

Enfermedad de las manchas blancas

Síndrome de las manchas blancas

Autor: Jorge Cuéllar-Anjel

Última actualización:
octubre de 2023



IOWA STATE UNIVERSITY
College of Veterinary Medicine



OIE Collaborating Centre for
• Diagnosis of Animal Disease and
Vaccine Evaluation in the Americas
• Day-One Veterinary Competencies
and Continuing Education



Importancia

Es una enfermedad causada por el **virus del síndrome de las manchas blancas (white spot syndrome virus - WSSV)** y produce alta mortalidad en granjas camaroneras, tanto en estadio de postlarva (pl) como en camarones juveniles (puede ser cercana al 100% en pocos días). La enfermedad es de curso agudo y se transmite de forma vertical (de los reproductores a su progenie) y horizontal (canibalismo, zooplancton, agua contaminada y sedimentos del fondo de los estanques). Las manifestaciones de la enfermedad suelen aparecer durante los primeros 15-50 días de cultivo en los estanques de producción.

El estrés es un factor fundamental en el desarrollo de la enfermedad que puede ser detonada por cambios bruscos de salinidad o caídas de temperatura por debajo de 27°C, especialmente si sucede de un día para otro. Por encima de 29°C los camarones infectados con el WSSV pueden permanecer como portadores asintomáticos. A partir de 32°C, el virus reduce notablemente su actividad, minimizando o demorando los eventos de mortalidad.

Otros factores que producen estrés y que desencadenan la enfermedad en camarones infectados por el WSSV, son niveles bajos de oxígeno disuelto, valores extremos de pH, cambios súbitos de la calidad del agua, altos niveles de sólidos en suspensión, sustancias tóxicas en el agua, ablación unilateral de los pedúnculos oculares, desove y cosecha, empaque, transporte y aclimatación de postlarvas (pls), entre otros.

Se ha determinado en algunos casos que la enfermedad de las manchas blancas está relacionada con presencia de bacterias oportunistas en la hemolinfa de los camarones (bacteremia). Esta condición sugiere que las toxinas liberadas por las bacterias cuando su cantidad es abundante dentro del camarón, lo predisponen por estrés séptico a sufrir la enfermedad por el WSSV. La hipótesis de esta situación propone que dicha toxemia produce inmunosupresión y/o que se activa la replicación viral produciendo daños de tejidos y signos clínicos en 24 a 48 horas de la fase aguda de la bacteriosis.

Características del virus WSSV

- Familia Nimaviridae
- Género *Whispovirus*
- Baculovirus, con doble cadena de ADN
- Forma ovoide, elipsoide o baciliforme
- Membrana trilaminar
- Viriones con ancho de 80-120 y largo de 250-380 nm
- Presenta un apéndice apical similar a un flagelo
- Su genoma posee aproximadamente 290 kbp
- En estaques se mantiene viable en agua por 12 días y en sedimento por 3
- No es infeccioso en suelos secados al sol por 19-21 días y anegados por 35-40 días
- Se inactiva después de 120 minutos a 50°C o 1 minuto a 60°C
- Su ciclo de replicación se da en 20 horas a 25°C

Distribución geográfica

El virus del síndrome de las manchas blancas apareció en 1992 en el noroeste de Asia y se dispersó rápidamente en la mayoría de los países cultivadores de camarón en Asia y el Indo Pacífico, incluyendo China, Tailandia, Japón, Corea, Indonesia, Malasia, Taiwán, Vietnam e India.

El primer caso confirmado de WSSV en occidente, se dio en Texas (Estados Unidos) durante 1995, en una granja de cultivo de *Penaeus setiferus*. Es posible que se haya debido a contaminación a través de una planta procesadora de camarón procedente de Asia.

En 1999 se reportó el WSSV en Panamá, Nicaragua y Honduras; poco después apareció en los otros países de Centroamérica, México y llegó también a Colombia,

Enfermedad de las manchas blancas

Ecuador, Perú y Brasil. Se trataba de granjas de cultivo de *P. vannamei*. Más adelante fue detectado en Madagascar, Mozambique y Arabia Saudita, entre otras regiones.

