



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN FITOSANIDAD

ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

***Laetilia coccidivora* (LEPIDOPTERA: PYRALIDAE)
ALIMENTÁNDOSE DE DOS ESPECIES DE *Dactylopius*,
¿CÓMO AFECTA LA PRESA EL DESEMPEÑO DEL
DEPREDADOR?**

OSCAR ARTURO BARRETO GARCÍA

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2019

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Oscar Arturo Barreto García, Alumn@ (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser partícipe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Dr. Esteban Rodríguez Leyva, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis Laetilia coccidiivora (Lepidoptera: Pyralidae) alimentándose de dos especies de Dactylopius ¿Cómo afecta la presa el desempeño del depredador? y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre del colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 05 de Septiembre de 2019



Firma del Alumno (a)



Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: *Laetilia coccidivora* (Lepidoptera: Pyralidae) alimentándose de dos especies de *Dactylopius*, ¿cómo afecta la presa el desempeño del depredador? realizada por el alumno Oscar Arturo Barreto García bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
FITOSANIDAD
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

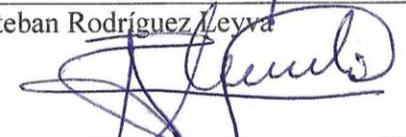
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. Esteban Rodríguez Leyva

ASESOR



Dr. J. Refugio Lomeli Flores

ASESOR



Dr. Juan Manuel Vanegas Rico

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Noviembre de 2019

***Laetilia coccidivora* (LEPIDOPTERA: PYRALIDAE) ALIMENTÁNDOSE DE DOS ESPECIES DE *Dactylopius*, ¿CÓMO AFECTA LA PRESA EL DESEMPEÑO DEL DEPRIDADADOR?**

**Oscar Arturo Barreto García, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2019**

RESUMEN

Dactylopius opuntiae se considera una plaga clave en nopal (*Opuntia ficus-indica*) en México, de donde la planta y el fitófago son nativos; pero también es una plaga introducida en Brasil y en la cuenca del Mediterráneo. Además de esta especie, *D. coccus*, la cochinilla que se cultiva para extraer ácido carmínico, se reportó como plaga invasiva en nopal en Etiopía. La alternativa que se puede considerar más sostenible para el control de estas especies es el control biológico, pero se desconoce si sus enemigos naturales se desarrollan bien en ambas especies. El objetivo de este trabajo fue estudiar la biología de *Laetilia coccidivora* (Lepidoptera: Pyralidae), uno de los depredadores comunes y voraces de los dactilópodos, cuando consumió ambas presas. El depredador se alimentó y completó su desarrollo en ambas especies. No obstante, el ácido carmínico, o sus precursores, se encontraron en mayor concentración en *D. coccus* (8-25%) con respecto a *D. opuntiae* (2-5%), y ocasionó un efecto negativo en el tiempo de desarrollo (36.1 vs 43.9 d), el periodo larval (16.7 vs 22.0 d) y la supervivencia (92.4% vs 42.5%). La fecundidad (38 vs 18/huevos/hembra), fertilidad (93 vs 58%), tasa neta de reproducción ($R_0 = 10.11$ vs 5.8) y tasa intrínseca de incremento natural ($r_m = 0.064$ vs 0.041) fueron más favorables cuando *L. coccidivora* se alimentó de *D. opuntiae*, en comparación de *D. coccus*. En este trabajo se discuten posibles explicaciones de la biología del depredador en cada presa.

Palabras clave: Dactylopiidae, control biológico, ácido carmínico y enemigos naturales

***Laetilia coccidivora* (LEPIDOPTERA: PYRALIDAE) FEEDING ON TWO cochineal SPECIES, DOES THE PREY AFFECT THE FITNESS OF THE PREDATOR?**

**Oscar Arturo Barreto García, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2019**

ABSTRACT

Dactylopius opuntiae (Hemiptera: Dactylopiidae) is a key pest of the prickly pear cactus in Mexico, where plant and phytophagous are native; but it is also an introduced pest in Brazil and the Mediterranean basin. In addition, *D. coccus*, the cochineal used to obtain carminic acid, was reported as invasive pest in Ethiopia. The most feasible and sustainable alternative to control those insects is biological control, but it is unknown whether their natural enemies develop well in both species. The aim of this work was to study the biology of *Laetilia coccidivora* (Lepidoptera: Pyralidae), a common predator of dactilopids, feeding on both preys. The predator completed its development in both species; the carminic acid was at higher concentrations in *D. coccus* (8-25%) than *D. opuntiae* (2-5%), and feeding on *D. coccus* had negative effect on the larval lasting period (16.7 vs 22.0 d), developmental time (36.1 vs 43.9 d) and survival rate of the predator (42.5 vs 92.4%). Fecundity (22.7 vs 12.9/eggs/female), net reproductive rate ($R_0 = 10.1$ vs 5.8) and intrinsic rate of increase ($r_m = 0.064$ vs 0.041) were also diminished when *L. coccidivora* fed on *D. coccus*, compared to *D. opuntiae*. This work discusses possible explanations of the predator fitness in each prey.

Key words: Dactylopiidae, biological control, carminic acid, natural enemies

DEDICATORIA

A mi madre: **Irma García Vázquez,**

Gracias madre por nunca soltar mi mano, por siempre estar allí, en los peores momentos, sobre todo. Eres mi ídolo y súper héroe ya que me enseñaste todo lo que se, Te amo eres una gran y valiosa madre.

A mi hermana y sus hijos, mis sobrinos que tanto amo y a los que en parte me llevan a darlo todo el día a día. Rosario del Carmen García Vázquez, Kevin Omar Vilchis García y Diego Ivan García Vázquez.

A mi abuelita † quien me crió desde que fui un niño, tías y primos, Chayito, Kena Lety, Alex y Lili.

