

Control Microbiano de la Palomilla de la Papa, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae)

Lawrence A. Lacey, Steven P. Arthurs y Francisco de la Rosa
Yakima Agricultural Research Laboratory, USDA-ARS
5230 Konnowac Pass Road
Wapato, Wa. 98951 USA

La palomilla de la papa, *Phthorimaea operculella*, 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. 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, 2006). Alternativas para su control antes de la cosecha incluyen el uso de varios insecticidas de amplio espectro (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 ha 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* (von Arx et al., 1987; Hamilton y Macdonald, 1990; Cloutier et al., 1995; Kroschel et al., 1996b; Lacey et al., 2001b; Zeddardam et al., 2003; Wraight y Ramos, 2005). Los insecticidas microbiales no requieren de 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 ha hecho esfuerzos sustanciales para desarrollar agentes microbiales para 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 granular que ataca a *P. operculella* (PoGV). Su presencia se ha confirmado en la región Andina de América del Sur (Alcazar et al., 1991, 1992a; Spoleder, 2003), África (Broodryk y Pretorius, 1974; Laarif et al., 2003), el Medio Oriente (Kroschel y Koch, 1994), Asia (Zeddardam et al., 1999; Setiawati et al., 1999), Australia (Reed, 1969; Briese, 1981) y América del Norte (Hunter et al., 1975). El nombre del virus se deriva de su apariencia granular bajo microscopía electrónica (Figura 1A). Cada gránulo o partícula del virus (OB) contiene una sola barra viral (Figura 1B). Cuando las partículas (OBs) son consumidas por la larva del *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 graso 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) reportó sobre los efectos de 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 PoGV pueden causar la muerte por toxicosis en 48 horas.

Sporleder (2003) evaluó la actividad de 14 aislados geográficos del PoGV 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 aislados de PoGV de diverso origen geográfico. Ellos descubrieron tres genotipos distintos pero estrechamente relacionados y el aislado peruano pudo distinguirse fácilmente del virus granular de otros cinco insectos hospederos. Bioensayos de 3 aislados de virus granular PoGV 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, Lerry et al. (1998) demostró considerables diferencias genéticas entre un aislado de Túnez y aislados de virus granular PoGV de otras regiones.

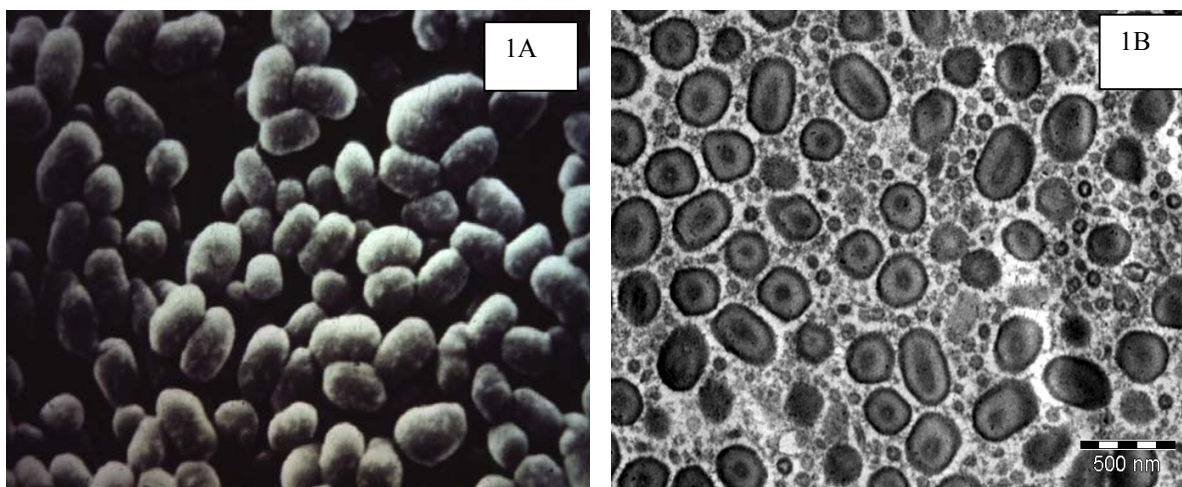


Figura 1 - Gránulos del virus PoGV de la palomilla de la papa. 1A Cuerpos de oclusión intactos del PoGV. Micrografía de Escaneo Electrónico, Cortesía del Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú. 1B Secciones transversales y longitudinales de los gránulos virales de PoGV. Micrografía de Transmisión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

