

Artículo de revisión

Control microbiano de la palomilla de la papa *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae)

Microbial Control of the Potato Tuber Moth *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae)

LAWRENCE A. LACEY¹, JÜRGEN KROSCHER², STEVEN P. ARTHURS³ y FRANCISCO DE LA ROSA⁴

Resumen: La ocurrencia natural de patógenos específicos y biopesticidas aplicados en forma inundativa puede contribuir significativamente al control de la palomilla de la papa, *Phthorimaea operculella*. La mayoría de las investigaciones y aplicaciones realizadas han usado para el control de *P. operculella* una especie de granulovirus y la bacteria *Bacillus thuringiensis* (*Bt*). El granulovirus de *P. operculella* (PhopGV) tiene el potencial de jugar un importante papel en el manejo integrado de dicha plaga tanto en tubérculos almacenados como en el cultivo en condiciones de campo. Simultáneamente, *Bt* ha sido usado exitosamente contra infestaciones de *P. operculella* en el campo y en los tubérculos almacenados. PhopGV y *Bt* son seguros para las personas que hacen las aplicaciones y en los productos alimenticios; además, no afectan a los insectos benéficos y a otros organismos no blanco. Otros insecticidas naturales son el hongo biofumigante *Muscodor albus*, extractos botánicos, feromonas sexuales y métodos físicos para el manejo de *P. operculella* en tubérculos almacenados. La implementación de los biopesticidas dependerá en última instancia de una mayor conciencia de sus atributos por parte de los productores y del público, quienes serán los principales impulsores para su uso y comercialización.

Palabras clave: *Bacillus thuringiensis*. Virus de la granulosis. Nematodos entomopatógenos. *Steinernema*. *Heterorhabditis*. Hongos entomopatógenos. *Metarhizium anisopliae*. *Beauveria bassiana*. *Muscodor albus*.

Abstract: The natural occurrence of specific pathogens and biopesticides applied in an inundative fashion can contribute significantly to control of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella*. Most of the research conducted and practices used for control of *P. operculella* use one species of granulovirus and the bacterium *Bacillus thuringiensis* (*Bt*). The *P. operculella* granulovirus (PhopGV) has the potential to play a significant role in the integrated management of the pest in stored tubers as well as in field crops. At the same time, *Bt* has been used successfully against *P. operculella* infestations in the field and in stored tubers. PhopGV and *Bt* are safe for application personnel and for the food products; in addition, they do not affect beneficial insects and other nontarget organisms. Other natural insecticides are the biofumigant fungus *Muscodor albus*, botanicals, sex pheromones and physical measures for *P. operculella* control in stored tubers. The implementation of biopesticides will ultimately depend on an increased awareness of their attributes by growers and the public, who will be the main drivers for their use and commercialization.

Keywords: *Bacillus thuringiensis*. Granulovirus. Entomopathogenic nematodes. *Steinernema*. *Heterorhabditis*. Entomopathogenic fungi. *Metarhizium anisopliae*. *Beauveria bassiana*. *Muscodor albus*.

Introducción

La palomilla de la papa, *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873), es originaria de las regiones productoras de papa de la Cordillera Andina en América del Sur, pero se ha propagado a áreas más tropicales y subtropicales productoras de papa (Sporleder *et al.* 2004; Sporleder y Kroschel 2008). La palomilla está establecida en el Noroeste del Pacífico de los Estados Unidos y ha provocado serias inquietudes por el daño que causa al cultivo de la papa (Rondon *et al.* 2008; De Bano *et al.* 2010). Alternativas para su control antes de la cosecha incluyen el uso de varios insecticidas de amplio espectro (Mansour 1984; Bennett *et al.* 1999; Schreiber y Jensen 2005). Sin embargo, el intervalo de seguridad precosecha de muchos insecticidas químicos no permite el tratamiento de la papa justo antes de la cosecha y consumo.

Se han reportado varios enemigos naturales de *P. operculella*, incluyendo insectos parasitoides y predadores (Briese 1981; Horne 1990; Kroschel y Koch 1994; Kroschel 1995;

Herman 2008a, 2008b; Horne y Page 2008) y patógenos (Kroschel y Lacey 2008; Lacey y Kroschel 2009). La ocurrencia natural y aplicaciones inundativas de entomopatógenos (biopesticidas) pueden contribuir significativamente al control de *P. operculella* como una estrategia de manejo integrado de plagas (MIP).

Se han desarrollado diversos plaguicidas microbiales (Lacey *et al.* 2001a) y algunos de ellos se utilizan para el control de algunos insectos plaga de la papa, incluyendo *P. operculella* (Radcliffè 1982; von Arx *et al.* 1987; Hamilton y Macdonald 1990; Zehnder *et al.* 1994; Cloutier *et al.* 1995; Kroschel *et al.* 1996a, b; Zeddarn *et al.* 2003; Wraight y Ramos 2005; Kroschel y Lacey 2008; Lacey *et al.* 2009; Wraight *et al.* 2009). Los insecticidas microbiales no requieren intervalos de seguridad precosecha, son inocuos para los agricultores y consumidores, y no afectan a organismos no específicos como los insectos benéficos.

En varios países alrededor del mundo se han hecho esfuerzos sustanciales para desarrollar agentes microbiales para

¹ Ph. D., Yakima Agricultural Research Laboratory, USDA-ARS, 5230 Konnowac Pass Road, Wapato, Wa. 98951 USA. larry.lacey@ars.usda.gov Corresponding author. ² Ph. D., Centro Internacional de la Papa, Apartado 1558, Lima 12, Perú. ³ Ph. D., University of Florida, IFAS, Mid-Florida Research and Education Center, Apopka, Florida. ⁴ Ing. Agrónomo, Yakima Agricultural Research Laboratory, USDA-ARS, 5230 Konnowac Pass Road, Wapato, Wa. 98951 USA.

el control de *P. operculella*. En contraste, muy poco se ha hecho a este respecto en los Estados Unidos. En esta revisión se presenta información acerca del desarrollo y potencial de virus, bacterias y nematodos para el control de *P. operculella*, con énfasis en las investigaciones desarrolladas en el estado de Washington.

Virus

En muchos de los países en donde se ha establecido la palomilla de la papa se ha encontrado al virus de la granulosis que ataca a *P. operculella* (PoGV). Su presencia se ha confirmado en la región Andina de América del Sur (Alcazar *et al.* 1991, 1992a; Sporleder 2003), África (Broodryk y Pretorius 1974; Laarif *et al.* 2003), el Medio Oriente (Kroschel y Koch 1994), Asia (Zeddám *et al.* 1999; Setiawati *et al.* 1999), Australia (Reed 1969; Briese y Mende 1981) y América del Norte (Hunter *et al.* 1975). El nombre del virus se deriva de su apariencia granular bajo microscopía electrónica (Fig. 1A). Cada gránulo o partícula del virus (OB) contiene una sola barra viral (Fig. 1B). Cuando las partículas (OBs) son consumidas por la larva de *P. operculella* éstas se disuelven en el medio alcalino del tracto digestivo, liberando a las barras virales que se unen y atraviesan las células epiteliales del intestino medio. De ahí, invaden una variedad de células del huésped y producen cientos de millones de partículas virales (OBs) por larva. Las células del cuerpo gordo de la larva son el sitio predominante de producción del virus. Por último, la larva infectada muere y se convierte en una fuente de inóculo para otras larvas. Reed (1971) y (Sporleder *et al.* 2007, 2008), reportaron los efectos de la concentración del virus, la temperatura y la edad de la larva en la progresión de la enfermedad en *P. operculella*. La mayoría de las larvas mueren después de 10 - 14 días de ingerir el virus y dosis muy altas del virus PhopGV pueden causar la muerte por toxicosis en 48 horas.

Sporleder (2003) evaluó la actividad de 14 aislamientos geográficos del PhopGV y encontró un rango de actividad que cubre varios órdenes de magnitud. Vickers *et al.* (1991) analizaron patrones de restricción de ADN y demostraron diferencias genéticas menores entre ocho aislamientos de PhopGV de

diverso origen geográfico. Ellos descubrieron tres genotipos que están estrechamente relacionados y el aislado peruano pudo distinguirse fácilmente de otros cinco provenientes de otros insectos hospederos. Bioensayos de tres aislados de virus de la granulosis PhopGV de Indonesia revelaron propiedades biológicas similares (Zeddám *et al.* 1999). Kroschel *et al.* (1996a) reportaron semejanza entre un aislado de Yemen y uno de Perú. En contraste, Léry *et al.* (1998) demostró considerables diferencias genéticas entre un aislado de Túnez y aislados de virus granular PhopGV de otras regiones.

