Origen de las enfermedades emergentes de las especies *Penaeus stylirostris* y *Penaeus vannamei* nativas de la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical en el periodo 1973-2023

Julio Adalberto Cabanillas-Ramos[1,2], Fernando Lares-Villa [3], José Cuauhtémoc Ibarra-Gámez [3], José Reyes Gonzalez-Galaviz[4], Francisco Javier Magallón-Barajas[5] y Ramón Casillas-Hernández [3*]

[1]*Programa de Doctorado en Biotecnología, Instituto Tecnológico de Sonora, México.*
[2]*Consejo Nacional de Productores Acuícolas de Camarón A. C.*
[3]*Departamento de Ciencias Agronómicas y Veterinarias, Instituto Tecnológico de Sonora, México.*
[4]*CONAHCYT-Instituto Tecnológico de Sonora, México*
[5]*Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías.*

Artículo recibido el 21 de agosto y aceptado el 11 de septiembre de 2024

Origin of emerging diseases of native shrimp species Penaeus stylirostris and Penaeus vannamei in the North Region of the Tropical Eastern Pacific in the period 1973-2023.

Abstract

Worldwide, shrimp farming has been one of the main aquaculture activities and therefore with the highest growth rate, in 2023 a production of 7.9 Million Tons of the Peneidae group was reached. In Mexico, shrimp farming has been developed with two species, *Penaeus vannamei* and *Penaeus stylirostris*, 97% of the production is recorded on the coasts of Northwest Mexico, also identified as the North Region of the Tropical Eastern Pacific. Shrimp production in extensive and semi-intensive aquaculture open systems during the period 1973-2023 registered variations linked to emerging diseases that have been impacting this industry. The relevance of shrimp aquaculture production and therefore its sustainability goes beyond the economic, since in Mexico it represents an important source of jobs in areas where, outside of this activity, there is the only option alternative to fishing, which is insufficient because the human population continues to grow and fishing production, in the best of cases, has already reached maximum sustainable fishing yields. Considering the above as well as the practical fact of establishing the eco epidemiological basis of the host-pathogen relationship, which has as a starting point to know the origin of emerging diseases, the present work aims to answer the question about the origin of the emerging diseases of the species *P. stylirostris* and *P. vannamei* both native to the North Region of the Tropical Eastern Pacific in the period 1973-2023. All the main emerging diseases with important impact to shrimp aquaculture in this Region was originated with new pathogenic and biotoxigenic agents introduced from others geographic regions outside the North Region of the Tropical Eastern Pacific where Northwest Mexico is located, mainly came from the Indo Pacific Region, Western Tropical Atlantic Region and South Region of the Tropical Eastern Pacific. Those pathogenic and biotoxigenic agents were introduced not only in the shrimp aquaculture systems but also in the adjacent coastal ecosystems where other native Penaeidae and Decapoda species exist, included native populations of *P. vannamei* and *P. stylirostris* and have on annually basis a potential risk to be reintroduced to the open extensive and semi-intensive shrimp aquaculture.

Key words: shrimp emerging diseases, *Penaeus stylirostris, Penaeus vannamei,* Shrimp aquaculture, North Region of the Tropical Eastern Pacific, Mexico Northwest, Gulf of California.

*Autor de correspondencia
Email: rcasillas@itson.edu.mx
ISSN 2594-0384 (Electrónica)

Resumen

A nivel mundial, el cultivo de camarón ha sido una de las principales actividades acuícolas y por ende con mayor tasa de crecimiento de tal forma que en el año 2023 se alcanzó una producción de 7.9 millones de toneladas del grupo de los Peneidos. En México, el cultivo de camarón se ha desarrollado con dos especies *Penaeus vannamei* y *Penaeus stylirostris*, 97% de la producción se registra en las costas del Noroeste de México, también identificada como Región Norte del Pacífico Oriental Tropical. La producción de camarón en sistemas de acuicultura extensiva y semi-intensiva abierta durante el periodo 1973-2023 registró variaciones vinculadas con enfermedades emergentes que impactan a esta industria. La relevancia de la producción acuícola de camarón y por lo tanto la sostenibilidad de la misma va más allá de lo económico, ya que en México representa una importante fuente de empleos en zonas que, fuera de esta actividad, solamente existe la opción de la pesca, la cual es insuficiente debido a que la población humana continúa creciendo y la producción pesquera, en el mejor de los casos, ya alcanzó los rendimientos pesqueros máximos sostenibles. Considerando lo anterior así como el hecho práctico de establecer como base eco epidemiológica la relación hospedero-patógeno, la cual tienen como punto de partida conocer el origen de las enfermedades emergentes, el presente trabajo tiene como objetivo responder la interrogante relacionada con el origen de las enfermedades emergentes de las especies *P. stylirostris* y *P. vannamei* nativas del Norte del Pacífico Oriental Tropical en el periodo 1973-2023. Todas las enfermedades emergentes de alto impacto en el desarrollo de la acuicultura de camarón se originaron con la introducción de nuevos patógenos provenientes de regiones geográficas externas al Norte del Pacífico Oriental Tropical, donde se localiza el Noroeste de México, provenientes principalmente de las Regiones del Indo Pacífico, Atlántico Occidental Tropical y Pacífico Oriental Tropical Sur. Estos agentes patogénicos y/o biotoxigénicos fueron introducidos no únicamente a los sistemas de acuicultura sino también a los ecosistemas costeros adyacentes, donde existen otras especies de Peneidos y decápodos, que incluyen poblaciones nativas de *P. stylirostris* y *P. vannamei* y representan un riesgo potencial de ser reintroducidos periódicamente a los sistemas abiertos de acuicultura extensiva y semi-intensiva de camarones.

Palabras claves: Enfermedades Emergentes del camarón, *Penaeus stylirostris, Penaeus vannamei,* Acuicultura de camarones, Región Norte del Pacífico Oriental Tropical, Noroeste de México, Golfo de California.

Introducción

En el informe 2024 de FAO sobre la acuicultura y las pesquerías se proyecta un crecimiento entre 2022 y 2032 de 185 Millones de Toneladas (MT) a 204 MT en la producción mundial de productos de animales acuáticos, con composición porcentual de 54% (Acuicultura) y 46% (Pesquerías), y aportación al consumo humano directo de 60% (Acuicultura) y 40% (Pesquerías). En 2022 la producción global de acuicultura se integró por 61.5 MT de peces, 36.5 MT de micro y macroalgas, 18.9 MT de moluscos y 12.7 MT de crustáceos, de los cuales 7.9 MT corresponden a camarones Peneidos, principalmente de *Penaeus vannamei* y *Penaeus monodon* y 2.9 MT a crustáceos de agua dulce incluido entre otros a *Machrobrachium rosenbergii* (FAO 2024, González Figueroa *et al*., 2024). En México la producción total de camarones Peneidos en 2022 fue de 0.257 MT de las cuales 0.198 MT (77%), correspondieron a la producción acuícola del camarón *Penaeus vannamei*, especie nativa y líder actual en la acuicultura de camarón del Noroeste de México donde se ubica el Golfo de California (CONAPESCA 2022). En el año 2023, la producción acuícola de camarones registrada fue alrededor de 193,027 toneladas con un valor aproximado de 23,163 millones de pesos y el 95% de la producción se generó en los Estados costeros del Noroeste de México (Sonora, Sinaloa y Nayarit) (CSABCS, 2023; COSAES, 2023; CESASIN, 2023; CESANAY, 2023).

Aun cuando la especie *P. vannamei* ha mostrado el mayor potencial acuícola es importante considerar que otras especies filogenéticamente relacionadas dentro del grupo biológico de la familia Penaeidae pueden ser especies hospederas y/o susceptibles al desarrollo de enfermedades causadas por agentes patogénicos y/o biotoxigénicos relacionadas con una diversidad de virus, bacterias, hongos y otros parásitos tanto en los ecosistemas naturales como en los ambientes de acuicultura (Bateman 2021; De Souza y Wan 2021; Bojko y Stentiford 2022; Shields 2022).

Los agentes patogénicos y biotoxigénicos tienen su origen evolutivo en los ecosistemas naturales donde cohabitan y coevolucionan con las comunidades de decápodos en diferentes Regiones Geográficas y pueden desarrollar capacidades multi-hospedantes (Yu *et al*., 2021, Desrina *et al*., 2022) o bien infecciones múltiples en ciertos organismos (multi-patógenos) (Joseph *et al*., 2015, Anshary *et al*., 2017).

Los agentes patogénicos y/o biotoxigénicos emergentes pueden ocurrir de manera epidémica cuando se rompen las barreras de aislamiento geográfico (ampliación de rango geográfico), ocurren saltos entre especies de hospederos (ampliación de rango de hospederos), o emergen variantes de alta virulencia que afectan poblaciones susceptibles con baja resistencia (ampliación del rango de variantes) (Svoboda *et al*., 2016). Si los eventos epidémicos ocurren en sistemas acuícolas abiertos como jaulas flotantes o sistemas acuícolas extensivos o semi-intensivos de estanques que toman y descargan aguas desde y en los ecosistemas adyacentes, sin tratamiento de desinfección, como es el caso de los sistemas semi-intensivos abiertos de cultivo de camarones, entonces los agentes patogénicos y/o biotoxigénicos emergentes pueden entrar en contacto con las poblaciones nativas de decápodos de los ecosistemas naturales, como es el caso de la camaronicultura semi-intensiva abierta dominante en la Región Norte del Pacifico oriental Tropical que se desarrolla en ecosistemas donde existen poblaciones nativas de la misma especie que se cultiva. La proliferación consecuente de los agentes patogénicos y/o biotoxigénicos en las poblaciones nativas de decápodos susceptibles presentes en los ecosistemas costeros puede generar un proceso de coevolución hospedero nativo-patógeno emergente con un riesgo posterior de reingreso a los ambientes de acuicultura (Bostjancic *et al*., 2022, Mitchel *et al*., 2004).

En la historia de la acuicultura semi-intensiva mexicana de *Penaeus* (*Litopenaeus*) *stylirostris* y *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* durante el periodo 1973-2023 localizada en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical, la cual interactúa mediante sus aguas de recambio con ecosistemas costeros donde habitan poblaciones nativas de decápodos, que incluyen entre otras a poblaciones nativas de las especies bajo cultivo, se han detectado sucesivamente cinco agentes patogénicos y un agente biotoxigénico emergentes de alto impacto. La cronología de la detección de estos agentes patogénicos de alto impacto incluye; al virus de la Necrosis Infecciosa Hipodérmica y Hematopoyética (*IHHNV*) en 1987, la bacteria causante de la Hepatopancreatitis Necrotizante (*NHP-B*) en 1992; el Virus del Síndrome del Taura (TSV) en 1995, el Virus de la Mancha Blanca (*WSSV*) en 1999, una variante virulenta de éste último en 2010 y el agente biotoxigénico de origen bacteriano relacionado con la Enfermedad de la Necrosis Aguda del Hepatopáncreas (*AHPND*) en 2013. Los estudios epidemiológicos, la identificación de factores de riesgo sanitarios realizados hasta ahora y la sanidad acuícola han sido limitados al enfoque de un patógeno, un hospedero y una enfermedad en el ámbito de la bioseguridad acuícola. La debilidad de este enfoque no permitió prever los eventos epidémicos del 2010 en Sonora con una variante nueva del virus WSSV, ni los eventos del 2013 en toda la región ocasionados por la concurrencia de este virus con nuevos agentes bacterianos biotoxigénicos, lo cual sugiere una reconsideración de los enfoques de los estudios epidemiológicos, el análisis de peligros y amenazas, la sanidad acuícola y el manejo acuícola que involucre variables coevolutivas ligadas a la resistencia genética de los hospederos y la virulencia de patógenos múltiples, nuevas variantes patogénicas y monitoreo de biotoxinas y agentes biotoxigénicos relacionados. Con el objetivo de hacer un cambio de enfoque y contribuir a los estudios mencionados previamente, este trabajo se orientó en establecer el origen de las enfermedades emergentes de las especies *P. stylirostris* y *P. vannamei* nativas de la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical en el periodo 1973-2023.

Para lograr el objetivo en forma integral y comprensiva, en este estudio se eligió el marco teórico de la co-evolución hospedero – patógeno que surge de la experiencia internacional con múltiples taxas de hospederos (bacterias, plantas, insectos, mamíferos, incluyendo crustáceos), así como múltiples taxas de patógenos (fagos, virus, bacterias, hongos, entre otros) a escalas temporales de múltiples generaciones y escalas espaciales de regiones ecológicas de la geografía global, y que ha permitido explicar cómo se desarrolla la interacción hospedero-patógeno, cómo interactúa, cómo coevolucionan en un ámbito geográfico e intergeneracional (Herniou *et al*., 2004, Mitchel *et al*., 2004, Decaestecker *et al*., 2007, Ebert 2008, Vilcinskas *et al*., 2010, Obbard y Dudas 2014, Brockhurst *et al*., 2014, Neiman y Fields 2016, Joop y Vilcinskas 2016, Svoboda *et al*., 2016, Laanto *et al*., 2017, Duxbury *et al*., 2019, Papkou *et al*., 2019, Paez y Fleming-Davies 2020, Masri *et al*., 2020, Bostjanscic *et al*., 2022, Yang *et al*., 2022, Hulse *et*

al., 2023a y 2023b) y cómo se relaciona con la epidemiología (May y Anderson 1983 , Koella y Boete 2003, Zanette 2007, Boots *et al*., 2014, Ashby y Boots 2015, Thrall *et al*., 2016, McPherson 2020 y McPherson *et al*., 2021).

La hipótesis que se propuso para encontrar respuestas integrales y comprensivas a las interrogantes planteadas es la siguiente; el marco teórico de la coevolución hospedero - patógeno y su interacción con la epidemiología puede contribuir a explicar de manera comprensiva el origen de los patógenos y sus hospederos en periodos temporales intergeneracionales de largo plazo y en escalas espaciales de amplio nivel geográfico, que incluya todo el grupo filogenético relacionado con toda la distribución geográfica de los hospederos y sus agentes patogénicos y/o biotoxigénicos.

Materiales y métodos

Para el desarrollo de esta investigación el Noroeste de México ubicado en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical, fue dividido en dos zonas definidas por condiciones ecológicas y ambientales que las diferencian notablemente. La Zona Norte, que incluye el Estado de Sonora, se caracteriza por la presencia de una costa árido-desértica, ecosistemas costeros anti estuarinos de baja productividad natural, con entrada de agua marina por la superficie y salida de agua hipersalina por el fondo, alta oscilación térmica estacional, vientos diurnos fuertes originados por el calentamiento diurno del desierto (efecto de "chimenea solar"), altas tasas de evaporación, salinidades superiores al nivel promedio del mar y predominancia de la especie *P. stylirostris* sobre *P. vannamei* en zonas someras con distribución de *P. californiensis* en aguas marinas de mayor profundidad. La Zona Sur, que incluye los Estados de Sinaloa y Nayarit, se caracteriza por la presencia de una costa tropical y subtropical, ecosistemas costeros estuarinos de alta productividad natural, con entrada de agua marina por el fondo y salida de agua hiposalina por la superficie, menor oscilación térmica estacional y vientos diurnos de menor intensidad que la zona norte, menores tasas de evaporación, salinidades similares al nivel promedio del mar que se tornan hiposalinas durante la estación de lluvias de verano, con predominancia de la especie *P. vannamei* sobre *P. stylirostris* en zonas someras con distribución de *P. californiensis* y *P. brevirostris* en aguas marinas de mayor profundidad.

Ambas Zonas Sur y Norte fueron adicionalmente subdivididas en Juntas Locales de Sanidad Acuícola por los Comités Estatales de Sanidad Acuícola de Sonora (COSAES), Sinaloa (CESASIN) y Nayarit (CESANAY) tal y como se aprecia en la figura 1. En cada una de las localidades los Comités Estatales de Sanidad Acuícola como órganos auxiliares relacionados con el Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria de México (SENASICA) en el ámbito acuícola realizan programas de vigilancia epidemiológica que son reportados anualmente en los Consejos Estatales de Sanidad, sus sitios de Internet y en los Congresos de Productores y permitieron tener datos de las consecuencias e impactos de las enfermedades emergentes, a partir de 2002 en que inició la fundación de los Comités mencionados.

Definición de enfermedad emergente

Con el propósito de estandarizar conceptos, en este trabajo se consideraron las siguientes definiciones de enfermedades emergentes: (i) enfermedades nuevas o previamente desconocidas; (ii) enfermedades conocidas que aparecen por primera vez en una nueva especie (ampliación del rango de hospederos); (iii) enfermedades conocidas que aparecen por primera vez en una nueva ubicación (ampliación del rango geográfico); y (iv) enfermedades conocidas con nueva presentación (signos diferentes) o mayor virulencia por cambios en el agente causal (ampliación del rango de variantes) (Walker y Winton 2010).

Origen de las enfermedades emergentes de las especies *P. stylirostris* y *P. vannamei* nativas de la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical en el periodo 1973-2023.

Origen temporal de las enfermedades emergentes

El origen de las enfermedades emergentes y los patógenos detectados en los eventos epidémicos durante el periodo 1973-2023 se realizó mediante la revisión del conocimiento publicado en revistas científicas, reportes de los Comités Estatales de Sanidad Acuícola, comunicaciones de los productores sobre sus experiencias durante los eventos epidémicos y la experiencia directa de los Coautores de este estudio durante los diferentes eventos epidémicos y sus consecuencias en cada periodo de tiempo posterior a cada evento. De esta manera se detectaron seis eventos epidémicos de alto impacto, cinco de ellos con alto impacto en las Zonas Sur y Norte durante los años 1987, 1992, 1995, 1999 y 2013 y uno de ellos con alto impacto en la Zona Norte en el periodo 2010-2012.

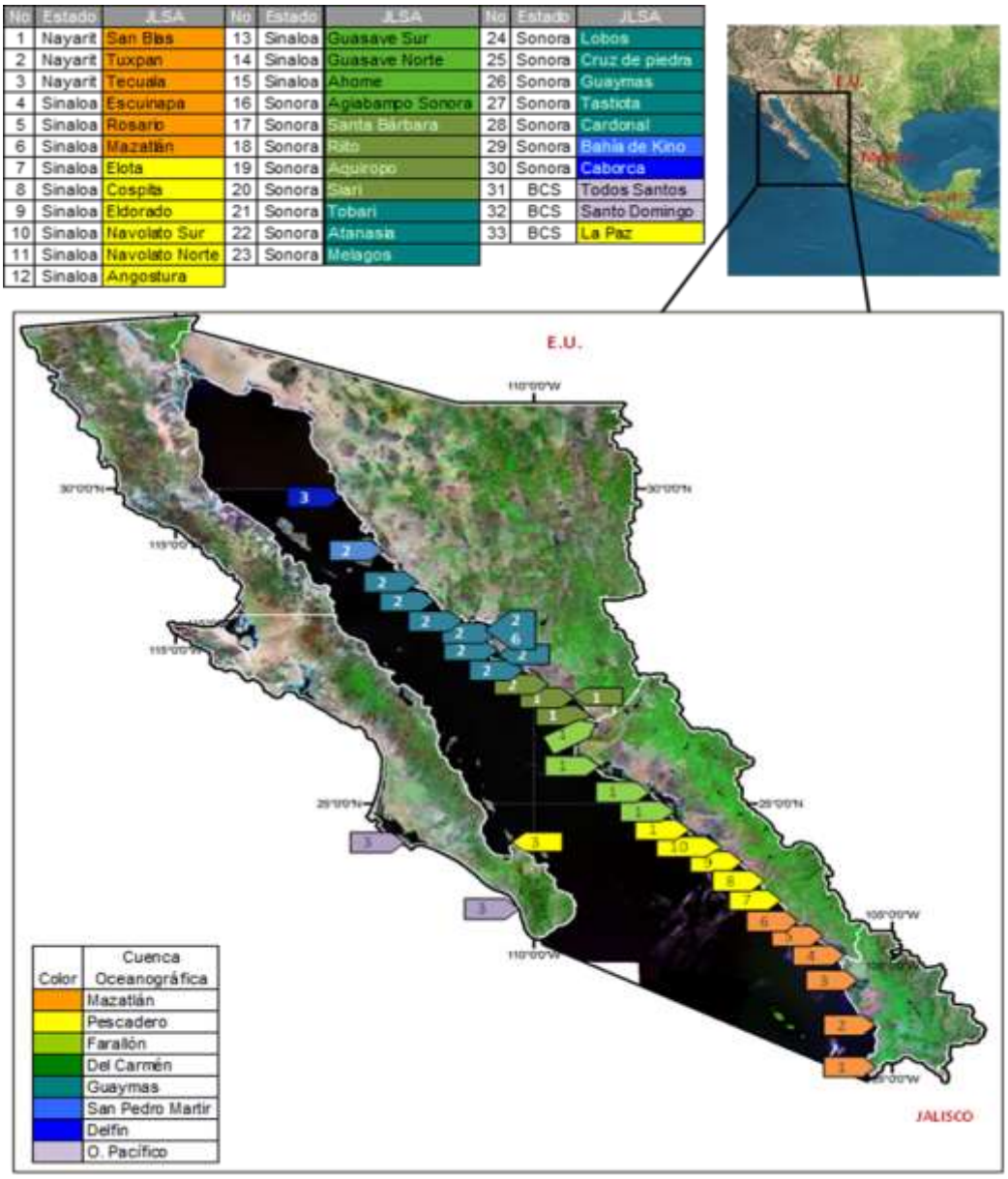


Figura 1. Área de estudio con descripción de la ubicación de las Juntas Locales de Sanidad Acuícola y su clasificación por Cuenca Oceanográfica en el Noroeste de México que incluye el Golfo de California ubicados en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical.

Origen geográfico de hospederos y agentes patogénicos y/o biotoxigénicos

Para estudiar al origen geográfico de los hospederos *P. vannamei* y *P. stylirostris* y los agentes patogénicos y/o biotoxigénicos implicados en las enfermedades emergentes se realizó una revisión del conocimiento existente sobre la biogeografía de las poblaciones hospederas, sus relaciones filogenéticas con otras poblaciones de la misma especie, género (*Penaeus*) y familia (Penaeidae), así como de los patógenos reportados para los Peneidos, decápodos y crustáceos. Para ello se identificaron las diferentes regiones geográficas tropicales y subtropicales de distribución de los Peneidos de acuerdo con Dall *et al.*, 1990 (Figura 2).

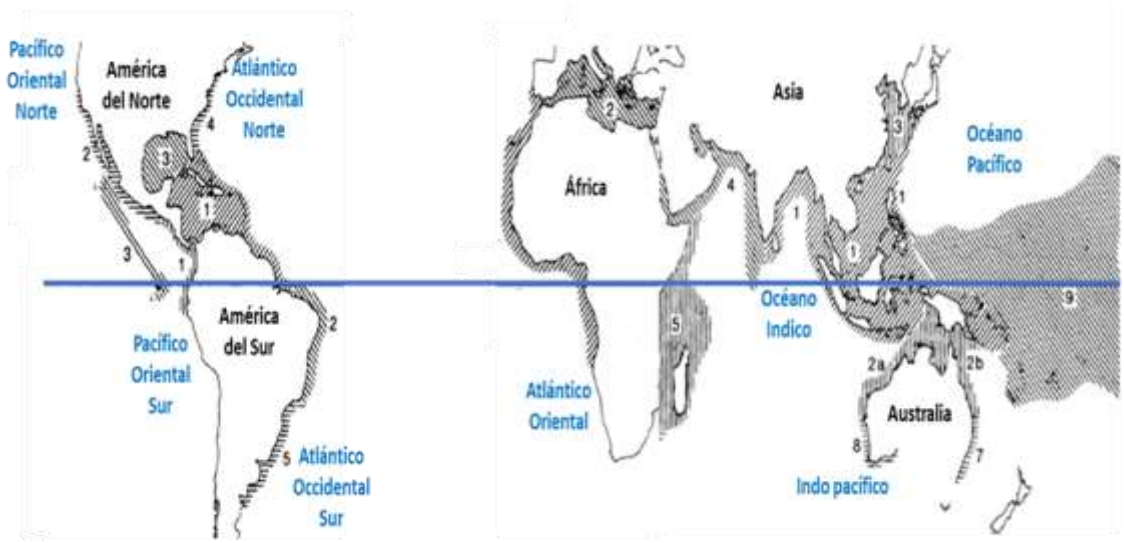


Figura 2. Regiones geográficas de la distribución evolutiva de los géneros y especies de la familia penaeidae relacionados filogenéticamente con *P. vannamei* y *P. stylirostris* (En el Pacífico oriental la numeración se refiere a: 1. Costa panameña hasta el norte de Perú; 2. Golfo y costa de California; y 3. La región de Islas mar adentro. En el Atlántico Occidental son: 1. Costa del Caribe; 2. Costa de San Luis hasta Cabo Frío en Brasil; 3. Golfo de México; 4. Isla Marthas's Vineyard hasta el sureste de Florida; y 5. Cabo Frio Brasil hasta Puerto Rawson Argentina. En el Atlántico Oriental: 1. Lisboa Portugal hasta Porto Alexandre en Angola; 2. Mar Mediterráneo. En el Océano Indo Pacífico; 1. Zona marítima que rodea Malasia; 2. Zona de Mar en Australia Tropical; 3. Golfo de Tonkin y mar del sureste de China hasta el Mar de Japón; 4. Mar de Arabia; 5. Aguas oceánicas del Este de África; 6. Costa del Sur de África; 7. Aguas oceánicas del oriente de Australia; 8. Aguas oceánicas del occidente de Australia; y 9. Oceanía. (modificado a partir del original publicado por Dall *et al.*, 1990).

