

Origen de *Dactylopius coccus* Costa (Hemiptera: Dactylopiidae): ¿Norte o Sudamérica?

Liberato Portillo

Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara. Apdo. Postal 1-139, Zapopan,
Jalisco 45101, México, portillo@cencar.udg.mx

RESUMEN

Se comentan algunas hipótesis y evidencias sobre el origen norte o sudamericano de la grana cochinilla (*Dactylopius coccus* Costa) y se discute la conveniencia de realizar estudios taxonómicos y filogenéticos para contribuir al conocimiento de la distribución geográfica del género *Dactylopius*.

Palabras clave: Grana cochinilla, hospederos, distribución, filogenia.

ABSTRACT

Some hypothesis and evidences on the origin of cochineal insect (*Dactylopius coccus* Costa) North or South American are commented; also, the convenience to carry out taxonomic and phylogenetic studies to contribute to the geographical distribution knowledge of *Dactylopius* genus is discussed.

Key words: Cochineal, hosts, distribution, phylogeny.

La grana cochinilla (*Dactylopius coccus* Costa) es un insecto que se utiliza como fuente de pigmento carmín, cuyo principio colorante (ácido carmínico) es muy apreciado sobre todo por sus extraordinarias cualidades de resistencia a la luz y temperatura, que aunadas a la enorme lista de aplicaciones que presenta (Portillo y Viguera, 2002a) y a su rica historia prehispánica (Dahlgren, 1990), entre otros aspectos, hacen que ocupe un lugar especial entre quien la conoce. Incluso se han despertado ciertas pasiones por defender su procedencia; de hecho en las Islas Canarias, España, se publicó una ordenanza para la denominación de origen de *D. coccus* como “Cochinilla de Lanzarote” (Mato Adrover, 1998).

Este insecto se hospeda exclusivamente en plantas cactáceas al igual que el resto de las especies conocidas del género, mismas que también producen el pigmento pero en menor proporción que *D. coccus*, por lo que entre otras características, se prefiere la cría y beneficio de esta última. La antigüedad del uso de este pigmento se considera milenario en América, en tanto que para el resto del mundo es de apenas alrededor de 500 años (Portillo, 1999), ya que las cactáceas son un grupo de plantas netamente americanas y éstas junto con la grana cochinilla, se conocieron en Europa sólo después de que fueron llevadas por el hombre a esa región del mundo.

En la actualidad *D. coccus* se cultiva en varios países, principalmente americanos, pero su uso está extendido por los cinco continentes, sobre todo en aquellos considerados como desarrollados. El principal productor de grana cochinilla a nivel mundial es Perú, además de otras regiones importantes localizadas en Chile e Islas Canarias, en donde crece naturalizada después de haber sido introducida, eventos que se conocen perfectamente. Sin embargo, la presencia de este insecto en diferentes regiones de América despierta cierta polémica sobre su origen y el lugar donde fue llevada posteriormente, tal es el caso puntual entre México (Norteamérica) y Perú (Sudamérica).

El presente trabajo tiene como objetivo contribuir al conocimiento sobre el origen de *D. coccus*, con base en evidencias y propuestas de nuevos estudios surgidos al analizar teorías, hechos y comentarios vertidos en la literatura y en reuniones internacionales sobre el insecto.