A Rubén Darío Guevara Gutiérrez, mi papá académico, gran amigo y guía, agradezco todo el apoyo brindado, pero sobre todo por ser la persona que sembró en mí la semilla de estudiar en el COLPOS, y de seguir preparándome para poder ser investigador.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindarme el apoyo económico para la realización de mis estudios de posgrado.

Al Colegio de Postgraduados (CP) por haberme dado la oportunidad de continuar con mi formación profesional.

Al Dr. Esteban Rodríguez Leyva, por toda la ayuda durante el proceso de formación, pero sobre todo por la paciencia y sus conocimientos compartidos conmigo, me han dado mucho en esta área de la Entomología. Su consejo de siempre volver a revisar los documentos antes de enviarse me ha servido de mucha ayuda.

Al Dr. J. Refugio Lomeli Flores, por la ayuda en las revisiones a documentos, consejos y jaladas de orejas por mi vocabulario sobre la escritura, pero sobre todo por brindarme la confianza de trabajar.

Al Dr. Juan Manuel Vanegas Rico, por la confianza brindada, pero sobre todo el apoyo moral e intelectual. Como su tiempo para revisiones a escritos y documentos. “May the force be with you always” my master jedi.

A Trinidad Lomeli, por siempre apoyarme en los materiales de laboratorio, y darme muchos consejos, moderar mi vocabulario mal hablado, sobre todo.

A las chicas de enlace administrativo del Posgrado en Fitosanidad, Erika, Tania e Irais, Siempre fueron muy atentas y me brindaron apoyo moral. Sobre todo, la paciencia de Tania siempre ayudándome con mis comprobaciones y más trámites administrativos.

A Silvia Colín y Carmelita, por la ayuda brindada durante el periodo de la maestría en todos los procesos que se requirió en la coordinación del Posgrado en Fitosanidad-Entomología y Acarología.

A mis amigos, César A. Trejo Reyes, Víctor M. Almaraz, Jannet Jaraleño Teniente, Carlos Patricio Illescas Riquelme, Reyna Vargas, San Marino Cid, Adriana Acevedo, César Toscano, Carlos Colmenares, Sigrid y Jordan por el apoyo y la ayuda durante el posgrado.

A la Dra. Ana Lilia Viguera por su consejo y por ser una gran persona, pero sobre todo por ser tan paciente y enseñarme parte de su conocimiento. Al Dr. Liberato Portillo por ser siempre atento y paciente, pero sobre todo por demostrar humildad.

A mis roomates de Guadalajara Mario Santana (Keto), César Castro (Pancho Pancraccio), que me brindaron un espacio y me abrieron las puertas de su casa, cosa que ya no cualquier persona hace en estos tiempos. Estoy muy, pero muy agradecido, sin ello no hubiera podido llevar a cabo mi estancia en el CUCBA, para poder finalizar experimentos y terminar mi maestría en tiempo y forma.

A mis amigos de Guadalajara Ilse, Enoc, que siempre me daban ride de CUCBA a casa. Lulú y Felipe siempre buenas personas en el laboratorio. A mis amigos del Vega Gym, Isra el coach, Lucy, Bryan, Rulo, Leonel, Cheli, Nadia, Jan, Rosa, etc.

CONTENIDO

RESUMEN.....	iv
ABSTRACT.....	v
LISTA DE CUADROS.....	xi
LISTA DE FIGURAS.....	xii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
OBJETIVO GENERAL.....	4
HIPÓTESIS.....	4
REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
<i>Opuntia ficus-indica</i>	4
INSECTOS PLAGA DE <i>Opuntia</i> spp.....	5
FAMILIA Dactylopiidae.....	5
<i>Dactylopius opuntiae</i>	7
<i>Dactylopius coccus</i>	10
<i>Laetilia coccidivora</i>	11
CAPITULO I. <i>Laetilia coccidivora</i> (Lepidoptera: Pyralidae) alimentándose de dos especies de <i>Dactylopius</i> , ¿cómo afecta la presa el desempeño del depredador?.....	13
RESUMEN.....	13
1.1 INTRODUCCIÓN.....	13
1.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
1.2.1 Material biológico, cladodios e insectos.....	16
1.2.2 <i>Laetilia coccidivora</i> criada sobre <i>D. opuntiae</i>	17
1.2.3 Tiempo de desarrollo de <i>L. coccidivora</i> alimentada con <i>D. opuntiae</i> y <i>D. coccus</i>	17
1.2.4 Crías de <i>L. coccidivora</i> sobre las dos especies de <i>Dactylopius</i>	18
1.2.5 Éxito reproductivo de <i>L. coccidivora</i> alimentada con <i>D. opuntiae</i> y <i>D. coccus</i>	19
1.2.6 Contenido de ácido carmínico por especie de <i>Dactylopius</i>	20
1.2.7 Análisis de datos.....	20
1.3 RESULTADOS.....	21

1.3.1 Ciclo de vida	21
1.3.2 Aspectos biológicos y comportamentales de <i>L. coccidivora</i>	22
1.3.3 Éxito reproductivo de <i>L. coccidivora</i>	23
1.3.4 Estadísticos de crecimiento poblacional	25
1.3.5 Concentración de ácido carmínico	25
1.4 DISCUSIÓN	26
1.6 LITERATURA CITADA	30
CONCLUSIONES GENERALES	43

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Principales plagas de <i>Opuntia ficus-indica</i>	6
Cuadro 2. Enemigos naturales de <i>Dactylopius opuntiae</i> y <i>D. coccus</i>	9
Cuadro 3. Tiempo de desarrollo y longevidad de adultos (días \pm EE) de <i>Laetilia coccidivora</i> alimentada con dos especies de <i>Dactylopius</i> en laboratorio ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $50 \pm 20\%$ HR, 12:12 L:O).	21
Cuadro 4. Parámetros de tabla de vida (medias y niveles de confianza 95%) calculados para <i>Laetilia coccidivora</i> alimentados con <i>Dactylopius opuntiae</i> y <i>D. coccus</i>	25
Cuadro 5. Porcentajes de ácido carmínico en diferentes estados de desarrollo de <i>Dactylopius</i> spp.....	26