Origen coevolutivo de hospederos y agentes patogénicos y/o biotoxigénicos

Con base en las regiones geográficas se identificaron los géneros de la familia *Penaeidae* en cada una de ellas, así como la distribución de especies originalmente adscritas al género *Penaeus*, cuyas especies fueron revisadas taxonómicamente a propuesta de Pérez-Farfante y Kensley (1997) al elevar los subgéneros (*Farfantepenaeus*, *Fenneropenaeus*, *Litopenaeus*, *Marsupenaeus* y *Melicertus*) al rango de géneros. Sin embargo, dada la controversia entre la elevación del rango de subgéneros a géneros y el uso del género *Penaeus* con seis subgéneros (Flegel 2007, Ma *et al*., 2011) en este trabajo se optó por conservar la clasificación original de géneros y subgéneros para facilitar la identificación de relaciones filogenéticas descritas en la literatura científica antes y después de la propuesta de Pérez-Farfante y Kensley (1997). En estas regiones se identificaron los patógenos emergentes con base en la lista de la OMSA y las revisiones de diferentes autores publicadas en revistas científicas referentes a la emergencia de agentes patogénicos y/o biotoxigénicos del género *Penaeus* en todas las Regiones Geográficas donde existen comunidades de especies filogenéticamente relacionadas en la familia *Penaeidae* (Lee *et al*., 2022).

Vías de ingreso de los patógenos involucrados en los eventos epidémicos a la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical

El estudio de las vías de ingreso de los patógenos involucrados en los seis eventos epidémicos se realizó con base en la revisión bibliográfica de artículos científicos publicados a lo largo del periodo de estudio con énfasis en las siguientes vías posibles; (a) ingreso de agentes patogénicos y/o biotoxigénicos a la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical (Noroeste de México - Golfo de California) relacionados con la movilización de camarones Peneidos vivos desde otras Regiones Geográficas distantes, (b) movilización e ingreso a la Región de formas resistentes de agentes patogénicos y/o biotoxigénicos en productos frescos o crudos congelados de camarones Peneidos provenientes de otras Regiones Geográficas, que pese a las condiciones de congelamiento pueden reactivarse si son introducidas a los ecosistemas adyacentes a la acuicultura e ingeridas por Peneidos ó decápodos susceptibles nativos de la región receptora (c) movilización e ingreso de agentes patogénicos y/o biotoxigénicos por la vía de las aguas de lastre y sedimentos de buques relacionados

con el transporte marítimo global entre Regiones Geográficas, (d) movilización mediante migración de hospederos entre Regiones geográficas por medio de canales interoceánicos, y (e) movilización de agentes patogénicos y/o biotoxigénicos mediante el comercio internacional de especies de ornato que puedan actuar como vectores de estos agentes.

Resultados y discusión

Origen temporal de las enfermedades emergentes

Emergencia temporal de enfermedades causadas por agentes patogénicos y/o biotoxigénicos de alto impacto en la acuicultura de camarones de las especies *P. stylirostris* y *P. vannamei* nativas del Noroeste de México (Golfo de California) dentro de la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical en el periodo 1973-2023.

La cronología de la detección de los patógenos emergentes de alto impacto (IHHNV, NHP-B, TSV, WSSV y AHPND) en el periodo 1973-2023 en la Acuicultura de Camarón del Noroeste de México (Golfo de California) ubicado en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical se presenta en la figura 3.

Para la Acuicultura de Camarón de la Zona Norte (Sonora) del Noroeste de México (Golfo de California) ubicado en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical, la cronología de los patógenos emergentes de alto impacto (IHHNV, NHP-B, TSV, WSSV, WSSV variante nueva y AHPND) en el periodo 1973-2023 se presenta en la figura 4.

En lo referente a la Acuicultura de Camarón de la Zona Sur (Sinaloa y Nayarit) del Noroeste de México (Golfo de California) ubicado en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical La Cronología de los patógenos emergentes de alto impacto (IHHNV, NHP-B, TSV, WSSV y AHPND) en el periodo 1973-2023 se presenta en la figura 5.

Emergencia del Virus IHHNV en 1987

La especie con la que se inició el cultivo de camarón en México a escala experimental y posteriormente comercial fue *Penaeus stylirostris* en el período 1973-1987 el cual resultó ser altamente susceptible al Virus de la necrosis infecciosa hipodérmica y hematopoyética (IHHNV por sus Siglas en Inglés). En el año 1987 se presentaron altas mortalidades en los cultivos de camarón que fueron causadas por IHHNV (Galaviz-Silva y Molina-Garza 2014; López-Téllez *et al*., 2019).

De acuerdo con Lightner, *et al*., (1992), el análisis de datos históricos procedentes de muestras obtenidas del Golfo de California soporta que antes de 1987 el IHHNV no estaba presente en los cultivos y poblaciones silvestres de Peneidos del Noroeste de México. Mediante técnicas de Histopatología, ellos tuvieron la oportunidad de analizar 3,125 muestras que habían sido colectadas

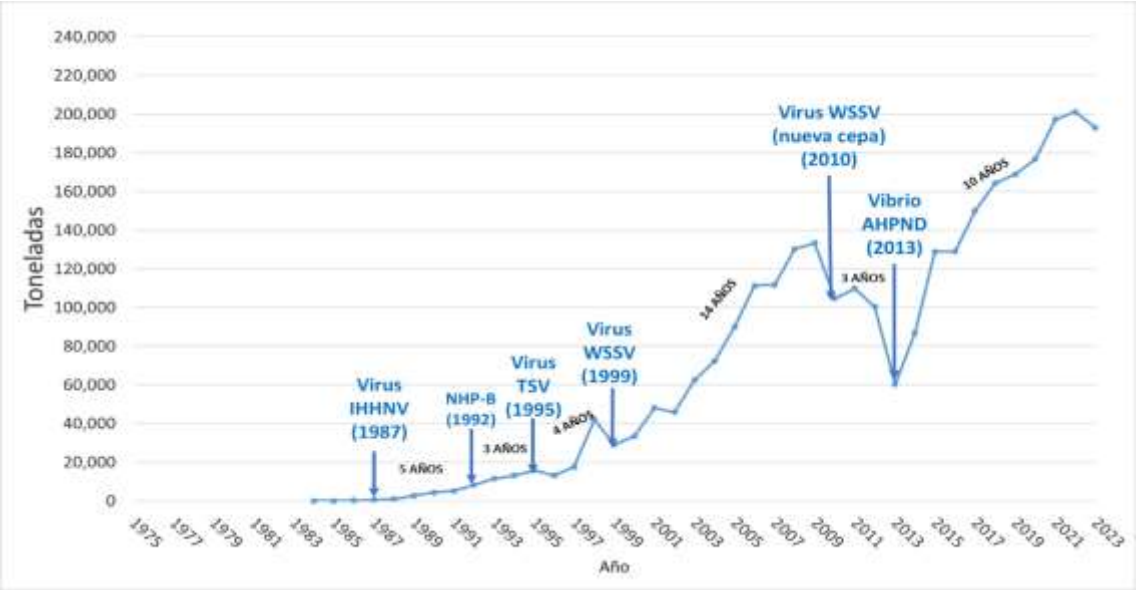


Figura 3. Cronología de los patógenos emergentes de alto impacto (IHHNV, NHP-B, TSV, WSSV y AHPND), en el periodo 1973-2023 en la Acuicultura de Camarón del Noroeste de México (Golfo de California), ubicado en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical.

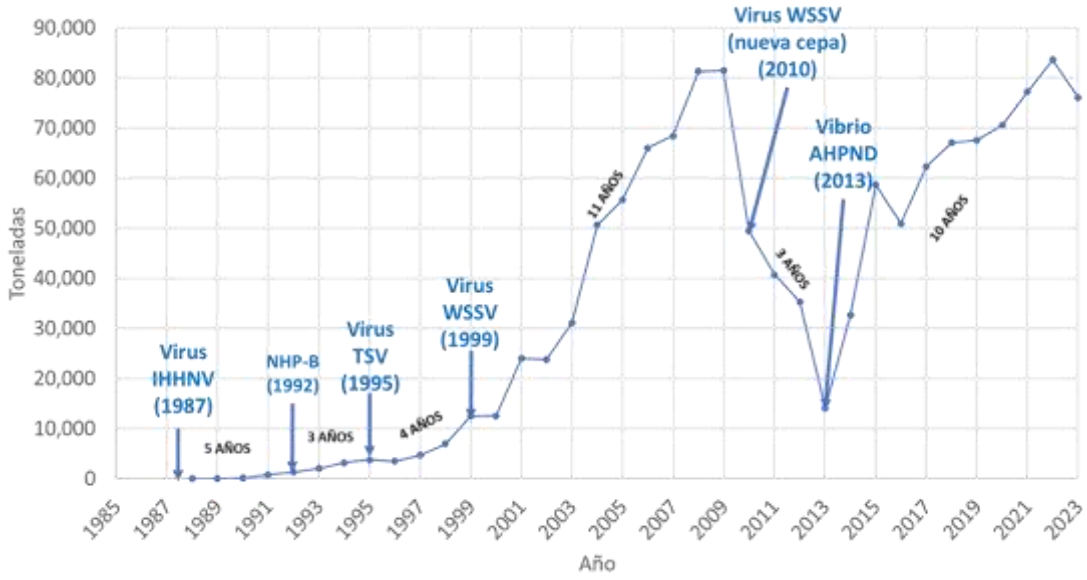


Figura 4. Cronología de los patógenos emergentes de alto impacto (IHHNV, NHP-B, TSV, WSSV, WSSV variante nueva y AHPND), en el periodo 1973-2023 en la Acuicultura de Camarón de la Zona Norte (Sonora), del Noroeste de México (Golfo de California), ubicado en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical.

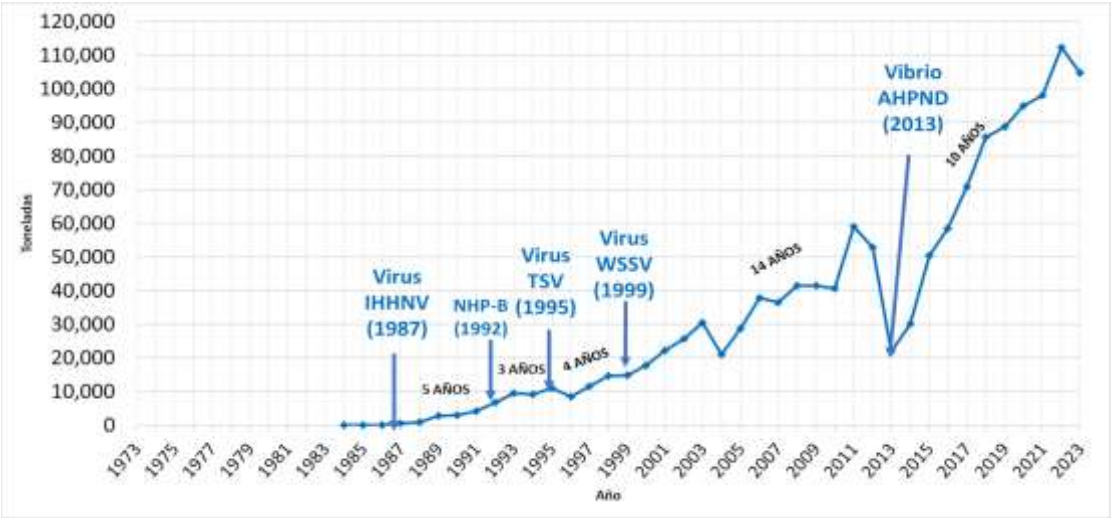


Figura 5. Cronología de los patógenos emergentes de alto impacto (IHHNV, NHP-B, TSV, WSSV y AHPND), en el periodo 1973-2023 en la Acuicultura de Camarón de la Zona Sur (Sinaloa y Nayarit), del Noroeste de México (Golfo de California), ubicado en la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical.

y preservadas en solución Davidson derivado de un proyecto de investigación en el que participaron la Universidad de Sonora, la Universidad de Arizona y una empresa llamada Cultivos Marinos (Marine Culture Enterprises). El proyecto en mención fue el primer experimento de producción de camarones Peneidos en un cultivo super intensivo. Las especies con las que se realizaron estos trabajos fueron el camarón *Penaeus californiensis, P. stylirostris y P. vannamei*. Los pies de cría o reproductores fueron recolectados desde poblaciones nativas en diversos puntos del Golfo de California entre el año 1973 y 1986. Del total de muestras analizadas, 1,603 fueron colectadas entre los años 1973 y 1980 (repartidas entre las tres especies antes referidas), entre los años 1980 y 1985 fueron colectadas 24 muestras, de las cuales 22 fueron de *P. stylirostris* y 2 de *P. vannamei*, y entre 1980 a 1986 fueron colectadas 1500 muestras de *P. stylirostris*. Todas resultaron negativas a la detección de IHHNV.

Posteriormente, en el periodo de 1987 a 1990, el laboratorio de la Universidad de Arizona, recibió muestras de 13 unidades de producción de camarón de la Región Noroeste de México, de las cuales obtuvo 36 resultados integrados por 12 negativos y 24 fueron positivos al virus del IHHNV.

El virus IHHNV tiene la capacidad de infectar a las especies de camarón de acuicultura, *P. stylirostris* y *P. vannamei* en el Noroeste de México, en los primeros años de su detección se reportó que el virus IHHNV era letal para juveniles de *P. stylirostris* a los que les causaba mortalidad de hasta el 90% (enfermedad aguda), mientras que a su vez en *P. monodon* y *P. vannamei* causó el síndrome de la deformidad enana (SDR; portador asintomático del virus), reduciendo el valor de mercado entre un 10 a un 50% (Hazreen, *et al*., 2011). El SDR provocado a los juveniles de *P. vannamei* y *P. monodon* se ha relacionado con un retraso en el crecimiento y ha representado hasta un 50% de las pérdidas económicas en la industria del camarón (Lightner 2011 y Yu, *et al*., 2021). El IHHNV causa daño económico al reducir la comerciabilidad del camarón debido al crecimiento deficiente, crecimiento irregular y malformación epidérmica del producto a cosechar (deformidades cuticulares del rostrum, antenas, áreas torácicas y abdominales) (Shen *et al*., 2015, Leyva-Madrigal *et al*., 2011 y Rai *et al*., 2009).

La introducción del IHHNV en granjas de camarón y en poblaciones de camarón silvestre en el Golfo de California, México, a fines de los años 1980 y principios de los 1990 resultó no sólo en pérdidas significativas en los cultivos de *P. stylirostris*, sino también en un colapso de la pesquería del camarón nativo silvestre *P. stylirostris* en el Norte del Golfo de California a partir de 1990 (Lightner *et al*., 1992, Martinez-Cordova, 2002, Lightner, 1996, Pantoja *et al.*, 1999, Morales-Covarrubias y Chávez-Sánchez, 1999, Morales-Covarrubias *et al*., 1999).

Emergencia del NHP-B Candidatus Hepatobacter Penaei en 1992

Posterior a la emergencia del virus IHHNV, en 1992 Ibarra-Gámez *et al.* (1997) detectaron en camarones de cultivo, la emergencia de la enfermedad intracelular llamada Bacteria de la Necrosis Hepatopancreática (NHP-B) (Frelier *et al*., 1992). La necrosis hepatopancreática (NHP-B) es un daño en el tejido hepatopancreático del camarón, comúnmente atribuido a infecciones por virus o bacterias. Esta es una enfermedad en los camarones con signos de necrosis hepatopancreática que se ha asociado a una α-Proteobacteria Gram-negativa, pleomórfica, intracelular (Krol *et al*., 1991, Frelier *et al*., 1992, Lightner *et al*., 1992) y tiene como órgano blanco las células epiteliales de hepatopáncreas del camarón (Ávila-Villa *et al*., 2012). Nunan *et al*., (2013) propuso el cambio de nombre de NHP-B a *Candidatus Hepatobacter penaei*.

Emergencia del Virus del Síndrome del Taura (TSV por sus Siglas en Inglés) en 1995

La introducción de TSV a México fue confirmada en 1995 (Lightner *et al*., 2011; Galaviz-Silva y Molina-Garza 2014; López-Téllez *et al*., 2019), no obstante, la OMSA publicó que TSV estuvo presente en México desde 1994 (OMSA 2023), esto último también fue publicado por Lightner (1996) al detectar el virus TSV en camarón silvestre en las costas del sur del Estado de Chiapas, México, en las colindancias con granjas de camarón de Guatemala.

Galaviz-Silva (1999) informó que durante 1995-1997 se detectaron casos agudos y crónicos de un síndrome en granjas camaronícolas de la República Mexicana, sin embargo, autoridades sanitarias (SEMARNAP) negaron que se tratara del TSV, identificándose como NEC (Necrosis del Epitelio Cuticular) y "*Síndrome Similar al Taura*". La enfermedad afectó al 50 % de la producción en Nayarit y afectó 40 de las 90 granjas que operaron en la entidad. A causa del NEC se afectaron 500 de las mil toneladas que se estimaba cosechar en el transcurso de las seis semanas que permaneció la situación (PINIIAR, 1996). En Noviembre de 1995 también surgió un problema similar en San Blas, Pimientillo y Rosamorada, afectando a 200 toneladas del producto de camarón blanco. (PINIIAR, 1996). Sinaloa y Sonora fueron otras dos entidades donde se abatió la producción del camarón blanco en porcentajes del 40 al 70 % de las granjas cultivadas. En Sinaloa, la enfermedad se presentó en camarones de 1 g a 15 g durante el proceso de muda, la diferencia fue que esta última solo se había reportado en animales menores de 5 g (Galaviz-Silva y Molina-Garza 2014).

La OMSA (2023) menciona que tras la aparición del TSV en Ecuador en 1992-1994, se encontraron organismos de *P. stylirostris* resistentes a la infección por el TSV (genotipo 1, MAb 1A1 Tipo A). A raíz de este descubrimiento y debido a la aparición de la enfermedad en México en 1994, donde provocó la pérdida de las producciones de *P. vannamei*, las líneas seleccionadas de *P. stylirostris* resistentes al TSV se convirtieron en las utilizadas para el cultivo en el Noroeste de México a partir de

1995. Sin embargo, en 1998-1999, surgió una nueva "cepa" del TSV Tipo B (Fegan y Clifford, 2001; Lightner, 1999; 2005; Zarain-Herzberg y Ascencio, 2001) que causó epizootias masivas en *P. stylirostris*. La aparición de esta nueva "cepa" del TSV fue seguida poco después, a finales de 1999, por la introducción del Virus del Síndrome de las Manchas Blancas (WSSV) en las instalaciones acuícolas del Noroeste de México. Para entonces, se habían desarrollado poblaciones domesticadas de *P. vannamei* y *P. stylirostris* resistentes al TSV. Algunas líneas domesticadas de *P. vannamei* resistentes al TSV (que también estaban libres de TSV) se utilizaban mucho en las industrias camaroneras de América y el Sudeste Asiático (Clifford, 1998; White *et al.*, 2007). Tras la aparición de la infección por el TSV en América Central, se notificó una mayor resistencia al TSV en las Postlarvas de *P. vannamei* capturadas en el medio silvestre y utilizadas para repoblar las instalaciones de producción de camarón de la región. En la actualidad, todas las líneas genéticas de camarón *P. vannamei* que se cultivan en Asia y América contienen diversos niveles de tolerancia/resistencia al TSV, lo que puso fin a todo posible interés en el cultivo de *P. stylirostris* en México.

Wertheim *et al.*, (2009), en un estudio orientado a determinar la historia evolutiva de TSV, construyeron su estructura filogenética con 83 aislados de TSV procedentes de 16 países muestreados durante un período de 16 años y obtuvieron evidencia filogenética de que la epidemia de TSV efectivamente se originó en las Américas (Zona Sur del Pacífico Oriental Tropical) alrededor de 1991 y en lo referente a las variantes identificadas en México, por el hecho de que trece de catorce aislamientos mexicanos utilizados en este estudio corresponden a un solo grupo filogenético, concluyen que la mayoría de los brotes de TSV en México (Zona Norte del Pacífico Oriental Tropical) probablemente fueron resultado de una sola introducción al país.

Por otro lado, Dhar y Allnut (2008), hacen mención que en México, hasta mediados de la década de 1990, *P. vannamei* fue la principal especie para el cultivo de camarón. Cuando la epizootia por TSV en México alcanzó un pico en 1996, los acuicultores comenzaron a cambiar de *P. vannamei* susceptible al TSV hacia *P. stylirostris* tolerante al TSV. Esto resultó en la disminución de las epizootias por TSV y, para 1998, la producción de camarón en México se estabilizó.

En 1999, de acuerdo con Lightener (2006) una nueva cepa de TSV evolucionó en México y causó mortalidades significativas en *P. stylirostris* el cual era previamente tolerante. La sustitución de camarones *P. vannamei* por *P. stylirostris* en las granjas de México podría haber contribuido al desarrollo de una nueva cepa virulenta de TSV a medida que el virus se adaptó a las poblaciones de las especies nativas hospederas de la Región Sur del Pacífico Oriental Tropical.

Para los años subsecuentes no fue posible encontrar bibliografía con información relativa a la presencia de TSV en el Noroeste de México. No obstante, los resultados del seguimiento sanitario y epidemiológico que realizan los Comités Estatales de Sanidad Acuícola de los Estados de Sonora, Sinaloa y Nayarit indican que TSV alcanzó un nivel de endemismo tal que dejó de ser vigilado en el seguimiento sanitario de las comunidades de Peneidos de la región Noroeste de México.

Recientemente, la autoridad sanitaria del Gobierno de México (DOF, 2023), a través del Diario Oficial de la Federación publicó el 28 de septiembre del 2023 el "ACUERDO por el que se declara al territorio de los Estados Unidos Mexicanos, como zona libre del síndrome de Taura" manifestando que con la información obtenida a través de la vigilancia epidemiológica coordinada por el SENASICA, en conjunto con los gobiernos estatales y los productores de camarón del país, mediante la obtención de muestras en granjas camaronícolas e instalaciones acuícolas del país, analizadas en un laboratorio oficial, se demostró la ausencia del agente etiológico causante del TSV.

Emergencia del Virus del Síndrome de la Mancha Blanca (WSSV por sus siglas en Inglés) en 1999

En el Noroeste de México ubicado en la Zona Norte del Pacífico Oriental Tropical, López-Félix (2002) detectó el virus WSSV en muestras de granjas de producción de camarón del Estado de Sinaloa tomadas en 1999.