En términos generales el WSSV se encuentra en países de Asia, Medio Oriente, Oceanía y el Mediterráneo, habiendo zonas libres de infección en estas regiones

Especies afectadas

En los camarones de cultivo o en los silvestres, se han observado infecciones naturales en las siguientes especies: *P. monodon*, *P. japonicus*, *P. chinensis*, *P. indicus*, *P. merguensis*, *P. setiferus*, *P. stylirostris* y *P. vannamei*.

Sin embargo, en pruebas realizadas bajo condiciones de laboratorio, se observó que una cepa del virus WSSV originaria de Tailandia, fue altamente patogénica para: *P. vannamei*, *P. stylirostris*, *P. aztecus*, *P. duorarum* y *P. setiferus*.

No se ha observado resistencia natural significativa en ninguna de las especies de camarones peneidos. Sin embargo, familias de *P. vannamei* de un programa de mejoramiento genético en Panamá, han obtenido supervivencias muy superiores ante infecciones con WSSV mediante pruebas de desafío en la Universidad de Arizona (Estados Unidos).

En este momento se encuentran en estudio las especies que cumplen los criterios para ser incluidas dentro de las “especies susceptibles a WSSV” en la Organización Mundial de Sanidad Animal (OMSA), de acuerdo con los criterios del Capítulo 1.5 del Manual Acuático de esta Organización.

Principales fuentes de contaminación con el WSSV

Los principales factores de contaminación con el virus son:

- Camarones y pls infectados con el WSSV
- Animales marinos no crustáceos que son portadores del virus
- Partículas virales diseminadas en el agua y fondo
- Productos marinos procesados positivos al WSSV
- Aguas producto del procesamiento del camarón
- Equipos, vehículos y actividades humanas
- Crustáceos decápodos de aguas marinas o dulces

Signos clínicos

Cuando la enfermedad se manifiesta en una población de cultivo, se presentan los siguientes signos clínicos:

- Anorexia (pérdida del apetito)
- Tracto digestivo vacío (estómago e intestino)
- Alteración de la motricidad (afección nerviosa)
- Cromatóforos expandidos
- Urópodos rojos
- Textura blanda del exoesqueleto
- Algunas veces flacidez del músculo abdominal

- Nado errático
- Pérdida del reflejo de huida
- Letargia
- La cutícula se desprende fácilmente en premuda
- Aparición de manchas blancas de hasta 2,0 mm debajo de la cutícula en cefalotórax (depósitos de carbonato de calcio); son la causa del nombre de la enfermedad. Pueden o no estar presentes durante el brote por WSSV
- En regiones en las que el virus recién ingresa, la aparición de estos signos clínicos precede a altas mortalidades que pueden llegar al 100% en los primeros 3-10 días, tras la aparición de los primeros signos de enfermedad

Cuando se detectan signos clínicos, se deben fijar camarones para histopatología con solución de Davidson (también conocida como Davidson-AFA) y, como complemento, se pueden fijar muestras para la prueba de Reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en etanol 95%, con el fin de confirmar la presencia genómica del virus. También se pueden someter muestras a pruebas rápidas de campo como la inmunocromatografía, comercialmente disponible para WSSV y cuyos resultados se obtienen en 10 minutos; éstas son altamente específicas y su sensibilidad equivale a una PCR de un solo paso.

Diagnóstico

Diagnóstico clínico

Se puede sospechar de camarones enfermos con el Síndrome de las manchas blancas, cuando se encuentran aletargados, con coloración rojiza o blanquecina, nadando muy lentamente o estando inmóviles en las orillas de los estanques de cultivo. Al tratar de capturarlos con la mano, no presentan resistencia por pérdida del reflejo de huida.

Al sacarlos del agua, los camarones afectados por el WSSV se sienten suaves al tacto (la cutícula debe estar rígida normalmente, excepto durante la muda). El estómago e intestino pueden estar vacíos (sin alimento) y los cromatóforos oscuros suelen estar expandidos. Ciertos camarones también presentan color rojo en los urópodos. Esporádicamente en camarones *P. vannamei* se pueden observar manchas blancas debajo del caparazón de la cabeza al ser levantado con una uña y observado a contraluz con un fondo oscuro.