Como muchos virus granulares, PoGV tiene un reducido rango de hospederos específicos. 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*, es susceptible a PoGV, pero a niveles más bajos que *P. operculella* (Zeddám et al., 2003; Villamizar et al., 2005). Aunque se ha aislado al PoGV de *Symmetrischema tangolias* (Ángeles y Alcazar, 1996), éste no parece afectar a dicha especie (J. Kroschel, comunicación personal). Pokharkar y Kurhade (1999) reportaron ausencia de infectividad para otras once especies de lepidópteros.

En Australia y Yemen se ha documentado la incidencia natural de PoGV 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 ichneumonídeos y braconídeos. Kroschel et al. (1996b) sugieren que los parasitoides resultaron ligeramente inhibidos por la aplicación de 5×10^{13} cuerpos de oclusión del virus PoGV /ha, pero no por la aplicación de una décima de la cantidad del virus. Las larvas de los parasitoides aparentemente continuaron desarrollándose en las larvas infectadas de *P. operculella*. El hecho de que PoGV normalmente infecta 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 PoGV 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 proveer un control efectivo. Las evaluaciones en campo del virus granular PoGV 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 granular PoGV en Australia y encontraron que una aplicación temprana del virus (6275 larvas/ha) puede lograr un control efectivo. Además, ellos observaron que el virus granular PoGV 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 al 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 a la superficie del suelo en los cultivos de papa. Kurhade y Pokharkar (1997) reportaron que dosis de PoGV de 5.5×10^{11} cuerpos de oclusión/ha y Endosulfan al 0.035% proporcionaron un control efectivo de *P. operculella* resultando 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*, PoGV 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. Kroscher (1995) y Kroscher et al., (1996b) obtuvieron un control significativo de *P. operculella* en papa con aplicaciones de 5×10^{13} cuerpos de oclusión/ha. Once días después del tratamiento se observaron los síntomas típicos (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 preliminares en el estado de Washington revelaron el potencial de PoGV 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 PoGV. Actualmente se produce alrededor de 10,000 huevecillos y más de 1500 pupas de *P. operculella* por semana. El virus se produce en larvas de *P. operculella* recién emergidas y expuestas en papas previamente tratadas en suspensiones virales de aproximadamente 1.5×10^8 cuerpos de oclusión/ml. Los huevecillos se inoculan en suspensiones con 1.5×10^{10} cuerpos de oclusión/ml. El virus se colecta de las larvas infectadas que salen de las papas (aproximadamente 14 días después).

En pruebas de campo, aplicaciones semanales de PoGV de 4×10^{12} cuerpos de oclusión /acre (9.9×10^{12} /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 4×10^{12} /acre (9.9×10^{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 (dosis alta del virus). Una rotación del PoGV y *Bacillus thuringiensis* (alternándolos semanalmente) fue más efectiva que las aplicaciones semanales de sólo Bt (1 lb/acre) (97.1% reducción de larvas de la segunda generación). Una dosis menor del virus granular PoGV (4×10^{11} cuerpos de oclusión /acre (9.9×10^{11} /ha)) fue significativamente menos efectiva que las tazas más altas.

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 la radiación de los rayos ultravioletas (UV) (Kroschel et al., 1996a; Sporleder et al., 2001; Sporleder, 2003). Kroschel et al. (1996a) investigaron la eficacia y persistencia en campo de diferentes preparaciones del virus granular PoGV.