TEORÍAS Y COMENTARIOS SOBRE SU ORIGEN

El posible origen de *D. coccus* ha sido abordado en diversos trabajos, pero su centro de origen y dispersión permanece todavía indeterminado (Sáenz-Hernández *et al.*, 2002). Brana en 1964 comentó que probablemente *D. coccus* fue llevada por los españoles desde México a Perú, pero que existen evidencias arqueológicas del uso de su pigmento en textiles prehispánicos de las culturas Nazca y Chimu. Asimismo, MacGregor (1976) hace mención al origen de este insecto y concluye que México y Perú comparten el uso del pigmento al menos desde el siglo X d. C. Por su parte Piña (1981) dio a conocer dos teorías, la primera se refiere a que *D. coccus* se originó en Perú y después se llevó a México, ya que hay referencias sobre su cultivo en la costa peruana, y también que Fester (1934, citado por Piña, 1981) encontró el uso de ácido carmínico en textiles prehispánicos. Sin embargo, no es seguro que provenga de *D. coccus* sino de otra u otras especies de *Dactylopius* (Kiesling, 1998), posiblemente de *D. confusus* (Herrera, 1930; 1933, citado por Yacovleff y Muelle, 1934). La segunda teoría sostiene lo contrario, es decir, que el origen de la especie está en México y luego se introdujo a Perú, lo anterior debido a la abundante terminología etnobotánica y entomológica de las culturas mesoamericanas en contraste con la prácticamente nula de las culturas sudamericanas, así también como al origen de las plantas hospederas que se considera norteamericano. Otro trabajo que aborda el posible origen de la especie en cuestión es el de MacGregor y Sampredo (1984), en el que se insinuó que México puede ser el centro de dispersión de *Dactylopius*, ya que más del 50% de sus especies se presentan en este país.

Los estudios más recientes sobre el origen de *D. coccus* son de Rodríguez y Niemeyer (2000) y Rodríguez *et al.* (2001), quienes sustentan la hipótesis de un origen sudamericano para este dactilópido. Estos autores tomaron como base, datos de la literatura disponibles que analizaron principalmente con teorías ecológicas y mediante un análisis filogenético.

DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL GÉNERO *Dactylopius*

La grana cochinilla pertenece a la familia monogénica Dactylopiidae y de acuerdo a la literatura revisada, el género *Dactylopius* comprende nueve especies (*D. austrinus* De Lotto, *D. ceylonicus* (Green), *D. coccus* Costa, *D. confertus* De Lotto, *D. confusus* (Cockerell), *D. opuntiae* (Cockerell), *D. salmianus* De Lotto, *D. tomentosus* (Lamarck) y *D. zimmermanni* De Lotto) (De Lotto, 1974; Perez Guerra y Kosztarab, 1992; De Haro y Claps, 1995), pero de forma reciente Ben-Dov y Marotta (2001) reasignaron a *Coccus bassi* Tozzati como *Dactylopius bassi*, con lo que el número de especies asciende a 10; sin embargo, es posible que esta última especie se trate de un sinónimo, ya que el material originalmente depositado en la colección de insectos de la Universidad de Padua, Italia, no existe para usarse como referencia (Yair Ben-Dov, com. pers.).

Para Norteamérica se tienen reportadas las siguientes especies de *Dactylopius*: *D. bassi*, *D. coccus*, *D. ceylonicus*, *D. confusus*, *D. opuntiae* y *D. tomentosus* (De Lotto, 1974; MacGregor y Sampredo, 1984; Ben-Dov y Marotta, 2001; Portillo y Viguera, 2001), en tanto que para Sudamérica se han citado a *D. austrinus*, *D. ceylonicus*, *D. coccus*, *D. confertus*, *D. salmianus* y *D. zimmermanni* (De Lotto, 1974; Zimmermann *et al.*, 1979; De Haro y Claps, 1995). En otras regiones del mundo no americanas se presentan diversas especies de *Dactylopius*, pero dado que cada una fue introducida desde su hábitat nativo de América, no se discuten en el presente trabajo.

PLANTAS HOSPEDERAS DE LOS DACTILÓPIDOS

Todos los hospederos del género *Dactylopius* son plantas cactáceas, y éstas son de origen exclusivo americano; su aparición es reciente en términos geológicos y evolutivos, lo que parece

haber ocurrido en Sudamérica, de donde partieron para colonizar otras áreas de lo que hoy es América (Anderson, 2001; Mauseth *et al.*, 2002, Wallace y Gibson, 2002) incluido México en Norteamérica.

Portillo (1995) realizó una revisión de los hospederos de los dactilópodos y encontró que 77 especies de *Opuntia* tienen referencia como tales, pero sin duda una nueva revisión arrojará un número mayor de plantas hospederas, incluso especies de cactáceas de otros géneros (MacGregor, 1976; De Haro y Claps, 1995). Portillo (1995) también asentó que las plantas hospederas de *D. coccus* (Cuadro 1) son compartidas con otras especies de dactilópodos.

Cuadro 1. Especies hospederas de *Dactylopius coccus* Costa. (Tomado de Portillo y Viguera, 2003).