El WSSV fue devastador para *P. stylirostris* (Galaviz-Silva y Molina-Garza 2014; López-Téllez *et al*., 2019) y la búsqueda de soluciones llevó a la industria a un cambio de especie haciendo un retorno al camarón blanco *P. vannamei*, esto es, se aplicó nuevamente la estrategia de cambio de genética, ahora con especímenes provenientes de Venezuela y Colombia obtenidos a partir del uso en los Laboratorios de producción de postlarvas de organismos reproductores obtenidos en las granjas de camarón de los Mélagos, Sonora, México.

En el periodo inmediato a la emergencia del virus WSSV en el Noroeste de México ubicado en la

Zona Norte del Pacífico Oriental Tropical, se generó una gran cantidad de información que deriva de dos factores; el primero es el surgimiento de los Comités Estatales de Sanidad Acuícola y el segundo al involucramiento de científicos que se vincularon directamente con el sector acuícola de México mediante una alianza entre la academia y el Sector Acuícola (Esparza *et al*., 2012; Muniesa *et al*., 2017, 2018).

Emergencia de una Nueva cepa del Virus del Síndrome de la Mancha Blanca (WSSV por sus siglas en Inglés) en 1999.

De acuerdo con Rodríguez-Anaya *et al*., 2016, en el año 2010, la producción de camarón *P. vannamei* del Estado de Sonora (Zona Norte de este estudio) disminuyó en al menos un 50% debido a un brote epidemiológico de WSSV (Figura 4). Los mismos autores antes citados identificaron que el brote se debió a una variante nueva de WSSV. Así mismo, Duran-Avelar *et al.*, 2015, mediante una investigación de genotipificación de aislados de WSSV de granjas camaroneras del noroeste de México afectadas por brotes de la enfermedad de la mancha blanca en 2010-2012 obtuvieron resultados con los que sugieren una alta tasa de mutación del genoma viral en los loci analizados o tal vez la introducción de nuevas cepas virales en el área. Algo que también resulta relevante de sus hallazgos es que encontraron dos haplotipos diferentes de algunos marcos de lectura abierta (ORF) en el mismo camarón, lo que indicó la posibilidad de infecciones con variantes múltiples.

Emergencia del AHPND en 2013

A partir del ciclo 2012-2013, el problema de los brotes de WSSV se complicó con la emergencia del Síndrome de la Muerte Temprana (EMS), reconocida actualmente como la enfermedad de la Necrosis Aguda del Hepatopáncreas (AHPND por sus siglas en Inglés), causada por biotoxinas generada por agentes biotoxigénicos identificados entre ciertas cepas de bacterias del Género *Vibrio* que contienen un plásmido relacionado con la generación de las biotoxinas PirA y PirB (Tran *et al*., 2013; Pantoja y Lightner, 2013; Gómez-Gil *et al*., 2014; Nunan *et al*., 2014; Galaviz-Silva y Molina-Garza 2014; Han *et al*., 2015; Varela y Peña, 2016; López-Téllez *et al*., 2019; Kumar *et al*., 2021), y la dificultad que se tuvo para lograr identificar lo que ocurría en los cultivos, se empezó a incorporar otra óptica, dentro de la cual se inició un nuevo enfoque analítico.

Origen geográfico de hospederos y agentes patogénicos y/o biotoxigénicos

El origen cronológico y geográfico de las enfermedades emergentes en la acuicultura de camarón en todas las Regiones Geográficas definidas en este estudio, los hospederos iniciales y los agentes patogénicos y/o biotoxigénicos se integró en la tabla 1.

Origen geográfico IHHNV

Hay evidencia genética (Darh 2019) de que los reproductores de *P. monodon* que fueron importados a Hawái desde Filipinas en los inicios de la camaronicultura, pueden ser considerados hospederos naturales y asintomáticos de la cepa de IHHNV que causó el brote epidémico registrado en las Américas (Tang y Lightner 2002).

Lo anterior se ha demostrado con el análisis filogenético de aislados originados en las Américas y Hawái entre 1982 y 1997, que se agrupan estrechamente (>99.6% de similitud) y comparten un alto nivel de identidad (99.8%) con la cepa de un aislado de IHHNV encontrado en *P. monodon* recolectado en Filipinas en 1996 (Tang y Lightner 2002). Un segundo genotipo identificado en *P. monodon* de Tailandia y Taiwán comparte un 96.2% de identidad con el genotipo filipino (Tang *et al*., 2003).

Lo anterior deriva en lo establecido por Robles-Sikisaka *et al.* (2010), quienes afirman que el IHHNV surgió en 1981 como el causante de mortalidades masivas (>90%) en juveniles y subadultos del camarón azul del Pacífico, *Penaeus stylirostris*, de cultivos superintensivos de Hawái procedentes de México, por lo que concluyen que el IHHNV se introdujo en la región norte del Golfo de California con el desarrollo de métodos intensivos de acuicultura de camarón que iniciaron en 1973. Con esto, plantearon finalmente la hipótesis de que IHHNV, en algún momento se dispersó al resto de las zonas del Golfo de California.

Origen geográfico caso NHP-B Candidatus Hepatobacter Penaei

Diversas investigaciones coinciden en que el NHP-B *Candidatos Hepatobacter Penaei* tiene su origen en el Atlántico Occidental, específicamente en cultivos de camarón realizados en Texas (Lightner y Redman 1992, Frelier 1993, Lightner y Redman 1994, Ibarra-Gámez 1997, Del Río *et al*., 2006, Aranguren 2006). Con la excepción de Araguren (2006), el resto de autores coinciden en que la primera detección fue en 1985.

Tabla 1. Origen cronológico y geográfico de las enfermedades de camarones, hospederos iniciales en los que se detectó la enfermedad, Región nativa de los hospederos, Región Geográfica nativa de los agentes patogénicos y/o biotoxigénicos implicados.

No.	Año	Enfermedad	Región de detección	Hospederos iniciales	Región Nativa de los hospederos	Agente etiológico	Región Nativa del agente etiológico
1	1959	Enfermedad del Camarón de Algodón (1929) Cotton or Milky Shrimp Disease (Vioska 1945 cit. Kelly 1979)	Atlántico Occidental Norte Indo Pacífico	*P. duorarum* *P. aztecus* *P. setiferus* *P. monodon*	Atlántico Occidental Norte Indo Pacífico	*Agmasoma (Thelohania) duorara*, (Iversen y Manning 1959 cit Kelly 1979), (Kruse 1959), (Iversen y Van Meter 1964) *Agmasoma (Thelohania) penaei* (Microsporidia), (Sprague 1950), (Sokolova *et al*., 2015) *Agmasoma (Thelohania) Hunterae* (E.E. Jones 1958) *Pleistophora sp* (Constransitch 1970), (Baxter *et al*., 1970), (Kruse 1970), (Kelly 1979), *Ameson (Nosema) nelsoni* (Hutton *et al*., 1959), (Sprague y Vernick 1969), (Kelly 1979), (Garza-Villareal 1998) *Perezia Sp.* (Han *et al*., 2016) *Perezia nelsoni* (microsporidio) (Sokolova *et al*., 2016) *Tuzetia weidneri* (Tourtip *et al*., 2009)	Atlántico Occidental Norte Indo Pacífico
2	1974	Enfermedad de la Baculovirosis tetrahédrica (1970-1974) (Couch 1974)	Atlántico Occidental Norte (Florida)	*P. duorarum* *P. vannamei 2016* (Varela-Mejías y Valverde-Moya 2019)	Atlántico Occidental Norte Pacífico Oriental sur	*Baculovirus Penaei (BP)* (Couch 1974) *P. vannamei singly enveloped nuclear polyhedrosis virus (PvSNPV)* virus dsDNA (Chong *et al*., 2022)	Atlántico Occidental Norte
3	1977	Enfermedad de la Baculovirosis esférica (1977) (Lightner y Redman, 1981)	Pacífico Oriental Norte (Golfo de California)	*P. monodon*	Indo Pacífico	*Monodon Baculovirus* (MBV) (Lightner y Redman, 1981) *Penaeus monodon nudivirus (PmNV)* virus dsDNA (Yang *et al*., 2014)	Indo Pacífico
4	1982	Enfermedad de la Necrosis infecciosa hipodérmica y hematopoyética (IHHNV) (1982) (Lightner *et al*., 1983)	Pacífico Central (Hawaii)	*P. stylirostris* *P. vannamei* *P. monodon*	Pacífico Oriental Indo Pacífico	*Infectious Hypodermal and Haematopoietic Necrosis Virus (IHHNV)* (Lightner *et al*., 1983) AKA *Penaeus stylirostris penstyldensovirus 1 (PstDV1)* (Dhar *et al*., 2019, Cotmore *et al*., 2019) virus ssDNA OMSA Indo Pacífico	Indo Pacífico
5	1982	Enfermedad de la Parvovirosis Hepatopancreática (1982) (Chong y Lo 1984 cit. Flegel *et al*., 2006)	Indo Pacífico	*P. monodon* *P. merguiensis* *P. semisulcatus* *P. orientalis* *P. chinensis* *P. esculentus* *P. indicus* *P. penicillatus* *P. japonicus* *Macrobrachium*	Indo Pacífico Pacífico	*Hepatopancreatic Parvovirus (HPV)* (Lightner y Redman, 1985) *(HPV P. chinensis)* (Bonami *et al*., 1995) *Penaeus monodon densovirus (PmoDNV)* virus ssDNA (Sukhumsirichart *et al*., 1999) (Lightner, 1996; Lightner y	Indo Pacífico

				P. stylirostris *P. vannamei*	Oriental	Pantoja, 2001) (Varela-Mejías, 2018) Decapod hepanhamaparvovirus (DHPV) (Penzes *et al*., 2020)	
6	1985	Enfermedad de la Bacteriosis de la Necrosis Hepatopancreática (1985) (Lightner *et al*., 1992) (Nunan *et al*., 2013) Hepatopancreatitis necrotizante (NHP-B) (Varela-Mejías *et al*., 2018)	Atlántico Occidental Norte	*P. vannamei*	Pacífico Oriental	*Hepatobacter Penaei (NHP-B)* Bacteria OMSA (Loy *et al*., 1996) (Nunan *et al*., 2013)	Atlántico Occidental Norte
7	1988	Enfermedad de la Haplosporidiosis del hepatopáncreas (HPH) (Reino Protista) (Dyková *et al*., 1988 Cit Nunan *et al*., 2007) Hepatopancreatic haplosporidiosis (HPH) (Varela-Mejías *et al*., 2018)	Atlántico Occidental Centro (Cuba) (Belice) Indo Pacífico (Indonesia)	*P. vannamei*	Atlántico occidental	*Haplosporidio* no determinado (Dykova *et al*., 1988) (Nunan *et al*., 2007), (Utari *et a*l., 2012)	Atlántico occidental Indo Pacífico
8	1990	Enfermedad de la Cabeza Amarilla (1990) (Limsuwan, 1991)	Indo Pacífico (Tailandia)	*P. monodon* *P. esculentus* *P. merguiensis* *Metapenaeus ensis* *M. affinis* *GP. vannamei* *P. stylirostris* *P. setiferus* *P. aztecus* *P. duorarum*	Indo Pacífico Pacífico Oriental Atlántico Occidental	*Yellow Head Virus Genotype 1a y 1b (dsYHV-1)* OMSA (Boonyaratpalin *et al*., 1995) (Senapin *et al*., 2010) *Yellow Head Virus Genotype 2 (YHV-2)* OMSA *Yellow Head Virus Genotype 7 (YHV-7)* OMSA	Indo Pacífico
9	1992	Enfermedad del Taura (1992) (Jiménez, 1992; Hasson *et al*., 1995)	Pacífico Oriental Centro-Sur (Ecuador)	*P. vannamei*	Pacífico Oriental Sur	*Taura Syndrome Virus (TSV)* virus ssRNA OMSA (Hasson *et al*., 1995)	Pacífico Oriental Sur
10	1992	Enfermedad de la Mancha blanca (1992) (Chou *et al*., 1995)	Indo Pacífico (Taiwán)	*P. japonicus* *P. monodon* *P. penicillatus* *Macrobrachium rosenbergii*	Indo Pacífico	White Spot Syndrome Virus (WSSV) dsDNA OMSA (Chou *et al*., 1995) (Mayo, 2002)	Indo Pacífico
11	1996	Enfermedad del Bunyavirus Mourilyan virus (1996) (Cowley *et al*., 2005; Cowley, 2016).	Indo Pacífico (Australia)	*P. monodon* *P. japonicus* *P. mergiensis*	Indo Pacífico	Bunyavirus Mourilyan virus (MoV) Virus ssRNA (2005) (Cowley *et al*., 2005; Cowley, 2016).	Indo Pacífico
12	1999	Enfermedad de la Cola blanca Nodavirosis de Macrobrachium rosenbergii (1997) (Arcier *et al*., 1999)	Indo Pacífico	*Macrobrachium rosembergii* *P. indicus* *P. japonicus* *P. monodon* *P. vannamei*	Indo Pacífico Pacífico Oriental	*Macrobrachium rosenbergii Nodavirus (MrNV)* ssRNA OMSA (Bonami et al., 2005)	Indo Pacífico
13	2001	Enfermedad del Laem-Singh virus (LSNV) Monodon Slow Growth Syndrome (MSGS) (2001) (Poornima *et al*., 2012)	Indo Pacífico	*P. monodon* *M. dobsoni,* *P. merguiensis* *P. vannamei*	Indo Pacífico Pacífico Oriental	*Laem-Singh virus (LSNV)* Virus ssRNA (2006) (Sritunyalucksana *et a*l., 2006)(Poornima *et al*., 2012)	Indo Pacífico
14	2001	Enfermedad de la	Indo	*P. monodon*	Indo	*Enterocytozoon*	Indo

		Microsporodiosis hepatopancreática Crecimiento lento de monodon (2001) (López-Carvallo *et al*., 2022)	Pacífico	*Macrobrachium* *P. vannamei* *P. stylirostris*	Pacífico Pacífico oriental	*hepatopenaei (EHP)* Microsporidio (Tourtip *et al*., 2009)	Pacífico
15	2002	Enfermedad de la Mionecrosis Infecciosa (2002) (Lightner *et al*., 2004)	Atlántico Occidental Sur Brasil	*P. vannamei*	Pacífico Oriental	*Infectious Myonecrosis Virus (IMNV)* dsRNA virus OMSA (Poulos *et al*., 2006, Tang *et al*., 2008)	Atlántico Occidental Sur
16	2004	Enfermedad de la Mortalidad Encubierta (2004) (Zhang, 2004; Xing, 2004; Song & Zhuang, 2006; Xu & Ji, 2009; Gu, 2012; Huang, 2012)	Indo Pacífico	*P. vannamei* *P. chinensis* *P. japonicus* *P. monodon* *Macrobrachium*	Pacífico Oriental Indo Pacífico	*Covert Mortality Nodavirus (CmNV)* Virus ssRNA (Zhang *et al*., 2014)	Indo Pacífico
17	2004	Enfermedad de la necrosis muscular (2004) (Tang *et al*., 2007)	Atlántico Occidental Centro Belice	*P. vannamei*	Pacífico Oriental	*Penaeus vannamei nodavirus (PvNV)* virus ssRNA (Tang *et al*., 2007)	Atlántico Occidental Centro
18	2009	Enfermedad de la Muerte temprana por necrosis hepatopancreática aguda (2009) (Tran *et al*., 2013) (Kumar *et al*., 2021)	Indo Pacífico China	*P. vannamei* *Macrobrachium*	Pacífico Oriental Indo Pacífico	*Vibrio campbellii special strains* (Han *et al*., 2017) (Wangman *et al*., 2018) Thailand (2002) *Vibrio parahaemolyticus special strains* (Zhang *et al*., 2014, Tran *et al*., 2013; Yang *et al*., 2014, Han *et al*., 2015). *Vibrio harveyi special strains* (Kondo *et al*., 2015) Vietnam (Xiao et al., 2017) *Vibrio owensii special strains* (Xiao *et al*., 2017) *Vibrio punensis special strain* (Restrepo *et al*., 2018) *Micrococus luteus* (Duran-Avelar *et al*., 2018) OMSA *Plasmid Biotoxins* (Lee *et al*., 2015) El plásmido que produce las biotoxinas (Pir A y Pir B) puede ser transferido entre especies de vibrios. (Dong *et al*., 2019, Wang *et al*., 2022). Los genes que expresan las biotoxinas Pir A y Pir B pueden transferirse experimentalmente a especies que no pertenecen al género Vibrio, como es el caso *de Algoriphagus sp*. (Muthukrishnan *et al*., 2019)	Indo Pacífico
19	2009	Síndrome de las heces blancas y síndrome de las micovellosidades del hepatopáncreas transformadas agregadas (2009) (Tamilarasu *et al*., 2020) White feces syndrome (WFS) Aggregated transformed microvilli (ATM)	Indo Pacífico (Tailandia)	*Penaeus monodon* *Penaeus vannamei* (Sriurairatana *et al*., 2014)	Indo Pacífico (Tailandia)	El *Enterocytozoon Hepatopenaei* (EHP) no es la única causa (Tangprasittipap *et al*., 2013). Las estructuras ATM (microvellosidades transformadas agregadas) en el lumen del hepatopáncreas (HP) que superficialmente se parecen a las gregarinas también están asociadas con WFS (Sriurairatana *et al*.,	Indo Pacífico, Tailandia, India (Tamilarasu *et al*., 2020)

						2014) Relación sinérgica entre EHP y el aislado de V. parahaemolyticus que condujo a la manifestación de WFS (Aranguren *et al.*, 2021).	
20	2014	Enfermedad del virus iridiscente de los decápodos OMSA (2014) (Xu *et al*., 2016) (Liao *et al*., 2022)	Indo Pacífico	*Cherax quadricarinatus Macrobrachium P. monodon (2020)* *P. vannamei (2020)*	Indo Pacífico Pacífico Oriental	*Decapod Iridescent Virus 1 (dsDIV1)* OMSA (Qiu *et al*., 2017, 2018)	Indo Pacífico
21	2015	Wenzhou shrimp virus 8 (WzSV8) (Li *et al*., 2015; Intriago *et al*., 2024)	Indo Pacífico (Australia)	*P. vannamei* *P. monodon* (Huerlimann *et al*., 2018)	Pacifico oriental Indo Pacifico	*Penaeus vannamei picornavirus (PvPV)* virus ssRNA (Liu *et al*., 2021, Srisala *et al*., 2022) *Penaeus vannamei solinvivirus (PvSV)* (Cruz Flores *et al*., 2022; Srisala *et al*., 2023)	Indo Pacífico (Australia)
22	2016	Enfermedad del Wenrivirus orientalis (OWV1) (2016) (Dong *et al*., 2021)	Indo Pacífico (China)	*P. chinensis*	Indo Pacífico	*Wenrivirus orientalis (OWV1)* virus ssRNA (2021) (Dong *et al*., 2021)	Indo Pacífico
23	2024	Enfermedad del Decapod hepanhamaparvovirus (DHPV) Korean strain (Lee *et al*., 2023). ssDNA virus Indo Pacífico	Indo Pacífico (Corea)	*P. vannamei*	Pacífico oriental	*Decapod hepanhamaparvovirus* (DHPV) Cepa Coreana (Lee et al., 2023)	Indo Pacífico (Corea)

De acuerdo con las revisiones bibliográficas, los problemas epidémicos vinculados con NHP-B *Candidatus Hepatobacter Penaei*, eran referenciados como patologías causadas por Bacterias intracelulares del tipo Rickettsias. Por lo tanto, al referirnos al origen geográfico de *NHP-B Candidatus Hepatobacter Penaei***,** debemos considerar que muchas especies de bacterias infectan y causan mortalidad en camarones Peneidos cultivados (Sindermann y Lightner, 1988). En relación con este punto, se ha informado la presencia de rickettsias en camarones Peneidos y otros crustáceos, incluido el epitelio hepatopancreático de juveniles de *P. marginatus* capturados en estado salvaje en Hawái, *P. merguiensis* cultivado en jaulas en Singapur, Malasia, y en infecciones experimentales en *P. stylirostris* (Lightner *et al*., 1985; Brock *et al*., 1986, Brock, 1988). Anderson *et al*. (1987), informaron la presencia simultánea de rickettsias y *Baculovirus monodon* en el Hepatopáncreas, infecciones similares a reovirus citoplasmáticos e infecciones bacterianas en juveniles de camarón tigre *P. monodon* criados en estanques de cultivo de Malasia. Los informes de rickettsia en otros crustáceos incluyen aquellos que involucran infecciones en el epitelio hepatopancreático del cangrejo *Paralithodes platypus* (Johnson, 1984) y en los tejidos conectivos del cangrejo *Curcinus mediterraneus* (Bonami y Pappalardo, 1980).

De acuerdo con Flegel (2012) en un estudio de 3 años en Tailandia (Tardmee, 2009) con respecto a las bacterias similares a rickettsias en camarones Peneidos, el cual estuvo basado en el análisis de PCR de *P. monodon* normal, enfermo (incluyendo infecciones sospechosas de rickettsias) y estresado, proporcionó una gran variedad de amplicones, algunos con homología con la secuencia de infecciones por rickettsias reportadas para *P. monodon* de África Oriental. Sin embargo, ninguno de estos dio reacciones positivas por hibridación *in situ* con tejidos del camarón de origen, incluyendo tejidos hepatopancreáticos que mostraban signos histológicos de lesiones bacterianas. Tampoco ninguna de las muestras dio reacciones positivas con el kit IQ2000 para la detección del agente causal de la hepatopancreatitis necrotizante de Texas (NHP-B).

Origen geográfico TSV

El virus del síndrome de Taura (TSV) es un patógeno importante de *Penaeus vannamei* que causa mortalidades del 40 al 95 por ciento en poblaciones de camarones cultivados y resulta en pérdidas económicas sustanciales (Tang *et al*., 2009). El virus se detectó por primera vez en Ecuador (Lightner *et al*., 1992; Zarain-Herberzg y Ascencio-Valle 2001; Galaviz-Silva y Molina-Garza 2014; López-Téllez *et al*., 2020). Para determinar la historia evolutiva de este virus, Tang et al., (2009) amplificaron y secuenciaron el gen de la proteína 2 de la cápside viral (CP2) obtenido de 83 aislados de TSV recolectados entre 1992 y 2008 en 16 países. Con las secuencias obtenidas realizaron un análisis filogenético utilizando el programa Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees (BEAST). Los resultados revelaron cuatro linajes principales de TSV (designados como México, el Sudeste Asiático, Belice y Venezuela), así como la posición de la raíz en el árbol filogenético. El linaje más basal incluía un grupo de cepas aisladas en Colombia, Ecuador y Estados Unidos. Este hallazgo corresponde con el primer reconocimiento y descripción del síndrome de Taura en Ecuador en 1991, localizado en la Región Sur del Pacífico Oriental Tropical.

Origen geográfico WSSV

El virus de la mancha blanca fue reportado por primera vez en junio de 1992 en camarón Kuruma *Penaeus japonicus* (Bate, 1888) en la provincia de Fujian, China, cerca de Taiwan (Zhan *et al*., 1998; Jiang 2001).

En cuanto al vector que transmite WSSV a los Peneidos se propusó la hipótesis de que fue a través de la alimentación de camarones Peneidos con cadáveres de organismos no Peneidos ya que los reproductores de camarón eran comúnmente alimentados con cangrejos congelados importados en el período anterior al brote. Recientemente se han descrito virus morfológicamente similares al WSSV que infectan a los cangrejos portúnidos en Europa (Bonami y Zhang, 2011).

Origen geográfico del AHPND

La información disponible sugiere que el AHPND tiene su origen en La Región Geográfica del Indo Pacífico (Tran *et al*., 2013; Pantoja y Lightner, 2013; Gómez-Gil *et al*., 2014; Nunan *et al*., 2014; Galaviz-Silva y Molina-Garza 2014; Han *et al*., 2015; Varela y Peña, 2016; López-Tellez *et al*., 2019; Kumar *et al*., 2021).