Ellos calcularon una vida media del virus granular PoGV 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 2 días después del tratamiento. Solamente del 19.4 al 25.8% de larvas murieron cuando se alimentaron del follaje recogido a los 8 días después de la aplicación del virus. Una variedad de coadyuvantes que ha sido usados para proteger otro 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 granular PoGV de la inactivación de los rayos ultravioleta. Él 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).

El virus granular PoGV ha sido reportado por varios investigadores de proveer muy buena protección a papas tratadas, especialmente en almacenes sin refrigeración. Éxitos en el control de la palomilla de la papa usando el virus granular PoGV han sido demostrados en países andinos como Perú, Ecuador, Bolivia y Colombia, donde *P. operculella* y la papa se cree 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 Mac Donald, 1990; Islam et al., 1990; Das et al., 1992; Setiawati et al., 1999). Dado que el virus no está expuesto a los rayos ultravioleta en almacenamiento, la protección de las papas puede durar varios meses.

El potencial para el desarrollo de resistencia al virus granular PoGV en larvas de *P. operculella* ha sido presentado por Briese y Mende (1981, 1983) y Sporleder (2003). Briese y Mende (1981) notaron diferencias en susceptibilidad al virus PoGV 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 PoGV 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 PoGV.

Métodos para la producción *in vivo* de PoGV son presentados en Reed y Sprigett (1971), CIP (1992), Kroschel et al. (1996b), Sporleder (2003), Zeddám et al. (2003), y Villamizar et al. (2005). Básicamente los métodos empleados para la producción masiva de *P. operculella* seguidas por 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 PoGV. Alternativamente, los huevos de *P. operculella* pueden ser sumergidos en suspensiones de PoGV (Sporleder et al., 2005). Las larvas consumen el virus directamente en cuanto salen del huevo y son provistos con 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 cuerpo 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 oclusión/ml de suspensión. La temperatura óptima y la densidad larvaria para la producción del virus fue de 25°C (77°F) y dos gramos de papa/larva respectivamente. Pokharkar y Kurhade (1999) reportaron además 25°C como óptima para la producción del virus. Lery 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 PoGV 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 PoGV para retardar el desarrollo de resistencia a insecticidas convencionales. La seguridad del Virus PoGV le permitirá ser usado en los sistemas de manejo integrado de plagas (IPM) con un mínimo impacto sobre los organismos benéficos no específicos.

BACTERIAS

Bacillus thuringiensis (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) el cual causa enfermedad en los insectos a través de la ruptura celular de las células epiteliales de la parte media del tracto digestivo (Beegle y Yamamoto, 1992; Lacey et al., 2001a). 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 (orugas), incluyendo 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). 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. 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 del 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 insectos lepidópteros. 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 comparados con una cepa comercial normal (HD -1), lo que sugiere que se puede desarrollar cepas indígenas 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 (LC_{50}) 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 PoGV (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 Permethrin (0.1%), Prothiofos (1%) y Rotenone (2.4%) dieron buena protección a las papas contra infestaciones de *P. operculella* y fueron más efectivas controlando infestaciones existentes comparadas con 1% chlorpyrifos (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 deslava del suelo con la lluvia (Salama et al., 1995b). 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 utilizó aplicaciones de alto volumen (500l/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) a intervalos de 15 días (empezando 60 días después de la plantación), resultaron casi tan efectivas para controlar las infestaciones de *P. operculella* como el parathion 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 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, Kroscher 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 almacen, eliminando la infestación de *P. operculella* comparada con el 100% de infestación 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 parathion (Von Ark et al., 1987). En los casos en que la papa tenía una infestación inicial alta (más 20%), se reemplazó a Bt con un piretroide sintético (Permethrin). En Indonesia, tratamientos con Bt subespecie *kurstaki* (Thuricide en 2 g/l) causó 79% de mortalidad en larvas después de 4 meses de almacenaje comparado con 58% de mortalidad de larvas sobre el follaje en invernadero. (Setiawaiti et al., 1999). En Perú, Raman et al. (1987) encontró 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 reportado inefectivo protegiendo 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*, *Hyoscyamus níger* y *Solanum nigrum*, redujeron la concentración letal media (LC₅₀) de Bt contra *P. operculella* de 82 a 43, 31 y 40 mg/ml, respectivamente (Sabbour e Ismail, 2002).