Diagnóstico diferencial

El diagnóstico diferencial del Síndrome de las manchas blancas incluye Vibriosis sistémica, Síndrome de Taura y Síndrome de la cabeza amarilla. Así mismo, incluye otras posibles condiciones en las que se produzca anorexia y coloración rojiza, como eventuales intoxicaciones de origen químico o biológico.

Análisis de laboratorio

La Enfermedad de las manchas blancas se debe diagnosticar a partir de camarones enfermos capturados en estanques (o cuerpos de agua) en los que se esté presentando

Enfermedad de las manchas blancas

mortalidad o donde se estén observando signos clínicos sospechosos de WSSV.

Para determinar si la causa de un brote de enfermedad es el WSSV, se deben realizar estudios mediante histopatología, cuyo proceso de fijación en solución de Davidson fue mencionado anteriormente. Esta aproximación diagnóstica es confirmatoria si se observan cuerpos de inclusión de Cowdry tipo "A", basofílicos e intranucleares, en células del epitelio cuticular, principalmente en estómago, aunque también en branquias, tejido hematopoyético, tejido conectivo y glándula antenal. Existe un parecido entre los cuerpos de inclusión por el WSSV y los producidos por el virus de la necrosis infecciosa hipodérmica y hematopoyética (IHNV por sus siglas en inglés), por lo que se deben confirmar con hibridación *in situ* o por PCR. Cuando la enfermedad avanza, estos cuerpos de inclusión se observan de mayor tamaño.

Las pruebas de campo basadas en inmunocromatografía (ya mencionadas), son altamente específicas y permiten detectar mediante colorimetría la presencia del virus WSSV en tejidos como los pleópodos (apéndices natatorios de los segmentos abdominales) o branquias. Estas pruebas se presentan mediante un kit comercial con un formato similar al de una prueba de embarazo para humanos. Otras pruebas inmunodiagnósticas incluyen los anticuerpos monoclonales, pero su aplicación comercial es menos frecuente.

Para la detección genómica del WSSV en tejidos de camarón, suelen ser utilizadas muestras de hemolinfa, branquias o pleópodos. Las herramientas moleculares que se pueden utilizar para estas pruebas diagnósticas incluyen sondas genéticas como hibridación *in situ* o hibridación Dot blot y pruebas de PCR (un paso, anidada [nested-PCR], tiempo real, LAMP, iPCR y otros formatos).

Toma de muestras para laboratorio

Histopatología

Para este tipo de técnica se requiere que los camarones capturados estén visiblemente enfermos (con presencia de los signos clínicos mencionados anteriormente) y que se encuentren vivos (preferiblemente moribundos). Los animales enfermos seleccionados para histopatología deben ser entre 5 y 10 por población (estanque o cuerpo de agua) y deben ser fijados mediante inyección e inmersión en fijador de Davidson, cuya preparación debe hacerse según la siguiente fórmula: etanol absoluto 99%: 33%; Formaldehído puro al 37%: 22%; Ácido acético glacial: 11.5% y agua destilada: 33.5%. La inyección con Davidson debe ser abundante en el cefalotórax (cabeza) y especialmente en el hepatopáncreas, órgano que debe ser el primero en inyectarse debido a su rápido deterioro *post mortem* por autólisis. También se debe inyectar el abdomen bajo la línea media y a ambos lados. Los camarones inyectados se deben sumergir luego en Davidson por 24 horas para el caso de larvas o pls, 48 horas para juveniles o pre-adultos o 72 horas si se trata de adultos (reproductores). Pasado este tiempo, se debe reemplazar el Davison por etanol 70% y a las 24 horas se debe reemplazar el etanol 70% nuevamente. Si a las 2

semanas aún no son procesadas las muestras, se debe reemplazar nuevamente el etanol 70% para evitar la acidificación de los tejidos. El proceso de fijación se debe hacer siempre utilizando guantes, lentes protectores y estando en un lugar abierto y bien ventilado, para evitar inhalar estos gases. Este fijador puede ser carcinogénico por su contenido de formaldehído.

El proceso histológico de rutina para camarones incluye una fase de deshidratación de 12 horas, inclusión en parafina, cortes a 3 micras y tinción con Hematoxilina y Eosina. El patólogo deberá revisar las láminas histológicas bajo el microscopio, de manera ascendente con los objetivos 4X, 10X, 40X y 100X (este último con aceite de inmersión). El proceso completo de histopatología desde la fijación de los camarones hasta la lectura de láminas histológicas y preparación del informe de diagnóstico, puede tomar de 5 a 7 días bajo condiciones de rutina.

