doi:10.1093/jhered/esab018
- Wang, L., Bu, H., Song, F., Zhu, W., Fu, J., & Dong, Z. (2019). Characterization and functional analysis of slc7a11 gene, involved in skin color differentiation in the red tilapia. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 110529. doi:10.1016/j.cbpa.2019.110529

- Wang, L., Zhu, W., Yang, J., Miao, L., Dong, J., Song, F. & Dong, Z.** (2018). Effects of dietary cystine and tyrosine on melanogenesis pathways involved in skin color differentiation of Malaysian red tilapia. *Aquaculture*, 490, 149–155. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.02.023>
- Wang, L.; Luo, M.; Yin, H.; Zhu, W.; Fu, J. & Dong, Z.** (2020). Effects of background adaptation on the skin color of Malaysian red tilapia. *Aquaculture*, 521, 735061. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735061>
- Wang, L., Jiang, B., Zhu, W., Fu, J., Luo, M., Liu, W. & Dong, Z.** (2022). The role of melanocortin 1 receptor on melanogenesis pathway in skin color differentiation of red tilapia. *Aquaculture Reports*, 22. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2021.100946>.
- Zhu, W., Wang, L., Dong, Z., Chen, X., Song, F., Liu, N., Yang, H. & Fu, J.** (2016). Comparative Transcriptome Analysis Identifies Candidate Genes Related to Skin Color Differentiation in Red Tilapia. *Scientific Reports*, 6(1). doi:10.1038/srep31347