Como muchos virus granulares, PhopGV tiene un reducido rango de hospederos. Solamente infecta a *P. operculella* y algunas otras especies de la misma familia (Gelechiidae). Por ejemplo, la palomilla de la papa de Guatemala, *Tecia solanivora*, (Povolny 1930), es susceptible a PhopGV, pero menos que *P. operculella* (Zeddám *et al.* 2003; Villamizar *et al.* 2005). Aunque se ha aislado al PhopGV de *Symmetrischema tangolias* (Gyen 1913) (Ángeles y Alcázar 1996), éste no parece afectar a dicha especie (J. Kroschel, com. pers.). Pokharkar y Kurhade (1999) reportaron falta de infectividad para otras once especies de lepidópteros.

En Australia y Yemen se ha documentado la incidencia natural de PhopGV en poblaciones de *P. operculella* (Briese 1981; Kroschel y Koch 1994; Kroschel 1995) donde las larvas estaban infectadas en bajos niveles. Kroschel y Koch (1994) observaron que la mayoría de la mortalidad de *P. operculella* en Yemen fue causada por parasitoides ichneumónidos y braconidos. Kroschel *et al.* (1996b) sugieren que los parasitoides resultaron ligeramente inhibidos por la aplicación de 5×10^{13} cuerpos de inclusión del virus PhopGV/ha, pero no por la aplicación del virus en una concentración diez veces menor. Las larvas de los parasitoides aparentemente continuaron desarrollándose en las larvas infectadas de *P. operculella*. El hecho de que PhopGV normalmente infecte larvas recién nacidas mientras que muchos parasitoides de *P. operculella* atacan huevos y larvas mayores, sugiere que puede emplearse un control combinado. Los registros sobre la incidencia natural del virus granular PhopGV en poblaciones de *P. operculella* indican que los niveles del virus son muy bajos para reducir el daño de la palomilla de la papa y que se requieren aplicaciones inundativas (fumigar o asperjar) para

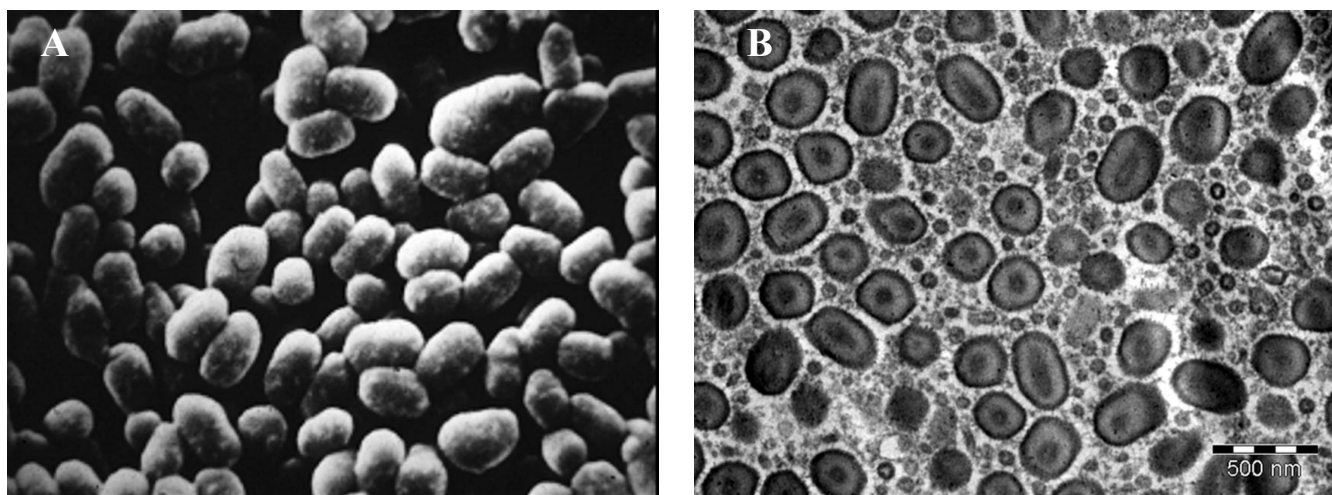


Figura 1. Gránulos del virus PoGV de la palomilla de la papa. **A.** cuerpos de inclusión intactos del PhopGV. Micrografía de Escaneo Electrónico (Cortesía del Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú.). **B.** Secciones transversales y longitudinales de los gránulos virales de PhopGV. Micrografía de Transmisión Electrónica (cortesía de Darlene Hoffmann, USDA - ARS, Parlier, CA.).

proveer un control efectivo. Las evaluaciones en campo del virus granular PhopGV para el control de *P. operculella* son limitadas y los resultados variables. Reed (1971) y Reed y Springett (1971) condujeron los primeros ensayos de campo del virus de la granulosis PhopGV en Australia y encontraron que una aplicación temprana del virus (6275 larvas/ha) puede lograr un control efectivo. Además, ellos observaron que el virus de la granulosis PhopGV se propaga fácilmente en áreas no tratadas.

Reed (1971) concluyó que el virus alcanzó a las larvas que minaban las hojas a través de las estomas, y que el viento y los pájaros fueron responsables de diseminar el virus. Salah y Aalbu (1992) probaron el virus en suspensión y en polvo bajo condiciones de campo en Túnez. La infestación de la papa se redujo hasta en un 73% cuando se aplicó el virus en la superficie del suelo en los cultivos de papa. Kurhade y Pokharkar (1997) reportaron que dosis de PhopGV de $5,5 \times 10^{11}$ cuerpos de inclusión/ha y Endosulfan al 0,035% proporcionaron un control efectivo de *P. operculella* que resulta en una infestación de la papa 6,9% más baja comparada con otros tratamientos de insecticidas.

Salah *et al.* (1994) pusieron a prueba una combinación de *Bacillus thuringiensis* Berliner, 1911, PhopGV y una doble irrigación para el control integrado de *P. operculella* en pruebas de campo en Túnez. En algunos casos, el control integrado resultó ser más eficiente que los insecticidas convencionales. Kroschel (1995) y Kroschel *et al.* (1996b) obtuvieron un control significativo de *P. operculella* en papa con aplicaciones de 5×10^{13} cuerpos de inclusión/ha. Once días después del tratamiento se observaron los síntomas típicos como coloración blanca lechosa y vitalidad reducida de las larvas, y una mortalidad del 70% a los 19 días del tratamiento. Finalmente el tratamiento viral causó hasta un 82,5% de mortalidad de *P. operculella*.

Estudios en el estado de Washington revelaron el potencial de PhopGV en el Noroeste de Estados Unidos. El Laboratorio de Investigación Agrícola de Yakima del Departamento de Agricultura de Estados Unidos desarrolló y optimizó métodos de producción de la palomilla *P. operculella* y del virus PhopGV. Actualmente se producen alrededor de 10,000 huevecillos y más de 1,500 pupas de *P. operculella* por semana. El virus se produce en larvas de *P. operculella* recién emergidas y expuestas en papas previamente tratadas con suspensiones virales de aproximadamente $1,5 \times 10^8$ cuerpos de inclusión/ml. Los huevecillos se inoculan con suspensiones con $1,5 \times 10^{10}$ cuerpos de inclusión/ml. El virus se recolecta de las larvas infectadas que salen de las papas, aproximadamente 14 días después.

En pruebas de campo, aplicaciones semanales de PhopGV de $9,9 \times 10^{12}$ cuerpos de inclusión/ha no redujeron el daño inicial (porcentaje de hojas minadas) en la primera generación de *P. operculella*, a pesar de que más del 90% de larvas tratadas estaban infectadas con virus y no puparon. Sin embargo, aplicaciones semanales de $9,9 \times 10^{12}$ /ha resultaron en una reducción de 76,3% de hojas minadas y una reducción de 96,3% de larvas de *P. operculella* en la segunda generación que es una dosis alta del virus. Una rotación semanal del PhopGV y *Bacillus thuringiensis* fue más efectiva que las aplicaciones semanales de sólo *Bt* 1,12 kg/ha con una reducción de larvas de la segunda generación del 97,1%. Una dosis menor del virus de la granulosis PhopGV de $9,9 \times 10^{11}$ cuerpos de inclusión/ha fue significativamente menos efectiva que las tasas más altas.