Inmunocromatografía

Esta técnica se realiza con un kit comercial que trae incluidos los materiales y reactivos completos para la realización de la prueba. Se deben utilizar camarones que presenten signos clínicos sospechosos de la Enfermedad de las manchas blancas. Los tejidos utilizados para esta prueba son pleópodos y según el tamaño del camarón se pueden tomar 2, 4 ó 6 de éstos, incluso hasta los 10 cuando se trata de juveniles muy pequeños. En algunos casos se hace pool de pleópodos de 2 a 5 camarones, cuando se requiere solamente saber si en un estanque hay presencia o no de WSSV y no es importante conocer la prevalencia.

Los resultados de esta prueba toman de 5 a 10 minutos y el montaje de la prueba no más de 10 minutos adicionales, para un total de unos 20 minutos hasta tener los resultados definitivos. Tiene la ventaja de no requerir equipos o elementos sofisticados de laboratorio, ya que son suficientes unas tijeras o pinzas, mechero de alcohol y agua con jabón para el lavado de instrumental entre muestras. Además, permite obtener resultados confiables en muy poco tiempo, dando una respuesta rápida para una pronta toma de decisiones.

Pruebas moleculares.

Para la detección de WSSV hay sondas genéticas y kits de PCR comercialmente disponibles. Las sondas genéticas incluyen las técnicas de hibridación Dot blot e hibridación *in situ*. Tanto Dot blot como PCR, requieren el uso de pleópodos o de hemolinfa para la detección genómica del WSSV. La técnica de Dot blot requiere someter el tejido a maceración con un buffer de lisis que rompe las células y expone el DNA viral quedando libre en la solución de extracción. Esta prueba se realiza sobre una membrana de Nylon o de Nitrocelulosa y se fundamenta en la detección del genoma viral mediante una sonda genética específica, unida a una enzima marcada, que al final produce una reacción colorimétrica visible al ojo humano con la presentación de manchas oscuras. La intensidad de las manchas producidas en cada muestra refleja la carga viral presente. De esta manera, mientras más oscura es la mancha, mayor es la

Enfermedad de las manchas blancas

cantidad de genoma viral que hay en la muestra, haciendo de ésta una prueba semi-cuantitativa. Esta técnica suele ser montada en la tarde, dejando incubar toda la noche y revelando al día siguiente por la mañana, lo que significa tener resultados en aproximadamente 48 horas a partir de la remisión de las muestras al laboratorio, incluido el reporte.

La hibridación *in situ* equivale a una Dot blot, pero realizada directamente sobre un corte histológico de tejidos que no han sido teñidos y que se han desparafinado previamente. Dicho corte debe proceder de un camarón enfermo previamente fijado en Davidson. Los resultados se dan en función de la reacción colorimétrica que se observa bajo el microscopio, en las células en las que el virus está presente y, como evidencia de ello, se pueden visualizar zonas oscuras -casi negras- en el núcleo de las células infectadas. Este hallazgo indica presencia de genoma viral de WSSV en dichas células. El procedimiento completo puede tomar 48 a 72 horas, incluyendo la revisión de las láminas al microscopio y la preparación del reporte de diagnóstico.

La técnica de la PCR en cualquiera de los formatos mencionados anteriormente, requiere el uso de hemolinfa, branquias o pleópodos para la detección de WSSV. En el caso de pls, se utilizan 5 a 20 organismos enteros y que se hayan capturado estando visiblemente enfermos (color blanquecino). Se les debe retirar previamente los ojos, ya que éstos interfieren con la PCR. Las muestras son sometidas a una fase de extracción del DNA, del cual se usa una pequeña cantidad para preparar la solución de amplificación; ésta incluye también primers o iniciadores, buffer, Taq polimerasa y deoxinucleótidos. La fase de amplificación se hace en un termociclador y toma de 1 a 2 horas. El producto amplificado (amplicón) es migrado en un gel de agarosa mediante electroforesis por 20 a 30 minutos y las bandas de DNA son reveladas en un transiluminador de ultravioleta (UV). Cuando una muestra es positiva al virus WSSV, se observa una banda de color morado debido a la presencia de Bromuro de Etidio en el gel. Se considera que el virus WSSV es “no detectado” cuando no se forman bandas en el gel. El proceso completo puede tardar entre 4 y 8 horas si se trabaja de manera exclusiva e ininterrumpida. Usualmente en los laboratorios se obtienen resultados a las 48 horas de haber recibido las muestras. Esta técnica requiere instalaciones, equipos y reactivos sofisticados, así como personal calificado y bien adiestrado.