NEMATODOS ENTOMOPATÓGENOS

Los nematodos entomopatógenos (NEPs) son parásitos específicos de insectos de los géneros *Steinernema* (Steinernematidae) y *Heterorhabditis* (Heterorhabditidae) que están asociados obligadamente con bacterias simbióticas (*Xenorhabdis* spp. y *Photorhabdis* spp., respectivamente). Estas últimas son responsables de matar rápidamente a los insectos hospederos. Después de entrar a un insecto huésped, los nematodos en su etapa juvenil infectiva liberan a la bacteria simbiótica. Además de matar al hospedero, la bacteria digiere los tejidos del huésped, produce antibióticos para proteger el cadáver del huésped de organismos saprófitos y carroñeros. Después de dos o tres ciclos reproductivos, cuando se reducen los nutrientes del hospedero, los estadios juveniles infecciosos se reproducen y abandonan al insecto hospedero. Este estado es capaz de infectar a los nuevos hospederos o persistir por meses sin ellos.

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.

Sin embargo, su uso para el control de *P. operculella* se ha investigado solo recientemente. Investigaciones sobre el efecto de nematodos 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 nematodos tienen potencial para el control de *P. operculella* en pilas de desecho de papas. Se tienen planeadas investigaciones más exhaustivas sobre la eficacia de *Steinernema* spp y *Heterorhabditis* spp, en la temporada de campo del 2007 en Washington y Oregon.

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). Es probable que ninguna especie de enemigos naturales sola proveerá de un control adecuado, pero juntos pueden complementarse y regular a *P. operculella* durante toda la temporada de crecimiento, en las varias etapas de su ciclo de vida y en varias densidades de poblaciones de la palomilla. Además de su utilidad para controlar *P. operculella* y otras plagas de insectos, los patógenos específicos ofrecen otros beneficios incluyendo seguridad para los aplicadores y consumidores, e inocuidad sobre enemigos naturales y el medio ambiente (Laird et al., 1990; Hokkanen and Hajek, 2003). La integración de patógenos y nematodos 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 medio 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 almacenamiento, 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

Le damos las gracias a Nina Bárcenas, Don Hostetter y a Jaime Molina por sus comentarios constructivos a este manuscrito.

REFERENCIAS CITADAS

- Alcázar, J., M. Cervantes, y K. V. Raman. 1992a. Caracterización y patogenicidad de un virus granulosis de la polilla de la papa *Phthorimaea operculella*. Rev. Per. Entomol. 35: 107-111.
- Alcázar, J., M. Cervantes, and K. V. Raman. 1992b. Efectividad de un virus granulosis formulado en polvo para controlar *Phthorimaea* en papa almacenada. Rev. Per. Entomol. 35: 113-116.
- Alcázar, J., M., K. V. Raman, y R. Salas. 1991. Un virus como agente de la polilla de la papa *Phthorimaea operculella*. Rev. Per. Entomol. 34: 101-104.
- Amonkar, S. V., A. K. Pal, L. Vijayalakshmi, and A. S. Rao. 1979. Microbial control of potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zell.). Indian J. Exp. Biol. 17: 1127-1133.
- Angeles, I. y J. Alcázar. 1996. Susceptibilidad de la polilla *Symmetrischema tangolais* al virus de la granulosis de *Phthorimaea operculella* (PoGV). Rev. Per. Entomol. 39: 7-10.
- Awate, B. G., and Naik, L. M. 1979. Efficacies of insecticidal dusts applied to soil surface for controlling potato tuberworm (*Phthorimaea operculella* Zeller) in field. J. Maharashtra Agricultural Universities 4: 100.
- Beegle, C. C. and T. Yamamoto. 1992. History of *Bacillus thuringiensis* Berliner research and development. Can. Entomol. 124: 587-616.
- Briese, D. T. 1981. The incidence of parasitism and disease in field populations of the potato moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) in Australia. J. Australian Entomol. Soc. 20: 319-326.
- Briese, D. T. and H. A. Mende. 1981 Differences in susceptibility to a granulosis virus between field populations of the potato moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). Bull. Entomol. Res. 71: 11-18.
- Briese, D. T. and H. A. Mende. 1983. Selection for increased resistance to a granulosis virus in the potato moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). Bull. Entomol. Res. 73: 1-9.

