

EVIDENCIAS INDIRECTAS SOBRE EL ORIGEN DE LA COCHINILLA, *DACTYLOPIUS COCCUS* (HEMIPTERA: DACTYLOPIIDAE)

LUIS C. RODRÍGUEZ¹ Y HERMANN M. NIEMEYER¹

RESUMEN

Se examinan datos de la literatura a la luz de teorías ecológicas con el objeto de determinar el origen (Norte o Sudamérica) de la cochinilla, *Dactylopius coccus*. La filogenia del género *Dactylopius*, la evidencia de competencia entre las especies de *Dactylopius* y el cambio en un carácter relevante para la competencia en *D. coccus*, refuerzan la tesis que *D. coccus* en Norteamérica se trataría de una especie colonizadora, y su distribución disjunta sugiere que fue transportada desde Sudamérica hasta Norteamérica por mar desde el área andina central.

Palabras clave: *Dactylopius coccus*, *Opuntia ficus-indica*, México, Perú, coexistencia, competencia.

ABSTRACT

Literature data is surveyed under the light of ecological theory in order to determine the origin (North or South America) of cochineal, *Dactylopius coccus*. Phylogenetic analysis of the genus *Dactylopius*, evidence of competition between *Dactylopius* species, and the change of a relevant character for competition in *D. coccus* strengthen the hypothesis that *D. coccus* in North America is a colonizing species and its disjunct distribution suggests that it was transported from the Andean Area to North America by sea.

Key words: *Dactylopius coccus*, *Opuntia ficus-indica*, Mexico, Peru, coexistence, competition.

INTRODUCCION

La cochinilla (*Dactylopius coccus* Costa) es un insecto sésil, parásito de la tuna (*Opuntia ficus-indica* Miller), cuyas hembras poseen importancia económica desde tiempos precolombinos como fuente de ácido carmínico, un colorante empleado en la industria farmacéutica, textil y alimenticia. El insecto fue reintroducido recientemente en Chile con propósitos comerciales. En pocos años, debido a la calidad y homogeneidad de la producción, Chile ha alcanzado un lugar importante como exportador en el mercado mundial de cochinilla y sus derivados (Sáenz, 1998).

A pesar de su larga historia de uso por el hombre, la familia Dactylopiidae es un grupo poco conocido y gran parte de la información disponible es

inexacta, insegura e incluso anecdótica (Moran y Cobby, 1979). De acuerdo con las últimas revisiones (De Lotto, 1974; Pérez-Guerra y Kosztarab, 1992), la familia comprende sólo el género *Dactylopius* con nueve especies, todas de origen americano, sésiles y especialistas en cactáceas del género *Opuntia*. *D. tomentosus*, *D. confusus* y *D. opuntiae* coexisten en México y en Estados Unidos de Norteamérica, principalmente en los estados de Texas, Arizona y Nuevo México, mientras que *D. ceylonicus*, *D. austrinus*, *D. confertus*, *D. salmianus* y *D. zimmermanni* se distribuyen en Sudamérica, en las zonas andinas del Noroeste argentino, Bolivia y Paraguay. La especie restante, *D. coccus*, se encuentra tanto en México como en Perú, y ha sido utilizada como fuente de colorantes naturales por los indígenas de ambos países desde tiempos precolombinos. El origen y la distribución disjunta de *D. coccus* ha sido motivo antiguo de polémica y controversia entre arqueólogos e historiadores tanto en México como en Perú. Las evidencias más antiguas del uso del insecto como

¹ Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile
(Recibido: 16/05/00. Aceptado: 27/10/00)

fuente de colorante se han encontrado en textiles de Paracas, Perú, anteriores a la era cristiana (Fester, 1943; Yacovleff y Muelle, 1934; Saltzman, 1992), en tanto que las evidencias del cultivo y aprovechamiento sistemático del insecto se encuentran en México en establecimientos toltecas de alrededor del siglo X (Pelham, 1963; Brana, 1964). En este trabajo se recopila información de la literatura y se interpreta a la luz de teorías ecológicas con el fin de sustentar alguna de las hipótesis respecto del origen de *D. coccus*.