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fecundidad de <i>Laetilia coccidivora</i> criada sobre dos especies del género <i>Dactylopius</i> en invernadero	24
---	----

INTRODUCCIÓN GENERAL

El nopal, *Opuntia* spp. (Caryophyllales: Cactaceae), es un género de plantas xerófitas nativas del continente americano (Stintzing y Carle 2005; Reyes-Aguero y Aguirre 2011). Este género se integra por 360 especies, alrededor de 90 de éstas se distribuyen en México de forma silvestre, de ellas de 70 especies son endémicas, con amplio rango de riqueza de especies silvestres y semidomesticadas, de rápida adaptación a condiciones climáticas y edáficas (Anderson 2001; Guzmán *et al.* 2003., Nobel y De la Barrera 2003; Reyes-Aguero *et al.* 2005; Segura *et al.* 2007; Caruso *et al.* 2010;).

O. ficus-indica es la cactácea más cultivada en el mundo, y se extiende en más de 4.5 millones de hectáreas en cuatro continentes (Soberón *et al.* 2001; Mazzeo *et al.* 2019), algunos de los cuales sirven para la alimentación humana y forraje (Nobel 2002). De estas especies, la de mayor reconocimiento es *O. ficus-indica* distribuida de Canadá hasta Chile e introducida en España expandiéndose por la cuenca del Mediterráneo, considerándose como plaga en Australia, Cabo Verde, India, Jamaica, Kenia, Madagascar, Pakistán, Sudáfrica, España, Sri Lanka, Hawai y Zimbabue (Mazzeo *et al.* 2019; Bader and Abu-Alloush 2019).

La especie cultivada más importante en el mundo es *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, y México es el centro de origen y domesticación de esta especie (Griffith 2004). Por ello, la explotación de ésta y otras especies de *Opuntia* en México tienen gran diversidad de usos. Ejemplo de ello es la producción y consumo del nopal como hortaliza, comúnmente llamados nopalitos (= cladodios inmaduros), en la mayoría de estados de la República Mexicana, en éstos se aprovechan hasta 16 especies para la obtención de nopalitos (Colunga *et al.* 1986). Además, México es prácticamente el único país en el mundo que los incluyó como hortalizas en su alimentación de manera relevante.

La superficie nacional cultivada de nopal en 2015 (tunero, forrajero y/o para verdura) fue de alrededor de 83,558 ha (SIAP, 2015, 2018); aunque es probable que la superficie de nopal forrajero que se explota en México sea muy superior a eso, pero no hay un registro de las áreas naturales que se usan con ese fin (Soberón *et al.* 2001). Para el mismo 2015, la producción de nopal tuvo un valor aproximado de 3,300 millones de pesos anuales (SIAP, 2015, 2018).

A diferencia del consumo de nopalitos en México y de una veintena de usos de esta especie en nuestro país, la actividad más difundida en el mundo para *O. ficus-indica* es el uso

extensivo como forraje particularmente en Brasil y África, aunque África también es muy relevante el consumo de sus frutos (Portillo 2009; Oliveira *et al.* 2013; Spodek *et al.* 2014; García Morales *et al.* 2016). En menor proporción, los nopales se emplean para albergar al insecto escama *Dactylopius coccus* Costa para la obtención de ácido carmínico, mismo que se usa para obtener un colorante de alto valor en el mercado de la industria cosmética y alimenticia (Portillo y Viguera 2010).

El género *Opuntia* tiene alrededor de 167 artrópodos que se alimentan de él (Mann 1969), pero sólo 12 o 14 especies de insectos se reportan como plagas (Badii y Flores 2001; Palomares-Pérez *et al.* 2016). La especie *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae), o cochinilla silvestre de nopal, se considera la plaga de mayor importancia económica como plaga primaria en áreas de cultivo en México (Vanegas-Rico *et al.* 2010), de donde planta y fitófago son nativos, pero también es plaga introducida en otros países del mundo como Brasil, Israel, España, Turquía, Líbano, Marruecos y Chipre (Portillo y Viguera 2006; Portillo 2008; Vanegas-Rico *et al.* 2010; Spodek *et al.* 2014; Torres y Giorgi 2018; y Mazzeo *et al.* 2019).

D. opuntiae ejerce daños directos por alimentarse directamente del floema, aumentando su impacto conforme incrementa su densidad poblacional, lo que deteriora rápidamente la planta, provocando senescencia y, en poblaciones muy elevadas, puede ocasionar su muerte (Mann 1969; Vanegas-Rico *et al.* 2010; Spodek *et al.* 2014). En Brasil, Lopes *et al.* (2009) registraron un daño por esta plaga para las plantaciones de *O. ficus-indica* en 100,000 ha, ocasionando una pérdida económica de 25 millones de dólares. Para Israel, Spodek *et al.* (2014) reportaron a esta plaga en el 2013, dañando nopales en áreas naturales. Recientemente en Marruecos se indicó que se habían destruido más de 20,000 ha por la incidencia de esta plaga de reciente introducción en ese país (Bouharroud *et al.* 2018).

Actualmente, los métodos reconocidos para el combate de este organismo no se consideran satisfactorios; de éstos, se ha experimentado con la aplicación de jabones agrícolas (Palacios-Mendoza 2004) o algunos extractos botánicos (Viguera *et al.* 2009). También se recomienda el combate mecánico, con el cepillado de cladodios, y el control cultural eliminando cladodios extremadamente infestados. Sin embargo, ningún método aplicado de manera aislada es factible y sostenible en superficies importantes de producción. Ante esta situación, recientemente se iniciaron propuestas de control biológico con los enemigos naturales de esta

plaga en México y en el mundo (Vanegas-Rico *et al.* 2010; 2016; 2017; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016; Mendel *et al.* 2019).