Medidas recomendadas ante la sospecha de la Enfermedad de las manchas blancas

Notificación a las autoridades

La Enfermedad de las manchas blancas es una enfermedad de camarones peneidos que debe ser notificada ante la Organización Mundial de Sanidad Animal (OMSA, también conocida como WOAHA por sus siglas en inglés [antes OIE]). Los requisitos para la notificación de la enfermedad en las naciones miembro de la OMSA y las pautas de importación/exportación asociadas con el virus WSSV, pueden consultarse en el [Código Sanitario para los Animales Acuáticos](#) de la OMSA. Los veterinarios

particulares u oficiales que detecten un caso de Enfermedad de las manchas blancas en un país donde aún no ha sido reportada, deben seguir las pautas nacionales y/o locales para la notificación y las pruebas de diagnóstico correspondientes. Sin embargo, se debe recalcar que en estos momentos la Enfermedad de las manchas blancas ya está catalogada como *endémica* en las Américas, donde está ampliamente distribuida en los países productores de camarones y donde hay presencia de portadores “asintomáticos” (no presentan signos clínicos a pesar de estar infectados con el WSSV).

Medidas de control para la Enfermedad de las manchas blancas

Luego de que el WSSV se ha introducido a un país, no se deben comprar nauplios o pls en laboratorios que podrían estar o que se sabe que están infectados por este virus. Es probable que el yodo y el agua de lavado puedan remover y destruir el virus cuando se usa en huevos, nauplios y pls infectadas. Es esencial que este proceso sea consistente. Las granjas deben mantener buenas medidas de bioseguridad y examinar cada lote de animales antes de su compra y siembra en los estanques.

Se deben utilizar pruebas de diagnóstico, sensibles y confiables para la detección y seguimiento del WSSV. Éstas incluyen PCR e hibridación *in situ*.

Es importante comprar pls que han sido analizadas por PCR luego de que han pasado y superado la prueba de estrés. Esta consiste en someter a un pequeño grupo de animales a cambios bruscos de salinidad, pasando de 32 ppt a 0 ppt súbitamente y devolviéndolos luego de unos minutos a salinidad de 32 ppt, determinando la supervivencia (%). Se debe iniciar un ciclo de cultivo sembrando pls sin WSSV.

Aunque se sabe que el uso de formalina ayuda a eliminar las pls más débiles, las granjas nunca deben sembrar pls que se sabe son portadoras del virus WSSV. Se ha observado en *P. japonicus* que el virus no muestra patogenicidad sino hasta después del estadio PI-6, lo cual hace esencial que se haga un examen en etapas posteriores.

Durante el cultivo se debe evitar cualquier factor causante de estrés en los camarones, ya que esto detona la enfermedad. Para ello se recomienda lo siguiente:

- Aumentar el tiempo de aclimatación antes de la siembra
- Utilizar inmunoestimulantes no específicos (NSIS) y dietas fortificadas con minerales y vitaminas para aumentar la tolerancia al estrés
- Adquirir y sembrar pls durante las épocas del año en las que se sabe que no van a experimentar fuertes tensiones derivadas de los cambios bruscos de temperatura y salinidad
- Utilizar dietas de buena calidad y continuar con el uso de NSIS durante todo el ciclo de producción
- Realizar ciclos de producción con densidades bajas de cultivo
- Vigilar y controlar vectores que podrían ingresar el WSSV en los estanques de cultivo

Enfermedad de las manchas blancas

- Someter a pruebas de PCR muestras de fitoplancton y zooplancton de los estanques antes de la siembra, para detectar presencia del WSSV; se debe evitar la siembra en estanques positivos al virus