Análisis filogenético

Las reconstrucciones filogenéticas son de gran importancia en estudios biogeográficos. La distribución de las especies puede estar limitada por las características ecológicas de las mismas y también por factores históricos como la dispersión, vicarianza y la acción humana. El resultado de la primera hipótesis filogenética del género *Dactylopius* (Rodríguez et al., 2001) sugiere que *D. coccus* sería una especie de origen sudamericano, ya que aparece en el mismo clado junto con todas las especies de origen sudamericano.

Competencia en el género *Dactylopius*

Las especies que colonizan una comunidad exhiben incongruencia en un análisis de coespeciación. Si la especie colonizadora compete con las especies residentes que a su vez compiten entre sí, se esperarían que ocurrieran cambios ya sea en la especie colonizadora, en las especies residentes que compiten, o en ambos tipos de especies. Los cambios producirán un patrón en el cual la especie colonizadora, las residentes, o ambas, mostrarán la aparición de un carácter relevante para la interacción competitiva (Brooks y Mc Lennan, 1993). Para desarrollar el argumento para *D. coccus*, es necesario: i) obtener evidencia de competencia entre las especies de *Dactylopius* en Norteamérica, y ii) encontrar un carácter nuevo que sea relevante para la interacción competitiva.

Coexistencia y evidencia de competencia entre las especies de *Dactylopius*.

Se ha postulado que las interacciones entre especies, especialmente la competencia, pueden provocar desplazamientos de caracteres, generando la diversificación de un taxon en múltiples nichos dentro de la misma comunidad (Pimm, 1978;

Rosenzweig, 1978; Wilson y Turelli, 1986; Schluter, 1994). Un patrón de ocurrencia frecuente es que el número de especies que coexisten decrece conforme la fuerza de la interacción entre ellas aumenta (Duggins y Dethier, 1985; Turner, 1985; Gibson, 1988). En el caso de *Dactylopius*, la menor riqueza de especies en el hemisferio norte en relación con el hemisferio sur (Fig. 1), sugiere que la fuerza de la interacción competitiva sería o fue mayor en el hemisferio norte, lo cual conllevaría un mayor desplazamiento de caracteres, por ejemplo una mayor amplitud de dieta. Al evaluar este parámetro (Tabla 1), se encontró que las especies de Norteamérica utilizan un número significativamente mayor de series de *Opuntia* (categoría sistemática de nivel inferior al género), en relación con las especies de Sudamérica (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.05$). El menor número de especies de *Dactylopius* que coexisten en el hemisferio norte, y la mayor amplitud de dieta de cada una de ellas, sugieren la existencia allí de interacciones competitivas entre las especies de *Dactylopius* más fuertes que en el hemisferio sur.



Figura 1. Productividad de *Opuntia ficus-indica* (números) y distribución de especies del género *Dactylopius* (zonas punteadas) (modificado de García de Cortázar y Nobel, 1990).

Tabla 1
AMPLITUD DE DIETAS DE *DACTYLOPIUS*: NÚMERO
DE SERIES DE *OPUNTIA* QUE SIRVEN DE
HOSPEDERAS PARA LAS DISTINTAS ESPECIES DE
DACTYLOPIUS

Especie	Origen	Número de series
<i>D. austrinus</i>	Sudamérica	1
<i>D. ceylonicus</i>	Sudamérica	4
<i>D. salmianus</i>	Sudamérica	1
<i>D. confertus</i>	Sudamérica	1
<i>D. zimmermanni</i>	Sudamérica	1
<i>D. coccus</i>	Sudamérica	3
<i>D. confusus</i>	Norteamérica	6
<i>D. opuntiae</i>	Norteamérica	11
<i>D. tomentosus</i>	Norteamérica	5

Carácter nuevo relevante para la interacción competitiva.