ESPECIE HOSPEDERA	NOMBRE COMÚN
<i>Opuntia atropes</i> Rose	nopal blanco
<i>O. amyclaea</i> Tenore	tuna blanca
<i>O. cochenillifera</i> (L.) Salm-Dyck	nopalillo, lengua de vaca
<i>O. crassa</i> Haworth	nopal
<i>O. ficus-indica</i> (L.) Miller	manso, de castilla, italiano
<i>O. fuliginosa</i> Griffiths	nopal
<i>O. incarnadilla</i> Griffiths	nopal
<i>O. jaliscana</i> Bravo	nopal de azúcar, chamacuero
<i>O. megacantha</i> Salm-Dyck	pescuezón, jarrito
<i>O. pilifera</i> Weber	nopal
<i>O. sarca</i> Griff. Ex Scheinv	nopal
<i>O. streptacantha</i> Lem.	nopal cardón
<i>O. tomentosa</i> Salm-Dyck	san gabriel
<i>O. undulata</i> Griffiths	oreja de elefante

COMENTARIOS Y DISCUSIÓN

Hablar de la procedencia original de una especie en particular, obliga a abordar el concepto de centros de origen (Vavilov, 1931), y justamente el centro de origen de una especie dada se determina, entre otros factores, por la mayor concentración de enemigos naturales que presente. *D. coccus* posee un amplio espectro de controladores naturales en Norteamérica, en especial entomófagos (Portillo y Viguera, 1998a) (Cuadro 2), asimismo sucede en otras especies de *Dactylopius* de esta región de América (Baranyovits, 1979; Eisner *et al.*, 1980; 1994; Gilreath y Smith, 1988; Mann, 1969; Portillo y Viguera, 1998a). Estos dactilópodos son denominados como cochinillas silvestres o granas corrientes, las cuales presentan bajo contenido de ácido carmínico (entre 5 y 10%), lo que hace suponer que por ello sean depredadas con más intensidad por sus enemigos naturales que *D. coccus* (Portillo y Viguera, 1998b), pues el ácido carmínico se comporta como un disuasivo alimentario (Eisner *et al.*, 1980; 1994).

En Sudamérica *D. coccus* no presenta enemigos naturales como sucede en Norteamérica, de hecho los únicos reportes en Perú (principal productor mundial de grana cochinilla) son el díptero *Allograpta* sp. (Marín, 1986), que dicho sea de paso se trata de un error (como así lo dio a conocer la Doctora Rosmarina Marín en la pasada Convención Nacional de Entomología llevada a cabo en diciembre de 2003 en Ayacucho, Perú), y el de un neuróptero (*Symphorobius* sp.) mencionado para Ica (Portillo y Viguera, 1998b), introducido deliberadamente de Norteamérica como agente de control biológico para cochinillas de cítricos. Sin embargo, es difícil ubicar la presencia de entomófagos, aún en las altas densidades de población de *D. coccus* comunes en la sierra y costa peruanas. Pero también es conveniente mencionar que en algunas regiones de Bolivia y en especial de Argentina, este dactilópodo presenta dos entomófagos, que son un díptero (*Salpingogaster conopida*) y un lepidóptero (*Salambona analamprella*), los cuales vendrían a ser enemigos naturales análogos al “gusano tambor” y “gusano telero” respectivamente, presentes en

Norteamérica. Estos mismos y otros entomófagos han sido vistos también sobre dactilópodos nativos de Argentina (Zimmermann *et al.*, 1979), por lo que es muy posible que los entomófagos de éstos hayan pasado a *D. coccus*, luego de haber sido introducida a ese país con fines comerciales (De Haro y Claps, 1995; Kiesling, 1998).

Cuadro 2. Lista de enemigos naturales de *Dactylopius coccus* Costa reportados para México.