De menor impacto pero dentro del mismo periodo Vega-Pérez (2003), Rosa-Vélez *et al*., 2006, con muestras tomadas en unidades de producción de acuícola de Nayarit y Sinaloa entre el año 1999-2000, Castro-Longoria *et al*., 2009, con muestras de organismos silvestres de *P. stylirostris* tomadas en

el año 2003, Sánchez-Barajas *et al*., 2009, no precisan años de toma de muestras pero fueron antes del año 2007 en unidades de producción acuícola ubicadas en el Estado de Colima, México, y en 2006 Galaviz-Silva y Molina-Garza 2014, refiriéndose a muestras que fueron tomadas en unidades de producción acuícola de Nayarit, Sinaloa y Sonora, reportaron la emergencia del virus YHV. Adicionalmente, López-Téllez *et al*., 2019 basados en Lightner *et al*., 1987 reportaron la presencia de *Baculovirus penaei* (BP) AKA PvSNPV (singly enveloped nucleopolyhedrovirus from *P. vannamei*) (Overstreet *et al*., 1988) en muestras tomadas en 1987 en camarón *P. stylirostris.*

Nuevas detecciones de patógenos en la Región del Norte del Pacífico Oriental Tropical reportadas en el año 2024

Posterior al periodo estudiado pero por la relevancia que tiene, se presenta como resultado que López-Galicia (2024), adicionalmente al resto de patógenos reportados, también encontró por PCR convencional, *Monodon baculovirus* (MB) *AKA Penaeus monodon nudivirus* (PmNV) (Yang *et al*., 2014) y al virus Iridiscente de los Decápodos 1 (DIV1), lo cual puede considerarse como el primer reporte de estos dos patógenos en esta región en el periodo reciente.

Origen coevolutivo de hospederos y agentes patogénicos y/o biotoxigénicos

Los resultados de la investigación relativa al origen geográfico de los hospederos relacionados filogenéticamente con *Penanes vannamei* y *P. stilyrostris*, y vinculados con los agentes patogénicos y/o biotoxigénicos que se identifican en este estudio como causantes de enfermedades emergentes en los cultivos de camarón durante el periodo 1973-2023, así como aquellas que al haber emergido en otras latitudes, representan riesgos potenciales para la Región Noroeste de México, son los siguientes: La Región del Indo Pacífico se considera el centro de radiación evolutiva de los Peneidos ya que en esta Región se han reportado 11 géneros y 125 especies de Peneidos. En la región del Atlántico Oriental Tropical (Zona costera del África Oriental) la cual tiene comunicación mediante canales con el Indo Pacífico, se han reportado 6 géneros y 10 especies de Peneidos. En la región del Atlántico Occidental Tropical (Zona Costera Oriental de América) se han reportado 9 géneros y 21 especies. En la región del Pacífico Oriental (Zona costera Occidental de América) se han reportado 6 géneros y 16 especies entre las que se incluyen *P. vannamei* y *P. stylirostris* nativas de esta Región (Figura 6).

Un resultado relevante es que entre las regiones geográficas, al realizar un análisis cruzado con la mayor aproximación filogenética a nivel interespecífico, con el cual nos referimos al género *Penaeus*, observamos que dentro de las 14 especies de *Penaeus* que existen en el Indo Pacífico, *Penaeus japonicus* también está presente como una de las 4 especies de *Penaeus* que se encuentran en el Atlántico Oriental. Así mismo encontramos que *P. notialis* (una de las 4 especies del Atlántico Oriental) es miembro común o una de las 8 especies del Atlántico Occidental. Donde se pierde la conexión geográfica establecida al compartir alguna especie en común de *Penaeus* es con la región del Pacífico Oriental ya que este cuenta con 5 especies endémicas que no son endémicas en otras regiones. La relación más cercana que pudo observarse es con dos especies de la región del Atlántico Occidental las cuales son *P. schmitti* y *P. setiferus*, quienes cuentan con una diferenciación de un rasgo morfológico sexual en hembras llamado Télico Abierto (el cual ha sido determinante en el desarrollo de la acuicultura de *Penaeus*) al igual que *P. occidentalis*, *P. stylirostris*, *P. vannamei* (3 de las 5 especies del Pacífico Oriental). De las 31 especies de género *Penaeus*, las restantes 26 son de Télico Cerrado (Figura 7). Más aún, los análisis de genotipificación reciente muestran una diferenciación genética entre las poblaciones de *P. vannamei* entre las Regiones Norte y Sur del Pacífico Oriental Tropical (Pérez Enríquez *et al*., 2024), lo cual sugiere un aislamiento geográfico entre ambas poblaciones, posiblemente relacionado con la presencia de una costa rocosa insertada en la Sierra Madre Occidental que disminuye significativamente la plataforma continental.

Como se aprecia en la figura 8 los 17 patógenos virales con los que se han registrado enfermedades emergentes de decápodos del género *Penaeus*, 13 han surgido de la región del Indo Pacífico, 3 del Atlántico Occidental y solamente una de la Región Sur del Pacífico Oriental Tropical.

La Región del Indo Pacífico no solamente representa hasta ahora el origen geográfico del mayor número de agentes patogénicos virales relacionados con las enfermedades emergentes de *P. vannamei* y *P. stylirostris* del periodo 1973-2023, sino también se ha reportado como el centro de radiación evolutiva de los Peneidos, por lo que se puede considerar también el origen evolutivo del mayor número de agentes patogénicos y virales de las enfermedades emergentes de estas especies en el



Género	Pacífico Oriental	Atlántico Occidental	Atlántico Oriental	Indo pacífico
1) *Atypopenaeus*				4
2) *Heteropenaeus*				1
3) *Macropetasma*				1
4) *Metapenaeopsis*	3	5	1	40
5) *Metapenaeus*			2	25
6) *Parapenaeopsis*	1		1	14
7) *Parapenaeus*		1		10
8) *Penaeopsis*		1	1	5
9) *Penaeus*	5	8	4	14
10) *Trachypenaeopsis*		1		1
11) *Trachypenaeus*	5	2	1	10
12) *Xiphopenaeus*	1	1		
13) *Protrachypene*	1			
14) *Artemesia*		1		
15) *Tanypenaeus*		1		
Total de géneros	16	21	10	125

Figura 6. Distribución geográfica de géneros y especies de la familia de los camarones Peneidos en cada una de las regiones de su distribución geográfica y evolutiva de la familia Penaeidae de conformidad con la información publicada por Dall *et al.* (1990).

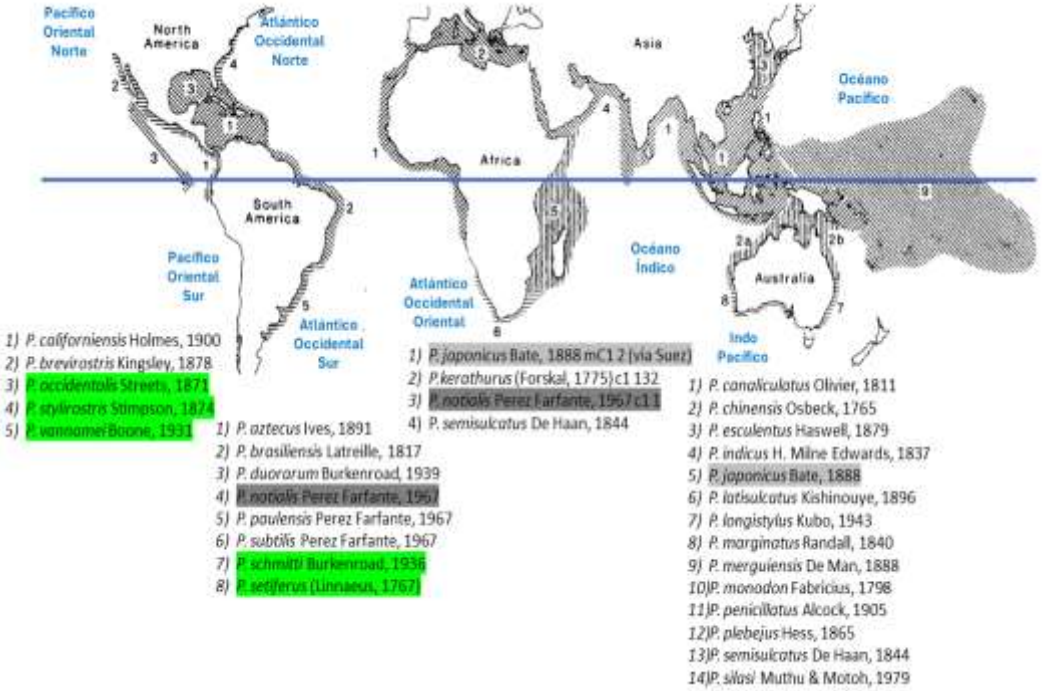


Figura 7. Especies del género *Penaeus* antes de la propuesta de Pérez Farfante y Kensley (1997), en cada una de las regiones de su distribución geográfica y evolutiva de conformidad con la información publicada por Dall *et al.* (1990).

periodo de estudio y así mismo se encuentra en las relaciones coevolutivas de los agentes patogénicos virales y sus hospederos Peneidos en los ecosistemas de la Región del Indo Pacífico.

Como se aprecia en la figura 9 de los seis agentes patogénicos y biotoxigénicos de mayor impacto reportados en la acuicultura de *P. vannamei* y *P. stylirostris* de la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical, tres provienen de la Región del Indo Pacífico, dos de la Región del Atlántico Occidental y uno de la Región Sur del Pacífico Oriental Tropical, por lo que se puede concluir que todos los

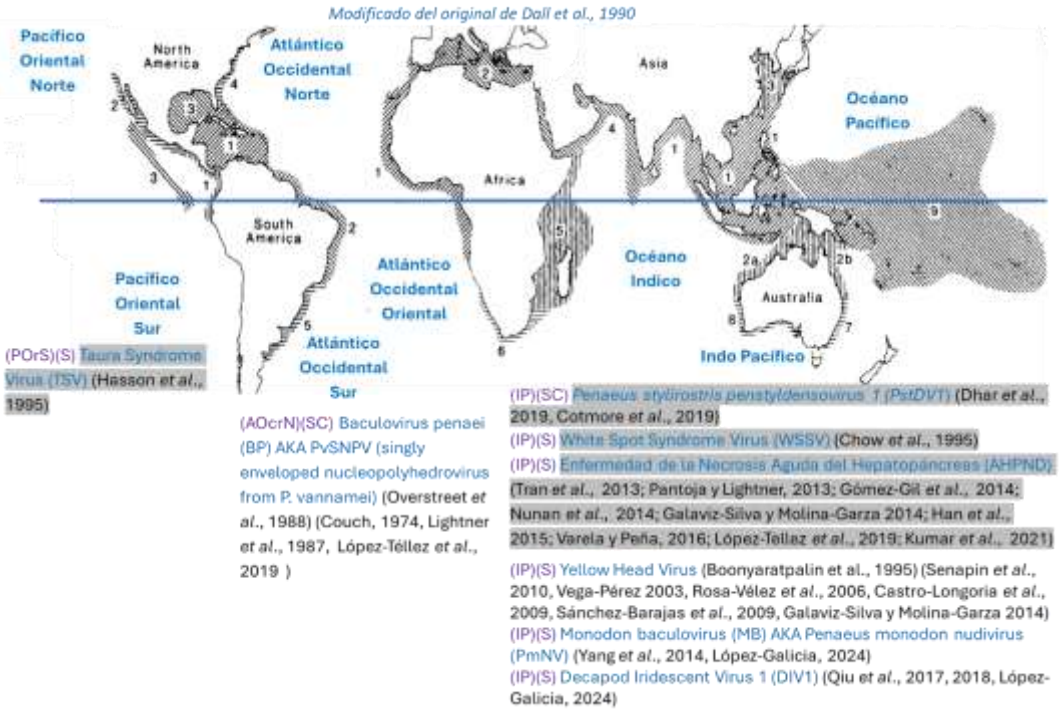


Figura 8. Especies de virus que afectan a las especies del género *Penaeus* de conformidad con su distribución geográfica y evolutiva en las regiones geográficas de distribución de los Peneidos reportadas por Dall *et al*. (1990).

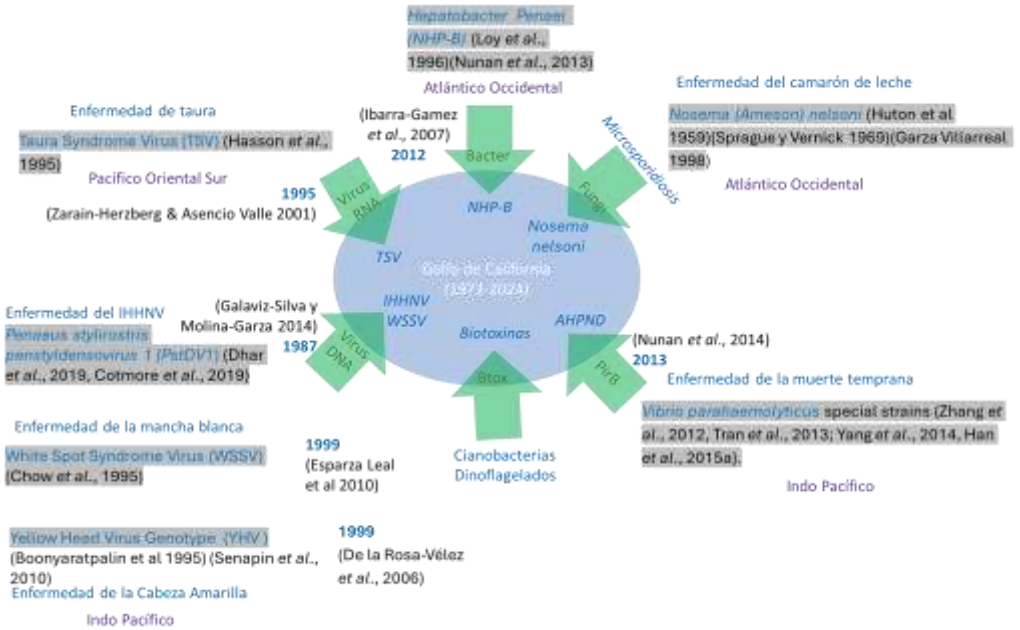


Figura 9. Origen temporal y geográfico de las enfermedades emergentes de alto impacto en el Golfo de California en el periodo 1973-2023.

agentes relacionados con las enfermedades emergentes de mayor impacto se detectaron a partir del desarrollo de la acuicultura de camarón en el periodo 1973-2023, provienen de Regiones Geográficas distantes y de comunidades de decápodos filogenéticamente relacionadas pero con un largo aislamiento geográfico previo al desarrollo de la acuicultura de camarones.

Vías de ingreso de los patógenos involucrados en los eventos epidémicos

Ingreso de IHHNV a la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical (Noroeste de México).

Lightner *et a*l., 1992; Lightner, 1996; Galaviz-Silva y Molina-Garza, 2014; y, López-Téllez *et al*., (2019) informaron que IHHNV llegó a México procedente de un criadero comercial establecido en Estados Unidos de Norte América, con las cuales fueron sembradas dos instalaciones acuícolas en Sinaloa y una ubicada en las inmediaciones de La Paz, Baja California Sur.

Ingreso de NHP-B a la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical (Noroeste de México)

No fue posible encontrar información respecto al mecanismo mediante el cual ingresó a la región noroeste de México, sin embargo, Lightner *et al*. (1992), mencionó que a pesar de la distribución de "postlarvas" producidas a partir de material criado en el área afectada con NHP-B de Texas a otras regiones de los EE. UU., México y América Central, en ese tiempo no se había observado NHP-B en *P. vannamei* ni en otras especies de *Penaeus* criadas fuera de la región afectada de Texas.

Ingreso de TSV a la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical (Noroeste de México)

De acuerdo con Cuellar-Angel (2013), se conoce que, aunque el virus TSV fue reportado inicialmente en granjas aledañas al río Taura en Ecuador, se diseminó prontamente a través de la movilización de organismos vivos infectados a otros países de América en sólo tres años y luego pasó a Asia (China y Tailandia). Así mismo (Brock *et al*., 1997; Zarain-Herzberg and Ascencio-Valle, 2001; Dhar y Thomas, 2008; Lightner *et al*., 2012; Moss *et al*., 2012; Stentiford *et al*., 2012; Aranguren *et al*., 2013; Cruz Flores *et al*., 2021), mencionaron que un medio probable de diseminación del TSV fue mediante envíos de larvas y postlarvas, así como mediante el movimiento del TSV con reproductores de *P. vannamei* infectados.

Lightner (1995), y Dhar *et al*. (2004), afirmaron que un medio de diseminación o transferencia de TSV entre ubicaciones geográficas diferentes también pudo ser mediante productos de camarón congelado. Al siguiente año, con información más precisa Lightner (1996), documentó que en dos granjas del Noroeste de México, el virus TSV apareció en postlarvas generadas con reproductores importados e incluso en los reproductores mismos.

Ingreso de WSSV a la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical (Noroeste de México)

Aunque WSSV es el causante de los mayores impactos sanitarios registrados en la industria del cultivo de camarón y esto no fue la excepción para la región noroeste de México, no fue posible encontrar registros que confirmen con precisión la vía de ingreso a esta región. Lo más próximo a establecer la vía de ingreso derivó de la investigación de Nunan *et al*. (1998), quienes reportaron que la importación de camarón congelado de Asia a América puede ser un medio de transmisión. Parrilla-Taylor *et al*. (2018), reportaron mediante un análisis de variabilidad molecular y estructura genética del virus WSSV de la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical la detección de variantes similares a las reportadas en varias zonas de la Región del Indo Pacífico que sugieren la entrada del WSSV a la Región del Noroeste de México mediante múltiples eventos.

Relaciones hospedero-patógeno

Todas las enfermedades emergentes de alto impacto de las especies *P. stylirostris* y *P. vannamei* nativas de la Región Norte del Pacífico Oriental que han emergido durante el periodo 1973-2024 en el Golfo de California, tienen su origen en patógenos emergentes provenientes de Regiones geográficas externas tales como; la Región del Indo Pacífico (*Virus IHHNV, virus WSSV, Vibrios AHPND*), la Región Atlántico Occidental (*Bacteria NHP-B*) y la Región Pacifico Oriental Sur (*Virus del Taura*), mientras que en cincuenta años no se ha detectado enfermedades de impacto originadas por patógenos nativos de la Región Norte Pacífico Oriental, lo cual implica que durante ese periodo las especies hospederas nativas han sido más susceptibles a patógenos de otras Regiones que a patógenos nativos (Tabla 1, Figura 8 y Figura 9).

En el mismo periodo se han reportado en el conjunto de seis regiones biogeográficas relevantes para los decápodos, palemónidos y Peneidos (Indo Pacífico, Atlántico Oriental, Atlántico Occidental, Pacífico Oriental Centro-Sur, Pacífico Oriental Norte e Islas del pacífico Central descritas en la figura 5) un total de 33 enfermedades emergentes,

de las cuales 22 son relevantes para el género *Penaeus* descritas en orden cronológico de su primera detección en la tabla 1.

De conformidad con los estudios de coevolución hospedero-patógeno, en regiones geográficas donde poblaciones de hospederos han permanecido aisladas por muchas generaciones, se pueden establecer relaciones coevolutivas entre hospederos nativos y patógenos nativos que permiten la coexistencia de ambos en el largo plazo al encontrar un equilibrio entre la virulencia de los patógenos y la resistencia de los hospederos a niveles endémicos. Este frágil equilibrio puede perturbarse por la ocurrencia de saltos de los patógenos u hospederos desde las Regiones donde son nativos a otras Regiones donde son exóticos y entran en contacto con hospederos que tienen relaciones filogenéticas con los hospederos de la Región de origen de los patógenos (Figuras 10, 11, 12, 13a y 13b).

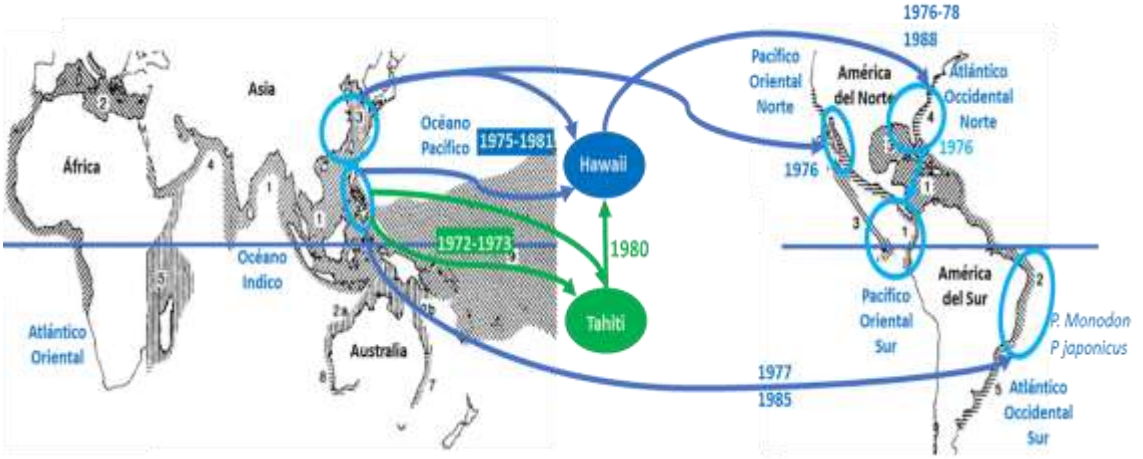


Figura 10. Movilizaciones de *Macrobrachium* sp. de las regiones del Indo Pacífico al Pacífico Oceánico Central, Pacífico Oriental Norte, Pacífico Oriental Centro Sur y Atlántico Occidental. *Macrobrachium* sp. (*M. rosenbergi* y *M. dacqueti*), en el periodo 1965-1986, interpretado geográficamente a partir de la tabla de introducciones de *Macrobrachium* sp. de New (2000).

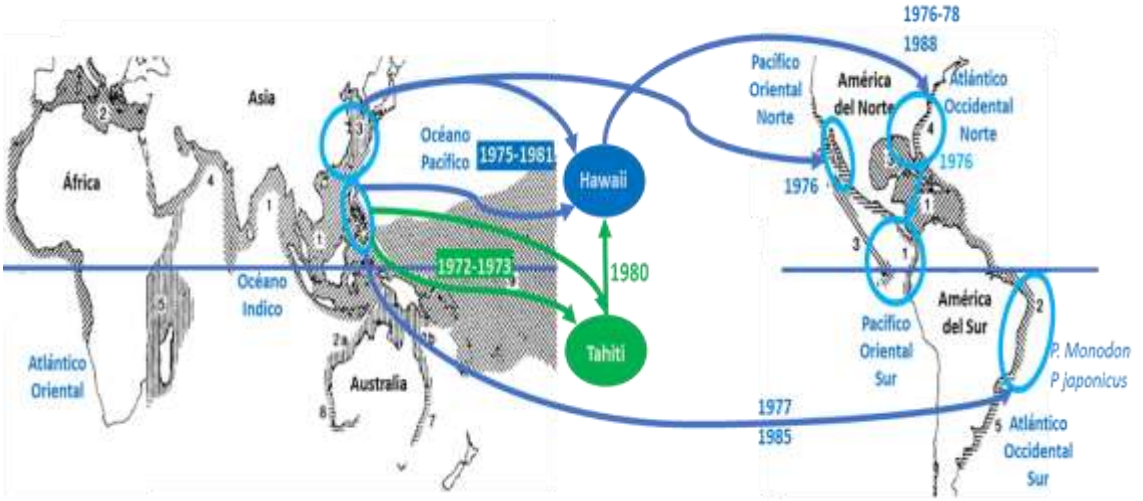


Figura 11. Movilizaciones de *Penaeus monodon* de las regiones del Indo Pacífico al Pacífico Oceánico Central, Pacífico Oriental Norte, Pacífico Oriental Centro Sur y Atlántico Occidental en el periodo 1972-1988. (Lightner y Redman 1981; lightner *et al*., 1983; Welcomme, 1988; Wyban y Arki, 1989; Rodríguez y Suárez 2001; Briggs *et al*., 2004; Tabares y Braga 2004; Briggs *et al*., 2005; Coto, 2005, Medeiros *et al.*, 2006; Alvarez-León y Gutiérrez-Bonilla, 2007; Ferreira *et al*., 2009; Villac *et al*., 2009; Leao *et al*., 2011; Giménez *et al*., 2014; Rodriguéz-Almaraz y García-Madrigal, 2014; Avalos, 2015; Aguirre-Guzmán y López- Acevedo, 2020; Aguirre-Pabon *et al*., 2023).