Los Dactylopiidae presentan un escaso número de especies de enemigos naturales, distintas entre el hemisferio norte y el hemisferio sur de América. En el hemisferio norte se han reportado seis especies de depredadores especialistas en *Dactylopius* de los géneros *Chilocorus*, *Hyperaspis*, *Laetilia* y *Symphorobius* (Aquino, 1992) y *Leucopis* (Eisner et al., 1994), mientras que en el hemisferio sur se han reportado otras cinco especies de depredadores, también especialistas, de los géneros *Hyperaspis*, *Salambona*, *Salpingogaster* y *Symphorobius* (De Haro y Claps, 1995), y *Allograpta* (Marin y Cisneros 1983), este último presente como depredador único en el área andina central.

Por otra parte, el ácido carmínico característico de los Dactylopiidae es un efectivo deterrente contra insectos (Eisner et al., 1980). Dicho efecto depende de la concentración del compuesto, y los individuos que acumulan concentraciones mayores serían los menos depredados (Eisner et al., 1980). En el hemisferio norte, *D. coccus*, ante la ausencia de su depredador ancestral, *Allograpta* sp., y con un contenido de ácido carmínico mayor que las otras especies de *Dactylopius*, se encontraría mejor defendido y por lo tanto sería menos depredado, lo que representaría indirectamente una ventaja competitiva (Portillo y Vigueras 1998).

La competencia con especies que son pobres competidoras puede producir en el mejor competidor una reducción en el desarrollo de rasgos o caracteres costosos relacionados con la

competencia debido a que altos valores de esos rasgos son innecesarios para asegurarle una ventaja competitiva (Abrams y Matsuda, 1994; Abrams, 1996). Siendo el contenido de ácido carmínico un carácter relevante para la interacción competitiva, se evaluó los registros del contenido del compuesto en *D. coccus* de Perú y México. En efecto, los valores encontrados en Perú se encuentran en el rango entre 18 y 23% del peso seco (Flores y Tekelenburg, 1995) y son mayores que en México, donde la concentración de colorante fluctúa entre 12.5 y 15% del peso seco (Vigueras y Portillo, 1995).

¿Por qué es disjunta la distribución?

La respuesta a la pregunta cómo las especies llegaron a una determinada área o distribución, no es simple de responder, pues muchos de los fenómenos observados suelen ser multicausales (Hilborn y Stearns, 1982). Además de factores intrínsecos al insecto, la productividad de la planta hospedera puede jugar un papel importante en la distribución del insecto. *O. ficus indica* se distribuye de manera continua a lo largo del continente americano; sin embargo dichas plantas presentan distintos niveles de productividad a lo largo de su distribución (García de Cortázar y Nobel, 1990) (Fig. 1).

La productividad de *Opuntia* en cada una de las zonas de distribución de *Dactylopius*, estimada por medio de modelos basados en índices de radiación fotosintéticamente activa, temperatura y agua (García de Cortázar y Nobel, 1990, 1991), muestran que *D. coccus* se explota en zonas con productividad promedio de 13 toneladas por hectárea anuales del sur de México y de 30 toneladas por hectárea en Perú. En Centroamérica, la zona situada entre las dos áreas de distribución de *D. coccus*, la productividad de *Opuntia* se encuentra por debajo del umbral de las explotaciones comerciales, dificultando el desarrollo del insecto sobre ella y contribuyendo a explicar su distribución disjunta.

Las evidencias históricas señalan que el cultivo y aprovechamiento sistemático de la cochinilla y sus plantas hospederas se ha producido desde al menos la era tolteca, desarrollándose técnicas de manejo que les permitían tanto transportar colonias como superar factores ambientales adversos (Baranyovitz, 1979). Los intercambios comerciales

y la navegación entre la costa del Pacífico del área andina central y Mesoamérica han ocurrido desde ca. 2200 A.C. y hacia el sur de México desde ca. 1450 A. C. (Wolters, 1999), siendo entonces probable que la presencia de *D. coccus* tanto en México como en Perú sea consecuencia de introducciones realizadas con propósitos comerciales en tiempos precolombinos dada la evidencia de dispersión de otros productos a lo largo de América en ambas direcciones (Brucher, 1988, 1990). Wolters (1999) sugiere una ruta oceánica para la introducción de productos vegetales entre el área andina y el sur de México basándose en la distribución del cacao y la mandioca, puesto que ninguno de esos cultivos ni sus antecesores silvestres son encontrados en el área entre Ecuador y Guatemala. De la misma forma, dicha ruta marina podría explicar la distribución disjunta de *D. coccus* dado que esa especie no es encontrada en ningún lugar entre el sur de México y Perú con anterioridad a la llegada de los europeos y que el transporte terrestre hubiera esparcido esa valiosa especie a lo largo de América, dada la existencia de técnicas de manejo adecuadas.