ENEMIGO NATURAL	FUENTE
Gallinas, pájaros, ratas e insectos entomófagos	Alzate y Ramírez, 1882-1884
Hormigas, larvas, pájaros, algunas ratas y reptiles	Herrera, 1983
Larvas y gusanos	Rossignon, 1884
“Gusano tambor”, larvas de un sírfido (Diptera).	
Posiblemente <i>Salpingogaster cochenillivorous</i>	
Guerin-Meneville	Este trabajo
<i>Chilochorus</i> sp. (Coleoptera)	Méndez-Gallegos <i>et al.</i> , 1996; Portillo y Viguera, 1998b
<i>Cybocephalus nigritulus</i> LeConte (Coleoptera)	Piña, 1977
<i>Hyperaspis frimbriolata</i> Melsheim, <i>H. trifurcata</i> Schaeffer (Coleoptera)	Piña, 1977
“Gusano telero” <i>Laetilia coccidivora</i> Comstock (Lepidoptera)	Piña, 1977
<i>Leucopis bellula</i> Willinston (Diptera)	Piña, 1977
<i>Salambona analamprella</i> (Dyar) (Lepidoptera)	Piña, 1977
<i>Scymnus intrusus</i> Horn, <i>S. hornii</i> LeConte (Coleoptera)	Piña, 1977
<i>Symphorobius amicus</i> Fitch (Neuroptera)	Piña, 1977

Sobre las plantas hospederas se conoce que la especie *Opuntia ficus-indica* es la más utilizada alrededor del mundo para llevar a cabo la cría de *D. coccus* (Portillo y Viguera, 2003). Esta planta presenta una gran plasticidad fenotípica, por lo que ha recibido diversos nombres científicos a lo largo del tiempo y del espacio (Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001). Portillo y Arreola (1994) mencionaron que lo conocido como *Opuntia-ficus-indica* a nivel mundial es un complejo de plantas que pueden o no presentar espinas, además de que los últimos estudios indican que dicho complejo es originario de Norteamérica (Kiesling, 1998; 1999). Por lo tanto, algunas características usadas tradicionalmente para separar especies, como lo son las espinas, deberán de ser eliminadas o modificadas de las claves taxonómicas, ya que resultan inconstantes (Portillo, 2000), incluso se ha mencionado que la presencia de espinas en esta especie es un estado regresivo (Annecke y Moran, 1978). En conclusión, el principal grupo de plantas hospederas de *D. coccus* es en realidad una especie con formas glabras y espinosas, cuyo nueva nomenclatura se recomienda como *Opuntia ficus-indica* f. *ficus-indica* y f. *amyclaea*, respectivamente (Kiesling, 1999).

Para conocer el origen de *D. coccus* es necesario tomar en cuenta los principales factores con los que interactúa, como lo son sus hospederos y enemigos naturales, pero también son muy importantes sus especies hermanas. Rodríguez *et al.*, (2001) con base en lo conocido de la diversidad del género *Dactylopius* concluyeron que su origen es sudamericano, principalmente con base en un análisis cladístico, a partir de datos morfológicos disponibles en la literatura. Sin embargo, hace falta incluir más piezas al rompecabezas, ya que la mayoría de los datos utilizados en su análisis provienen en esencia de un trabajo (De Lotto, 1974), el cual no cita localidades de México (MacGregor, 1984), región norteamericana donde ocurre la mayor diversidad de las plantas hospederas del género *Dactylopius* y donde se han observado varios ejemplares que pueden ser especies o reportes nuevos (Portillo y Viguera, 2001). Hace falta un estudio de la diversidad de *Dactylopius* en México (Saénz-Hernández *et al.*, 2002), y falta también conocer los dactilópodos de otras regiones, tanto en Centroamérica donde hay un campo virgen para explorar, como en otras

regiones de Sudamérica, incluido Perú, de donde al parecer sólo se conoce una especie más aparte de *D. coccus*, que es *D. confusus* (Perez Guerra y Kosztarab, 1992; Marín, 1993), donde también posiblemente esté presente *D. confertus* (H. G. Zimmermann, com. pers.).

Si se observa el cladograma (Figura 1) propuesto por Rodríguez *et al.*, (2001) *D. confusus* aparece como norteamericana, pero también existe en Sudamérica (Herrera, 1930, 1933; citado por Yacovleff y Muelle, 1934; Perez Guerra y Kosztarab, 1992; Marín, 1993); de igual forma la especie considerada sudamericana *D. ceylonicus*, está presente en Norteamérica (MacGregor, 1984; Portillo y Viguera, 2001).