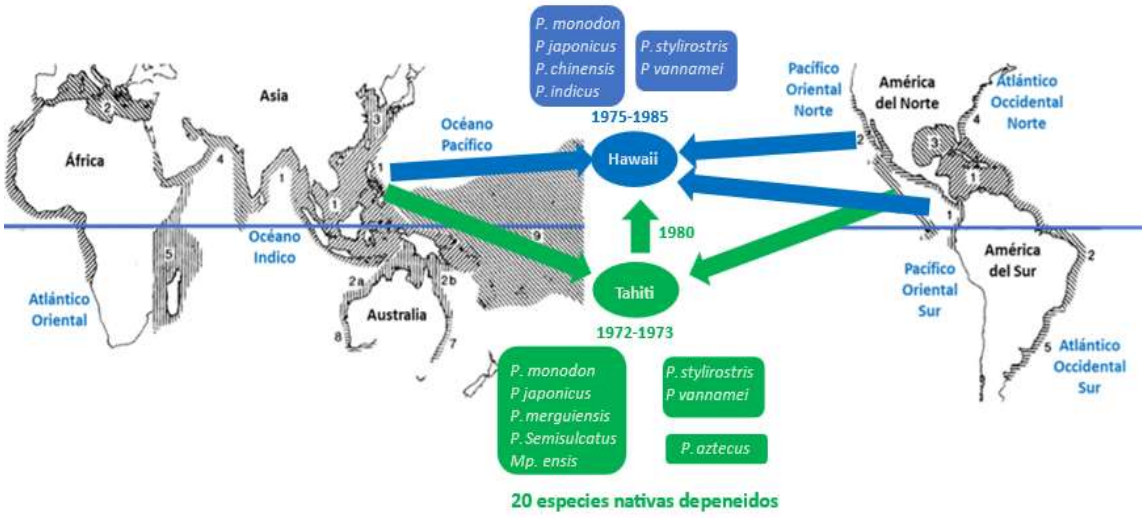


Figura 12. Movilizaciones de diferentes especies del género *Penaeus* de las regiones del Indo Pacífico, el Pacífico Oriental y el Atlántico Occidental a la región del Pacífico Oceánico Central (Hawaii y Tahiti), en el período 1972-1985 (Ligthner *et al*., 1983; Rodríguez y Suárez, 2001; Briggs *et al*., 2004; Briggs *et al*., 2005).

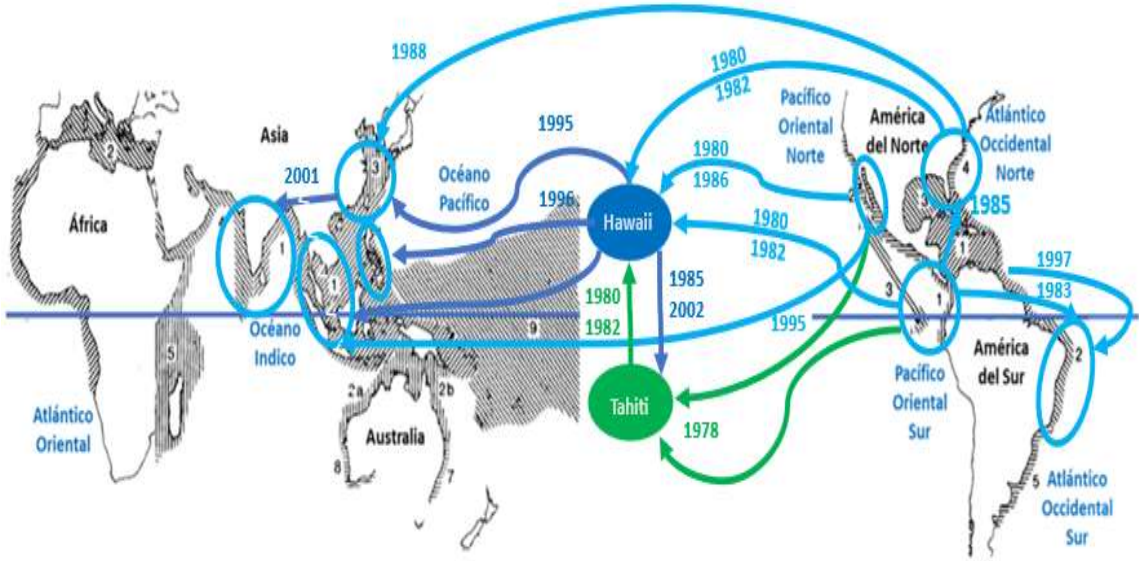


Figura 13a. Movilizaciones de *Penaeus vannamei* de la región Norte del Pacífico Oriental, Pacífico Oriental al Indo Pacífico y el Atlántico Occidental en el período 1978-1997 (Lightner *et al*., 1983; Welcomme, 1988; Briggs *et al*., 2004; Briggs *et al*., 2005; Alejos *et al*., 2020).

Los saltos de los patógenos desde una Región donde son nativos a otra Región donde resultan exóticos, durante su introducción, implica una movilización entre Regiones por diferentes medios; (a) movilizaciones de hospederos vivos con sus patógenos viables (Lightner, 1996; Lightner *et al*., 1997; New, 2000; Rodríguez y Suárez, 2001; Sahul Hameed *et al*., 2004; Briggs *et al*., 2004; Briggs *et al*., 2005; Subasinghe y Bondad-Reantaso, 2008; Dhar *et al*., 2010; Liao y Chien, 2011; Flegel, 2012; Jones, 2012); (b) movilización de hospederos frescos o congelados que contienen patógenos o esporas de patógenos que pueden mantener su integridad y viabilidad durante los procesos de congelación en el área geográfica de origen y su descongelación en el área geográfica destino

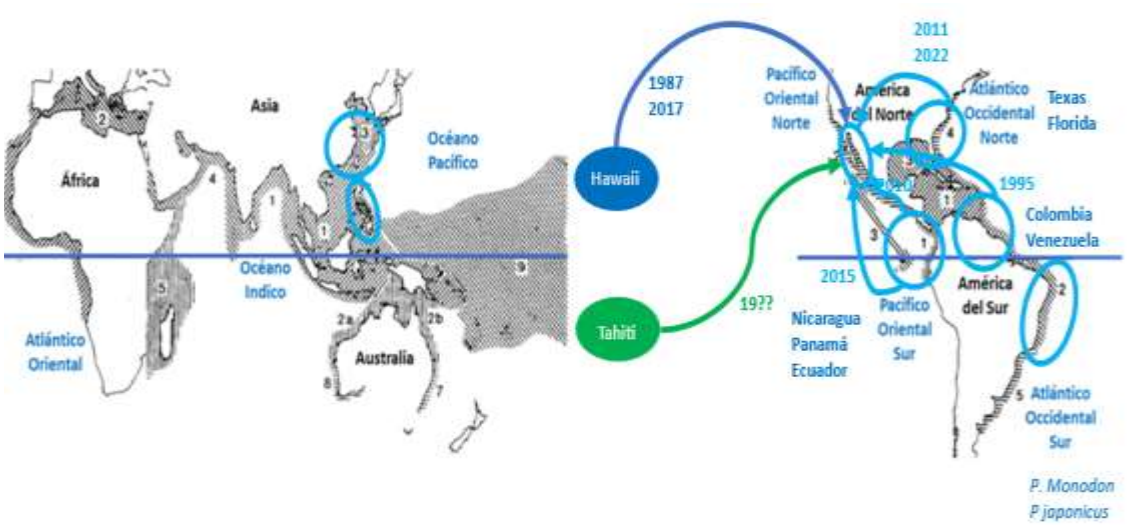


Figura 13b. Movilizaciones de *Penaeus stylirostris* y *Penaeus vannamei* de las regiones del Pacífico Oceánico Central (Hawaii y Tahiti), el Pacífico Oriental Centro Sur y el Atlántico Occidental a la Región del Pacífico Oriental Norte donde se ubica el desarrollo de la acuicultura del Noroeste de México (Golfo de California), (Diferentes fuentes del sector acuícola).

(Nunan *et al*., 1998; Durand *et al*., 2000; McColl *et al*., 2004; Dhar *et al*., 2004; Baumgartner *et al*., 2009; Flegel, 2009; Dhar *et al*., 2010); (c) movilización de esporas, bacterias o virus en ausencia de los hospederos mediante vectores o medios físicos que permiten a los patógenos trasponer barreras geográficas mediante vehículos de transporte marítimo (fómites) (Jones, 2012; Makkonen, 2013; Hallegraeff y Bolch, 1992; Carlton, 1985; Carlton y Geller, 1993; Dickman y Zhang, 1999; McCarthy y Crowder, 2000; Burkholder *et al*., 2006; Meave del Castillo, 2014); (d) movilización mediante migración de hospederos entre Regiones geográficas por medio de canales interoceánicos como la ocurrida del Indo Pacífico al mediterráneo y a la inversa a través del canal de Suez (Rodríguez y Suarez 2001); (e) merezovilización de patógenos mediante el comercio internacional de especies de ornato (Jones, 2012), es importante destacar que las especies Vibrios así como las esporas de hongos y cianobacterias pueden ser movilizados vía intercambio comercial de especies de ornato.

Más allá de lo establecido por Flegel (2006), al afirmar que todos los países deberían tener cuidado al importar crustáceos exóticos de cualquier tipo para la acuicultura sin pasar por los procedimientos de cuarentena recomendados, combinados con pruebas moleculares para detectar no únicamente los patógenos de impacto en el País destino, sino todos aquellos virus de impacto en supervivencias, crecimientos y calidad del producto para las especies nativas de Peneidos reportados en la literatura científica así como otros no reconocidos que puedan ser detectados por pruebas moleculares de amplio espectro como por ejemplo el análisis del Viruloma y Metagenoma. El análisis realizado en esta investigación hace vigente las sugerencias de Jones (2012), referente a los riesgos implícitos en movimientos transfronterizos, que como última instancia, en el caso de las enfermedades de los crustáceos, es necesario cambiar el paradigma bajo el cual ha operado la OIE durante los últimos 90 años.

Saltos de barreras de los hospederos y/o patógenos entre regiones geográficas que han permanecido aisladas entre sí

Estos saltos pueden ocurrir mediante movilizaciones y/o migraciones de hospederos con sus patógenos entre una región donde son nativos a otra región geográfica donde hay hospederos con relaciones filogenéticas entre sí. En ese caso, como se puede apreciar en la figura 14, cuando existen dos o más regiones geográficas aisladas entre sí, que sostienen su propia coevolución hospedero-patógenos en generaciones sucesivas en cada una de ellas, las movilizaciones interregionales de hospederos y/o patógenos puede originar que hospederos exóticos se confronten con patógenos nativos y que los patógenos exóticos establezcan nuevas relaciones con los hospederos nativos. Esta confrontación entre patógenos exóticos y hospederos nativos, tiene el potencial de afectar a los hospederos susceptibles y

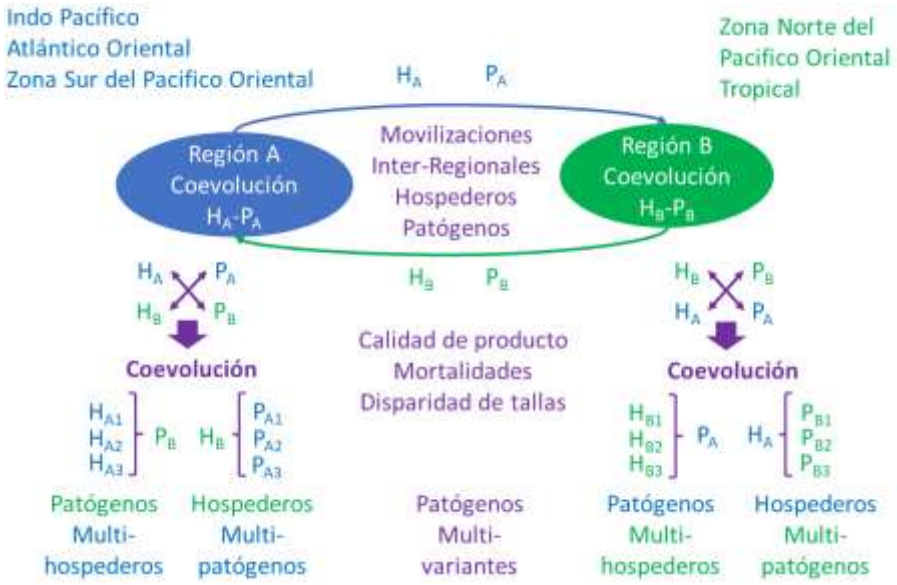


Figura 14. Modelo conceptual de los cambios en el proceso co-evolutivo en la relación hospedero-patógeno como consecuencia de movimientos de agentes patogénicos, agentes biotoxigénicos y hospederos Peneidos entre regiones biogeográficas con comunidades filogenéticamente relacionadas pero aisladas entre sí por barreras geográficas o distancias suficientemente grandes para disminuir la probabilidad de intercambio genético por migraciones.

actuar como presión de selección al favorecer la supervivencia de los hospederos resistentes como ocurre durante las epidemias, para establecer nuevas relaciones coevolutivas que se transformen posteriormente en endémicas mediante generaciones sucesivas de selección de hospederos resistentes. Si los patógenos tienen capacidad multi-hospederos y existe diversidad de especies nativas susceptibles con relaciones filogenéticas entre sí, entonces los patógenos pueden saltar de una especie a otra generando relaciones coevolutivas con cada nueva especie con la que se relacionen, de tal manera que se establezca el patógeno exótico de manera endémica en la comunidad de especies susceptibles, la movilización de los virus *IHHNV (Penaeus stylirostris penstyldensovirus 1 (PstDV1))*, *Taura (Taura Syndrome Virus (TSV))* y *WSSV (White Spot Syndrome Virus (WSSV))*, del Indo Pacífico a la región del Pacifico Oriental Norte (donde se ubica el Golfo de California) es un ejemplo de patógenos, con capacidad multi-hospederos, que se insertaron en una nueva comunidad de especies hospederas de decápodos nativos del Pacífico Oriental. Otro ejemplo notable entre los decápodos, con estudios de más de 100 años en los que se ha documentado la coevolución hospedero-patógeno entre los cangrejos de agua dulce (crayfish) y el hongo *Aphanomycetes astaci* ambos nativos del continente Americano y su movilización a Europa han permitido constatar los efectos de la introducción de éste patógeno de América a Europa con consecuencias epidémicas en las poblaciones de varias especies de cangrejos de agua dulce (crayfish) de Europa susceptibles a *A. astaci*, afectadas por la enfermedad del cangrejo de agua dulce (crayfish). Por otra parte, la incursión de hospederos mediante movilización y/o migración a una nueva región donde existe una comunidad de especies con relaciones filogenéticas entre sí, puede dar origen al establecimiento de nuevas relaciones entre el hospedero exótico y la diversidad de patógenos nativos a los que sea susceptible, con la emergencia de nuevas enfermedades no claramente perceptibles previamente en la comunidad de hospederos nativos. La movilización de *Penaeus vannamei* de la Región del Pacífico Oriental donde es nativo al Indo Pacífico (Figura 13a), donde es exótico, es un ejemplo de especies de Peneidos con capacidad multi-hospedante relacionada con el surgimiento de nuevas enfermedades a partir de patógenos nativos de la Región del Indo Pacífico, las cuales no eran fácilmente perceptibles en la comunidad de Peneidos nativos antes de la introducción de la *P. vannamei*.

Saltos interespecíficos de patógenos en una comunidad de hospederos con relaciones filogenéticas entre sí

Estos saltos pueden ocurrir cuando los patógenos han adquirido una capacidad multi-hospederos y tiene la capacidad de saltar de una especie hospedera a otra filogenéticamente relacionada, este salto se conoce genéricamente como zoonosis en el caso de transferencia de patógenos de animales a humanos y entre animales se puede definir como alternancia entre diferentes hospederos animales (Bowden, 2013). Los patógenos de los Peneidos son un ejemplo de la adquisición evolutiva de la capacidad multi-hospedero, como se puede observar en la tabla 1 esta capacidad predomina entre los patógenos de los Peneidos, uno de los ejemplos más notables es el virus *WSSV (White Spot Syndrome Virus (WSSV))*, que tiene reportados cerca de 133 especies de decápodos hospederas, con capacidad de saltar entre especies del género *Penaeus*, entre géneros de la familia de los Peneidos, e incluso de decápodos (Pradeep *et al*., 2012; Desrina *et al*., 2022). Las consecuencias de esta movilización entre especies y géneros de los decápodos en generaciones sucesivas y las consecuencias en el surgimiento de variantes genéticas de este virus permanecen inciertas por la complejidad de interacciones. La entrada de este nuevo virus del Indo Pacífico a las comunidades de decápodos del Pacífico Oriental le permitió establecerse en las comunidades de decápodos y es previsible que ocurran de manera natural una alternancia entre diferentes especies hospederas con riesgos de emergencia de variantes que se movilicen desde las comunidades de decápodos en los ecosistemas a los sistemas de acuicultura de especies domesticadas de Peneidos.

Saltos intraespecíficos

Estos saltos pueden ocurrir cuando en una población con relaciones coevolutivas hospedero-patógeno se genera por mutación y selección una nueva variante más virulenta de un patógeno existente, con capacidad de infectar y afectar a organismos susceptibles de otra población de la misma especie. Un ejemplo de ello es el establecimiento del virus *WSSV (White Spot Syndrome Virus (WSSV))*, por generaciones sucesivas en poblaciones salvajes de *Penaeus vannamei* nativas de la Región Norte del Pacífico Oriental que habitan en ecosistemas adyacentes a granjas de acuicultura donde se cultivan poblaciones domesticadas de *P. vannamei* sin capacidad para evitar la movilización de patógenos entre ecosistemas y granjas y que por su aislamiento pueden tener una fracción de su población susceptible a nuevas variantes patogénicas, lo que puede devenir en un resurgimiento epidémico. La introducción del virus TSV a la Región Norte del Pacífico Oriental Tropical proveniente de la Región Sur del Pacífico Oriental tropical permitió el salto intraespecífico del TSV entre poblaciones nativas de *P. vannamei* de ambas regiones que tienen aislamiento geográfico entre sí.

Saltos originados por cambios ecológicos

Estos saltos pueden ocurrir cuando el equilibrio coevolutivo hospedero-patógeno pasa de niveles endémicos a epidémicos por cambios ecológicos que pueden incrementar la virulencia de variantes de patógenos presentes, como ocurrió durante la emergencia de la enfermedad de *Taura (Taura Syndrome Virus (TSV))*, en la Región Sur del Pacífico Oriental Tropical (Ecuador) debido posiblemente a las modificaciones en la composición del agua como producto de dragados y movilizaciones de compuestos metálicos reducidos como los compuestos ferrosos que facilitan la proliferación de virus y rompen el equilibrio previamente establecido. También ciertos cambios ecológicos pueden facilitar la liberación de esporas de agentes patogénicos y/o biotoxigénicos desde bancos sedimentarios, como el caso de bacterias esporulantes que afectan a las poblaciones del crustáceo *Daphnia* (Decaestecker *et al*., 2007), o bien mediante la liberación y germinación de esporas de agentes biotoxigénicos como es el caso de las cianobacterias (Lutz *et a*l., 2013) y los fitoflagelados que producen biotoxinas que afectan a una especie de decápodo determinada. Las formas de resistencia de los dinoflagelados, las algas verdes, diatomeas y cianobacterias pueden persistir a largo plazo en depósitos sedimentarios, tal es el caso de dinoflagelados, diatomeas y cianobacterias que pueden mantenerse viables hasta por 100 años de sedimentación en oscuridad y condiciones anóxicas (Ellegaard y Ribeiro, 2017). La investigación del potencial de germinación y viabilidad de estadios de resistencia (Acinetes) de Cianobacterias productoras de biotoxinas a partir de núcleos sedimentarios de miles de años de antigüedad (6700 años) reveló la capacidad de los Acinetes de Cianobacterias para realizar divisiones celulares después de 1800 años de sedimentación (Legrand *et al*., 2019).

Movilizaciones de hospederos Peneidos y sus patógenos

En el caso de los Peneidos en este estudio postulamos que hace más de 50 años se mantuvo un equilibrio coevolutivo hospedero-patógeno entre especies de Peneidos y sus patógenos en al menos cuatro regiones biogeográficas; Indo Pacífico, Pacífico Oriental Norte, Pacífico Oriental Sur, Atlántico Occidental y Atlántico Oriental. En las cuales las relaciones filogenéticas de los hospederos Peneidos fueron estudiadas, a diferencia de sus patógenos quienes permanecieron elusivos, debido a que éstos llamaron la atención de los científicos hasta que se manifestaron en brotes epidémicos, los cuales fueron raros o poco perceptibles mientras las poblaciones hospederas permanecieron aisladas en sus áreas geográficas endémicas respectivas, donde son nativas y comenzaron a ser estudiados hasta que los hospederos y/o patógenos dieron un salto entre Regiones Geográficas.

Los resultados de la revisión sobre el origen de los géneros y especies de los Peneidos y del origen de las especies del género *Penaeus*, incluyendo en éste como subgéneros a géneros propuestos posteriormente por Pérez-Farfante y Kensley (1997), indican que tanto la familia de los Peneidos como las especies del género *Penaeus* tienen como centro de radiación evolutiva la Región del Indo Pacífico, mientras que las especies de Peneidos de la Región Norte del Pacifico Oriental, donde se incluye el Golfo de California permaneció aislada incluso de la Región Sur del Pacífico Oriental Tropical. El Indo Pacífico es el origen de la mayor diversidad de géneros (11) y especies (127) de la familia Penaeidae (Figuras 5 y 6) y de la mayor diversidad de especies del género *Penaeus* (12) (Figura 6). La Región del Pacífico Oriental tiene reportadas únicamente 6 géneros y 16 especies de la familia Penaeidae (Figura 6), así como 5 especies del Género *Penaeus* (Figura 6), ninguna compartida con la Región del Indo pacífico (Dall *et al*., 1991), más aún 60% de las especies de télico abierto (*Litopenaeus*), del mundo son de la Región Pacífico Oriental (*P. stylirosris, P. vannamei* y *P. occidentalis*), y 40% son de la Región del Atlántico Occidental (*P. schmitti* y *P. setiferus*), y ninguna es de la Región del Indo Pacífico. El análisis sugiere que las especies de télico abierto que han fundado la camaronicultura mexicana (*P. stylirostris* y *P. vannamei*), están más emparentadas con *Litopenaeus* de la Región Atlántico Occidental y han tenido un largo aislamiento con la Región del Indo Pacífico de conformidad con las relaciones filogenéticas de las especies del género *Penaeus* (Baldwin *et al*., 1998, Maggioni *et al*., 2001; Lavery *et al*., 2004; Flegel 2007, P al., 2011) lo cual sugiere una mayor susceptibilidad a los patógenos de fuera de la región como ha sido demostrado los últimos 50 años en la camaronicultura del Noroeste de México.

Durante el periodo de estudio de 50 años de evolución de la camaronicultura mexicana (1973-2023), se detectaron cinco movilizaciones relevantes de especies de decápodos entre las diferentes Regiones biogeográficas, una del género *Macrobrachium* (Figura 10), y cuatro de especies de Peneidos en general y en particular de especies del género *Penaeus*; (1) Movilización de *Macrobrachium* originalmente reportada como *M. roserbergii* y recientemente como *M. rosenbergii dacqueti* (Woor y Ng, 2007, Iketani *et al*., 2011); de la Región del Indo Pacífico a las Regiones Norte del Pacífico Oriental, Pacífico Oriental Sur y Atlántico Occidental (Figura 10); (2) Movilización de *Penaeus monodon* y *Penaeus Japonicus* de la Región del Indo Pacífico a las región Norte del Pacífico Oriental, Pacífico Oriental Sur y Atlántico Occidental (Figura 11); (3) movilización de diversas especies de Peneidos del Indo Pacífico a las Islas del Pacífico Oceánico Central con movilizaciones paralelas de especies del género *Penaeus* desde la Región Norte del Pacifico Oriental, Pacífico Oriental Sur y Atlántico occidental que convergieron en un encuentro entre especies de diferentes regiones en Centros acuícolas de Tahiti y Hawaii (Figura 12); (4) Movilización de *Penaeus stylirostris* y *Penaeus vannamei* de la Región Norte del Pacífico Oriental y Pacífico Oriental Centro-Sur al Indo Pacífico y Atlántico Occidental (Figura 13a); (5) Movilización de *Penaeus stylirostris* y *Penaeus vannamei* de las regiones de las Islas del Pacífico Oceánico Central, Atlántico Occidental y Región Sur del Pacífico Oriental Tropical convergentes al Pacífico Oriental Norte donde se inserta el Noroeste de México con centro de gravedad en los ecosistemas ecológicos del Golfo de California (Figura 13b).