CONCLUSION

La incongruencia filogenética con las otras especies del hemisferio norte, y la evidencia de competencia entre las especies de *Dactylopius* visualizada en el desplazamiento de caracteres y el cambio en *Dactylopius coccus* en un carácter relevante para la competencia, refuerzan la tesis de que *D. coccus* en Norteamérica se trataría de una especie colonizadora, y su distribución disjunta sugiere que fue transportada a Norteamérica por mar desde el área andina central.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen los comentarios de Rodrigo Medel y Claudio Ramírez sobre versiones anteriores de este trabajo, y el financiamiento de la Cátedra Presidencial en Ciencias otorgada a HMN. Este trabajo es parte de las actividades del Centro de Estudios Avanzados en Ecología e Investigación en Biodiversidad financiado por la Iniciativa Científica Milenio (P99-103-F-ICM).

LITERATURA CITADA

- ABRAMS, P.A., 1996. Evolution and the consequences of species introductions and deletions. *Ecology* 77: 1321-1328.
- ABRAMS, P.A. Y H. MATSUDA, 1994. The evolution of traits that determine ability in competitive contest. *Evolutionary Ecology* 8: 667-686.
- AQUINO, G., 1992. Factores limitantes en el cultivo de la cochinilla (*Dactylopius spp.*) de nopal (*Opuntia spp.*) en el Altiplano Potosino. En: Memoria de Resúmenes del 5to. Congreso Nacional y 3er. Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal del 11 al 15 de agosto de 1992. Univ. Aut. Chapingo y CONACYT. Chapingo, Estado de México pp. 73-74.
- BARANYOVITZ, F.L.C., 1979. Cochineal carmin: An ancient dye with a modern role. *Endeavour* 2: 85-92.
- BRANA, D. D., 1964. Cochineal: aboriginal dyestuff from Nueva España. En: Actas y Memorias del XXXVI Congreso Internacional de Americanistas. Department of Geography. The University of Texas. Austin, Texas pp. 77-91.
- BROOKS, D.R. Y D. MC LENNAN, 1993. Historical Ecology: Examining phylogenetic components of community evolution. En: R.E. Ricklefs y D. Schluter ed. *Species diversity in ecological communities: historical and geographic perspectives*. University of Chicago Press.
- BRUCHER, H. 1988. Migration and dispersion of American useful plants over the isthmus of Darien-Panama. *Naturwissenschaften* 75:18-26.
- BRUCHER, H. 1990. Transamerican diffusion of useful neotropical vegetables in the pre-Columbian epoch. In D.A. Posey & W.L. Overal (eds.), *Ethnobiology: Implications and Applications*. Belem: Museu Paraense Emilio Goeldi. pp. 265-284.
- DE HARO, M. Y L. CLAPS, 1995. Conociendo nuestra fauna III: Familia Dactylopiidae (Insecta: Homoptera). Morfología, biología e importancia económica. Serie Monográfica y didáctica N 19. Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Miguel Lillo. 19 pp.
- DE LOTTO, G., 1974. On the status and identity of the cochineal insect. (Homoptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 37:167-193.
- DUGGINS, D.O. Y M.N. DETHIER, 1985. Experimental studies of herbivory and algal competition in a low intertidal habitat. *Oecology* 67: 183-191.
- 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. HOEBECKE Y J. MEINWALD, 1994. Defensive use of an acquired substance (carminic acid) by predaceous insect larvae. *Experientia* 50: 610-615.
- FESTER, G. A., 1943. Los colorantes del antiguo Perú. *Archeion* 25:195-196.
- FLORES, V. Y A. TEKELENBURG, 1995. Dacty (*Dactylopius coccus*) Dye production. In *Agro-ecology, cultivation & uses of cactus pear*. FAO. Ed. Barbera, G. Plant production and protection paper 132.
- GARCIA DE CORTAZAR, V Y P.S. NOBEL, 1990. Worldwide environmental productivity indices and yield predictions for a CAM plant *Opuntia ficus indica*, including effects of