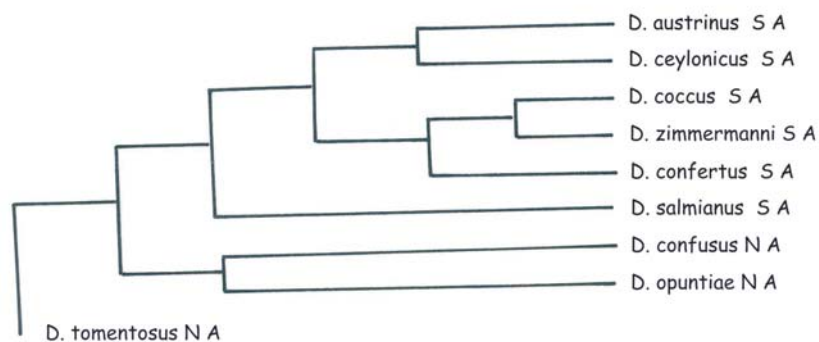


Figura 1. Árbol filogenético del género *Dactylopius* propuesto por Rodríguez *et al.* (2001). NA indica una especie norteamericana y SA indica una especie sudamericana.

Se considera que los argumentos utilizados por Rodríguez y Niemeyer (2000) y Rodríguez *et al.* (2001) no resultan convincentes, pues algunos factores que tomaron en cuenta como depredadores y hospederos, no los manejaron de forma apropiada, quizá por la escasa información y experiencia personal en el trato directo con éstos y las especies de *Dactylopius*.

Sin lugar a dudas hace falta conocer más sobre la diversidad de los dactilópodos de América, por lo que un estudio de las especies mexicanas, en conjunto con el conocimiento de las especies nativas de Centro y Sudamérica, contribuirá entre otras cosas, a conformar un panorama más integral del género *Dactylopius*, que ayude a sugerir el origen de *D. coccus* (Portillo y Viguera, 2002b). De hecho la propuesta es completar un estudio morfo-molecular, que soporte la base de sugerencia de un posible origen de *D. coccus*, pero que también atienda otros aspectos como el ecológico, sobre todo para relacionar su filogenia con la de sus hospederos. El estudio molecular de las especies de *Dactylopius* es factible de ser llevado a cabo (García *et al.*, 1998), así como de sus especies hospederas (Wang *et al.*, 1998). La conexión interdisciplinaria de esfuerzos y estudios actuales y futuros entre los interesados en el tema, será un factor importante para llegar a completar este panorama. Resulta pues muy aventurado asegurar un origen norte o sudamericano de *D. coccus* con la actual información, ya que se requieren más estudios de campo y más colectas, tanto en Norte como Centro y Sudamérica, para estructurar una visión más precisa de la familia *Dactylopiidae*.