Patógenos emergentes de los Peneidos en los últimos 50 años

Los resultados de la revisión sugieren que la Región del Indo Pacífico no sólo es el centro de radiación evolutiva de los Peneidos (Alam y Palsson, 2018), y del género *Penaeus* sino también de la mayor parte de los patógenos reportados asociados a los decápodos (Tabla 1). La detección y reporte en la literatura científica de la mayor parte de los patógenos de los Peneidos, ha ocurrido asociada a

las movilizaciones de especies de Peneidos entre Regiones Biogeográficas, la posterior emergencia de eventos epidémicos en el desarrollo de la acuicultura de Peneidos en las diferentes regiones, la observación y caracterización de síndromes asociados, la detección posterior de los agentes causales y la consecuente caracterización de las enfermedades.

Los resultados de este análisis representan conocimiento sobre el origen de las enfermedades emergentes y patologías que han impactado al cultivo de camarón de la Región Noroeste de México durante el Periodo 1973-2023 y esto es importante para saber hacia dónde va la industria en lo referente a riesgos eco epidemiológicos de tal forma que es recomendable que en estudios posteriores se profundice en los mecanismos relacionados con el desarrollo de las enfermedades emergentes en el caso de infecciones y co-infecciones; las interacciones hospedero–patógeno establecidas como consecuencia de las enfermedades emergentes; los impactos sobre la acuicultura de camarones en el Noroeste de México en cada uno de los eventos epidémicos ocurridos en el periodo de estudio; las amenazas y riesgos de que ocurran nuevos eventos epidémicos en el futuro; y, las medidas sanitarias y de manejo acuícola que pueden mejorar la salud de las poblaciones de camarón y la productividad de su cultivo en el Noroeste de México.

Conclusiones

Todas las enfermedades emergentes de alto impacto que han surgido durante los 50 años de desarrollo y evolución de la acuicultura de camarón en México se originaron con la introducción de nuevos patógenos provenientes de regiones geográficas externas al Norte del Pacífico Oriental (particularmente al Noroeste de México).

De acuerdo con las principales evidencias analizadas en el presente estudio, el origen geográfico de al menos 5 patógenos que han impactado la camaronicultura del Noroeste de México, provienen principalmente de las regiones del Indo Pacífico, Atlántico Occidental Tropical y Pacífico Oriental Tropical Sur.

Estos agentes patogénicos y/o biotoxigénicos fueron introducidos no únicamente a los sistemas de acuicultura sino también a los ecosistemas costeros adyacentes, donde existen otras especies de Peneidos y decápodos, que incluyen poblaciones nativas de *P. stylirostris* y *P. vannamei* y representan un riesgo potencial de ser reintroducidos periódicamente a los sistemas abiertos de acuicultura extensiva y semi-intensiva de camarones.

En relación con el origen de las enfermedades emergentes de los Peneidos en la Región Norte del Pacífico Oriental y durante el periodo analizado, se detectaron entre las diferentes regiones biogeográficas contempladas en esta investigación, cinco movilizaciones relevantes de especies de Peneidos, específicamente de *M. roserbergii*, *P. monodon*, *P. Japonicus*, *P. stylirostris* y *P. vannamei*.

Con enfoque eco epidemiológico y para el mismo periodo de estudio, es recomendable profundizar en los mecanismos relacionados con el desarrollo de las enfermedades emergentes y sus respectivas interacciones hospedero–patógeno; analizar los impactos en el cultivo de camarón del Noroeste de México; determinar las amenazas y riesgos de que ocurran futuros eventos epidémicos; y, establecer las medidas sanitarias y de manejo acuícola que pueden mejorar la salud de las poblaciones de camarón y la productividad de su cultivo en el Noroeste de México.

Agradecimiento

A la Universidad Internacional Ignacio Castro Pérez, a la Universidad Autónoma Chapingo; a la Universidad Autónoma de Zacatecas, especialmente a la Maestría en Estudio y Solución de Problemas Públicos; a la Escuela de Administración de la Universidad Nacional Costa Rica y a la Universidad Autónoma de Barcelona, que coordina el Atlas Mundial de Justicia Ambiental.

Referencias

Alam, M.M.M., Palsson, S. 2018. Recent Phylogeographic Studies Revealed Distinct Leneages In Penaeid Shrimps. Oceanography Fish Open 002 Access J. 7(5): 555721. DOI: 10.19080/OFOAJ.2018.07.555721.

Anderson, I.G., Mohamed, D., Mohamed, S., Nash, G., Nash, M. 1987. Mortalities of juvenile shrimp, Penaeus monodon, associated with Penaeus monodon baculovirus, cytoplasmic reo-like virus, and rickettsial and bacterial infections, from Malaysian brackishwater ponds. Asian Fisheries Science, 1 (1). pp. 47-64. ISSN 0116-6514.

Anshary, H., Sriwulan, S., Dolores, V.B. 2017. Multiple viral pathogens occurrence in tiger shrimp (Penaeus monodon) broodstock from Sulawesi coastal waters. AACL Bioflux. 10(4) 936-950. http://www.bioflux.com.ro/aacl.

Aranguren-Caro, L. F., Alghamdi, F., De Belder, K., Lin, J., Mai, H. N., Millabas, J., Alrehaili, Y., Alazwari, A., Algetham, S., Dhar, A.K. 2021. The effect of salinity on enterocytozoon hepatopenaei infection in Penaeus vannamei under experimental conditions. BMC veterinary research, 17(1), 65. https://doi.org/10.1186/s12917-021-02778-0

Aranguren-Caro, L.F., Rodríguez, B., Aragón, L., Platz, C., Caraballo, X., Suarez, A., Salazar, M. 2006. Necrotizing hepatopancreatitis (NHP-B) infected Penaeus vannamei female broodstock: Effect on reproductive parameters, nauplii and larvae quality. Aquaculture. 258. 337-343. 10.1016/j.aquaculture.2006.03.051.

Aranguren-Caro, L.F., Salazar. M., Tang. K., Caraballo. X., Lightner, D.V. 2013. Characterization of a new strain of Taura syndrome virus (TSV) from Colombian shrimp farms and the implication in the selection of TSV resistant lines. Journal of Invertebrate Pathology. Jan;112(1):68-73. doi: 10.1016/j.jip.2012.08.009. Epub 2012 Sep 25. PMID: 23022573.

Arcier, J., Herman, F., Lightner, D., Redman, R., Mari, J., Bonami, J. 1999. A viral disease associated with mortalities in hatchery-reared postlarvae of the giant freshwater prawn Macrobrachium rosenbergii. Diseases of Aquatic Organisms, 38, 177–181. https://doi.org/10.3354/dao038177.

Arcier, J.M., Herman, F., Lightner, D.V., Redman, R.M., Mari, J., Bonami, J.R., 1999. A viral disease associated with mortalities in hatchery-reared postlarvae of the giant freshwater prawn Macrobrachium rosenbergii. Diseases of Aquatic Organisms 38:177–181.

Ashby, B., Boots, M. 2015. Coevolution of parasite virulence and host mating strategies. Proceedings of the National Academy of Sciences, 112(43), 13290–13295. https://doi.org/10.1073/pnas.1508397112.

Baldwin, J.D., Bass, A.L., Bowen, B.W., Clark, W.H. 1998. Molecular phylogeny and biogeography of the marine shrimp Penaeus. Mol Phylogenet Evol. 10(3):399-407. doi: 10.1006/mpev.1998.0537. PMID: 10051392.

Bateman, K.S. 2001. Viruses affecting crustaceans. In Studies in Viral Ecology, Second Edition. Edited by Christon J. Hurst. © 2021 John Wiley & Sons Ltd. Published 2021 by John Wiley & Sons Ltd. Chapter 9: 305-340.

Baumgartner, W.A., Hawke, J. P., Bowles, K., Varner, P.W., Hasson, K.W. 2009. Primary diagnosis and surveillance of white spot syndrome virus in wild and farmed crawfish (Procambarus clarkii, P. zonangulus) in Louisiana, USA. Diseases of Aquatic Organisms, 85, 15–22. https://doi.org/10.3354/dao02051

Baxter, K.N., Rigdon, R., Hanna, C. 1970. Pleistophora sp. (Microsporidia: Nosematidae): A new parasite of shrimp. Journal of Invertebrate Pathology, 16(2), 289–291. https://doi.org/10.1016/0022-2011(70)90073-x

Bojko, J., Stentiford, G.D. 2022. Microsporidian Pathogens of Aquatic Animals. Experientia supplementum (2012), 114, 247–283. https://doi.org/10.1007/978-3-030-93306-7_10

Bonami, J. R., Zhang, S. 2011. Viral diseases in commercially exploited crabs: a review. Journal of invertebrate pathology, 106(1), 6–17. https://doi.org/10.1016/j.jip.2010.09.009

Bonami, J.R., Mari, J., Poulos, B.T., Lightner, D.V. 1995. Characterization of hepatopancreatic parvo-like virus, a second unusual parvovirus pathogenic for penaeid shrimps. The Journal of general virology, 76 (Pt4), 813–817. https://doi.org/10.1099/0022-1317-76-4-813

Bonami, J.R., Pappalardo, R. 1980. Rickettsial infection in marine crustacea. Experientia, 36, 180-181.

Bonami, J.R., Shi, Z., Qian, D., Sri Widada, J., 2005. White tail disease of the giant freshwater prawn, Macrobrachium rosenbergii: separation of the associated virions and characterization of MrNV as a new type of nodavirus. Journal of Fish Diseases 28:23–31.

Boonyaratpalin, S., Supamattaya, K., Kasornchandra, J., Direkbusaracom, S., Ekpanithanpong, U., Chantanachooklin, C., 1993. Nonoccluded baculo-like virus, the causative agent of yellow head disease in the black tiger shrimp (Penaeus monodon). Fish Pathology.28, 103–109.

Boots, M., White, A., Best, A., Bowers, R. 2014. How specificity and epidemiology drive the coevolution of static trait diversity in hosts and parasites. Evolution 68(6): 1594–1606. doi:10.1111/evo.12393.

Boštjančić, L. L., Francesconi, C., Rutz, C., Hoffbeck, L., Poidevin, L., Kress, A., Jussila, J., Makkonen, J., Feldmeyer, B., Bálint, M., Schwenk, K., Lecompte, O., Theissinger, K. 2022. Host-pathogen coevolution drives innate immune response to Aphanomyces astaci infection in freshwater crayfish: transcriptomic evidence. BMC genomics, 23(1), 600. https://doi.org/10.1186/s12864-022-08571-z

Briggs, M., Funge-Smith, S., Subasinghe, R.P., Phillips, M. 2005. Introductions and movement of two penaeid shrimp species in Asia and the Pacific. FAO Fisheries Technical Paper. No. 476. Rome, FAO. 2005. 78p.

Briggs, M., Funge-Smith, S., Subasinghe, R.P., Phillips, M. 2004. Introductions and movement of Penaeus vannamei and Penaeus stylirostris in Asia and the Pacific. RAP publication 2004/10. Food And Agriculture Organization Of The United Nations. Regional Office for Asia and the Pacific. FAO, Bangkok/Rome.

Brock, J. 1997. Taura syndrome, a disease important to shrimp farms in the Americas. World Journal of Microbiology and Biotechnology 13, 415–418. https://doi.org/10.1023/A:1018524216600.

Brock, J.A. 1988. Rickettsial infection of penaeid shrimp. In "Disease Diagnosis and Control in North American Aquaculture" (C. J. Sindermann and D. V. Lightner, Eds.), pp. 38-41. Elsevier, New York.

Brock, J.A., Nakagawa, L.K., Hayashi, T., Teruya, S., Van Campen, H. 1986. Hepatopancreatic rickettsial infection of the penaeid shrimp, Penaeus marginatus (Randall) from Hawaii. J. Fish Dis., 9, 73-77.

Brockhurst, M.A. *et al*. 2014. Running with the Red Queen: the role of biotic conflicts in evolution. Proc. Biol. Sci. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1382 (2014).

Burkholder, J.M., Hallegraeff, G.M., Melia, G., Cohen, A., Oldach, D., Bowers, H., Parrow, M.W., Mallin, M.A. 2006. Phytoplankton assemblages in ballast water of U.S. military ships considering port of origin, voyage time, and ocean exchange practices. 12th International Conference on Harmful Algae. Copenhague, 4-8 septiembre, 2006. Program and Abstracts, pp. 142-143.

Carlton, J.T. 1985. Transoceanic and inter-oceanic dispersal of coastal marine organisms: The biology of ballast water. Oceanogr. Mar. Biol. Rev. 23:313-317.

Carlton, J.T., Geller, J.B. 1993. Ecological roulette: The global transport of non-indigenous marine organisms. Science 261:78-82.

Castro-Longoria, R., Quintero-Arredondo, N., Grijalva-Chon, J. M., Ramos-Paredes, J. 2008. Detection of the yellow-head virus (YHV) in wild blue shrimp, Penaeus stylirostris, from the Gulf of California and its experimental transmission to the Pacific white shrimp, Penaeus vannamei. Journal of Fish Diseases, 31(12), 953–956. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2008.00978.x

CESANAY 2023. Informes técnicos de seguimiento sanitario a cultivos de camarón en el Estado de Nayarit.

CESASIN 2023. Informes técnicos de seguimiento sanitario a cultivos de camarón en el Estado de Sinaloa.

Chong, R.S.-M. 2022. Chapter 14 - Tetrahedral baculovirosis. Volume II. Crustacean and Mollusks Diseases. Aquaculture Pathophysiology 2022, Pages 99-101. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95434-1.00014-0

Chong, R.S.-M. 2022. Chapter 35 - Shrimp haplosporidiosis. Aquaculture Pathophysiology, Volume II. Crustacean and

Mollusks Diseases 2022, Pages 243-245. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95434-1.00035-8.

Chong, R.S.-M. 2022. Chapter 11 - Spherical baculovirosis. Aquaculture Pathophysiology, Volume II. Crustacean and Mollusks Diseases, 2022, Pages 85-87. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95434-1.00011-5.

Chong, Y.C., Loh, H., 1984. Hepatopancreas chlamydial and parvoviral infections of farmed marine prawns in Singapore. Singap. Vet. J. 9, 51–56.

Chou, H.Y., Huang, C.Y., Wang, C.H., Chiang, H.C., Lo, C.F., 1995. Pathogenicity of a baculovirus infection causing white spot syndrome in cultured penaeid shrimp in Taiwan. Dis. Aquat. Org. 23,165–173. DOI:10.3354/DAO023165.

Clifford, H.C., 1998. Super Shrimp: a domesticated line of P. stylirostris and viable alternative to P. vannamei culture in TSV-positive regions. Book of Abstracts: Aquaculture '98. World Aquaculture Society, Baton Rouge, LA, p. 116.

Comité de Sanidad Acuícola de Baja California Sur. 2023. Informes técnicos de seguimiento a cultivos de camarón en el Estado de Baja California Sur.

CONAPESCA. 2022. Anuario Estadístico De Acuacultura Y Pesca De La Comisión Nacional De Acuacultura Y Pesca (CONAPESCA) Gobierno de México. https://nube.conapesca.gob.mx/sites/cona/dgppe/2022/ANUARIO_ESTADISTICO_DE_ACUACULTURA_Y_PESCA_2022.pdf

Constransitch, M. J. 1970. "Description, Pathology and Incidence of Plistophoro penae. sp. (Microsporidia, Nosematidae), a Parasite of Commercial Shrimp." M.S. Thesis, Northwestern State University, Natchitoches, La.

COSAES 2023. Informes técnicos de seguimiento sanitario a cultivos de camarón en el Estado de Sonora.

Cotmore, S.F., Agbandje-McKenna, M., Canuti, M., Chiorini, J.A., Eis-Hubinger, A.-M., Hughes, J., Mietzsch, M., Modha, S., Ogliastro, M., Penzes, J.J., Pintel, D.J., Qiu, J., Soderlund-Venermo, M., Tattersall, P., Tijssen, P., 2019. ICTV Report Consortium,. ICTV Virus Taxonomy Profile: Parvoviridae. J. Gen. Virol 100, 367–368.

Couch, J.A. 1974. An enzootic nuclear polyhedrosis virus of pink shrimp: ultrastructure, prevalence, and enhancement. J Invertebr Pathol. 1974;24:311–31. https://doi.org/10.1016/0022-2011(74)90139-6.

Cowley, J.A. 2016. Bunyaviruses of Crustaceans. San Diego: Elsevier Academic Press. 489–503.

Cowley, J.A., McCulloch, R. J., Spann, K. M., Cadogan, L. C., Walker, P. J. 2005. "Preliminary molecular and biological characterization of Mourilyan virus (MoV): a new bunya-related virus of Penaeid prawns" in Diseases in Asian Aquaculture V. eds P. J. Walker, R. G. Lester, and M. G. Bondad-Reantaso (Philippines: Asian Fisheries Society). 113–124.

Cruz-Flores, R., Andrade, T.P., Mai, H.N., Alenton, R.R.R., Dhar, A.K., 2022. Identification of a novel solinvivirus with nuclear localization associated with mass mortalities in cultured whiteleg shrimp (Penaeus vannamei). Viruses 14, 2220. https://doi.org/10.3390/v14112220. PMID: 34959260.

Cuellar-Angel, J. 2013. Sindrome de Taura. https://www.cfsph.iastate.edu/Factsheets/es/taura-syndrome-es.pdf

Dall, W., Hill, B.J., Rothlisberg, P.C., Sharples, D.J. 1991. The Biology of the Penaeidae - CSIRO Marine Laboratories, P O Box 120, Cleveland, Queensland 4163, Australia. Volume 27 Pages iii-vi, 1-489.

De Jesús Durán-Avelar, M., Pérez-Enríquez, R., Zambrano-Zaragoza, J.F., Montoya-Rodríguez, L., Vázquez-Juárez, R., Vibanco-Pérez, N. 2015. Genotyping WSSV isolates from northwestern Mexican shrimp farms affected by white spot disease outbreaks in 2010-2012. Diseases of aquatic organisms, 114(1), 11–20. https://doi.org/10.3354/dao02844

De la Rosa-Vélez, J., Cedano-Thomas, Y., Cid-Becerra, J., Méndez-Payán, J.C., Vega-Pérez, C., Zambrano-García, J., Bonami, J.R. 2006. Presumptive detection of yellow head virus by reverse transcriptase-polymerase chain reaction and dot-blot hybridization in Litopenaeus vannamei and L. stylirostris cultured on the Northwest coast of Mexico. Journal of fish diseases, 29(12), 717–726. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2006.00767.x.

De Souza Valente, C., Wan, A.H.L. 2021. Vibrio and major commercially important vibriosis diseases in decapod crustaceans, Journal of Invertebrate Pathology 181 (2021) 107527, doi: https://doi.org/10.1016/j.jip.2020.107527.

Decaestecker, E., Gaba, S., Raeymaekers, J.A.M., Stoks, R., Van Kerckhoven, L., Ebert, D., De Meester, L., 2007. Host–parasite 'Red Queen' dynamics archived in pondsediment. Nature 450, 870–873.

Del Río-Rodríguez, R., Soto-Rodríguez, S., Lara-Flores, M., Cu-Escamilla, A., Gomez-Solano, M. 2006. A necrotizing hepatopancreatitis (NHP-B) outbreak in a shrimp farm in Campeche, Mexico: A first case report. Aquaculture, 255(1–4), 606–609. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.12.014.

Desrina, N., Prayitno, S.B., Verdegem, M.C.J., Verreth, J. a. J., Vlak, J. M. (2022). White spot syndrome virus host range and impact on transmission. Reviews in Aquaculture, 14(4), 1843–1860. https://doi.org/10.1111/raq.12676.

Dhar, A. K., Cowley, J. A., Hasson, K. W., & Walker, P. J. 2004. Genomic organization, biology, and diagnosis of Taura syndrome virus and yellowhead virus of penaeid shrimp. Advances in virus research, 63, 353–421. https://doi.org/10.1016/S0065-3527(04)63006-5.

Dhar, A. K., Cruz-Flores, R., Caro, L.F.A., Siewiora, H.M., Jory, D. 2019. Diversity of single-stranded DNA containing viruses in shrimp. VirusDisease, 30(1), 43–57. https://doi.org/10.1007/s13337-019-00528-3.

Dhar, A.K., Kaizer, K., Lakshman, D.K. 2010. Transcriptional analysis of Penaeus stylirostris densovirus genes. Virology, 402, 112–120.

Dhar, A., Allnutt, F.T. 2008. Taura Syndrome virus. In Elsevier eBooks (pp. 1–8). https://doi.org/10.1016/b978-012374410-4.00782-2

Dickman, M., Zhang, F. 1999. Mid-ocean exchange of container vessel ballast water. 2: Effects of vessel type in the transport of diatoms and dinoflagellates from Manzanillo, Mexico, to Hong Kong, China. Department of Ecology & Biodiversity, University of Hong Kong, Hong Kong, China. doi:10.3354/meps176253.

DOF - Diario Oficial de la Federación. 2023. https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5703235&fecha=28/09/2023#gsc.tab=0

Dong, X., Chen, J., Song, J., Wang, H., Wang, W., Ren, Y., Guo, C., Wang, X., Tang, K., Huang, J. 2019. Evidence of the horizontal transfer of pVA1-type plasmid from AHPND-causing V. campbellii to non-AHPND V. owensii. Aquaculture, 503, 396-402.

Dong, X., Hu, T., Ren, Y., Meng, F., Li, C., Zhang, Q., Chen, J., Song, J., Wang, R., Shi, M., Li, J., Zhao, P., Li, C., Tang, K. F. J., Cowley, J. A., Shi, W., Huang, J. 2021. A Novel Bunyavirus Discovered in Oriental Shrimp (Penaeus chinensis). Frontiers in microbiology, 12, 751112. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.751112

Durán-Avelar, M. J., Vázquez-Reyes, A., González-Mercado, A. L., Zambrano-Zaragoza, J.F., Ayón-Pérez, M.F., Agraz-Cibrián, J.M., Gutiérrez-Franco, J., Vibanco-Pérez, N. 2018. pirA- and pirB-like gene identification in Micrococcus

luteus strains in Mexico. Journal of fish diseases, 41(11), 1667–1673. https://doi.org/10.1111/jfd.12874

Durand, S.V., Tang, K.F.J., Lightner, D. V. 2000. Frozen Commodity Shrimp: Potential Avenue for Introduction of White Spot Syndrome Virus and Yellow Head Virus, Journal of Aquatic Animal Health, 12:2, 128-135, DOI: 10.1577/1548-8667(200006)0122.0.CO;2.

Duxbury, E.M.L., Day, J.P., Vespasiani, D.M., Thuringer, Y., Tolosana, I., Smith, S.C.L., Tagliaferri, L., Kamacioglu, A., Lindsley, I., Love, L., Unckless, R.L., Jiggins, F.M., Longdon, B. 2019. Host-pathogen coevolution increases genetic variation in susceptibility to infection. eLife 2019;8:e46440. DOI: https://doi.org/10.7554/eLife.46440.Ebert 2008,

Dyková, I., Lom, J., Fajer, E. 1988. A new haplosporean infecting the hepatopancreas in the penaeid shrimp, Penaeus vannamei. Journal of Fish Diseases, 11(1), 15–22. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1988.tb00519.x.