Las aplicaciones de dosis de PhopGV que causaron más del 95% de mortalidad en condiciones de campo, no son económicamente factibles. Por ejemplo, Arthurs *et al.* (2008b) reportaron un buen control por mayor tiempo de altas poblaciones de *P. operculella* después de varias aplicaciones de PhopGV a la concentración de 10^{13} CO/ha. Las poblaciones fueron reducidas entre 86-96% cuando se aplicaron sobre follajes y 90 a 97% cuando se hicieron aplicaciones sobre los tubérculos depositados en cajas inmediatamente después de cosechados.

La eficacia de la aplicación no sólo depende de la cepa del virus, dosis y método de aplicación, sino que su efecto puede verse reducido por la inactivación del virus por los rayos ultravioletas (UV) (Kroschel *et al.* 1996a; Sporleder *et al.* 2001; Sporleder 2003; Arthurs *et al.* 2008b). Kroschel *et al.* (1996a) investigaron la eficacia y persistencia en campo de diferentes preparaciones del virus de la granulosis PhopGV. Ellos calcularon una vida media del virus en papas expuestas al sol de 1,3 días. Mortalidades de larvas en primer estadio variaron de 43 - 49% cuando se alimentaron de vegetación colectada dos días después del tratamiento. Solamente del 19,4 al 25,8% de larvas murieron cuando se alimentaron del follaje recogido a los ocho días después de la aplicación del virus. Una variedad de coadyuvantes que ha sido usado para proteger otros baculovirus de la inactivación de los rayos ultravioleta (UV) fueron revisados por Burges y Jones (1998).

Sporleder (2003) investigó el uso de colorantes, abrillantadores ópticos, antioxidantes, materiales derivados de insectos hospederos y tipos de formulación para protección del virus de la granulosis PhopGV de la inactivación de los rayos ultravioleta. El notó que el abrillantador óptico Tinopal y ciertos antioxidantes protegieron la infectividad de virus irradiados. Sin embargo, se logró mayor protección contra luz UV en las preparaciones de larvas infectadas molidas en agua comparado con otras preparaciones (Kroschel y Koch 1996; Sporleder 2003; Chaparro *et al.* 2010).

El virus de la granulosis PhopGV ha sido reportado por varios investigadores como una muy buena protección a papas tratadas, especialmente en almacenes sin refrigeración. Éxitos en el control de la palomilla de la papa usando el virus de la granulosis PhopGV han sido demostrados en países andinos como Perú, Ecuador, Bolivia y Colombia, de donde *P. operculella* y la papa se cree que son originarios (Alcazar *et al.* 1992b; CIP 1992; Zeddám *et al.* 2003). El virus, además ha sido evaluado en papas almacenadas en varios países en el Medio Oriente, Norte de África y Asia (Amonkar *et al.* 1979; Hamilton y MacDonald 1990; Islam *et al.* 1990; Das *et al.* 1992; Setiawati *et al.* 1999; Chandel y Chanla 2005; Chandel *et al.* 2008). Dado que el virus no está expuesto a los rayos ultravioleta en almacenamiento, la protección de las papas puede durar varios meses.

Se estudió la efectividad de una formulación en polvo seco del granulovirus, preparado mezclando 1 kg de talco en un litro de agua con 20 larvas infectadas con el granulovirus, más Triton al 0.2% como agente dispersante (Alcázar y Raman 1992). Esta formulación se utilizó para la proporción de 5 kg/ton de papa para el almacenamiento. En esta investigación se demostró que los tubérculos tratados con el granulovirus presentaron 7, 8, 13 y 31% de tubérculos dañados a los 30, 60, 90 y 120 días de almacenamiento respectivamente; mientras que los tubérculos sin protección presentaron 64, 96, 100 y 100% de daño respectivamente. Estos resultados

indican una reducción del daño en 89, 91, 87 y 69% a los 30, 60, 90 y 120 días de almacenamiento.

Pruebas realizadas a 25°C por Arthurs *et al.* (2008a) indicaron que las suspensiones de PhopGV en agua o mezclado con diluentes (talco, arena, tierra de diatomeas y arcilla caolín), fueron efectivas para controlar larvas neonatas en tubérculos almacenados. Las suspensiones acuosas de PhopGV y virus formulado con talco provocaron 100% de mortalidad de larvas neonatas en tubérculos pre-infestados a concentraciones bajas como 0,00625 EL (equivalentes larvales) de PhopGV/kg tubérculos. Sin embargo, el tratamiento de tubérculos post-infestados con 0,4 EL de PhopGV/kg de tubérculos provocó solamente 92% de mortalidad. El efecto del PhopGV sobre la mortalidad y dispersión en condiciones de almacén refrigerado fue reportado por Lacey *et al.* (2010). El virus ocasionó un control efectivo de *P. operculella* en papas infestadas y también redujo la dispersión de las larvas que salieron de los tubérculos infestados a los tubérculos no infestados.

El potencial para el desarrollo de resistencia al virus de la granulosis PhopGV en larvas de *P. operculella* ha sido estudiado por Briese y Mende (1981, 1983) y Sporleder (2003). Briese y Mende (1981) notaron diferencias en susceptibilidad al virus PhopGV entre poblaciones de *P. operculella* en campos de Australia. Usando un bioensayo en laboratorio ellos compararon la susceptibilidad de 16 poblaciones en campo y observaron una diferencia de 11,6 veces entre las poblaciones más y menos susceptibles. Después de exposiciones seriadas de larvas susceptibles de *P. operculella* al virus PhopGV durante seis generaciones, Briese y Mende (1983) observaron un incremento de 140 veces la dosis letal media (LD₅₀). Observaciones similares fueron hechas por Sporleder (2003). Larvas de *P. operculella* que sobrevivieron a la exposición de concentraciones de virus que produjeron 50, 75 y 90% de mortalidad de las poblaciones progenitoras susceptibles fueron altamente resistentes al virus después de 12 generaciones. Una retrocruza sencilla con la población susceptible no redujo el nivel de resistencia. Basado en los reportes anteriores, los manejos de resistencia deben ser incorporados en los programas de control que regularmente usan el virus PhopGV.

Métodos para la producción *in vivo* de PhopGV son presentados en Reed y Springett (1971), CIP (1992), Kroschel *et al.* (1996b), Sporleder (2003), Zeddarn *et al.* (2003), y Villamizar *et al.* (2005). Básicamente los métodos empleados para la producción masiva de *P. operculella* se basan en la infección de larvas recién nacidas expuestas a las papas que han sido tratadas por inmersión en una suspensión acuosa de larvas trituradas e infectadas con PhopGV. Alternativamente, los huevos de *P. operculella* pueden sumergirse en suspensiones de PhopGV (Sporleder *et al.* 2005). Las larvas consumen el virus directamente cuando salen del huevo y son colocadas en papas en las cuales se desarrollan. Otro método de producción involucra la aspersión de suspensiones del virus en plantas de papa infestadas en el campo, la colección del follaje infestado después de que la larva muere, y la separación de la larva infectada del follaje exponiéndolo al calor (Matthiessen *et al.* 1978). Sporleder (2003) presentó información sobre los efectos de la temperatura, concentración inicial del virus, estadio larvario y densidad por gramo de papa en los rendimientos de los cuerpos de oclusión del virus. El número de larvas infectadas con el virus aumentó al aumentar la concentración del virus con una concentración óptima de 10⁹ cuerpos de inclusión/ml de suspensión. La temperatura óptima y

la densidad larvaria para la producción del virus fueron de 25°C y dos gramos de papa/larva respectivamente. Pokharkar y Kurhade (1999) reportaron además 25°C como óptima para la producción del virus. Léry *et al.* (1997) y Sudeep *et al.* (2005) reportaron el establecimiento de líneas de células de *P. operculella* y demostraron su utilidad para la producción de virus *in vitro*. El virus se ha producido comercialmente en Perú, Bolivia, Egipto y Túnez. Aunque el virus PhopGV no está disponible comercialmente en los Estados Unidos, su desarrollo y registro está garantizado basado en la necesidad del control de *P. operculella*, el potencial del virus PhopGV para retardar el desarrollo de resistencia a insecticidas convencionales. La seguridad del virus PhopGV le permitirá ser usado en los sistemas de manejo integrado de plagas (MIP) con un mínimo impacto sobre los organismos benéficos no específicos (Lacey y Arthurs 2008; Lacey y Kroschel 2009).