LITERATURA CITADA

- Alzate y Ramirez, J. 1882-1884. Memoria en que se trata del insecto grana o cochinilla, de su naturaleza y serie de su vida, como también del método para propagarla y reducirla al estado en que forma uno de los ramos más útiles del comercio. "*La Naturaleza*". 6: 97-151.
- Anderson, E. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland.
- Annecke, D. P. y V. C. Moran. 1978. Critical reviews of biological pest control in South Africa. 2. The prickly pear, *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 41 (2): 161-188.
- Baranyovits, F. C. L. 1979. Cochineal carmine: an ancient dye with a modern role. *Endeavor* (N.S.) 2: 85-92.
- Ben-Dov, Y. y S. Marotta. 2001. Taxonomy and family placement of *Coccus bassi* Targioni Tozzetti, 1867 (Hemiptera:Coccoidea). *Phytoparasitica* 29 (2): 169-170.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Brana, D. 1964. *Cochineal: Aboriginal dyestuff from Nueva España*. Memorias del XXXVI Congreso Internacional de Americanistas. Department of Geography. The University of Texas. Estados Unidos de América. pp. 71-91.
- Dalhgren, B. 1990. *La grana cochinilla*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- De Haro, M. y L. Claps. 1995. *Conociendo nuestra fauna III: Familia Dactylopiidae (Insecta;Homoptera). Morfología, biología e importancia económica*. Serie monográfica y didáctica No. 19. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán.
- De Lotto, G., 1974. On the status and identity of the cochineal insects (Homoptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 37 (1): 167-193.
- Eisner, T., S. Nowicki, M. Goetz y J. Meinwald. 1980. Red cochineal dye (Carminic Acid): Its role in nature. *Science* 208: 1039-1042.
- Eisner, T., R. Ziegler, J. L. McCormick, M. Eisner, E. R. Hoebeke y J. Meinwald. 1994. Defensive use of an acquired substance (carminic acid) by predaceous insect larvae. *Experientia* 50: 610-615.
- Gilreath, M. E. y J. W. Smith. 1988. Natural enemies of *Dactylopius confusus* (Homoptera: Dactylopiidae): Exclusion and subsequent impact on *Opuntia* (Cactaceae). *Environmental Entomology* 17 (4): 730-738.
- García, F., A. Rojas y F. Hernández. 1998. *Análisis de polimorfismos genéticos de las especies Dactylopius coccus y D. confusus detectados por RAPD-PCR*. Memorias del XXXIII Congreso Nacional de Entomología. Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. Acapulco, Guerrero, México. pp. 84-86.
- Herrera, M. 1983. La cochinilla. Los insectos útiles de Oaxaca. *Rev. Oaxaca Nuestra Causa Común*. 6 (23): 26-30.
- Kiesling, R. 1998. Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 3: 50-59.
- Kiesling, R. 1999. Nuevos sinónimos en *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae). *Hickenia* 2 (66): 309-314.
- MacGregor, R. 1976. La grana o cochinilla del nopal usada como colorante desde el México antiguo hasta nuestros días. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 21 (4): 93-97.
- MacGregor, R. y G. Sampedro. 1984. Catálogo de cóccidos mexicanos. I. Familia Dactylopiidae (Homoptera:Dactylopiidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología* (1): 217-223.
- Mann, J. 1969. Cactus feeding insects and mites. *United States National Museum Bulletin* 256, 158 p.

- Marín, R. 1986. *Factores que deben considerarse en la producción de la "cochinilla del carmín" Dactylopius coccus (Costa) en ambientes mejorados*. Resúmenes del Primer Congreso Nacional de Tuna y Cochinilla. Ayacucho, Perú. p. 34.
- Marín, R. 1993. *Diferencias morfológicas y biológicas entre Dactylopius coccus (Costa) y Dactylopius confusus (Cockerell)*. Resúmenes de la XXXV Convención Nacional de Entomología. Arequipa, Perú. s/n, trabajo 13.
- Mato Adrover, G. 1998. Orden del 2 de noviembre de 1998, por la que se reconoce con carácter provisional la denominación de origen "Cochinilla de Lanzarote". *Boletín Oficial de Canarias*, lunes 9 de noviembre de 1998. Gobierno de Canarias. Revisado en Internet: <http://www.gobcan.es/boc/1998/141/007.html>
- Mauseth, J., R. Kiesling y C. Ostolaza. 2002. *A cactus odyssey*. Timber Press, Portland.
- Méndez-Gallegos, S. J., G. Aquino-Pérez y J. J. Martínez-Hernández. 1996. *Experiencia en la producción de grana cochinilla en Dactylopius coccus C. (Homoptera: Dactylopiidae) en el Altiplano Potosinozacatecano, México*. (pp. 107-118) En: (Flores, V. I. comp.) *Anales del Primer Seminario Internacional de la Cochinilla*. Ayacucho, Perú.
- Perez Guerra, G. y M. Kosztarab. 1992. Biosystematic of the family Dactylopiidae (Homoptera:Coccinea) with emphasis on the life cycle of *Dactylopius coccus* Costa. *Studies on the Morphology and Systematics of Scale Insects No. 6. Bulletin No. 92-1* Virginia Agricultural Experiment Station, Virginia Polytechnic Institute and State University. 90 p.
- Piña, I. 1977. *La grana o cochinilla del nopal*. Monografías Lanfi No. 1, México.
- Piña, I. 1981. Observaciones sobre la grana y sus nopales hospederos en el Perú. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 26 (1): 10-15.
- Portillo, L. 1995. Los hospederos de las cochinillas del carmín (*Dactylopius* spp.) y algunas consideraciones sobre su aprovechamiento. (pp. 62-65) En: Pimienta-Barrios, E., C. Neri-Luna, A. Muñoz-Urias y F. M. Huerta-Martínez (Comp.). *Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Universidad de Guadalajara. México.
- Portillo, L. 1999. Situación de la grana cochinilla en México. (pp. 309-317) En: Aguirre R., J. R. y J. A. Reyes A. (eds.), *Memoria del VI Congreso Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. San Luis Potosí, México.
- Portillo, L. 2000. *El complejo Opuntia ficus-indica (L.) Miller (CACTACEAE)*. Resúmenes de las VI Jornadas de Biología. Universidad de Guadalajara, México. p. 12.
- Portillo, L. y H. J. Arreola N. 1994. Los nopales hospederos de la cochinilla fina o cultivada (*Dactylopius coccus* Costa). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 39 (4): 90-95.
- Portillo, L. y A. L. Viguera. 1998a. Natural enemies of cochineal (*Dactylopius coccus* Costa): Importance in Mexico. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 3: 43-49.
- Portillo, L. y A. L. Viguera. 1998b. *Enemigos naturales de la cochinilla del carmín*. Memorias del Primer Congreso Internacional de Grana Cochinilla y Colorantes Naturales. Oaxaca, México. p. 37-38.
- Portillo, L. y A. L. Viguera. 2001. The genus *Dactylopius* (Homoptera:Dactylopiidae) and its hosts in Jalisco, México. *Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura Serie II*, 33 (3): 249-251.
- Portillo, L. y A. L. Viguera. 2002a. Mexico before the worldwide production of cochineal. *Cactusnet newsletter* 7: 3-5.
- Portillo, L. y A. L. Viguera. 2002b. *La grana cochinilla y sus parientes silvestres en México: un caso pendiente de estudio*. II Congreso Internacional de Grana Cochinilla y Colorantes Naturales. Universidad de Guadalajara, México. pp. 80-82.
- Portillo, L. y A. L. Viguera. 2003. *Cría de grana cochinilla*. Universidad de Guadalajara, México.