Ellegaard, M., Ribeiro, S. 2017. The long-term persistence of phytoplankton resting stages in aquatic 'seed banks.' Biological Reviews/Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 93(1), 166–183. https://doi.org/10.1111/brv.12338.

FAO. 2024. The State of World Fisheries and Aquaculture 2024. Blue Transformation in action. Rome. https://doi.org/10.4060/cd0683en.

Fegan, D.F., Clifford, H.C. III. 2001. Health management for viral diseases in shrimp farms.In: The New Wave, Proceedings of the Special Session on Sustainable Shrimp Culture. Aquaculture 2001, Browdy C.L. & Jory D.E., eds. The World Aquaculture Society, Baton Rouge, Louisiana, USA, 168–198.

Flegel, T.W. 2006. Detection of major penaeid shrimp viruses in Asia, a historical perspective with emphasis on Thailand. Aquaculture 258 (2006) 1–33. doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.05.013

Flegel, T.W. 2007. The right to refuse revision in the genus Penaeus. Aquaculture 264 (2007) 2–8.

Flegel, T.W. 2012. Historic emergence, impact and current status of shrimp pathogens in Asia. J. Invertebr. Pathol., 110, 166–173.

Flegel, T.W. 2020. Research progress on viral accommodation 2009 to 2019. Developmental & Comparative Immunology, 112, 103771. https://doi.org/10.1016/j.dci.2020.103771.

Frelier, P.F., Sis, R.F., Bell, T.A., Lewis, D.H. 1992. Microscopic and ultrastructural studies of necrotizing hepatopancreatitis in Pacific white shrimp (Penaeus vannamei) cultured in Texas. Veterinary pathology, 29(4), 269–277. https://doi.org/10.1177/030098589202900401.

Galaviz-Silva, L. 1999. Virus del síndrome de Taura (VST) y virus del síndrome de la mancha blanca (WSSV), agentes causantes de epizootias en la camaronicultura mexicana (1996-1999). Tesis de doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias Biológicas, UANL.

Galaviz-Silva, L., Molina-Garza, Z. 2014. Patógenos y parásitos. Capítulo 5. En Mendoza-Alfaro y Koleff-Osorio. Especies Invasoras de México CONABIO Retrieved from http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/Invasoras/pdf/acuaticas-invasoras-cap15.pdf.

Garza-Villarreal, M.N. 1998. Análisis taxonómico de microsporidios de Penaeus vannamei cultivado en algunas granjas del sur de Sinaloa. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Nuevo León. 40p.

Gomez-Gil, B., Soto-Rodríguez, S., Lozano, R., Betancourt-Lozano, M. 2014. Draft Genome Sequence of Vibrio parahaemolyticus Strain M0605, Which Causes Severe Mortalities of Shrimps in Mexico. Genome Announc. Mar 6;2(2):e00055-14. doi: 10.1128/genomeA.00055-14. PMID: 24604636; PMCID: PMC3945492.

González-Figueroa, K.T., Reta-Mendiola, J.L., Asiain-Hoyos, A., Lango-Reynoso, V., Gallardo- López, F. 2024. Current status of the global production chain of giant river prawn (Macrobrachium rosenbergii). Agro Productividad. https://doi. org/10.32854/agrop.v17i5.2559.

Gu, S.J. 2012. [Analysis of causes of the covert mortality disease of Pacific white shrimp and its control strategies]. Sci Fish Farming 8, 62–63 (in Chinese).

Hallegraeff, G.M., Bolch, C.J. 1992.Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ships' ballast water: implications for plankton biogeography and aquaculture, Journal of Plankton Research, Volume 14, Issue 8, Pages 1067–1084, https://doi.org/10.1093/plankt/14.8.1067.

Han, J.E., Tang, K.F.J., Aranguren-Caro, L. F., Piamsomboon, P. 2017. Characterization and pathogenicity of acute hepatopancreatic necrosis disease natural mutants, pir AB vp (-) V. parahaemolyticus, and pir AB vp (+) V . campbellii strains. Aquaculture, 470, 84–90.doi:10.1016/j.aquaculture.2016.12.022

Han, J.E., Tang K.F.J., Lightner D.V. 2015a. Genotyping of virulence plasmid from Vibrio parahaemolyticus isolates causing acute hepatopancreatic necrosis disease in shrimp. Dis Aquat Org 115:245-251. https://doi.org/10.3354/dao02906.

Han, J.E., Tang, K.F.J., Tran, L.H., Lightner, D.V. 2015. Photorhabdus insect-related (Pir) toxin-like genes in a plasmid of Vibrio parahaemolyticus, the causative agent of acute hepatopancreatic necrosis disease (AHPND) of shrimp. Dis Aquat Org 113:33-40. https://doi.org/10.3354/dao02830

Hasson, K.W., Lightner, D.V., Poulos, B.T., Redman, R.M., White, B.L., Brock, J.A., Bonami, J.R. 1995. Taura Syndrome in Penaeus vannamei: demonstration of a viral etiology. Dis. Aquat. Org. 23, 115–126. DOI:10.3354/DAO023115.

Herniou, E.A., Olszewski, J.A., O'Reilly, D.R., Cory, J.S. 2004. Ancient Coevolution of Baculoviruses and Their Insect Hosts. Journal of Virology 78(7): 3244–3251. https://doi.org/10.1128/jvi.78.7.3244-3251.2004

Huang, J. 2012. Experience in EMS/AHPNS from China. In: Report of the Asia Pacific Emergency Regional Consultation on the Emerging Shrimp Disease: Early Mortality Syndrome (EMS)/Acute Hepatopancreatic Necrosis Syndrome (AHPNS), pp. 21–23. Edited by NACA Bangkok: Network of Aquaculture Centres in Asia-Pacific.

Hulse S.V., Antonovics, J., Hood, M.E., Bruns, E.L. 2023a. Host–pathogen coevolution promotes the evolution of general, broad-spectrum resistance and reduces foreign pathogen spillover risk. Evolution Letters, 2023, 7(6), 467–477. https://doi.org/10.1093/evlett/qrad051.

Hulse S.V., Antonovics, J., Hood, M.E., Bruns, E.L. 2023b. Specific resistance prevents the evolution of general resistance and facilitates disease emergence. J Evol Biol. 2023;00:1–11. DOI: 10.1111/jeb.14170.

Hutton, R.F. 1964. A second list of parasites from marine and coastal animals of Florida. Trans. Am. Micr. Soc. 83, 439-47.

Iketani, G., Pimentel, L., Silva-Oliveira, G., Maciel, C., Valenti, W., Schneider, H., Sampaio, I. 2011. The history of the introduction of the giant river prawn, Macrobrachium cf. rosenbergii (Decapoda, Palaemonidae), in Brazil: New insights from molecular data. Genetics and molecular biology, 34(1), 142–151. https://doi.org/10.1590/S1415-47572010005000115.

Intriago, P., Medina, A., Cercado, N., Arteaga, K., Montenegro, A., Burgos, M., Espinoza, J., Brock, J.A., McIntosh, R., Flegel, T. 2024. Passive surveillance for shrimp pathogens in Penaeus vannamei submitted from 3 regions of Latin America. Aquaculture Reports, 36, 102092. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.102092.

Iversen, E.S., Van Meter, N.N. 1964. A record of the microsporidian, Thelohania duorara, parasitizing the shrimp, Penaeus brasiliensis. Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean 14(4):549-553.

Jeffrey D.S. 2022. Parasites of crustaceans. In: Invertebrate Pathology. Edited by Andrew F. Rowley, Christopher J. Coates and Miranda M.A. Whitten, Oxford University Press. © Oxford University Press (2022). DOI: 10.1093/oso/9780198853756.003.0017.

Jiang, Y. 2001. Mainland China. In: Thematic review on management strategies for major diseases in shrimp aquaculture. A component of the WB/NACA/WWF/FAO Program on Shrimp Farming and the Environment. Report of the workshop held in Cebu, Philippines from 28–30 November, 1999 (eds. R.P. Subasinghe, J.R. Arthur, M.J. Phillips and M.B. Reantaso) pp. 74–78. WB/NACA/WWF/FAO Consortium Programme on Shrimp Farming and the Environment.

Jiménez, R. 1992. Sindrome de Taura (resumen) Acuacultura del Ecuador. Revista Especializada de la Cámara Nacional de Acuacultura, Guayaquil, Ecuador. December 1:l-16.

Johnson, P. T. 1984. A rickettsia of the blue king crab, Paralithodes platypus. J. Invertebrate. Pathology., 44, 112-113.

Jones, B., 2012. Transboundary movement of shrimp viruses in crustaceans and their products: A special risk? J. Invertebrate. Pathology. 110, 196–200. DOI:10.1016/j.jip.2012.01.012

Joop, G., Vilcinskas, A. 2016. Coevolution of parasitic fungi and insect hosts review. Zoology 119: 350–358. http://dx.doi.org/10.1016/j.zool.2016.06.005.

Joseph, T.C., James, R., Anbu Rajan, L., Surendran, P. K., Lalitha, K.V. 2015. Occurrence of viral pathogens in Penaeus monodon post-larvae from aquaculture hatcheries. Data in brief, 4, 170–176. https://doi.org/10.1016/j.dib.2015.05.009.

Kelly, J.F. 1979. Tissue specificities of Thelohania duorara, Agmasoma penaei, and Pleistophora sp., microsporidian parasites of pink shrimp, Penaeus duorarum. Journal of Invertebrate Pathology, 33(3), 331–339. doi:10.1016/0022-2011(79)90035-1.

Koella, J.C., Boëte, C. 2003. A Model for the Coevolution of Immunity and Immune Evasion in Vector-Borne Diseases with Implications for the Epidemiology of Malaria. The American Naturalist, 161(5), 698–707. https://doi.org/10.1086/374202.

Kondo, H., Tinwongger, S., Proespraiwong, P., Mavichak, R., Unajak, S., Nozaki, R., Hirono, I. 2014. Draft genome sequences of six strains of Vibrio parahaemolyticus isolated from early mortality syndrome/acute hepatopancreatic necrosis disease shrimp in Thailand. Genome announcements, 2(2), 10-1128.

Krol, R.M., Hawkins, W.E., Overstreet, R.M. 1991. Rickettsial and Mollicute Infections in Hepatopancreatic Cells of Cultured Pacific White Shrimp (Penaeus Vannamei). Journal of invertebrate pathology 57.(3), 362-370.

Kruse, D.N., 1959. Parasites if the commercial shrimps Penaeus aztecus Ives, P. duorarum Burkenroad and P. setiferus (Linnaeus). Tulane Stud. Zool. 7: 123-144.

Kumar, V., Roy, S., Behera, B.K., Bossier, P., Das, B.K. 2021. Acute Hepatopancreatic Necrosis Disease (AHPND): Virulence, pathogenesis and mitigation strategies in shrimp aquaculture. Toxins, 13(8), 524. https://doi.org/10.3390/toxins13080524.

Laanto, E., Hoikkala, V., Ravantti, J., Sundberg, L.R. 2017. Long-term genomic coevolution of host-parasite interaction in the natural environment. Nature Communications. 2017;8: 111. https:// doi. org/ 10. 1038/ s41467- 017- 00158-7.

Lavery, S., Chan, T.Y., Tam, Y.K., Chu, K.H. 2004. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the shrimp genus Penaeus s.l. derived from mitochondrial DNA. Molecular Phylogenetics and Evolution, 31(1), 39–49. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.07.015.

Lee, C.T., Chen, I.T., Yang, Y.T., Ko, T.P., Huang, Y.T., Huang, J.Y. *et al*., 2015. The opportunistic marine pathogen Vibrio parahaemolyticus becomes virulent by acquiring a plasmid that expresses a deadly toxin. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 112, 10798–10803. doi: 10.1073/pnas.1503129112

Lee, C., Jeon, H.J., Kim, B., Suh, S., Piamsomboon, P., Kim, J. H., Han, J.E. 2023. Cultured Penaeus vannamei in Korea co-infected with white spot syndrome virus and decapod hepanhamaparvovirus. Journal of the World Aquaculture Society, 55(1), 373–385. https://doi.org/10.1111/jwas.13023.

Lee, D., Yu, Y., Choi, J., Jo, A., Hong, S., Kang, J., Kim, J. 2022. Viral shrimp diseases listed by the OIE: a review. Viruses, 14(3), 585. https://doi.org/10.3390/v14030585.

Legrand, B., Miras, Y., Beauger, A., Dussauze, M., Latour, D. 2019. Akinetes and ancient DNA reveal toxic cyanobacterial recurrences and their potential for resurrection in a 6700-year-old core from a eutrophic lake. The Science of the total environment, 687, 1369–1380. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.100

Leyva-Madrigal, K.Y., Luna-González, A., Escobedo-Bonilla, C. M., Fierro-Coronado, J. A., Maldonado-Mendoza, I.E. 2011. Screening for potential probiotic bacteria to reduce prevalence of WSSV and IHHNV in whiteleg shrimp (Litopenaeus vannamei) under experimental conditions. Aquaculture, 322–323, 16–22. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.09.033.

Li, C.X., Shi, M., Tian, J.H., Lin, X.D., Kang, Y.J., Chen, L.J., Qin, X.C., Xu, J., Holmes, E.C., Zhang, Y.Z., 2015. Unprecedented genomic diversity of RNA viruses in arthropods reveals the ancestry of negative-sense RNA viruses. eLife. 4, e05378.

Liao, I. C., Chien, Y.-H. 2011. The Pacific White Shrimp, Litopenaeus vannamei, in Asia: The World's Most Widely Cultured Alien Crustacean. In the Wrong Place - Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts, 489–519. doi:10.1007/978-94-007-0591-3_17.

Liao, X. J. H., Li, C. 2022 "Decapod iridescent virus 1: an emerging viral pathogen in aquaculture," Reviews in Aquaculture, vol. 14, no. 4, pp. 1779–1789.

Lightner, D.V. 2005. Biosecurity in shrimp farming: Pathogen exclusion through use of SPF stock and routine surveillance. Journal of the World Aquaculture Society, 36, 229–248.

Lightner, D.V. 2005. Biosecurity in shrimp farming: Pathogen exclusion through use of SPF stock and routine surveillance. Journal of the World Aquaculture Society, 36, 229–248. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2005.tb00328.x

Lightner, D.V. 2011. Virus diseases of farmed shrimp in the Western hemisphere (the Americas): A review. Journal of Invertebrate Pathology, 106(1), 110–130. https://doi.org/10.1016/j.jip.2010.09.012.

Lightner, D.V., Redman, R.M., Ruiz, E.A.A. 1989. Baculovirus penaei in Penaeus stylirostris (Crustacea: Decapoda) cultured in Mexico: Unique cytopathology and a new geographic record. Journal of Invertebrate Pathology, 53(1), 137-139. https://doi.org/10.1016/0022-2011(89)90089-X

Lightner, D.V., Redman, R.M. 1992. Penaeid virus diseases of the shrimp culture industry of the Americas. In A. W. Fast & L. J. Lester (Eds.), Marine shrimp culture: Principles and practices (pp. 569–588). Amsterdam: Elsevier.

Lightner, D.V., Bell, T.A., Redman, R.M., Mohney, L.L., Natividad, J.M., Rukyani, A. *et al*., 1992. A review of some major diseases of economic significance in penaeid prawns/ shrimps of the Americas and Indo Pacific. In M. Shariff, R. P. Subasinghe, & J. R. Arthur (Eds.), Diseases in Asian aquaculture I. Proceedings of the first symposium on diseases in Asian aquaculture, Indonesia (pp. 57–80). Asian Fisheries Society, Manila: Fish Health Section.

Lightner, D.V., Redman, R.M., Bell, T.A. 1983. Infectious hypodermal and hematopoietic necrosis (IHHN), a newly recognized virus disease of penaeid shrimp. J. Invertebrate Pathology., 42: 62-70.

Lightner, D.V., Redman, R.M., Pantoja, C.R., Tang, K.F.J., Noble, P., Schofield, L.L. 2012. Historic emergence, impact and current status of shrimp pathogens in the Americas. Journal of Invertebrate Pathology, 110, 174–183.

Lightner, D.V., Redman, R.M., Poulos, B.T., Nunan, L.M., Mari, J.L., Hasson, K.W. 1997. Risk of spread of penaeid shrimp viruses in the Americas by the international movement of live and frozen shrimp. Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics), 16(1), 146–160. https://doi.org/10.20506/rst.16.1.1010.

Lightner, D.V., Redman, R.M., Williams, R.R., Mohney, L.L., Clerx, J.P.M., Bell, T.A. *et al*., 1985. Recent advances in penaeid virus disease investigations. Infectious hypodermal and hematopoietic necrosis a newly recognized virus disease of penaeid shrimp. Journal of the World Aquaculture Society, 16, 267–274.

Lightner, D.V. 1996. A handbook of shrimp pathology and diagnostic procedures for diseases of penaeid shrimp. Baton Rouge: World Aquaculture Society; 1996. p. 304.

Lightner, D.V. 1999. The penaeid shrimp viruses TSV, IHHNV, WSSV, and YHV - current status in the Americas, available diagnostic methods, and management strategies. J Appl Aquaculture 9: 27–52.

Lightner, D.V., Redman, R.M. 1981. A baculovirus-caused disease of the penaeid shrimp, Penaeus monodon. J. Invertebrate. Pathology., 38: 299-302.

Lightner, D.V., Redman, R.M. 1994. An epizootic of necrotizing hepatopancreatitis in cultured penaeid shrimp (Crustacea: Decapoda) in northwestern Peru. Aquaculture 122, 9–18.

Limsuwan, C. 1991. Handbook for Cultivation of Black Tiger Prawns. Tamsetakit Co. Ltd., Bangkok (in Thai). (Citado por Senapin et al., 2010).

Liu, S., Xu, T., Wang, C., Jia, T., Zhang, Q. 2021. A novel picornavirus discovered in white leg shrimp Penaeus vannamei. Viruses 13, 2381. https://doi.org/10.3390/v13042381. PMID: 34835289.

López-Carvallo, J.A., Cruz-Flores, R., Dhar, A.K. 2022. The emerging pathogen Enterocytozoon hepatopenaei drives a degenerative cyclic pattern in the hepatopancreas microbiome of the shrimp (Penaeus vannamei). Sci Rep 12, 14766. https://doi.org/10.1038/s41598-022-19127-2

López-Félix, S.C. 2002. Determinación y evaluación por PCR, de la presencia del virus del síndrome de la mancha blanca (WSSV), en unidades de producción camaronícola del estado de Sinaloa. MS dissertation, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. Mazatlán, Sinaloa.

López-Galicia, M.M.C. 2024. Detección de agentes patógenos en el ambiente de cultivo del camarón blanco del Pacífico (Penaeus vannamei) a través de la secuenciación masiva de nueva generación. Tesis. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. México.

López-Téllez, N.A., Corbalá-Bermejo, J.A., Bustamante-Unzueta, M.L., Silva-Ledesma, L.P., Vidal-Martínez, V.M., Rodriguez-Canul, R. 2019. History, impact, and status of infectious diseases of the Pacific white shrimp Penaeus vannamei (Bonne, 1831) cultivated in Mexico. Journal of the World Aquaculture Society, 51(2), 334–345. https://doi.org/10.1111/jwas.12662.

Loy, J.K., Dewhirst, F.E., Weber, W., Frelier, P.F., Garbar, T.L., Tasca, S. I., Templeton, J.W. 1996. Molecular phylogeny and in situ detection of the etiologic agent of necrotizing hepatopancreatitis in shrimp. Applied and environmental microbiology, 62(9), 3439–3445. https://doi.org/10.1128/aem.62.9.3439-3445.1996.

Lutz, C., Erken, M., Noorian, P., Sun, S., McDougald, D. 2013. Environmental reservoirs and mechanisms of persistence of Vibrio cholerae. Frontiers in Microbiology, 4. https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00375

Ma, K.Y., Chan, T., Chu, K.H. 2011. Refuting the six-genus classification of Penaeus s.l. (Dendrobranchiata, Penaeidae): a combined analysis of mitochondrial and nuclear genes. Zoologica Scripta, 40, 498–508.

MacPherson, A. 2020. Coevolutionary Epidemiology A population genetic exploration of evolutionary interactions between hosts and their infectious pathogens. Doctoral Thesis. Faculty of Graduate and Postdoctoral Studies in Zoology, University Of British Columbia. 121p.

MacPherson, A., Keeling, M. J., Otto, S.P. 2021. Feedback between coevolution and epidemiology can help or hinder the maintenance of genetic variation in host-parasite models. Evolution, 75(3), 582–599. https://doi.org/10.1111/evo.14165

MacPherson, A., Keeling, M.J., Otto, S.P. 2020. Feedback between coevolution and epidemiology can help or hinder the maintenance of genetic variation in Host-Parasite models. bioRxiv (Cold Spring Harbor Laboratory). https://doi.org/10.1101/2020.04.07.029322.

Maggioni, R., Rogers, A. D., Maclean, N., D'Incao, F. 2001. Molecular phylogeny of western Atlantic Farfantepenaeus and Litopenaeus shrimp based on mitochondrial 16S partial sequences. Molecular phylogenetics and evolution, 18(1), 66–73. https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0866

Makkonen, J. 2013. The crayfish plague pathogen Aphanomyces astaci: Genetic diversity and adaptation to the host species. Publications of the University of Eastern Finland. Dissertations in Forestry and Natural Sciences. No 105. ISBN: 978-952-61-1135-3 (nid.). ISSNL: 1798-5668.

Martinez-Cordova, L.R. 2002. Camaronicultura: Avances y Tendencias. AGT Editor. S.A. de C.V. México, D.F. 280 Pp.

Masri, L., Branca, A., Sheppard, A.E., Papkou, A., Laehnemann, D., Guenther, P.S. *et al*. 2015. Host–Pathogen Coevolution: The Selective Advantage of *Bacillus thuringiensis* Virulence and Its Cry Toxin Genes. PLoS Biol 13(6): e1002169. doi:10.1371/journal.pbio.1002169.

May, R.M., Anderson, R.M. 1983. Epidemiology and genetics in the coevolution of parasites and hosts. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 219(1216), 281–313. https://doi.org/10.1098/rspb.1983.0075.

Mayo, M.A., 2002. A summary of taxonomic changes recently approved by ICTV. Archive of Virology. 147, 1655–1663.

McCarthy, P.H., Crowder, L.B. 2000. An overlooked scale of global transport: Phytoplankton species richness in ships' ballast water. Biology Invasions 2:321-322.

McColl, K.A., Slater, J., Jeyasekaran, G., Hyatt, A.D., Crane, M.S.T.J., 2004. Detection of White Spot Syndrome virus and Yellowhead virus in prawns imported into Australia.

Australian. Veterinary. Journal. 82, 69–74.

Meave del Castillo, M.E. 2014. Plancton marino introducido por agua de lastre, en R. Mendoza y P. Koleff (coords.), Especies acuáticas invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 289-308.

Mitchell, S.E., Read, A.F., Little, T.J. 2004. The effect of a pathogen epidemic on the genetic structure and reproductive strategy of the crustacean Daphnia magna. Ecology Letters, 7(9), 848–858. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00639.x

Morales-Covarrubias, M.S., Chavez-Sanchez, C. 1999. Histopathological Studies on Wild Broodstock of White Shrimp Penaeus vannamei in the Platanitos Area, Adjacent to San Blas, Nayarit, Mexico. Journal of the World Aquaculture Society, 30(2), 192–200. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1999.tb00866.x.

Morales-Covarrubias, M.S., Nunan, L.M., Lightner, D.V., Mota-Urbina, J.C., Garza-Aguirre, M.D., Chávez-Sánchez, M.C. 1999. Prevalence of Infectious Hypodermal and Hematopoietic NecrosisVirus (IHHNV) in Wild Adult Blue Shrimp Penaeus stylirostris from the Northern Gulf of California, Mexico. Journal of Aquatic Animal Health, 11, 296-301.

Moss, D.R., Moss, S.M., Lotz, J.M. 2013. Estimation of genetic parameters for survival to multiple isolates of Taura syndrome virus in a selected population of Pacific white shrimp Penaeus (Litopenaeus) vannamei. Aquaculture, 416–417, 78–84. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.07.037.