Bacterias

Bacillus thuringiensis Berliner, 1915 (*Bt*) es la única bacteria que ha sido evaluada para el control de *P. operculella*. Esta bacteria produce en forma natural toxinas cristalinas (venenos estomacales) que causan intoxicación en los insectos por la ruptura de las células epiteliales del intestino medio del tracto digestivo (Beegle y Yamamoto 1992; Garczynski y Siegel 2007). Los insecticidas basados en las toxinas de *Bt* son los más usados mundialmente como plaguicidas microbiales y se producen comercialmente para su uso contra un amplio rango de plagas incluyendo coleópteros (escarabajos), dípteros (moscas y mosquitos) y lepidópteros (mariposas y polillas) incluidas especies que atacan a la papa (Krieg *et al.* 1983; Hamilton y Macdonald 1990; Kroschel y Koch 1996; Lacey *et al.* 1999, 2001b; Wraight y Ramos 2005; Wraight *et al.* 2007; Arthurs *et al.* 2008a, 2008b). *Bt* es considerado ideal para el manejo de plagas porque es específico para plagas e inocuo para humanos y enemigos naturales de muchas plagas de cultivos. Formulaciones agrícolas típicas de *Bt* incluyen polvos humectables, concentrados líquidos, polvos, cebos y otros, y se comercializan con nombres como Acrobe, Bactospeine, Certan, Dipel, Javelin, Leptox, Novabac, Thuricide y Victory (Navon 2000; Garczynski y Siegel 2007). Para ser efectivos, los cristales de *Bt* tienen que ser ingeridos por la larva, siendo inefectivo contra insectos adultos. La muerte puede ocurrir dentro de pocas horas o en pocas semanas de la aplicación de *Bt*, dependiendo de la especie de insecto, edad y de la cantidad de *Bt* ingerido. Aunque hay muchas razas de *Bt*, cada una con una toxicidad específica a ciertos tipos de insectos, *Bt* subespecie *kurstaki* es la más comúnmente usada contra lepidópteros (Navon 2000). En Bolivia se detectaron incidencias naturales de *Bt* en poblaciones nativas de *P. operculella* (Hernández *et al.* 2005). Se aislaron muchas razas de suelos agrícolas, bodegas y papas infestadas con *P. operculella*. Aun más, algunas de las cepas mostraron tener igual o incluso mayor toxicidad comparadas con una cepa comercial normal (HD -1), lo que sugiere que se pueden desarrollar cepas nativas más efectivas.

Bt ha sido ampliamente probada para controlar infestaciones de *P. operculella* en laboratorio, campo y en condiciones de almacenamiento. La concentración letal media (LC₅₀) requerida aumenta con la edad de la larva (Salama *et al.* 1995a). *Bt* subespecie *kurstaki* (Turicide HP) aplicada a 200mg/kg de papa redujo sustancialmente la sobrevivencia de *P. operculella* del huevo a la emergencia del adulto (0,4%), comparado

con PhopGV (0,8-34,7%, dependiendo de la dosis) o el testigo (32,5%) (von Arx y Gebhardt 1990). En otros estudios de laboratorio, formulaciones con polvo de *Bt* (5000 unidades internacionales/mg) junto con permetrina (0,1%), protiofos (1%) y rotenona (2,4%) dieron buena protección a las papas contra infestaciones de *P. operculella* y fueron más efectivas controlando infestaciones comparadas con 1% clorpirifos (Hamilton y Macdonald 1990). En estudios de laboratorio e invernadero la potencia de *Bt* se mantuvo por más de 60 días cuando se aplicó al suelo para proteger semillas o papas en maceta (Amonkar *et al.* 1979).

Bt controla exitosamente las infestaciones de *P. operculella* en condiciones de campo, sin embargo, es necesario hacer varias aplicaciones porque *Bt* se degrada con los rayos ultravioleta (UV) del sol, y se pierde del suelo con la lluvia (Salama *et al.* 1995b; Arthurs *et al.* 2008b). Se necesitaron tres aplicaciones consecutivas de *Bt* (B10-T) en intervalos de ocho días para controlar a *P. operculella* en un cultivo de tomate en Israel (Broza y Sneh 1994). Se utilizaron aplicaciones de alto volumen (500 l/ha) para hacer llegar el ingrediente activo a los túneles de las hojas donde las larvas jóvenes estaban minándolas. En pruebas de campo en la India, aplicaciones foliares de *Bt* (Thuricide a 2-5 Kg/ha) en intervalos de 15 días iniciados 60 días después de la plantación, resultaron casi tan efectivas para controlar las infestaciones de *P. operculella* como el Paratión y el Carbaril aplicados a la superficie del suelo, resultando en un rendimiento promedio de papas de 9,3 - 10,7 ton/ha, comparado con 6,7 toneladas sin insecticidas (Awate y Naik 1979). En la República de Yemen las infestaciones de Polilla de la papa son muy altas, Kroschel (1995) ensayó *Bt* ('Dipel') por dos estaciones, en dos concentraciones (0,2% y 0,3%) con tres y cuatro aplicaciones por estación de papa. En el tratamiento testigo la infestación en hojas alcanzó 26 y 25 minas por planta. La aplicación de *Bt* hasta la fase de amarillamiento de la planta, redujo la infestación de hojas por la polilla en 41 % y 54 % y al final la infestación de los tubérculos a la cosecha en 23% y 10% respectivamente, comparado con el tratamiento testigo. En comparación, los mejores resultados se lograron con el piretroide Fenvalerato (0,1%) el cual redujo la infestación de hojas en 100% y la infestación de tubérculos en 70%.

En muchas partes del mundo, también se ha evaluado a *Bt* y otros métodos no químicos para el control de *P. operculella* después de la cosecha en almacenes de papa tradicionales (no refrigerados). En Yemen, Kroschel y Koch (1996) evaluaron varios plaguicidas de bajo riesgo para proteger las papas de *P. operculella* en el almacén. Aplicaciones sobre las papas de *Bt* mezclado con arena fina y polvo resultó completamente efectivo contra los huevecillos recién depositados, y controló además al 96% de larvas que ya estaban dentro de la papa. En Egipto, otra preparación de *Bt* (Dipel 2X 0.3%) resultó ser muy efectiva en almacén, eliminando la infestación de *P. operculella* frente a una infestación del 100% en los testigos no tratados 60 días después del tratamiento (Farrag 1998). En Túnez, el manejo integrado de *Bt* aplicado en el comienzo del periodo de almacenaje en combinación con el control cultural (cosecha temprana) eliminó la dependencia de fumigaciones con paration (von Ark *et al.* 1987). En los casos en que la papa tenía una infestación inicial alta (mayor a 20%), se reemplazó a *Bt* con un piretroide sintético (Permetrina). En Indonesia, tratamientos con *Bt* subespecie *kurstaki* (Thuricide en 2 g/l) causó 79% de mortalidad en larvas después de cuatro meses de almacenaje comparado con 58% de mor-

talidad de larvas sobre el follaje en invernadero (Setiawaiti *et al.* 1999). En Perú, Raman *et al.* (1987) encontraron que *Bt* subespecie *kurstaki* (Dipel) fue efectiva reduciendo el daño de alimentación en el almacenamiento cuando se aplicó como formulación en polvo. El aceite vegetal (1-2%) además redujo la eclosión de huevos pero fue fitotóxico, resultando en niveles altos de pudrición de papas. Sin embargo, en otros estudios, *Bt* subespecie *thuringiensis* (0,2% Bactospeine WP 16000 IU/mg) fue inefectivo en la protección de las papas en el almacenamiento, resultando tantas papas dañadas como los controles no tratados (Das *et al.* 1992).