Los enemigos naturales de *D. opuntiae* son sólo depredadores (Mann 1969; Vanegas-Rico *et al.* 2010) y México como posible centro de origen de *O. ficus-indica* (Griffith 2004) y de la plaga (Mann 1969; Chávez-Moreno *et al.* 2009), es el país donde se han registrado el mayor número de enemigos naturales de este insecto. De las 13 especies de depredadores en distintas familias, tres se consideran los más importantes por su frecuencia, abundancia, especificidad u voracidad, éstas son: *Leucopis bellula* Willinson (Diptera: Chamaemyiidae), *Hyperaspis trifurcata* Schaeffer (Coleoptera: Coccinellidae) y *Laetilia coccidivora* (Comstock) (Lepidoptera: Pyralidae) (Gilreath y Smith, 1988; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2016; 2017; Rodríguez-Leyva *et al.* 2010; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016).

Hasta ahora, existen trabajos que han caracterizado la biología y el comportamiento de *H. trifurcata* y *L. bellula* (Gilreath y Smith, 1988; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2016, 2017; Rodríguez-Leyva *et al.* 2010; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016); incluso estos dos enemigos naturales se incluyeron en un programa de control biológico clásico en Israel hace dos años (Mendel *et al.* 2019). Por su parte, *L. coccidivora* también acaba de ser considerada en un programa de control biológico clásico en Etiopía, pero para controlar a *D. coccus*, la especie de cochinilla que se usa para extraer ácido carmínico y usarlo como colorante natural. Ésta especie de cochinilla se introdujo recientemente en ese país y ha causado un impacto tan devastador en Etiopía como lo hizo en Marruecos, o en la parte norte de Israel, su especie hermana *D. opuntiae*. Es importante decir que *L. coccidivora* es un enemigo natural de esta plaga reconocido como buen depredador de *Dactylopius* (Gilreath y Smith, 1988; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2017; Rodríguez-Leyva *et al.* 2010; Portillo y Viguera 2014). Además, que se considera el mejor depredador para alimentarse de *D. coccus*, porque es la especie más común que ocasiona problemas en la cría comercial de esta especie (Portillo y Viguera, 2014). No obstante, estas observaciones de campo e invernadero tienen que respaldarse con información de su biología básica y capacidad reproductiva en cada especie. Por esta razón se plantea el objetivo siguiente.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la biología y el éxito reproductivo del depredador *Laetilia coccidivora* al ser alimentado con *Dactylopius opuntiae* y *D. coccus*, presas que tienen diferente concentración de ácido carmínico.

HIPÓTESIS

La mayor concentración de ácido carmínico de *D. coccus*, comparado con *D. opuntiae*, afecta al desempeño del depredador *L. coccidivora*.

REVISIÓN DE LITERATURA

Opuntia ficus-indica

La especie *O. ficus-indica* (L.) Miller se conoce en México como nopal, y puede destinarse a verdura o nopal tunero; es de importancia nutricional, cultural, económica, industrial y ecológica (Granados y Castañeda 1991; Pérez *et al.* 2001; Portillo y Viguera 2001; Quintano y Ríos 2004; Fierro *et al.* 2006). *O. ficus-indica* se cultiva en más de 20 países, parte de la producción se dedica para forraje y fruto (Kiesling 1999; Nobel 2002; Quintano y Ríos 2004). El valor nutritivo del cultivo aumentó el interés por su uso, haciéndolo más rentabilidad, mediante su transformación en productos atractivos de mayor vida útil (Pérez *et al.* 2001). Algunos derivados como harina y fragmentos liofilizados se utilizan en productos como tortillas y pan, además de complementos alimenticios (Sáenz 2000; Cornejo-Villejas *et al.* 2010; De Wit *et al.* 2015; Ramírez-Moreno *et al.* 2015).

El potencial forrajero de este cultivo se aprovecha en varias zonas áridas del mundo, incluyendo Argentina, Estados Unidos, México, Brasil y varios países africanos (Reveles-Hernández *et al.* 2010). Adicional a su valor nutritivo, tiene diversos usos, como evitar la erosión del suelo mediante la instalación de barreras vivas (Guevara *et al.* 1997; Nefzaoui y Ben Salem 2002; Le 1996; Matallo *et al.* 2002); en el mejoramiento de la calidad del suelo mediante el incremento de materia orgánica y nitrógeno (Le 2002); así como en la creación de barreras biológicas para evitar la desertificación (Flores-Valdez 2004).

INSECTOS PLAGA DE *Opuntia* spp.

La lista de insectos asociados a *Opuntia* spp., incluye 167 especies (Mann, 1969); en México 12 o 14 de éstas, depende de la región y pueden convertirse en plagas de *O. ficus-indica* (Vanegas-Rico *et al.* 2010; Palomares-Pérez *et al.* 2016); entre estos se identifican los insectos escama de las familias Diaspididae y Dactylopiidae (Diodato *et al.* 2004; Delgadillo *et al.* 2008; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016). Los miembros de la primera familia se conocen como escamas armadas, y están protegidas por una secreción dura; la segunda familia, son escamas blandas conocidas como cochinillas del nopal, que se caracterizan por presentar cera blanquecina normalmente filiforme que sirve para protegerse del ambiente y depredadores (Diodato *et al.* 2004; Flores *et al.* 2013). No obstante, la característica más relevante de Dactylopiidae es producir y acumular ácido carmínico, sustancia que se ha identificado que tiene importancia en el sistema inmune, y también en el rol de repeler o afectar la depredación (Eisner *et al.* 1980, 1994; Hernández-Hernández *et al.* 2003; Stanley 2006).