- doubled CO₂ levels. *Agricultural and Forest Meteorology* 49 :261-279.
- GARCIA DE CORTAZAR, V. y P.S. NOBEL, 1991. Prediction and measurement of high annual productivity for *Opuntia ficus indica*. *Agricultural and Forest Meteorology* 56:261-272.
- GIBSON, D.J., 1988. The maintenance of plant and soil heterogeneity in dune grassland. *Journal of Ecology* 76: 497-508.
- HILBORN, R. y S. STEARNS, 1982. On inference in ecology and evolutionary biology: a problem of multiple causes. *Acta Biotheoretica* 31:145-164.
- MARIN, R. y F. CISNEROS, 1983. Factores que deben considerarse en la producción de la cochinilla del carmín *Dactylopius coccus* (Costa) en ambientes mejorados. *Revista Peruana de Entomología* 26 :81-83.
- MORAN, V.C. y B.S. COBBY, 1979. On the life-history and fecundity of the cochineal insect, *Dactylopius austrinus* De Lotto (Homoptera: Dactylopiidae), a biological control agent for *Opuntia aurantiaca*. *Bulletin of Entomological Research* 69:629-636.
- PELHAM, W.N., 1963. A thousand years of cochineal: A lost but traditional Mexican industry is on its way back. *American Dyestuff Reporter* 52:53-61.
- PÉREZ GUERRA, G. y M. KOSZTARAB, 1992. Biosystematics 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* N 16. Virginia Agricultural Experimental Station (VAES) Bulletin, vi+90 pp.
- PIMM, S.L., 1978. Sympatric speciation: a simulation model. *Biological Journal of the Linnean Society* 11:131-139.
- PORTILLO, L. y A. VIGUERAS, 1998. Enemigos naturales de la cochinilla del carmín. Congreso Internacional de Grana Cochinilla y Colorantes Naturales. Oaxaca, México, 7-10 Septiembre.
- RODRÍGUEZ, L.C., M. MENDEZ y H.M. NIEMEYER, 2001. Direction of dispersion of cochineal (*Dactylopius coccus* Costa) within the Americas. *Antiquity*, en prensa.
- ROSENZWEIG, M.L. 1978. Competitive speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 10:274-289.
- SAENZ, C., 1998. Potencial de Chile en la producción de cochinilla y sus colorantes derivados. Congreso Internacional de grana cochinilla y colorantes naturales, Oaxaca, México, 7 al 10 de setiembre.
- SALTZMAN, M., 1992. Identifying dyes in textiles. *American Scientist* 80:474-481.
- SCHLUTER, D., 1994. Experimental evidence that competition promotes divergence in adaptive radiation. *Science* 266:798-801.
- TURNER, T., 1985. Stability of rocky intertidal surfgrass beds: persistence, preemption, and recovery. *Ecology* 66:83-92.
- VIGUERAS, A. y L. PORTILLO, 1995. Determinación del ácido carmínico en dos generaciones de *Dactylopius coccus*. *Nakari* 4: 41-48.
- WILSON, D.S. y M. TURELLI, 1986. Stable underdominance and the evolutionary invasion of empty niches. *American Naturalist* 127:835-850.
- WOLTERS, B., 1999. Dispersion and ethnobotany of the cacao tree and other amerindian crop plants. *Journal of Applied Botany* 73: 128-137.
- YACOVLEFF, E. y J. C. MUELLE, 1934. Notas al trabajo «Colorantes de Paracas». *Revista del Museo Nacional del Perú* 3:157-163.