Otra investigación sugiere que la efectividad de *Bt* puede mejorarse mediante formulaciones con extractos vegetales con propiedades insecticidas. Por ejemplo, extractos de *Atropa belladonna* L., 1753, *Hyoscyamus niger* L., 1753 y *Solanum nigrum* L., 1753 (Solanaceae) redujeron la concentración letal media (LC₅₀) de *Bt* contra *P. operculella* de 82 a 43, 31 y 40 µg/ml, respectivamente (Sabbour y Ismail 2002).

Nemátodos Entomopatógenos

Los nemátodos entomopatógenos (NEPs) son parásitos específicos de insectos de los géneros *Steinernema* (Steinernematidae) y *Heterorhabditis* (Heterorhabditidae) que están asociados obligadamente con bacterias simbióticas (*Xenorhabditis* spp. y *Photorhabditis* spp., respectivamente). Estas últimas son responsables de matar rápidamente a los insectos hospederos. Después de entrar a un insecto hospedante, los nemátodos en su etapa juvenil infectiva liberan una bacteria simbiótica. Además de matar al hospedante, la bacteria digiere los tejidos del insecto y produce antibióticos que protegen el cadáver de organismos saprófitos y carroñeros (Kaya y Gaugler 1993). Después de dos o tres ciclos reproductivos, cuando se reducen los nutrientes del hospedante, los estadios juveniles infecciosos se reproducen y abandonan al insecto hospedante. Este estado es capaz de infectar a los nuevos hospedantes o persistir por meses sin ellos (Kaya y Gaugler 1993; Glazer 2002). En las últimas cinco décadas se ha demostrado el potencial de los NEPs como agentes de control biológico de una gran variedad de insectos plaga (Georgis *et al.* 2006). Actualmente se producen comercialmente varias especies de NEPs para el control de diversas especies de insectos plaga de importancia económica (Grewal *et al.* 2005; Koppenhöfer 2007). Sin embargo, su uso para el control de *P. operculella* se ha investigado sólo recientemente. Investigaciones sobre el efecto de nemátodos entomopatógenos en *P. operculella* en el Laboratorio de Investigación Agrícola de Yakima, en Wapato, Washington, revelaron un buen potencial para el control de estadios de la palomilla que entran y salen del suelo. Se considera que estos nemátodos tienen potencial para el control de *P. operculella* en pilas de desecho de papas. Se demostró que la L4 de todas las especies del complejo de *P. operculella* son altamente susceptibles a las cepas de *Heterorhabditis* sp. procedentes de los altos de los Andes de Ecuador y Perú (J. Alcázar datos no publicados).

Hongos Entomopatógenos

Numerosas especies de hongos entomopatógenos son agentes efectivos para el control microbiano de varias especies de insectos plaga (Goettel *et al.* 2005; Ekesi y Maniania 2007), incluyendo algunas plagas claves de la papa (Lacey *et al.* 1999, 2009; Wraight y Ramos 2005, Wraight *et al.*

2007, 2009). Sin embargo, las investigaciones sobre el uso de hongos para el control de *P. operculella* aún son limitadas. Estudios de laboratorio con dos Hypocreales comunes, *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorok y *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillmen, indican que tienen potencial para el control de larvas de *P. operculella*, particularmente larvas jóvenes (Hafez *et al.* 1997; Sewify *et al.* 2000). Hafez *et al.* (1997) también demostraron la actividad de *B. bassiana* contra prepupas, pupas y adultos de *P. operculella*. Sewify *et al.* (2000) reportaron que la combinación de *M. anisopliae* y PhopGV tuvo un efecto sinérgico para el control de larvas cuando utilizó una concentración alta del hongo con una concentración baja del virus.

El hongo endofítico, *Muscodor albus*, Worapong *et al.* 2001, produce varios compuestos volátiles como alcohol, ésteres, cetonas, ácidos y lípidos, que son biocidas para un amplio rango de organismos incluyendo bacterias y hongos fipatogenos, nemátodos e insectos (Strobel *et al.* 2001; Worapong *et al.* 2001; Riga *et al.* 2008; Lacey *et al.* 2008). La actividad contra adultos y larvas de *M. albus* fue reportada contra *P. operculella* por Lacey y Neven (2006) y Lacey *et al.* (2008). Los adultos y larvas neonatas de *P. operculella* fueron expuestos a los volátiles de *M. albus* por 72 horas en cámaras herméticamente cerradas. Los porcentajes promedio de mortalidad de adultos de *P. operculella* en las cámaras con 15 y 30 g de micelio formulado fueron de 84,65 y 90,6%, respectivamente. El desarrollo del estado de pupa de *P. operculella* que fueron tratadas como larvas neonatas en tubérculos infestados, con 15 y 30 g de micelio formulado de *M. albus* se redujo a 61,8% y 72,8%, respectivamente. Lacey *et al.* (2008) observaron que el tiempo de exposición al hongo *M. albus* afectó significativamente la mortalidad de larvas cuando están infectando los tubérculos y su desarrollo hacia el estado de adulto. La duración del tiempo de exposición de 3, 7 ó 14 días a 24°C seguido por un periodo de incubación a 27°C hasta la emergencia de adultos provocó una mortalidad de 84,2%, 95,5% y de 99,6%, respectivamente. A 10°C y 15°C, la mortalidad de larvas se redujo significativamente.

Conclusiones

Los enemigos naturales como parásitos, depredadores y patógenos pueden ejercer un control substancial de las poblaciones de *P. operculella*, especialmente cuando se utilizan pocos insecticidas adicionales (Matthiessen y Springett 1973; Briese 1981; Kroschel y Koch 1994; Coll *et al.* 2000; Kroschel y Lacey 2008; Lacey y Kroschel 2009). Es probable que ninguna especie de enemigo natural provea por sí sola un control adecuado, pero juntas pueden complementarse y regular a *P. operculella* durante toda la temporada de crecimiento, en las diferentes etapas de su ciclo de vida y en varias densidades de poblaciones de la palomilla. Además de su utilidad para controlar *P. operculella* y otros insectos plaga, los patógenos específicos ofrecen otros beneficios incluyendo seguridad para los aplicadores y consumidores, e inocuidad sobre enemigos naturales y el ambiente (Laird *et al.* 1990; Hokkanen y Hajek 2003). La integración de patógenos y nemátodos contra insectos específicos en el agroecosistema de la papa dependerá de su compatibilidad con otros agentes de control, incluyendo plaguicidas, así como efecto de las condiciones del ambiente en su infectividad y persistencia. Su utilización adecuada requerirá de la selección de cepas de patógenos efectivas, del desarrollo de formulaciones para mejorar el su vida útil en al-

macenamiento, aplicación y persistencia, de la selección cuidadosa de la etapa de aplicación óptima, así como del mejor entendimiento de “cómo” se integran a los sistemas de producción de la papa. En última instancia, su implementación dependerá del mejor conocimiento de sus atributos por parte de los productores y el público (Lacey *et al.* 2001a).

Agradecimientos

Nina Bárcenas, Jorge Toledo, Don Hostetter y a Jaime Molina, por sus comentarios constructivos a este manuscrito.