FAMILIA Dactylopiidae

La familia Dactylopiidae es un grupo monogénico, (*Dactylopius*) integrado por 11 especies nativas de América, *D. austrinus* De Lotto; *D. bassi* (Ben-Dov y Marotta); *D. ceylonicus* (Green); *D. coccus* Costa; *D. confertus* De Lotto; *D. confusus* (Cockerell); *D. gracilipilus* Van Dam y May; *D. opuntiae* (Cockerell); *D. salmianus* De Lotto; *D. tomentosus* (Lamarck); *D. zimmermannii* De Lotto (Pérez y Kosztarab 1992, De Lotto 1974). En México se encuentran seis de estas especies: *D. coccus*, *D. ceylonicus*, *D. confusus*, *D. opuntiae* y *D. tomentosus* (Miller 1996; Vanegas-Rico *et al.* 2010; Portillo y Vigueras 2014; Chávez-Moreno *et al.* 2009, 2011). Además de *D. basi*, un lectotipo del cual aún no se recolectan ejemplares, pero se reconoce a México como sitio de registro (Ben-Dov y Marotta 2001) y como especie válida (García-Morales *et al.* 2016).

Los Dactylopiidae, conocidos comúnmente como las cochinillas del carmín, son insectos hemípteros considerados fitófagos de gran importancia económica, cultural y biológica. Sus hospederos son plantas de la familia Cactaceae, en particular sobresalen los géneros *Opuntia* y *Nopalea* (Ferris 1955; Pérez y Kosztarab 1992), aunque también se ha reportado infestando a *Cereus aethiops*, *Echinopsis leucantha*, *Cleistocactus baumannii* y *Maihueniopsis ovata* (De Haro y Claps 1995).

Cuadro 1. Principales plagas de *Opuntia ficus-indica*

Orden: Familia	Especie	Nombre común	Referencia
Coleoptera: Elateridae	<i>Melanotus</i> spp.	Gusano de alambre	15
Cerambycidae	<i>Moneilema variolaris</i> Thompson	Barrenador del nopal	3, 11
Curculionidae	<i>Metamasius (Catophagus)</i> <i>spinolae</i> Gyllenhal	Picudo barrenador del nopal	1, 2, 3, 4, 5, 6, 12, 11
Curculionidae	<i>Cylindrocopturus biradiatus</i> Champion	Picudo de las espinas	1, 7, 3, 12, 11
Scarabaeidae	<i>Phyllophaga</i> spp.	Gallina ciega	3, 11
Diptera: Lonchaeidae	<i>Dasiops bennetti</i> Mc. Alpine	Mosca del nopal	11
Gracillariidae	<i>Marmara opuntiella</i> Busck	Minador del nopal	12
Hemiptera: Coreidae	<i>Chelinidea tabulata</i> Burmeister	Chinche gris	3, 12, 11
Coreidae	<i>Narnia</i> spp.	Chinche del fruto	1, 12, 13, 19
Miridae	<i>Hesperolabops gelastops</i> Kirkaldy	Chinche roja	3, 13, 11
Dactylopiidae	<i>Dactylopius</i> spp.	Cochinilla del nopal	3, 8, 11
Diaspididae	<i>Diaspis echinocacti</i> Bouché	Escama del nopal	12, 16, 17, 18,
Thysanoptera: Thripidae	<i>Sericothrips (Neohydatothrips)</i> <i>opuntiae</i> Hood	Trips	3, 11
Lepidoptera: Agonoxenidae	<i>Aerotypia pleurotella</i> Walsingham	Barrenador de la penca del nopal	15
Gelechidae	<i>Metapleura potosí</i> Busck	Barrenador de la unión de las pencas	12
Pyralidae	<i>Cactoblastis cactorum</i> Berg	Palomilla del nopal	8,9, 10
Pyralidae	<i>Olycella (Melitara)</i> <i>nephelepasa</i> (Dyar)	Gusano cebra	3, 12, 10, 11
	<i>Laniifera cyclades</i> Druce	Gusano blanco	3, 12, 11
	<i>Ozamia</i> spp	Gusano barrenador del fruto	10

Fuente: 1) Mann 1969; 2) Mena-Covarrubias 2004; 3) Badii y Flores 2001; 4) Flores-Valdez 1995; 5) Nobel 2002; 6) Tafoya *et al.* 2003; 7) Sáenz y Berger 2006; 8) Viguera y Portillo 2001; 9) Pérez-Sandi 2001; 10) Zimmermann *et al.* 2001; 11) Melgarejo 2000; 12) Mena-Covarrubias 2010; 13) Froeschner 1967; 14) Brailovsky *et al.* 1994; 15) Mena-Covarrubias y Rosas-Gallegos 2007; 16) Miller 1996; 17) Coronado-Blanco *et al.* 1998; 18) Mondragón-Jacobo y Pérez-González 2005; 19) Nageon-de Lestang y Miller 2009.

El resto de las especies se les denomina como cochinillas silvestres y es la que tiene concentración de esta sustancia generalmente no supera el 5-8% (Portillo y Viguera 2014). Otra característica del grupo es el desarrollo de una capa cerosa color blanco en todo el cuerpo, ya sea en forma de un polvo fino (cera pulverulenta), característica particular de *D. coccus* (Pérez y Kosztarab 1992; Portillo y Viguera 2014). Mientras que el resto de las especies poseen largos y finos filamentos (cera algodonosa), los cuales protege de la deshidratación y dificulta su depredación.

Por sus hábitos fitófagos, alta capacidad de dispersión e invasión y su especificidad de hospederos, algunos miembros de Dactylopiidae se ha implementado para medidas de control biológico de cactáceas que se han convertido en malezas invasivas en ciertas regiones del mundo. Por ejemplo *D. ceylonicus* se implementó para controlar a *Opuntia vulgaris* Mill., en la India y en Sudáfrica. Así mismo se sabe que *D. opuntiae* ha sido usada en contra de *O. tuna* Mill., en las Islas Mauricio y en Madagascar, sobre *O. dillenii* (Ker Gawl), y para combatir a *O. elatior* Mill., en Indonesia (Fowler *et al.* 2000) (Crawley 1989).