Existen condiciones que no se pueden controlar en cuanto a la Enfermedad de las manchas blancas. Uno de los principales problemas que enfrentan los productores de camarón durante el cultivo, son las fluctuaciones climáticas bruscas durante la estación lluviosa. Los cambios abruptos en la temperatura y la salinidad se han asociado con la aparición de muchos brotes de la enfermedad por WSSV. En la medida en la que la enfermedad se desplaza de una zona a otra, la carga viral aumentará en el medio ambiente circundante de la granja, hasta el punto en el que el virus esté siempre presente en el entorno. Lo ideal sería eliminar todos los camarones enfermos una vez que se confirme el WSSV, para evitar la acumulación de altas cargas virales en el medio ambiente. Infortunadamente, este procedimiento no es práctico en condiciones de cultivos comerciales en estanques. Las cosechas de emergencia suelen realizarse a toda costa, aun cuando los camarones sean demasiado pequeños, con el fin de conseguir un mercado que pague al menos los costos de producción. En lo posible, se deben reducir las pérdidas y minimizar la propagación del virus dentro y entre las granjas.

Es importante mencionar que, debido a la condición endémica de la enfermedad, es posible encontrar camarones con cargas virales altas y sin presencia de signos clínicos. La presentación de enfermedad en estos casos podría depender de la susceptibilidad de la especie infectada, resistencia de la población al virus o cambios bruscos de origen ambiental.

Por lo tanto, una carga viral por sí misma no causa enfermedad o mortalidad en todas las especies susceptibles. Las Jaibas, Cangrejos azules o Blue crab (*Callinectes sapidus*), pueden contener hasta 100 veces más carga viral de WSSV en sus tejidos que un camarón *P. vannamei*, lo cual las hace altamente infectantes si son consumidas por un camarón sano.

Cómo métodos eficaces para obtener la inactivación del virus del síndrome de las manchas blancas, la OMSA recomienda las siguientes alternativas:

- Calor: 55°C por 90 minutos o 70°C por 5 minutos
- pH: pH 3 por 60 minutos o pH 12 por 10 minutos
- Luz ultravioleta (UV): $9.30 \times 10^5 \mu\text{Ws}/\text{cm}^2$
- Ozono: $0.5 \mu\text{g mL}^{-1}$ por 10 minutos
- Cloro: 100 ppm por 10 minutos
- Iodóforos: 100 ppm por 10 minutos

Salud pública

Los humanos no son propensos a contraer el virus del síndrome de las manchas blancas, debido a que esta no es una enfermedad zoonótica.

Recursos en internet

Organización Mundial de Sanidad Animal (OMSA). [Código Sanitario para los Animales Acuáticos](#)

Organización Mundial de Sanidad Animal (OMSA). [Manual de Pruebas de Diagnóstico para los Animales Acuáticos](#)

Organización Mundial de Sanidad Animal (OMSA). [Infección por el virus del síndrome de las manchas blancas](#)

[Control and Management of the White Spot Syndrome Virus \(WSSV\)](#). The Fish Site.

Sanchez-Paz, A. [White spot syndrome virus: an overview on an emergent concern](#). Vet Res. 2010 Nov-Dec;41(6):43

Zeng Y. [Molecular epidemiology of white spot syndrome virus in the world](#). Aquaculture. 2021;537

Moody NJG, et al. [Performance characteristics of two real time TaqMan polymerase chain reaction assays for the detection of WSSV in clinically diseased and apparently healthy prawns. Diseases of Aquatic Organisms](#). 2022;150:169-182.