Literatura citada

- ALCÁZAR, J.; CERVANTES, M.; RAMAN, K. V.; SALAS, R. 1991. Un virus como agente de la polilla de la papa *Phthorimaea operculella*. Revista Peruana Entomología 34: 101-104.
- ALCÁZAR, J.; CERVANTES, M.; RAMAN, K. V. 1992a. Caracterización y patogenicidad de un virus granulosis de la polilla de la papa *Phthorimaea operculella*. Revista Peruana de Entomología 35: 107-111.
- ALCÁZAR, J.; CERVANTES, M.; RAMAN, K. V. 1992b. Efectividad de un virus granulosis formulado en polvo para controlar *Phthorimaea* en papa almacenada. Revista Peruana Entomología 35: 113-116.
- ALCÁZAR, J.; RAMAN, K. V. 1992. Control of *Phthorimaea operculella* en almacenes rústicos, empleando virus granulosis en polvo. Revista Peruana de Entomología 35: 117-120.
- AMONKAR, S. V.; PAL, A. K.; VIJAYALAKSHMI, L.; RAO, A. S. 1979. Microbial control of potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zell.). Indian Journal of Experimental Biology 17: 1127-1133.
- ANGELES, I.; Alcazar, J. 1996. Susceptibilidad de la polilla *Symmetrischema tangolais* al virus de la granulosis de *Phthorimaea operculella* (PoGV). Revista Peruana Entomología 39: 7-10.
- ARTHURS, S. P.; LACEY, L. A.; DE LA ROSA, F. 2008a. Evaluation of a granulovirus (PoGV) and *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* for control of the potato tuberworm in stored tubers. Journal of Economic Entomology 101: 1540-1546.
- ARTHURS, S. P.; LACEY, L. A.; PRUNEDA, J. N.; RONDON, S. 2008b. Semi-field evaluation of a granulovirus and *Bacillus thuringiensis* ssp. *kurstaki* for season-long control of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella*. Entomologia Experimentalis et Applicata 129: 276-285.
- AWATE, B. G.; NAIK, L. M. 1979. Efficacies of insecticidal dusts applied to soil surface for controlling potato tuberworm (*Phthorimaea operculella* Zeller) in field. Journal of Maharashtra Agricultural Universities 4: 100.
- BEEGLE, C. C.; YAMAMOTO, T. 1992. History of *Bacillus thuringiensis* Berliner research and development. Canadian Entomologist 124: 587-616.
- BENNETT, A.; BENNETT, A. L.; TOIT, C. L. N. DU. 1999. Chemical control of potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller), in tobacco seedlings. African Plant Protection 5: 83-88.
- BRIESE, D. T. 1981. The incidence of parasitism and disease in field populations of the potato moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) in Australia. Journal of the Australian Entomological Society 20 (4): 319-326.
- BRIESE, D. T.; MENDE, H. A. 1981. Differences in susceptibility to a granulosis virus between field populations of the potato moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). Bulletin of Entomological Research 71: 11-18.
- BRIESE, D. T.; MENDE, H. A. 1983. Selection for increased resistance to a granulosis virus in the potato moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). Bulletin of Entomological Research 73: 1-9.
- BROODRYK, S. W.; PRETORIUS, L. M. 1974. Occurrence in South Africa of a granulosis virus attacking potato tuber moth,

- Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). Journal of the Entomological Society of South Africa 37: 125-128.
- BROZA, M.; SNEH, B. 1994. *Bacillus thuringiensis* spp. *kurstaki* as an effective control agent of lepidopteran pests in tomato fields in Israel. Journal of Economic Entomology 87: 923-928.
- BURGES, H. D.; JONES, K. A. 1998. Formulation of bacteria, viruses and protozoa to control insects. p. 34-127. En: Burges, H. D. (ed.). Formulation of Microbial Biopesticides. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 496 p.
- CHANDEL, R. S.; CHANDLA, V. K. 2005. Integrated control of potato tuber moth (*Phthorimaea operculella*) in Himachal Pradesh. Indian Journal of Agricultural Sciences. 75: 837-839.
- CHANDEL, R. V.; CHANDLA, V. K.; GARG, I. D. 2008. Integrated Pest Management of potato tuber moth in India. p. 127-138. En: Kroschel, J.; Lacey, L.A. (eds.). Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth - a Potato Pest of Global Importance. Tropical Agriculture 20, Advances in Crop Research 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany.
- CHAPARRO, M.; L. VILLAMIZAR; C. ESPINEL; A. M. COTES. 2010. Fotoestabilidad y actividad insecticida sobre larvas de *Tea-cia solanivora* de dos formulaciones de granulovirus. Revista Colombiana de Entomología. 36 (1): 25-30.
- CIP (Centro Internacional de la Papa). 1992. Biological control of potato tuber moth using *Phthorimaea* baculovirus. CIP Training Bulletin 2, International Potato Center, Lima, Peru. 27 pp.
- CLOUTIER, C.; JEAN, C.; BAUDIN, F.; LAVAL, U. 1995. More biological control for a sustainable potato pest management strategy. pp. 15-52. En: Duchesne, R. M. ; Boiteau, G. (eds.). Symposium 1995, Lutte aux Insectes Nuisibles de la Pomme de Terre. Proceedings of a Symposium held in Quebec City. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Sainte-Foy, Québec, Canada. 204 p.
- COLL, M.; GAVISH, S.; DORI, I. 2000. Population biology of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae), in two potato cropping systems in Israel. Bulletin of Entomological Research 90: 309-315.
- DAS, G. P.; MAGALLONA, E. D.; RAMAN, K. V.; ADALLA, C. B. 1992. Effects of different components of IPM in the management of the potato tuber moth in storage. Agriculture, Ecosystems and Environment 41, 321-325.
- DE BANO, S. J.; HAMM, P. B.; JENSEN, A.; RONDON, S. I.; LANDOLT, P. J. 2010. Spatial and temporal dynamics of potato tuberworm (Lepidoptera: Gelechiidae) in the Columbia Basin of the Pacific Northwest. Environmental Entomology 39: 1-14.
- EKESI, S.; MANIANIA, N. K. 2007. Use of Entomopathogenic Fungi in Biological Pest Management. Research Signpost, Kerala, India. 333 p.
- FARRAG, R. M. 1998. Control of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera Gelechiidae) at storage. Egyptian Journal of Agricultural Research 76: 947-952.
- GARCZYNSKI, S. F.; SIEGEL, J. P. 2007. Bacteria. p. 175-97. En: Lacey, L. A.; Kaya, H. K. (eds.). Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and evaluation of pathogens for control of insects and other invertebrate pests, 2nd edn. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- GEORGIS, R.; KOPPENHÖFER, A. M.; LACEY, L. A.; BÉLAIR, G.; DUNCAN, L. W.; GREWAL, P. S.; SAMISH, M.; TAN, L.; TORR, P.; VAN TOL, R. W. H. M. 2006. Successes and failures in the use of parasitic nematodes for pest control. Biological Control 38: 103-123.
- GLAZER, I. 2002. Survival biology. P. 169-187. En: Gaugler, R. (ed.). Entomopathogenic Nematology. CABI Publishing. Wallingford, Oxon, UK.
- GOETTEL, M. S.; ELLENBERG, J.; GLARE, T. 2005. Entomopathogenic fungi and their role in regulation of insect populations. p. 361-405. En: Gilbert, L. I.; Iatrou, K.; Gill, S. S. (eds.). Comprehensive Molecular Insect Science. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- GREWAL, P. S.; EHLERS, R.-U.; SHAPIRO-ILAN, D. I. 2005. Nematodes as Biocontrol Agents. CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK. 505 pp.
- HAFEZ, M.; ZAKI, F. N.; MOURSU, A.; SABBOUR, M. 1997. Biological effects of the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana* on the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller). Anzeiger Schadlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz 70: 158-159.
- HAMILTON, J. T.; MACDONALD, J. A. 1990. Control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) in stored seed potatoes. General Applied Entomology 22: 3-6.
- HERMAN, J.B. 2008a. Biological control of potato tuber moth, by *Apanteles subandinus* Blanchard in New Zealand. p. 73-80. En: Kroschel, J.; Lacey, L. A. (eds.). Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth - a Potato Pest of Global Importance. Tropical Agriculture 20, Advances in Crop Research 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany.
- HERMAN, J. B. 2008b. Integrated Pest Management of potato tuber moth in New Zealand. p. 119-126. En: Kroschel, J.; Lacey, L. A. (eds.). Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth - a Potato Pest of Global Importance. Tropical Agriculture 20, Advances in Crop Research 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany.
- HERNANDEZ, C. S.; ANDREW, R.; BEL, Y.; FERRÉ, J. 2005. Isolation and toxicity of *Bacillus thuringiensis* from potato-growing areas in Bolivia. Journal of Invertebrate Pathology 88: 8-16.
- HOKKANEN, H. M. T.; HAJEK, A. E. (eds.). 2003. Environmental Impacts of Microbial Insecticides: need and methods for risk assessment. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 269 p.
- HORNE, P. A. 1990. The influence of introduced parasitoids on the potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) in Victoria, Australia. Bulletin of Entomological Research 80: 159-163.
- HORNE, P. A.; PAGE, J. 2008. IPM dealing with potato tuber moth (PTW) and all other pests in Australian potato crops. p. 111-117. En: Kroschel, J.; Lacey, L. A. (eds.). Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth - a Potato Pest of Global Importance. Tropical Agriculture 20, Advances in Crop Research 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany.
- HUNTER, D. K.; HOFFMANN, D. F.; COLLIER, S. J. 1975. Observations on a granulosis virus of the potato tuberworm, *Phthorimaea operculella*. Journal of Invertebrate Pathology 26: 397-400.
- ISLAM, M. N.; KARIM, M. A.; NESSA, Z. 1990. Control of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae) in the storehouses for seed and ware potatoes in Bangladesh. Bangladesh Journal of Zoology 18: 41-52.
- KAYA, H. K.; GAUGLER, R. 1993. Entomopathogenic nematodes. Annual Review of Entomology 38: 181-206.
- KOPPENHÖFER, A. M. 2007. Nematodes. p. 248-264. En: Lacey, L. A.; Kaya, H. K. (eds.). Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and evaluation of pathogens for control of insects and other invertebrate pests, 2nd edn. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- KRIEG, A.; HUGER, A. M.; LANGENBRUCH, G. A.; SCHNETTER, W. 1983. *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis*: Ein neuer, gegenüber larven von coleopteren wirksamer pathotyp. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 96: 500-508.
- KROSCHER, J.; KOCH, W. 1994. Studies on the population dynamics of the potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zell. (Lep., Gelechiidae)) in the Republic of Yemen. Journal of Applied Entomology 118: 327-341.
- KROSCHER, J. 1995. Integrated pest management in potato production in Yemen with special reference to the integrated biological control of the potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zeller). Tropical Agriculture, 8. Margraf Verlag, Weikersheim, Germany. 227 p.