D. opuntiae es multivoltina y con un ciclo de vida más corto que *D. coccus*. Por lo tanto, *D. opuntiae* es una especie más agresiva que *D. coccus* (Torres y Giorgi 2018). En México la especie *D. opuntiae* puede ser un problema cuando se llega a introducir a las crías comerciales de *D. coccus*, y puede disminuir la producción de ésta última (Aldama-Aguilera *et al.* 2005). *D. opuntiae* se introdujo, probablemente de manera accidental, y extendió rápidamente a la región semiárida y árida de la cuenca del mediterráneo; actualmente está causando un problema de mucha importancia en la producción de cactus como forraje, fruta o cercas vivas en más de una decena de países en la cuenca del mediterráneo (Mazzeo *et al.* 2019).

Dactylopius opuntiae

D. opuntiae, o cochinilla silvestre del nopal, fue descrita por Cockerell en 1896 (De Lotto 1974); es originaria de Norteamérica, especialmente sur de Estados Unidos y centro y norte de México, y se introdujo a Australia, India y Sudáfrica para controlar los cactus espinosos (Cactaceae: *Opuntia* spp.) consideradas malezas nocivas. Aparentemente el éxito como controlador biológico no sucedió en Australia, pero si en Sudáfrica y algunas partes de India (Foxcroft y Hoffmann 2000; Hosking *et al.* 1994). La cochinilla silvestre del nopal causa un

daño directo al succionar la savia para alimentarse, ocasiona clorosis en cladodios y frutos, debilita la planta, llega a provocar la caída prematura de frutos y cladodios, lo que favorece la infección por patógenos (Mann 1969; Vanegas-Rico *et al.* 2010). Por ello, es considerada plaga importante para el productor de "nopalitos", frutas, cactus y forrajes (Granados y Castañeda 1991; Pérez *et al.* 2001). Es importante señalar que el efecto más importante como plaga de *D. opuntiae* sucede sobre todo en las áreas o agroecosistemas de nopal verdura, tunero y ocasionalmente en el nopal forrajero en México, pero ese daño no es tan grave, ni tampoco se puede considerar importante en los casi 3 millones de hectáreas en las áreas naturales cubiertas con *Opuntia* spp., en México y sur de Estados Unidos.

En los agroecosistemas de *Opuntia*, especialmente *O. ficus-indica*, *D. opuntiae* es la "cochinilla silvestre del nopal" más nociva y ampliamente distribuida, está en 22 países y 18 hospederos en el mundo (Portillo y Vigueras 2006; Portillo 2008; Vanegas-Rico *et al.* 2010; Spodek *et al.* 2014; García Morales *et al.* 2016; Torres y Giorgi 2018; Mazzeo *et al.* 2019; Bader y Abu-Alloush 2019).

Después de la emergencia, (lss caminantes ninfas del primer estadio) se agrupan en partes apicales de los cladodios para dispersarse con ayuda del viento, posterior a ello, insertan el estilete y comienzan su alimentación sobre los cladodios (Moran *et al.* 1982; Foxcroft y Hoffmann 2000; Vanegas-Rico *et al.* 2010). Sólo las hembras permanecen inmóviles al cladodio durante toda su vida, mientras que los machos se desprenden del cladodio para pupar y emerger de forma alada, sólo vivirán unos días y su único propósito es aparearse (Mann, 1969; Vanegas-Rico *et al.* 2010).

El control de *D. opuntiae* puede hacerse mecánicamente, mediante el cepillado de cladodios cuando la plaga se encuentra en densidades bajas, y cultural eliminando cladodios demasiado infestados (Vanegas-Rico *et al.* 2010). En México, es frecuente la dependencia de insecticidas sintéticos para el combate de *D. opuntiae*; los productos para su control son generalmente organofosforados (Badii y Flores 2001).

Debido al riesgo de selección de resistencia de este insecto a los insecticidas, a la presencia de la plaga en diversos lugares del mundo, y a la necesidad de ofrecer propuestas de control que se puedan aplicar de manera más extensiva y sostenible se ha sugerido implementar acciones integradas para su control, incluidos insumos biodegradables, bioplaguicidas y

especialmente el control biológico (Vigueras 2008; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2016, 2017; Mendel *et al.* 2019).

Los enemigos naturales de *D. opuntiae* y *D. coccus* son sólo depredadores (Mann 1969; Gilreath y Smith 1988; Vanegas-Rico *et al.* 2010), y México como posible centro de origen de *O. ficus-indica* (Griffith) y de ambas especies de *Dactylopius* (Chávez-Moreno *et al.* 2009, 2011) es el país donde se han registrado el mayor número de enemigos naturales de estos insectos. Al menos hay 13 especies de depredadores en distintas familias para cada una de estas especies de dactilópodos (Cuadro 1); aunque se considera que tres de ellos son los más importantes por su frecuencia, abundancia, especificidad u voracidad. Estos son *Leucopis bellula* (Diptera: Chamaemyiidae), *Hyperaspis trifurcata* Schaeffer (Coleoptera: Coccinellidae) y *Laetilia coccidivora* (Comstock) (Lepidoptera: Pyralidae) (Gilreath y Smith 1988; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2016, 2017; Rodríguez-Leyva *et al.* 2010; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016).

Cuadro 2. Enemigos naturales de *Dactylopius opuntiae* y *D. coccus*

Orden	Familia	Especie
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Chilocorus cacti</i> (L.)
		<i>Cycloneda sanguinea</i> (L.)
		<i>C. emarginata</i> (Mulsant)
		<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas)
		<i>Hyperaspis trifurcata</i> (Shaeffer)
		<i>Nephus schwarzi</i> , (Gordon)
		<i>Nephus</i> sp.
		<i>Scymnus lousiana</i> (J. Chapin)
Diptera	Chamaemyiidae	<i>Leucopis bellula</i> (Williston)
	Syrphidae	<i>Eosalpingogaster cochenillivora</i> (Guérin-Méneville)
Lepidoptera	Pyralidae	<i>Laetilia coccidivora</i> (Comstock)
Neuroptera	Hemerobiidae	<i>Symphorobius angustus</i> (Banks)
		<i>S. barberi</i> (Banks)

Rodríguez-Leyva *et al.* 2010; Portillo y Vigueras 2014; Vanegas-Rico *et al.* 2010; 2015.