References

- Chang PS, Lo CF, Wang YC, Kou GH, 1996. Identification of white spot syndrome virus associated baculovirus (WSBV) target organs in the shrimp *P. monodon* by in situ hybridization. Disease of Aquatic Organisms, 27: 131-139.
- Cuéllar-Anjel, J., R. Chamorro y K. Klimpel. 2007. Efecto de un bloqueador viral en la sobrevivencia en camarones *Litopenaeus vannamei* infectados experimentalmente con el virus del síndrome de la mancha blanca (WSSV) bajo condiciones controladas. Libro de resúmenes del VIII Simposio Internacional de Camarón de Cultivo y Exhibición Comercial. León, Nicaragua.
- Cuéllar-Anjel, J., M. Corteel, L. Galli, V. Alday-Sanz and K.W. Hasson. 2010. Principal Shrimp Infectious Diseases, Diagnosis and Management. In: The Shrimp Book, ed. Victoria Alday-Sanz, Nottingham University Press, U.K. ISBN 978-1-904761-59-4. pp. 930.
- Cuéllar-Anjel, J., B. White-Noble, P. Schofield, R. Chamorro and D.V. Lightner. 2012. Report of significant WSSV-resistance in the Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, from a Panamanian breeding program. Aquaculture, Vol. 368-369, pp. 36-39; doi:10.1016/j.aquaculture.2012.08.048.
- Cuéllar-Anjel, J. 2014. Métodos para el diagnóstico de enfermedades en camarones peneidos. En: Morales, V. y J. Cuéllar-Anjel (eds.). 2014. Guía Técnica de Patología e Inmunología de Camarones, 2da Edición. OIRSA-OSPECA-SICA. Panamá, Rep. de Panamá. pp. 382.
- Desrina, S.B. Prayitno, M.C.J. Verdegem, J.A.J. Verreth & J.M. Vlak. 2022. White spot syndrome virus host range and impact on transmission. Rev. Aquacult., 1-18.
- Desrina, J.A.J. Verreth, S.B. Prayitno, J.H.W.M. Rombout, J.M. Vlak & M.C.J. Verdegem. 2013. Replication of white spot syndrome virus (WSSV) in the polychaete *Dendronereis* spp. J. Invertebr. Pathol., 114, 7-10.