- KROSCHEL, J.; KOCH, W. 1996. Studies on the use of chemicals, botanicals and *Bacillus thuringiensis* in the management of the potato tuber moth in potato stores. *Crop Protection* 15: 197-203.
- KROSCHEL, J.; FRITSCH, E.; HUBER, J. 1996a. Biological control of the potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zeller) in the Republic of Yemen using granulosis virus: biochemical characterization, pathogenicity and stability of the virus. *Biocontrol Science Technology* 6: 207-216.
- KROSCHEL, J.; KAAACK, H. J.; FRITSCH, E.; HUBER, J. 1996b. Biological control of the potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zeller) in the Republic of Yemen using granulosis virus: propagation and effectiveness of the virus in field trials. *Biocontrol Science Technology* 6: 217-226.
- KROSCHEL, J.; LACEY, L. A. (eds.). 2008. Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) - a Potato Pest of Global Importance. *Tropical Agriculture* 20, Advances in Crop Research 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany. 147 pp.
- KURHADE, V. P.; POKHARKAR, D. S. 1997. Biological control of potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) on potato. *Journal of the Maharashtra Agricultural University* 22: 187-189.
- LAARIF, A.; FATTOUCH, S.; ESSID, W.; MARZOUKI, N.; SALAH, H. B.; HAMMOUDA, M. H. B. 2003. Epidemiological survey of *Phthorimaea operculella* granulosis virus in Tunisia. *Bulletin European and Mediterranean Plant Protection Organization* 33: 335-338.
- LACEY, L. A.; HORTON, D. R.; CHAUVIN, R. L.; STOCKER, J. M. 1999. Comparative efficacy of *Beauveria bassiana*, *Bacillus thuringiensis*, and aldicarb for control of Colorado potato beetle in an irrigated desert agroecosystem and their effects on biodiversity. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93: 189-200.
- LACEY, L. A.; FRUTOS, R.; KAYA, H. K.; VAIL, P. 2001a. Insect pathogens as biological control agents: Do they have a future? *Biological Control* 21: 230-248.
- LACEY, L. A.; HORTON, D. R.; UNRUH, T. R.; PIKE, K.; MARQUES, M. 2001b. Control biológico de plagas de papas en Norte América. Proceedings of the Washington State Potato Conference and Trade Fair. Taller en Español sobre la producción de papas. pp. 103-117.
- LACEY, L. A.; NEVEN, L. G. 2006. The potential of the fungus, *Muscodor albus* as a microbial control agent of potato tuber moth (Lepidoptera: Gelechiidae) in stored potatoes. *Journal of Invertebrate Pathology* 91: 195-198.
- LACEY, L. A.; ARTHURS, S. P. 2008. An overview of microbial control of the potato tuber moth. p. 33-48. En: Kroschel, J.; Lacey, L. A. (eds.). *Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth - a Potato Pest of Global Importance*. Tropical Agriculture 20, Advances in Crop Research 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany.
- LACEY, L. A.; HORTON, D. R.; JONES, D. C. 2008. The effect of temperature and duration of exposure of potato tuber moth (Lepidoptera: Gelechiidae) in infested tubers to the biofumigant fungus *Muscodor albus*. *Journal of Invertebrate Pathology* 97: 159-164.
- LACEY, L. A.; KROSCHEL, J. 2009. Microbial Control of the Potato Tuber Moth (Lepidoptera: Gelechiidae). *Fruit, Vegetable, and Cereal, Science and Biotechnology*, 3 (Special Year of the Potato Issue 1): 46-54.
- LACEY, L. A.; KROSCHEL, J.; WRAIGHT, S. P.; GOETTEL, M. S. 2009. An Introduction to Microbial Control of Insect Pests of Potato, Fruit, Vegetable, and Cereal, *Science and Biotechnology*, 3 (Special Year of the Potato Issue 1), 20-24.
- LACEY, L. A.; HEADRICK, H. L.; HORTON, D. R.; SCHREIBER, A. 2010. Effect of a Granulovirus on Mortality and Dispersal of Potato Tuber Worm (Lepidoptera: Gelechiidae) in Refrigerated Storage Warehouse Conditions. *Biocontrol, Science and Technology* 20: 437-447.
- LAIRD, M.; LACEY, L. A.; DAVIDSON, E. W. (eds.). 1990. *Safety of Microbial Insecticides*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. 259 pp.
- LÉRY, X.; ABOL-ELA, S.; GIANNOTTI, J. 1998. Genetic heterogeneity of *Phthorimaea operculella* granulovirus: restriction analysis of wild-type isolates and clones obtained *in vitro*. *Acta Virologica* 42: 13-21.
- MANSOUR, S. A. 1984. Protection of stored potatoes from the larvae of potato tuber moth by coating tubers with a thin layer of insecticide. *Pesticides* 18:40-42.
- MATTHIESSEN, J. N.; CHRISTIAN, R. L.; GRACE, T. D. C.; FILSHIE, B. K. 1978. Large-scale field propagation and the purification of the granulosis virus of the potato moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Bulletin of Entomological Research* 68: 385-391.
- MATTHIESSEN, J. N.; SPRINGETT, B. P. 1973. The food of the silvereye, *Zosterops gouldi* (Aves: Zosteropidae), in relation to its role as a vector of a granulosis virus of the potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Australian Journal of Zoology* 21: 533-540.
- NAVON, N. 2000. *Bacillus thuringiensis* application in agriculture. p. 355-369. En: Charles, J.-F.; Delecluse, A.; Nielsen-LeRoux, C. (eds.). *Entomopathogenic Bacteria: from laboratory to field application*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- POKHARKAR, D. S.; KURHADE, V. P. 1999. Cross infectivity and effect of environmental factors on the infectivity of granulosis virus of *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Journal of Biological Control* 13: 79-84.
- RADCLIFFE, E.B. 1982. Insect pests of potato. *Annual Review of Entomology* 27: 173-204.
- RAMAN, K. V.; BOOTH, R. H.; Palacios, M. 1987. Control of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) in rustic potato stores. *Tropical Science* 27: 175-194.
- REED, E. M. 1969. A granulosis virus of potato moth. *Australian Journal of Science* 31: 300-301.
- REED, E. M. 1971. Factors affecting the status of a virus as a control agent of the potato moth (*Phthorimaea operculella* (Zell.) (Lep., Gelechiidae)). *Bulletin of Entomological Research* 61: 223-233.
- REED, E. M.; SPRINGETT, B. P. 1971. Large-scale field testing of a granulosis virus for the control of the potato moth (*Phthorimaea operculella* (Zell.) (Lep., Gelechiidae)). *Bulletin of Entomological Research* 61: 207-222.
- RIGA, K.; LACEY, L.A.; GUERRA, N. 2008. The potential of the endophytic fungus, *Muscodor albus*, as a biocontrol agent against economically important plant parasitic nematodes of vegetable crops in Washington State. *Biological Control* 45: 380-385.
- RONDON, S. I.; DEBANO, S. J.; CLOUGH, G. H.; HAMM, P. B.; JENSEN, A. 2008. Occurrence of the potato tuber moth, in the Columbia Basin of Oregon and Washington. p. 9-13. En: Kroschel, J.; Lacey, L. A. (eds.). *Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth - a Potato Pest of Global Importance*. Tropical Agriculture 20, Advances in Crop Research 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany.
- SABBOUR, M.; ISMAIL, I. A. 2002. The combined effect of microbial control agents and plant extracts against potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zeller. *Bulletin of the National Research Centre Cairo* 27: 459-467.
- SALAH, H. B.; AALBU, R. 1992. Field use of granulosis virus to reduce initial storage infestation of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller), in North Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 38: 119-126.
- SALAH, H. B.; FUGLIE, K.; TEMIME, A. B.; RAHMOUNI, A.; CHEIKH, M. 1994. Utilisation du virus de la granulose de la teigne de la pomme de terre et du *Bacillus thuringiensis* dans la lutte intégrée contre *Phthorimaea operculella* Zell. (Lepid., Gelechiidae) en Tunisie. *Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique de Tunisie* 67: 1-20.