Laetilia coccidivora, o gusano telero, es un enemigo natural de esta plaga reconocido como un depredador voraz de *Dactylopius* (Gilreath y Smith 1988; Portillo y Vigueras 1998; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2017; Rodríguez-Leyva *et al.* 2010). Además, se considera el mejor depredador para alimentarse de *D. coccus*, porque es la especie más común que da problemas en

la cría comercial de esta especie (Aldama-Aguilera *et al.* 2005; A. L. Viguera y L. Portillo, datos sin publicar). Aun así, existen sólo algunas citas y no se ha determinado su potencial biológico y reproductivo sobre *D. coccus*.

Dactylopius coccus

La grana cochinilla, cochinilla fina, o cochinilla del carmín (*D. coccus*) es un insecto parásito sésil, que vive en cladodios del nopal *O. ficus-indica* (L.) Miller, y presenta un marcado dimorfismo sexual. Las hembras son ápteras y su cuerpo no presenta clara división entre los segmentos. Tiene cuatro estados de desarrollo, los cuales son: huevo, ninfa I, ninfa II y adulto (Portillo y Viguera 2014). Por su parte, los machos de esta especie atraviesan por seis estados de desarrollo: huevo, ninfa I, ninfa II, prepupa, pupa y adulto. A diferencia de lo que ocurre en la hembra, el macho presenta una clara división del cuerpo en segmentos.

El tiempo de desarrollo de *D. coccus* es aproximadamente de 90 de huevo a adulto; así mismo, la proporción de sexos varía, pero generalmente es de dos hembras por un macho. (Pérez y Kosztarab 1992; Llanderal 2004). La formación del cuerpo de la hembra cambia, manifiesta un aumento de tamaño, esto por el crecimiento de los huevos, los cuales son ovalados, con bordes redondeados, color rojo, de superficie lisa y con tonos brillantes. Lo que respecta al desarrollo embrionario este se lleva a cabo dentro del cuerpo de la hembra, por lo que ya en esta etapa de desarrollo es posible encontrar preninfas dentro de ésta (Llanderal 2004)

Este insecto tiene gran importancia social y económica debido a que del cuerpo seco de la hembra se obtiene el ácido carmínico (Méndez- Gallegos *et al.* 2003), que es una hidroxiantraquinona ligada a una unidad de glucosa, ampliamente usado como principio colorante en alimentos, bebidas, textiles y en la industria farmacéutica y cosmética (Baranyovits 1978; Viguera y Portillo 2001). Se utilizaba como fuente de tintes naturales en Mesoamérica desde la época precolombina (Piña 1981; Rodríguez *et al.* 2001; Méndez *et al.* 2004). Actualmente se acepta como colorante natural por la FDA, EE.UU. (US Government, Code of Federal Regulations 21) y el Consejo del Parlamento en la Unión Europea (Community Directive) (González *et al.* 2002). Se acepta en esas instituciones ya que se considera que es inocuo (Sugimoto *et al.* 1998), posee propiedades antivirales (Krabill *et al.* 1993), anticancerígenas (Tütem *et al.* 1996) y antibióticas (Allevi *et al.* 1998).

La producción comercial (coccidicultura) ocurre en Bolivia, Chile, España, México y Perú (Gallegos-Vázquez y Méndez-Gallegos 2000), este último es el máximo productor y exportador mundial (Campos-Figueroa y Llanderal-Cázares 2003). El interés comercial por la alta demanda de este colorante motivó su introducción a África, donde se consideró que podría ser una alternativa económica en áreas donde los nopales crecen de manera natural y sin insectos que los afectara; pero esto cambió en algunos países hace muy poco, en el 2009 *D. coccus* se reportó como plaga invasiva en Etiopia con efectos devastadores en las plantas de nopal, mismas que se emplean como fuente de forraje para el ganado (Belay *et al.* 2009).

Laetilia coccidivora

Laetilia coccidivora, o gusano telero (Lepidoptera: Pyralidae), es una larva depredadora presente en América del Norte y su distribución va desde el sur de Canadá hasta México, también se reporta para las Islas Canarias y (Hamlin 1926; Gilreath y Smith 1988; Vanegas-Rico *et al.* 2010; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016). *L. coccidivora* está asociada a insectos sésiles (Solis 2007; Scholtens y Solis 2015) y incluyendo la familia Dactylopiidae (Mann 1969; Zimmerman 1979; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2018). Este pirálido se menciona como uno de los depredadores más abundantes en colonias de *D. opuntiae* del centro de México (Aldama-Aguilera *et al.* 2005; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2017), sobre la cual se reconoce su capacidad reguladora en poblaciones elevadas de esa plaga (Vanegas-Rico *et al.* 2017; Hernández-González y Cruz-Rodríguez, 2018), y también que es un problema serio en invernaderos con producción de *D. coccus* (Portillo y Viguera, 2014). Los primeros registros en referencia a los avances de *L. coccidivora* como agente de control biológico de *D. coccus* se establecieron hace un par de años, y eso contribuyó a considerarse como el enemigo natural ideal para iniciar un programa de control biológico clásico en Etiopia (Portillo y Viguera, ~~CUCBA-UDG~~, 2018, comunicación personal). Otros estudios a nivel laboratorio, encontraron que la larva regurgita los contenidos de ácido carmínico ante el ataque de hormigas con el propósito de repelerlas (Eisner *et al.* 1980, 1994).

Algunas de las características biológicas y comportamentales más sobresalientes de *L. coccidivora* para considerar su potencial como enemigo natural de *D. coccus* es su voracidad sobre esta presa; se encontró que aparentemente las larvas pequeñas (ínstares 1 y 2) permanecen debajo de una sola cochinilla silvestre del nopal, alimentándose de huevos y ninfas; una vez

consumidas, continúan con la hembra adulta. Las larvas, conforme aumentan su tamaño, aumentan su capacidad de consumo de hembras adultas de *D. coccus*, su movilidad depende de la cantidad de alimento. Completan su desarrollo consumiendo una colonia protegiéndose con una estructura de secreción de seda con forma de túnel bajo las colonias de cochinilla (Vanegas-Rico *et al.* 2010).