Enfermedad de las manchas blancas

- Durand SV, Lightner DV, Redman RM, Bonami, JR, 1997. Ultrastructure and morphogenesis of white spot syndrome baculovirus (WSSV). *Disease of Aquatic Organisms*, 29: 205-211.
- Flegel TW, 2006. Detection of major penaeid shrimp viruses in Asia, a historical perspective with emphasis on Thailand. *Aquaculture*, 258: 1-33.
- Haryadi D., J.A.J. Verreth, M.C.J. Verdegem & J.M. Vlask. 2015. Transmission of white spot syndrome virus (WSSV) from *Dendronereis* spp. (Peters) (Nereididae) to penaeid shrimp. *J. Fish Dis.*, 38, 419-428.
- Hasson KW, Fan Y, Reiningen T, Vennti J, Varner PW, 2006. White-spot syndrome virus (WSSV) introduction into the Gulf of Mexico and Texas freshwater systems through imported, frozen bait-shrimp. *Disease of Aquatic Organisms*, 71: 91-100.
- Hossain, A., S.P. Nandi, M.A. Siddique, S.K. Sanyal, M. Sultana & M.A. Hossain. 2015. Prevalence and distribution of White Spot Syndrome Virus in cultured shrimp. *Letters in applied microbiology*, 60(2), 128–134.
- Islam, S. I., M.J. Mou, S. Sanjida & S. Mahfuj. 2023. A review on molecular detection techniques of white spot syndrome virus: Perspectives of problems and solutions in shrimp farming. *Veterinary medicine and science*, 9(2), 778–801.
- Kou GH, Peng SE, Chiu YL, Lo CF (1998) Tissue distribution of white spot syndrome virus (WSSV) in shrimp and crabs. In Flegel TW (ed) *Advances in shrimp biotechnology*. National Center for Genetic Engineering and Biotechnology, Bangkok.
- Lee, D., Y.B. Yu, J.H. Choi, A.H. Jo, S.M. Hong, J.C. Kang & J.H. Kim. 2022. Viral Shrimp Diseases Listed by the OIE: A Review. *Viruses*, 14(3), 585.
- Lightner DV, 1996. A handbook of shrimp pathology and diagnostic procedures for diseases of cultured penaeid shrimp. The World Aquaculture Society, Baton Rouge Louisiana, USA, 305 pp.
- Lightner DV, Redman RM, Poulos BT, Nunan LM, Mari JL, Hasson KW, 1997. Risk of spread of penaeid shrimp viruses in the Americas by the international movement of live and frozen shrimp. *Reviews of Science & Technology – Office International des Epizooties*, 16: 146-160.
- Lo CF, Leu JH, Ho CH, Chen CH, Peng SE, Chen YT, et al., 1996. Detection of baculovirus associated with white spot syndrome (WSBV) in penaeid shrimps using polymerase chain reaction. *Disease of Aquatic Organisms*, 25: 133-141.
- Millard, R. S., R.P. Ellis, K.S. Bateman, L.K. Bickley, C.R. Tyler, R. van Aerle & E.M. Santos. 2021. How do abiotic environmental conditions influence shrimp susceptibility to disease? A critical analysis focused on White Spot Disease. *Journal of invertebrate pathology*, 186, 107369.
- Moody N.J.G., P.G. Mohr, L.M. Williams, D.M. Cummins, J. Hoad, J. Slater, S.T. Valdeter, A. Colling, N.B. Singanallur, I.A. Gardner, N. Gudkovs & M.St.J. Crane. 2022. Performance characteristics of two real-time, TaqMan polymerase chain reaction assays for the detection of WSSV in clinically diseased and apparently health prawns. *Dis. Aquat. Org.*
- Morales, V. y J. Cuéllar-Anjel (eds.). 2014. Guía Técnica de Patología e Inmunología de Camarones, 2da Edición. Organismo Internacional Regional de Sanidad Agropecuaria (OIRSA), Organización del Sector Pesquero y Acuícola del Istmo Centroamericano (OSPESCA) y Sistema de la Integración Centroamericana (SICA). Panamá, Rep. de Panamá. pp. 382.
- Ramos-Carreño, S., R. Valencia-Yáñez, F. Correa-Sandoval, N. Ruíz-García, F. Díaz-Herrera & I. Giffard-Mena. 2014. White spot syndrome virus (WSSV) infection in shrimp (*Litopenaeus vannamei*) exposed to low and high salinity. *Archives of virology*, 159(9), 2213–2222.
- Suárez, C.E. y J. Cuéllar-Anjel. 2009. Cuantificación y caracterización molecular de bacterias de hemolinfa de camarones *Litopenaeus vannamei* durante brotes del síndrome de mancha blanca y evaluación de sensibilidad a cinco productos antibacterianos. Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, pp. 31.
- Talukder, A. S., N.J. Punom, M.M.E. Eshik, M.K. Begum, H.M.R. Islam, Z. Hossain & M.S. Rahman. 2021. Molecular identification of white spot syndrome virus (WSSV) and associated risk factors for white spot disease (WSD) prevalence in shrimp (*Penaeus monodon*) aquaculture in Bangladesh. *Journal of invertebrate pathology*, 179, 107535.
- Van Thuong, K., V. Van Tuan, W. Li, P. Sorgeloos, P. Bossier & H. Nauwynck. 2016. Effects of acute change in salinity and moulting on the infection of white leg shrimp (*Penaeus vannamei*) with white spot syndrome virus upon immersion challenge. *Journal of fish diseases*, 39(12), 1403–1412.
- Vidal, O.M., C.B. Granja, F. Aranguren, J.A. Brock. & M. Salazar. 2001. A profound effect of hyperthermia on survival of *Litopenaeus vannamei* juveniles infected with white spot syndrome virus. *J. World Aquac. Soc.*, 32, 364–372.
- Wang, H.C., I. Hirono, M.B.B. Maningas, K. Somboonwiwa, G. Stentiford & Ictv Report Consortium. 2019. ICTV Virus Taxonomy Profile: Nimaviridae. In: *Virus Taxonomy: The ICTV 10th Report on Virus Classification and Taxon Nomenclature*. The ICTV website (www.ictv.global/report/nimaviridae).
- Wang, M., Y. Chen, Z. Zhao, S. Weng, J. Yang, S. Liu, C. Liu, F. Yuan, B. Ai, H. Zhang, M. Zhang, L. Lu, K. Yuan, Z. Yu, B. Mo, X. Liu, C. Gai, Y. Li, R. Lu, Z. Zhong, L. Zheng, G. Feng, S.C. Li & J. He. 2021. A convenient polyculture system that controls a shrimp viral disease with a high transmission rate. *Commun Biol.*, 4, 1276.
- World Organisation for Animal Health (WOAH). 2023. Infection with white spot syndrome virus. *Aquatic Manual*. Chapter 2.2.8. Paris.
- Zeng, Y. 2021. Molecular epidemiology of white spot syndrome virus in the world. *Aquaculture*, 537, 736509. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736509>.