- Broodryk, S. W. and L. M. Pretorius. 1974. Occurrence in South Africa of a granulosis virus attacking potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). J. Entomol. Soc. S. Africa. 37: 125-128.
- Broza, M. and B. Sneh. 1994. *Bacillus thuringiensis* spp. *kurstaki* as an effective control agent of lepidopteran pests in tomato fields in Israel. J. Econ. Entomol. 87: 923-928.
- Burges, H. D. and K. A. Jones. 1998. Formulation of bacteria, viruses and protozoa to control insects, *In*: H. D. Burges (ed.), "Formulation of Microbial Biopesticides", pp. 34-127. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- CIP. 1992. Biological control of potato tuber moth using *Phthorimaea* baculovirus. CIP Training Bulletin 2, International Potato Center, Lima, Peru. 27 pp.
- Cloutier, C., C. Jean, F. Baudin and U. Laval, 1995. More biological control for a sustainable potato pest management strategy. *In*: R. M. Duchesne & G. Boiteau (eds), "Symposium 1995, Lutte aux Insectes Nuisibles de la Pomme de Terre". Proceedings of a Symposium held in Quebec City. pp. 15-52. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Sainte-Foy, Québec, Canada.
- Coll, M., S. Gavish, and I. Dori. 2000. Population biology of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae), in two potato cropping systems in Israel. Bull. Entomol. Res. 90: 309-315.
- Das, G. P., E. D. Magallona, K. V. Raman and C. B. Adalla. 1992. Effects of different components of IPM in the management of the potato tuber moth in storage. Agric. Ecosys. Environ. 41, 321-325.
- Farrag, R. M. 1998. Control of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera Gelechiidae) at storage. Egypt. J. Agric. Res. 76: 947-952.
- Georgis, R., A. M. Koppenhöfer, L. A. Lacey, G. Bélair, L. W. Duncan, P. S. Grewal, M. Samish, L. Tan, P. Torr and R. W. H. M. van Tol. 2006. Successes and failures in the use of parasitic nematodes for pest control. Biol. Control 38: 103-123.
- Hamilton, J. T. and J. A. Macdonald. 1990. Control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) in stored seed potatoes. Gen. Appl. Entomol. 22: 3-6.
- Hernandez, C. S., R. Andrew, Y. Bel and J. Ferré. 2005. Isolation and toxicity of *Bacillus thuringiensis* from potato-growing areas in Bolivia. J. Invertebr. Pathol. 88: 8-16.
- Hokkanen, H. M. T. and A. E. Hajek (eds.) 2003. Environmental Impacts of Microbial Insecticides: need and methods for risk assessment. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 269 pp.
- Hunter, D. K., D. F. Hoffmann, and S. J. Collier. 1975. Observations on a granulosis virus of the potato tuberworm, *Phthorimaea operculella*. J. Invertebr. Pathol. 26: 397-400.
- Islam, M. N., Karim, M. A., and 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 J. Zool. 18: 41-52.
- Krieg, A., A. M. Huger, G. A. Langenbruch, and W. Schnetter. 1983. *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis*: Ein neuer, gegenüber larven von coleopteren wirksamer pathotyp. Z. Angew. Entomol. 96: 500-508.
- Kroschel, 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.
- Kroschel, J. and W. Koch. 1994. Studies on the population dynamics of the potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zell. (Lep., Gelechiidae)) in the Republic of Yemen. J. Appl. Entomol. 118: 327-341.
- Kroschel, J. and W. Koch. 1996. Studies on the use of chemicals, botanicals and *Bacillus thuringiensis* in the management of the potato tuber moth in potato stores. Crop Prot. 15: 197-203.
- Kroschel, J, E. Fritsch, and J. Huber. 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 Sci. Technol. 6: 207-216.