- Rodríguez, L. C. y H. M. Niemeyer. 2000. Evidencias indirectas sobre el origen de la cochinilla, *Dactylopius coccus* (Hemiptera:Dactylopiidae). *Revista Chilena de Entomología* 27: 85-89.
- Rodríguez, L. C., M. A. Méndez y H. M. Niemeyer. 2001. Direction of dispersion of cochineal (*Dactylopius coccus* Costa) within the Americas. *Antiquity* 75: 73-77.
- Rossignon, J. 1884. Manual del cultivo del añil y del nopal. *Boletín de la Sociedad Agrícola Mexicana*. 232 p.
- Saénz-Hernández, C., J. Corrales-García y G. Pérez-Aquino. 2002. Nopalitos, mucilage, fiber and cochineal. (pp. 211-254) En: Park S. N. (editor), *Cacti, biology and uses*. University of California Press, Los Angeles.
- Vavilov, N. I. 1931. *The problem of the origin of the world's agriculture in the light of the latest investigations*. Science at the crossroads. En: International Congress of the History of Science and Technology. Londres, Inglaterra. Revisado en Internet:
<http://marxists.anu.edu.au/subject/sciences/essays/vavilov.htm>
- Wallace, R. y A. C. Gibson. 2002. Evolution and systematics. (pp. 1-21). En: Park S. N. (editor), *Cacti, biology and uses*. University of California Press, Los Angeles.
- Wang, X., P. Felker, M. D. Burow y A. H. Paterson. 1998. Comparison of RAPD marker patterns to morphological and physiological data in the classification of *Opuntia* accessions. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 3: 3-14.
- Yacovleff, E. y J. C. Muelle. 1934. Notas al trabajo "Colorantes de Paracas". *Revista del Museo Nacional de Lima* 3 (1-2): 157-163.
- Zimmermann, H. G., H. E. Erb y R. E. McFadyen. 1979. Annotated list of some cactus-feeding insects of South America. *Acta Zoológica Lilloana* 33 (2): 101-112.

Recibido: 8 de noviembre 2004

Aceptado: 6 de abril del 2005