- SALAMA, H. S.; RAGAEI, M.; SABBOUR, M. 1995a. Larvae of *Phthorimaea operculella* (Zell.) as affected by various strains of *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Applied Entomology* 119: 241-243.
- SALAMA, H. S.; ZAKI, F. N.; RAGAEI, M.; SABBOUR, M. 1995b. Persistence and potency of *Bacillus thuringiensis* against *Phthorimaea operculella* (Zell.) (Lep. Gelechiidae) in potato stores. *Journal of Applied Entomology* 119: 493-494.
- SCHREIBER, A.; JENSEN, A. 2005. What to do about potato tuber moth. *Potato Progress* 5 (7): 1-2.
- SETIAWATI, W.; SOERIAATMADJA, R. E.; RUBIATI, T.; CHUJOY, E. 1999. Control of potato tuber moth (*Phthorimaea operculella*) using an indigenous granulosis virus in Indonesia. *Indonesian Journal of Crop Science* 14: 10-16.
- SEWIFY, G. H.; ABOL-ELA, S.; ELDIN, M. S. 2000. Effects of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) and granulosis virus (GV) combinations on the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Bulletin of Faculty of Agriculture-University of Cairo* 51: 95-106.
- SPORLEDER, M.; ZEGARRA, O.; KROSCHER, J.; HUBER, J.; LAGNAOUI, J. 2001. Assessment of the inactivation time of *Phthorimaea operculella* granulovirus (PoGV) at different intensities of natural irradiation. *Scientist-and-farmer-partners-in-research-for-the-21st-Century-Program-Report-1999-2000*. pp. 123-128. Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú.
- SPORLEDER, M. 2003. The granulovirus of the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller): Characterisation and prospects for effective mass production and pest control. p. 206. En: J. Kroschel, (ed.). *Advances in Crop Research Vol. 3*. Margraf Verlag, Weikersheim, Germany. 196 p.
- SPORLEDER, M.; KROSCHER, J.; GUTIERREZ QUISPE, M.; LAGNAOUI, A. 2004. A temperature-based simulation model for the potato tuberworm, *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera; Gelechiidae). *Environmental Entomology* 33: 477-486.
- SPORLEDER, M.; KROSCHER, J.; HUBER, J.; LAGNAOUI, A. 2005. An improved method to determine the biological activity (LC₅₀) of the granulovirus PoGV in its host *Phthorimaea operculella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 116: 191-197.
- SPORLEDER, M.; RODRIGUEZ CAUTI, E. M.; HUBER, J.; KROSCHER, J. 2007. Susceptibility of *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera; Gelechiidae) to its granulovirus PoGV with larval age. *Agricultural and Forest Entomology* 9: 271-278.
- SPORLEDER, M.; ZEGARRA, O.; RODRÍGUEZ CAUTI, E. M. R.; KROSCHER, J. 2008. Effects of temperature on the activity and kinetics of the granulovirus infecting the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control* 44: 286-295.
- SPORLEDER, M.; KROSCHER, J. 2008. The potato tuber moth granulovirus (PoGV): use, limitations, and possibilities for field applications. p. 49-71. En: Kroschel, J.; Lacey, L.A. (eds.). *Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth - a Potato Pest of Global Importance*. Tropical Agriculture 20, *Advances in Crop Research* 10. Margraf Publishers, Weikersheim, Germany.
- STROBEL, G. A.; DIRKSE, E.; SEARS, J.; MARKWORTH, C. 2001. Volatile antimicrobials from *Muscodor albus*, a novel endophytic fungus. *Microbiology Reading* 147: 2943-2950.
- SUDEEP, A. B.; KHUSHIRAMANI, R.; ATHAWALE, S. S.; MISHRA, A. C.; MOURYA, D. T. 2005. Characterization of a newly established potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zeller) cell line. *Indian Journal of Medical Research* 121: 159-163.
- VICKERS, J. M.; CORY, J. S.; ENTWISTLE, P. F. 1991. DNA characterization of eight geographic isolates of granulosis virus from the potato tuber moth (*Phthorimaea operculella*) (Lepidoptera, Gelechiidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 57: 334-342.
- VILLAMIZAR, L.; ZEDDAM, J.-L.; ESPINEL, C.; COTES, A. M. 2005. Implementación de técnicas de control de calidad para la producción de un bioplaguicida a base del granulovirus de *Phthorimaea operculella* PhopGV. *Revista Colombiana de Entomología* 31: 127-132.
- von Arx, R.; Goueder, J.; Cheikh, M.; Temime, A. B. 1987. Integrated control of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) in Tunisia. *Insect Science and Application* 8: 989-994.
- von Arx, R.; Gebhardt, F. 1990. Effects of a granulosis virus, and *Bacillus thuringiensis* on life-table parameters of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella*. *Entomophaga* 35: 151-159.
- WORAPONG, J.; STROBEL, G.; FORD, E. J.; LI, J. Y.; BAIRD, G.; HESS, W. M. 2001. *Muscodor albus* anam. gen. et sp. nov., an endophyte from *Cinnamomum zeylanicum*. *Mycotaxon* 79: 67-79.
- WRAIGHT, S. P.; RAMOS, M. E. 2005. Synergistic interaction between *Beauveria bassiana* - and *Bacillus thuringiensis tenebrionis*-based biopesticides applied against field populations of Colorado potato beetle larvae. *Journal of Invertebrate Pathology* 90: 139-150.
- WRAIGHT, S. P.; SPORLEDER, M.; POPRAWOSKI, T. J.; LACEY, L. A. 2007. Application and evaluation of entomopathogens in potato. p. 329-359. En: Lacey, L. A.; Kaya, H. K. (eds.). *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and evaluation of pathogens for control of insects and other invertebrate pests*, 2nd ed. Springer, Dordrecht. 934 p.
- WRAIGHT, S. P.; LACEY, L. A.; KABALUK, J. T.; GOETTEL, M. S. 2009. Potential for Microbial Biological Control of Coleopteran and Hemipteran Pests of Potato. *Fruit, Vegetable, and Cereal, Science and Biotechnology*, 3 (Special Year of the Potato Issue 1): 25-38.
- ZEDDAM, J. L.; POLLET, A.; MANGOENDIHARJO, S.; RAMADHAN, T. H.; LOPEZ-FERBER, M. 1999. Occurrence and virulence of a granulosis virus in *Phthorimaea operculella* (Lep. Gelechiidae) populations in Indonesia. *Journal of Invertebrate Pathology* 74: 48-54.
- ZEDDAM, J. L.; VÁSQUEZ SOBERON, R. M.; VARGAS RAMOS, Z.; LAGNAOUI, A. 2003. Producción viral y tasas de aplicación del granulovirus usado para el control biológico de las polillas de la papa *Phthorimaea operculella* y *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas* 29: 659-667.
- ZEHNDER, G.W.; POWELSON, M.L.; JANSSON, R.K.; RAMAN, K.V. (eds.). 1994. *Advances in Potato Pest Biology and Management*, The American Phytopathological Society Press, St. Paul, MN, USA. 655 pp.

Recibido: 22-jun-2010 • Aceptado: 14-ago-2010