- Kroschel, J., H. J. Kaack, E. Fritsch, and J. Huber. 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 Sci. Technol.* 6: 217-226.
- Kurhade, V. P. and D. S. Pokharkar. 1997. Biological control of potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) on potato. *J. Maharashtra Agric. Univ.* 22: 187-189.
- Laarif, A., S. Fattouch, W. Essid, N. Marzouki, H. B. Salah, and M. H. B. Hammouda. 2003. Epidemiological survey of *Phthorimaea operculella* granulosis virus in Tunisia. *Bull. OEPP* 33: 335-338.
- Lacey, L. A., R. Frutos, H. K. Kaya and P. Vail. 2001a. Insect pathogens as biological control agents: Do they have a future? *Biol. Control* 21: 230-248.
- Lacey, L. A., D. R. Horton, R. L. Chauvin and J. M. Stocker. 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. *Entomol. Exp. Applic.* 93: 189-200.
- Lacey, L. A., D. Horton, T. R. Unruh, K. Pike y M. Marques. 2001b. Control biológico de plagas de papas en Norte América. *Proc. Wash. State Potato Conf. Trade Fair. Taller en Español sobre la producción de papas.* pp. 103-117.
- Laird, M., L. A. Lacey and E. W. Davidson (eds.). 1990. "Safety of Microbial Insecticides". CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. 259 pp.
- Lery, X., S. Abol-Ela, and J. Giannotti. 1998. Genetic heterogeneity of *Phthorimaea operculella* granulovirus: restriction analysis of wild-type isolates and clones obtained *in vitro*. *Acta Virologica* 42: 13-21.
- Matthiessen, J. N. and B. P. Springett. 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 J. Zool.* 21: 533-540.
- Matthiessen, J. N., R. L. Christian, T. D. C. Grace, and B. K. Filshie. 1978. Large-scale field propagation and the purification of the granulosis virus of the potato moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Bull. Entomol. Res.* 68: 385-391.
- Pokharkar, D. S. and V. P. Kurhade. 1999. Cross infectivity and effect of environmental factors on the infectivity of granulosis virus of *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae). *J. Biol. Control* 13: 79-84.
- Raman, K. V. 1994. Pest management in developing countries. *In: G. W. Zehnder, M. L. Powelson, R. K. Jansson, and K. V. Raman, (eds.), "Advances in Potato Pest Biology and Management"*, pp 583-596. The American Phytopathological Society Press, St. Paul, MN, USA.
- Raman, K. V., R. H. Booth, and M. Palacios. 1987. Control of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) in rustic potato stores. *Trop. Sci.* 27: 175-194.
- Reed, E. M. 1969. A granulosis virus of potato moth. *Aus. J. Sci.* 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)). *Bull. Entomol. Res.* 61: 223-233.
- Reed, E. M. and B. P. Springett. 1971. Large-scale field testing of a granulosis virus for the control of the potato moth (*Phthorimaea operculella* (Zell.) (Lep., Gelechiidae)). *Bull. Entomol. Res.* 61: 207-222.
- Rondon, S. I., S. J. DeBano, G. Clough, P. B. Hamm, and N. David 2006. Status of the Potato Tuberworm, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae), in the Columbia Basin. Symposium: Integrated Pest Management for the Potato Tuber Moth, A Potato Pest of Global Proportions. 6th World Potato Congress, August 20-24, 2006, Boise, ID.
- Sabbour, M. and I. A. Ismail. 2002. The combined effect of microbial control agents and plant extracts against potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zeller. *Bull. Nat. Res. Centre Cairo.* 27: 459-467.
- Salah, H. B. and R. Aalbu. 1992. Field use of granulosis virus to reduce initial storage infestation of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller), in North Africa. *Agric., Ecosys. Environ.* 38: 119-126.
- Salah, H. B., K. Fuglie, A. B. Temime, A. Rahmouni, and M. Cheikh. 1994. Utilisation du virus de la granulose de la teigne de la pomme de terre et du *Bacillus thuringiensis* dans la lutte integree contre *Phthorimaea operculella* Zell. (Lepid., Gelechiidae) en Tunisie. *Ann. Inst. Nat. Recher. Agronom. Tunisie* 67: 1-20.