Muthukrishnan, S., Defoirdt, T., Shariff, M., Ina-Salwany, M.Y., Yusoff, F.M., Natrah, I. 2019. Horizontal gene transfer of the pirAB genes responsible for Acute Hepatopancreatic Necrosis Disease (AHPND) turns a non-Vibrio strain into an AHPND-positive pathogen. BioRxiv. p. 2019.12.20.884320v1. Available from: https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2019.12.20.884320v1.

Neiman, M., Fields, P. 2016. Antagonistic Interspecific Coevolution. Book chapter in Encyclopedia of Evolutionary Biology. Elsevier Inc. P. 93-100. DOI:10.1016/B978-0-12-800049-6.00196-7.

New, M.B. 2000. History and global status of freshwater prawn farming. In New, M.B. and Valenti, W.C. (eds.). Freshwater prawn culture: the farming of Macrobrachium rosenbergii. Blackwell Science, England, pp. 1-11.

Nunan, L.M., Lightner, D.V., Pantoja, C.R., Stokes, N. A., Reece, K.S. 2007. Characterization of a rediscovered haplosporidian parasite from cultured Penaeus vannamei. Diseases of Aquatic Organisms, 74, 67–75. https://doi.org/10.3354/dao074067.

Nunan, L.M., Pantoja, C.R., Gomez-Jimenez, S., Lightner, D.V. 2013. "Candidatus Hepatobacter penaei," an Intracellular Pathogenic Enteric Bacterium in the Hepatopancreas of the Marine Shrimp Penaeus vannamei (Crustacea: Decapoda). Applied and Environmental Microbiology, 79(4), 1407–1409. https://doi.org/10.1128/aem.02425-12.

Nunan, L., Lightner, D., Pantoja, C., Gomez-Jimenez, S. 2014. Detection of acute hepatopancreatic necrosis disease (AHPND) in Mexico. Diseases of Aquatic Organisms, 111(1), 81–86. https://doi.org/10.3354/dao02776.

Nunan, L.M, Poulos, B., Lightner, D. 1998. The detection of White Spot Syndrome Virus (WSSV) and Yellow Head Virus (YHV) in imported commodity shrimp. Aquaculture, 160(1–2), 19–30. https://doi.org/10.1016/s0044-8486(97)00222-6.

Obbard D.J., Dudas, G. 2014. The genetics of host–virus coevolution in invertebrates. Current Opinion in Virology 2014, 8:73–78. http://dx.doi.org/10.1016/j.coviro.2014.07.002.

OMSA. 2023. Manual de las Pruebas de Diagnóstico para los Animales Acuático, décima edición. https://www.woah.org/es/que-hacemos/normas/codigos-y-manuales/acceso-en-linea-al-manual-acuatico/

Overstreet, R.M., Stuck, K.C., Krol, R.A., Hawkins, W.E. 1988. Experimental infections with Baculovirus penaei in the white shrimp Penaeus vannamei (Crustacea: Decapoda) as a bioassay. Journal of the World Aquaculture Society 19: 175-187.

Paez, D., Fleming-Davies, A. 2020. Understanding the Evolutionary Ecology of host–pathogen Interactions Provides Insights into the Outcomes of Insect Pest Biocontrol. Viruses, 12(2), 141. https://doi.org/10.3390/v12020141

Pantoja, C.R., Lightner, D.V., Holtschmit, K.H. 1999. Prevalence and Geographic Distribution of Infectious Hypodermal and Hematopoietic Necrosis Virus (IHHNV) in Wild Blue ShrimpPenaeus stylirostrisfrom the Gulf of California, Mexico. Journal of Aquatic Animal Health, 11(1), 23–34. doi:10.1577/1548-8667(1999)011<0023:pagdoi>2.0.co;2

Pantoja, C.R., Lightner, D.V. 2013. EMS/AHPND Descripción de la enfermedad en Asia y América. En: Guía técnica patología e inmunología de camarones Peneidos. Morales, V. Cuéllar- Ánjel, J. (eds.). Programa CYTED Red II-D Vannamei, Panamá, Rep. de Panamá. 172 pp.

Papkou, A., Guzella, T., Yang, W., Koepper, S., Pees, B., Schalkowski, R., Barg, M.C., Rosenstiel, P.C., Teotónio, H., Schulenburg, H. 2019. The genomic basis of Red Queen dynamics during rapid reciprocal host–pathogen coevolution. PNAS 116(3): 923–928. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1810402116.

Parrilla-Taylor D.P., Vibanco-Pérez, N., Durán-Avelar, M. J., Gómez-Gil, B., Llera-Herrera, R., Vázquez-Juárez, R. 2018. Molecular variability and genetic structure of white spot syndrome virus strains from northwest Mexico based on the analysis of genomes. FEMS Microbiology Letters, 365, fny216. doi: 10.1093/femsle/fny216.

Pénzes, J.J., Söderlund-Venermo, M., Canuti, M. 2020. Reorganizing the family Parvoviridae: a revised taxonomy independent of the canonical approach based on host association. Arch Virol 165, 2133–2146. https://doi.org/10.1007/s00705-020-04632-4

Perez-Enriquez R., Magallón-Barajas, F.J., Llera-Herrera, R. 2024. Bases to inform a genetic line of whiteleg shrimp Penaeus (Litopenaeus) vannamei of Mexican origin. Latin American Journal of Aquatic Research, 52(1): 150-162. DOI:10.3856/vol52-issue1-fulltext-3066

Pérez-Farfante, I., Kensley, B., 1997. Penaeoid and Sergestoid Shrimps and Prawns of the World (Keys and Diagnoses for the Families and Genera). Muséum National d' Histoire Naturelle, Paris.

PINIIAR Periodismo Moderno. Nayarit Opina. Octubre 1996.

Poornima, M., Seetang-Nun, Y., Alavandi, S. V., Dayal, J. S. 2012. Laem-Singh Virus: A Probable Etiological Agent Associated with Monodon Slow Growth Syndrome in Farmed Black Tiger Shrimp (Penaeus monodon). Indian Journal of Virology, 23(2), 215–225. https://doi.org/10.1007/s13337-012-0099-7.

Poulos, B.T., Lightner D.V. 2006. Detection of infectious myonecrosis virus (IMNV) of penaeid shrimp by reverse-transcriptase polymerase chain reaction (RT-PCR). Diseases of Aquatic Organism. 73, 69-72.

Qiu, L., Chen, M. M., Wan, X. Y., Li, C., Zhang, Q. L., Wang, R. Y., Cheng, D. Y., Dong, X., Yang, B., Wang, X. H.,

Xiang, J. H., Huang, J. 2017. Characterization of a new member of Iridoviridae, Shrimp hemocyte iridescent virus (SHIV), found in white leg shrimp (Litopenaeus vannamei). Scientific reports, 7(1), 11834. https://doi.org/10.1038/s41598-017-10738-8.

Qiu, L., Chen, M.M., Wang, R.Y., Wan, X.Y., Li, C., Zhang, Q.L., Dong, X., Yang, B., Xiang, J.H., Huang, J. 2018. Complete genome sequence of shrimp hemocyte iridescent virus (SHIV) isolated from white leg shrimp, Litopenaeus vannamei. Archives of virology, 163(3), 781–785. https://doi.org/10.1007/s00705-017-3642-4.

Rai, P., Pradeep, B., Karunasagar, I., Karunasagar, I. 2009. Detection of viruses in Penaeus monodon from India showing signs of slow growth syndrome. Aquaculture, 289(3–4), 231–235. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.12.035.

Rai, P., Safeena, M.P., KrabseTSVe, K., La Fauce, K., Owens, L., Karunasagar, I. 2012. Genomics, Molecular Epidemiology and Diagnostics of Infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus. Indian journal of virology: an official organ of Indian Virological Society, 23(2), 203–214. https://doi.org/10.1007/s13337-012-0083-2.

Restrepo, L., Bayot, B., Arciniegas, S., Bajaña, L., Betancourt, I., Panchana, F., Reyes Muñoz, A. 2018. PirVP genes causing AHPND identified in a new Vibrio species (Vibrio punensis) within the commensal Orientalis clade. Scientific reports, 8(1), 13080. https://doi.org/10.1038/s41598-018-30903-x

Robles-Sikisaka, R., Bohonak, A. J., McClenaghan, L. R., Dhar, A. K. 2010. Genetic signature of rapid IHHNV (Infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus) expansion in wild penaeus shrimp populations. PLoS ONE, 5(7), e11799. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011799.

Rodríguez, G., Suárez, H. 2001. Dispersión antropogénica de crustáceos decápodos en ambientes acuáticos. Interciencia , 26 (7), 282-288.

Rodríguez-Anaya, L.Z., Ibarra-Gámez, J.C., Lares-Villa, F., Casillas-Hernández, R., Sánchez-Flores, A., González-Galaviz, J.R. 2016. Analysis of repeated compound units in ORF94 of white spot syndrome virus isolated from Litopenaeus vannamei from outbreak and non-outbreak shrimp farms in Sonora, Mexico. Latin American Journal of Aquatic Research, vol. 44, núm. 4, septiembre, 2016, pp. 850-854.

Ruiz-Velazco, M.J., Hernández-Llamas, A., Gómez-Muñoz, V.M., Magallón, F.J. 2010. Dynamics of intensive production of shrimp Litopenaeus vannamei affected by white spot disease. Aquaculture. 300. 113-119.

Sahul Hameed, A.S., Yoganandhan, K., Widada, J.S., Bonami, R.R., 2004. Studies on the occurrence and RT-PCR detection of Macrobrachium rosenbergii nodavirus and extra small virus-like particles associated with white tail disease of Macrobrachium rosenbergii in India. Aquaculture 238, 127–133.

Sánchez-Barajas, M., Liñán-Cabello, M.A., Mena-Herrera, A. 2009. A. Detection of yellow-head disease in intensive freshwater production systems of Litopenaeus vannamei. Aquacult Int 17, 101–112. https://doi.org/10.1007/s10499-008-9183-9

Senapin, S., Thaowbut, Y., Gangnonngiw, W., Chuchird, N., Sriurairatana, S., Flegel, T.W. 2010. Impact of yellow head virus outbreaks in the whiteleg shrimp, Penaeus vannamei (Boone), in Thailand. Journal of fish diseases, 33(5), 421–430. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2009.01135.x

Shen, H., Jiang, G., Wan, X., Fan, X., Qiao, Y., Shi, W., Li, H., Wang, L. 2017. Multiple Pathogens Prevalent in Shrimp Penaeus vannamei Cultured from Greenhouse Ponds in Jiangsu Province of China. Journal of Aquaculture Research & Development, 8(10). https://doi.org/10.4172/2155-9546.1000516.

Sindermann, C.J., Lightner, D.V. (Eds.) 1988. "Disease Diagnosis and Control in North American Marine Aquaculture." Elsevier, New York.

Sokolova, Y., Hawke, J. 2016. Perezia nelsoni (Microsporidia) in Agmasoma penaei infected Atlantic white shrimp Litopenaeus setiferus (Paenaidae, Decapoda) and phylogenetic analysis of Perezia spp. Complex. Protistology, 10: 3.

Sokolova, Y., Pelin, A., Hawke, J., Corradi, N. 2015. Morphology and phylogeny of Agmasoma penaei (Microsporidia) from the type host, Litopenaeus setiferus, and the type locality, Louisiana, USA. International Journal for Parasitology, 45(1), 1–16. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.07.013

Song, S.X., Zhuang, S.P. 2006. Measures for control of ''bottom death'' of Pacific white shrimp. Fish Sci & Technol 6, 36–39 (in Chinese).

Sprague, V. 1950. Notes on three microsporidian parasites of decapod crustacea of Louisiana coastal waters (Occasional papers of the Marine Laboratory). Occasional papers of the Marine Laboratory, Louisiana State University.

Sprague, V., Vernick, S.H. 1950. Light and electron microscope observations on Nosema nelsoni Sprague, (Microsporida, Nosematidae) with particular reference to its Golgi complex, J. Protozool. 16 (1969) 264–271.

Srisala, J., Thaiue, D., Saguanrut, P., Taengchaiyaphum, Flegel, T.W., Sritunyalucksana, K. 2023. Wenzhou shrimp virus 8 (WzSV8) detection by unique inclusions in shrimp hepatopancreatic E-cells and by RT-PCR. Aquaculture 572, 739483. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739483.

Sritunyalucksana, K., Apisawetakan, S., Boon-Nat, A., Withyachumnarnkul, B., Flegel, T.W. 2006. A new RNA virus found in black tiger shrimp Penaeus monodon from Thailand. Virus Research, 118(1–2), 31–38. https://doi.org/10.1016/j.virusres.2005.11.005.

Sriurairatana, S., Boonyawiwat, V., Gangnonngiw, W., Laosutthipong, C., Hiranchan, J., Flegel, T.W. 2014. White Feces Syndrome of Shrimp Arises from Transformation, Sloughing and Aggregation of Hepatopancreatic Microvilli into Vermiform Bodies Superficially Resembling Gregarines. PLoS ONE, 9(6), e99170. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099170.

Stentiford, G., Bonami, J., Alday-Sanz, V. 2009. A critical review of susceptibility of crustaceans to Taura syndrome, Yellowhead disease and White Spot Disease and implications of inclusion of these diseases in European legislation. Aquaculture, 291(1–2), 1–17. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.02.042

Subasinghe, R.P., Bondad-Reantaso, M.G. 2008. The FAO/NACA Asia regional technical guidelines on health management for the responsible movement of live aquatic animals: lessons learned from their development and implementation. Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics), 27(1), 55–63.

Sukhumsirichart, W., Wongteerasupaya, C., Boonsaeng, V., Panyim, S., Sriurairatana, S., Withyachumnarnkul, B., Flegel, T.W. 1999. Characterization and PCR detection of hepatopancreatic paravovirus (HPV) from Penaneus monodon in Thailand. Diseases of Aquatic Organism. 38, 1 – 10.

Svoboda, J., Mrugała, A., Kozubíková-Balcarová, E., Petrusek, A. 2016. Hosts and transmission of the crayfish plague pathogen Aphanomyces astaci: a review. Journal of Fish Diseases, 40(1), 127–140. https://doi.org/10.1111/jfd.12472.

Tamilarasu, A., Nethaji, M., Bharathi, S., Lloyd, Ch.C, Somu,

S.L.R. 2020. Review on the emerging white feces syndrome in shrimp industry. Journal of Entomology and Zoology Studies. 8(5):680-684.

Tang, K.F.J., Lightner, D.V. 2002. Low sequence variation among isolates of infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus (IHHNV) originating from Hawaii and the Americas. Disease of Aquatic Organisms. 49, 93–97.

Tang, K.F.J., Ochoa, W.F., Sinkovits, R.S., Poulos, B.T., Ghabrial, S.A., Lightner, D.V., Baker, T. S., Nibert, M.L. 2008. Infectious myonecrosis virus has a totivirus-like, 120-subunit capsid, but with fiber complexes at the fivefold axes. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(45), 17526–17531. https://doi.org/10.1073/pnas.0806724105.

Tang, K.F.J., Pantoja, C., Redman, R., Lightner, D.V. 2007. Development of in situ hybridization and RT-PCR assay for the detection of a nodavirus (PvNV) that causes muscle necrosis in Penaeus vannamei. Diseases of Aquatic Organisms, 75, 183–190. https://doi.org/10.3354/dao075183.

Tang, K.F.J., Poulos, B., Wang, J., Redman, R., Shih, H., Lightner, D. 2003. Geographic variations among infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus (IHHNV) isolates and characteristics of their infection. Diseases of Aquatic Organisms, 53, 91–99. https://doi.org/10.3354/dao053091.

Tang, K.F.J., Wertheim J.O., Navarro, S.A., Lightner D.V. 2009. Evolutionary history of Taura Syndrome Virus. Global Aquaculture Advocate. Animal Health & Welfare (/Advocate/Category/Animal-Health-Welfare). https://www.aquaculturealliance.org/advocate/evolutionary-history-taura-syndrome-virus/?headlessPrint=AAAAAPIA9c8r7gs82oWZBA.

Tangprasittipap, A., Srisala, J., Chouwdee, S., Somboon, M., Chuchird, N., Limsuwan, C., Srisuvan, T., Flegel, T.W., Sritunyalucksana, K. 2013. The microsporidian Enterocytozoon hepatopenaei is not the cause of white feces syndrome in whiteleg shrimp Penaeus (Litopenaeus) vannamei). BMC Veterinary Research, 9, 139.

Tardmee, N. 2009. Study of Rickettsia-like Bacteria (RLB) associated with Cultivated Shrimp in Thailand. MSc. Thesis, Mahidol University, Bangkok, pp. 111.

Thrall, P.H., Barrett, L.G., Dodds, P.N., Burdon, J.J. 2016. Epidemiological and evolutionary outcomes in Gene-for-Gene and Matching Allele models. Frontiers in Plant Science, 6. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01084.

Tourtip, S., Wongtripop, S., Stentiford, G. D., Bateman, K. S., Sriurairatana, S., Chavadej, J., Sritunyalucksana, K., & Withyachumnarnkul, B. 2009. Enterocytozoon hepatopenaei sp. nov. (Microsporida: Enterocytozoonidae), a parasite of the black tiger shrimp Penaeus monodon (Decapoda: Penaeidae): Fine structure and phylogenetic relationships. Journal of Invertebrate Pathology, 102(1), 21–29. https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.06.004.

Tran, L., Nunan, L., Redman, R.M., Mohney, L.L., Pantoja, C.R., Fitzsimmons, K., Lightner, D.V. 2013. Determination of the infectious nature of the agent of acute hepatopancreatic necrosis syndrome affecting penaeid shrimp. Diseases of aquatic organisms, 105(1), 45–55. https://doi.org/10.3354/dao02621.

Utari, H.B., Senapin, S., Jaengsanong, C., Flegel, T.W., Kruatrachue, M. 2012. A haplosporidian parasite associated with high mortality and slow growth in Penaeus (Litopenaeus) vannamei cultured in Indonesia. Aquaculture, 366–367, 85–89. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.09.005.

Varela-Mejías, A., Peña-Navarro, N. 2014. Síndrome de la Mortalidad Temprana (EMS/AHPNS) en camarones cultivados: Una revisión. Repertorio Científico, 17(1), 25–30. Recuperado a partir de https://revistas.uned.ac.cr/index.php/repertorio/article/view/2563.

Varela-Mejías, A. 2018. Patologías del hepatopáncreas en camarones marinos cultivados en América y su diagnóstico diferencial mediante histopatología. https://www.redalyc.org/journal/494/49460101003/html/.

Vega-Pérez, C. 2003. Detección de la presencia de los agentes patógenos el síndrome de la mancha blanca (WSSV), síndrome de Taura (TSV) y virus de cabeza amarilla (YHV), mediante técnicas moleculares, en granjas camaronícolas de la zona Noreste de México. Tesis de Maestría en Ciencias en Acuacultura, Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas. Universidad de Sonora, Hermosillo, Sonora, México. 56 p.

Vilcinskas, A. 2010. Coevolution between pathogen-derived proteinases and proteinase inhibitors of host insects. Virulence 1:3, 206-214. https://doi.org/10.4161/viru.1.3.12072.

Walker, P.J., Winton, J.R. 2010. Emerging viral diseases of fish and shrimp. Veterinary Research, 41(6), 51. https://doi.org/10.1051/vetres/2010022.

Wangman, P., Longyant, S., Taengchaiyaphum, S., Senapin, S., Sithigorngul, P., Chaivisuthangkura, P. 2018. PirA & B toxins discovered in archived shrimp pathogenic Vibrio campbellii isolated long before EMS/AHPND outbreaks. Aquaculture, 497, 494–502. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.08.025.

Wen-Bin, Z., Yuan-Hong, W., Zhi-Dong, Z., Hideo, F. 2000. Detection of white spot syndrome virus (WSSV) ofPenaeus chinensis by in situ hybridization. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 18(3), 241–246. https://doi.org/10.1007/bf02842670

Welcomme, R.L. 1987. International Introductions of Inland Aquatic Species | Inland Fisheries | Food and Agriculture Organization of the United Nations. https://www.fao.org/inland-fisheries/topics/detail/en/c/1148957/

Wertheim, J.O., Tang, K.F., Navarro, S.A., Lightner, D.V. 2009. A quick fuse and the emergence of Taura syndrome virus. Virology, 390(2), 324–329. https://doi.org/10.1016/j.virol.2009.05.010.

White, B.L., Schofield, P.J., Poulos, B.T., Lightner, D.V. 2002. A Laboratory Challenge Method for Estimating Taura Syndrome Virus Resistance in Selected Lines of Pacific White Shrimp Litopenaeus vannamei. Journal of the World Aquaculture Society, 33(3), 341–348. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2002.tb00510.x

Wowor, D., Ng, P.K.L. 2007. The giant freshwater prawns of the Macrobrachium rosenbergii species complex (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonida)., Zoologische Verhandlingen Leiden 55(2): 321-336.

Xiao, J., Lui, L., Ke, Y., Li, Z., Liu, Y., Pan, Y., Yan, S., Wan, Y. 2017. Shrimp AHPND-causing plasmids encoding the PirAB toxins as mediated by pirAB-Tn903 are prevalent in various Vibrio species. Sci. Rep. 7 (42177), 1–11. www.nature.com/scientificreports.

Xing, H. 2004. [Discussion of the control measures for the ‘‘bottom death’’ (covert mortality disease) of Pacific white shrimp]. China Fish 4, 88–89 (in Chinese).

Xu, L., Wang, T., Li, F., Yang, F. 2016 “Isolation and preliminary characterization of a new pathogenic iridovirus from redclaw crayfish Cherax quadricarinatus,” Diseases of Aquatic Organisms, vol. 120, no. 1, pp. 17–26.

Xu, Z.J., Ji, F. 2009. Comprehensive control of the covert mortality disease of Pacific white shrimp. Fish Guide to be Rich 1,60 (in Chinese).

Yang, Y., Ma, C., Zu, J. 2022. Coevolutionary dynamics of host-pathogen interaction with density-dependent mortality J Math Biol. 2022; 85(2): 15. doi: 10.1007/s00285-022-01782-8.

Yang, Y. T., Lee, D. Y., Wang, Y., Hu, J. M., Li, W. H., Leu, J. H., Chang, G. D., Ke, H. M., Kang, S. T., Lin, S. S., Kou, G. H., Lo, C. F. 2014. The genome and occlusion bodies of marine Penaeus monodon nudivirus (PmNV, also known as MBV and PemoNPV) suggest that it should be assigned to a new nudivirus genus that is distinct from the terrestrial nudiviruses. BMC Genomics, 15(1). https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-628

Yu, J., Yang, N., Hou, Z., Wang, J., Li, T., Chang, L., Fang, Y., Yan, D. 2021. Research progress on hosts and carriers, prevalence, virulence of infectious hypodermal and hematopoietic necrosis virus (IHHNV). Journal of Invertebrate Pathology, 183, 107556. https://doi.org/10.1016/j.jip.2021.107556.

Zanette, D.H. 2007. Coevolution of agents and networks in an epidemiological model. arXiv.org. https://arxiv.org/abs/0707.1249.

Zarain-Herzberg, M., Ascencio-Valle, F.D. 2001. Síndrome de Taura en México: estudio de seguimiento en granjas camaroneras de Sinaloa. Aquaculture, 193, 1-9. DOI:10.1016/S0044-8486(00)00468-3

Zhang, F., Zhang, J., Lin, G., Chen, X., Huang, H., Xu, C., Chi, H. 2024. Antibiotic Resistance and Genetic Profiles of Vibrio parahaemolyticus Isolated from Farmed Pacific White Shrimp (Litopenaeus vannamei) in Ningde Regions. *Microorganisms*, *12*(1), 152. https://doi.org/10.3390/microorganisms12010152

Zhang, Q., Liu, S., Yang, H., Liu, S., Zhu, L., Yang, B., Jin, J., Ding, L., Wang, X., Liang, Y., Wang, Q., Huang, J. 2014. A new nodavirus is associated with covert mortality disease of shrimp. Journal of General Virology. 95: 2700–2709.