- Salama, H. S., F. N. Zaki, M. Ragaie and M. Sabbour. 1995b. Persistence and potency of *Bacillus thuringiensis* against *Phthorimaea operculella* (Zell.) (Lep. Gelechiidae) in potato stores. *J. Appl. Entomol.* 119: 493-494.
- Schreiber, A. and A. Jensen. 2005. What to do about potato tuber moth. *Potato Progress* 5 (7): 1-2.
- Setiawati, W., R. E. Soeriaatmadja, T. Rubiati, and E. Chujoy. 1999. Control of potato tuber moth (*Phthorimaea operculella*) using an indigenous granulosis virus in Indonesia. *Indonesian J. Crop Sci.* 14: 10-16.
- Sporleder, M. 2003. The granulovirus of the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller): Characterisation and prospects for effective mass production and pest control. *In: J. Kroschel, (ed.) "Advances in Crop Research Vol. 3".* Margraf Verlag, Weikersheim, Germany. 206 pp.
- Sporleder, M., J. Kroschel, J. Huber, and A. Lagnaoui. 2005. An improved method to determine the biological activity (LC₅₀) of the granulovirus PoGV in its host *Phthorimaea operculella*. *Entomol. Exp. Appl.* 116: 191-197.
- Sporleder, M., O. Zegarra, J. Kroschel, J. Huber, and A. Lagnaoui. 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, Peru.
- Sudeep, A. B., R. Khushiramani, S. S. Athawale, A. C. Mishra, and D. T. Mourya. 2005. Characterization of a newly established potato tuber moth (*Phthorimaea operculella* Zeller) cell line. *Indian J. Med. Res.* 121: 159-163.
- Vickers, J. M., J. S. Cory, and P. F. Entwistle. 1991. DNA characterization of eight geographic isolates of granulosis virus from the potato tuber moth (*Phthorimaea operculella*) (Lepidoptera, Gelechiidae). *J. Invertebr. Pathol.* 57: 334-342.
- Villamizar, L., J.-L. Zeddám, C. Espinel, y A. M. Cotes. 2005. Implementación de técnicas de control de calidad para la producción de un bioplaguicida a base del granulovirus de *Phthorimaea operculella* PhopGV. *Rev. Colombiana Entomol.* 31: 127-132.
- von Arx, R. and F. Gebhardt. 1990. Effects of a granulosis virus, and *Bacillus thuringiensis* on life-table parameters of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella*. *Entomophaga* 35: 151-159.
- von Arx, R., J. Goueder, M. Cheikh, and A. B. Temime. 1987. Integrated control of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) in Tunisia. *Insect Sci. Appl.* 8: 989-994.
- Wraight, S. P. and M. E. Ramos. 2005. Synergistic interaction between *Beauveria bassiana*- and *Bacillus thuringiensis tenebrionis*-based biopesticides applied against field populations of Colorado potato beetle larvae. *J. Invertebr. Pathol.* 90: 139-150.
- Zeddám, J. L., A. Pollet, S. Mangoendiharjo, T. H. Ramadhan, and M. Lopez-Ferber. 1999. Occurrence and virulence of a granulosis virus in *Phthorimaea operculella* (Lep., Gelechiidae) populations in Indonesia. *J. Invertebr. Pathol.* 74: 48-54.
- Zeddám, J.-L., R. M. Vasquez Soberon, Z. Vargas Ramos, y A. Lagnaoui. 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). *Bol. Sanidad Vegetal, Plagas* 29: 659-667.