CAPITULO I. *Laetilia coccidivora* (Lepidoptera: Pyralidae) alimentándose de dos especies de *Dactylopius*, ¿cómo afecta la presa el desempeño del depredador?

RESUMEN

Dactylopius opuntiae se considera una plaga clave en nopal (*Opuntia ficus-indica*) en México, de donde la planta y el fitófago son nativos; pero también es una plaga introducida en Brasil y en la cuenca del Mediterráneo. Además de esta especie, *D. coccus*, la cochinilla que se cultiva para extraer ácido carmínico, se reportó como plaga invasiva en nopal en Etiopía. La alternativa más factible para el control de estas especies es el control biológico, pero se desconoce si sus enemigos naturales se desarrollan bien en ambas especies. El objetivo de este trabajo fue estudiar la biología de *Laetilia coccidivora* (Lepidoptera: Pyralidae) cuando consumió ambas presas. El depredador se alimentó y completó su desarrollo en ambas especies. No obstante, el ácido carmínico, o sus precursores, se encontraron en mayor concentración en *D. coccus* (8-25%) con respecto a *D. opuntiae* (2-5%), y ocasionó un efecto negativo en el tiempo de desarrollo (36.1 vs. 43.9 d), el periodo larval (16.7 vs. 22.0 d) y la supervivencia (92.4% vs. 42.5%). La fecundidad (22.7 vs. 12.9/huevos/hembra), fertilidad (93 vs. 58%), tasa neta de reproducción ($R_0 = 10.11$ vs. 5.8) y tasa intrínseca de incremento natural ($r_m = 0.064$ vs. 0.041) fueron más favorables cuando *L. coccidivora* se alimentó de *D. opuntiae*, en comparación de *D. coccus*. En este trabajo se discuten posibles explicaciones de la biología del depredador en cada presa.

Palabras clave: Dactylopiidae, control biológico, ácido carmínico y enemigos naturales

1.1 INTRODUCCIÓN

Dactylopius opuntiae (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae) es una plaga primaria de nopal [*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller (Caryophyllales: Cactaceae)] en México, de donde la planta y el fitófago son nativos (McNeish 1991; Griffith 2004; Chávez-Moreno *et al.* 2009,

2011), pero también es plaga en Brasil y en diez países en la cuenca del Mediterráneo, donde es plaga invasiva de reciente introducción (Portillo 2009; Spodek *et al.* 2014; Mazzeo *et al.* 2019; Mendel *et al.* 2018). Además de esta especie, *D. coccus* Costa, la especie que se cultiva para extraer ácido carmínico como colorante natural, se reportó en 2009 como plaga invasiva en nopal en Etiopía (Belay 2015).

Dactylopius opuntiae y *D. coccus* se alimentan directamente de los cladodios, en infestaciones severas de *D. opuntiae* (75% del área del cladodio) pueden ocasionar la muerte de las plantas (Mann 1969; Vanegas-Rico *et al.* 2010). Sin embargo, en ningún lugar del mundo se habían presentado daños por *D. coccus*, como está sucediendo en Etiopía (Belay 2015). El daño por estas especies de *Dactylopius* adquirió relevancia porque *O. ficus-indica* es la cactácea económicamente más importante y cultivada en el mundo, y se extiende en más de 4.5 millones de hectáreas en cuatro continentes (Soberón *et al.* 2001; Mazzeo *et al.* 2019). Por otro lado, sólo en algunos lugares del hemisferio sur, particularmente en Sudáfrica, *D. opuntiae* se introdujo como agente de control biológico exitoso de algunas especies de *Opuntia* que se consideran malezas invasivas (Zimmermann y Moran 1986).

En México, *D. opuntiae* es plaga primaria de *O. ficus-indica* en áreas cultivadas (Portillo y Viguera 2006; Vanegas-Rico *et al.* 2010; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016), pero no es plaga en más de tres millones de hectáreas de *Opuntia* spp. en áreas naturales (ERL, LP, datos sin publicar). Por otro lado, las pérdidas económicas atribuibles a *D. opuntiae* alcanzaron 25 millones de dólares en Brasil, con daños en más de 100,000 ha (Lopes *et al.* 2009); más recientemente esta plaga dañó áreas en el sur de España (Serrano-Montes *et al.* 2018), y en Marruecos se destruyeron 20,000 ha de *O. ficus-indica* para prevenir la dispersión del problema a regiones más importantes de producción (Bouharroud *et al.* 2018; El Aalaoui *et al.* 2019). La

invasión y daño por *D. opuntiae* también se reportó recientemente en Turquía, Líbano, Israel, Jordania y Chipre (Spodek *et al.* 2014; Mazzeo *et al.* 2019; Mendel *et al.* 2018, 2019).

Debido al impacto negativo de *D. opuntiae*, se han propuesto varios métodos de combate (Vigueras *et al.* 2009; Santos *et al.* 2011; Borges *et al.* 2013a, b; Mazzeo *et al.* 2019). Sin embargo, el control biológico parece ser la táctica que puede contribuir mejor en el mediano y largo plazo, y de manera sostenible, a la disminución del problema (Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2016, 2017; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016; Mendel *et al.* 2019). En México y sur de EE.UU. hay al menos 13 especies de depredadores nativos de *D. opuntiae* o *D. coccus* (Gilreath y Smith 1988; Vigueras y Portillo 2001; Vanegas-Rico *et al.* 2010; Rodríguez-Leyva *et al.* 2010; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016). Tres de ellos se consideran los enemigos naturales más importantes de *D. opuntiae* por su frecuencia, abundancia, especificidad u voracidad; estos son *Leucopis bellula* Williston (Diptera: Chamaemyiidae), *Hyperaspis trifurcata* Schaeffer (Coleoptera: Coccinellidae) y *Laetilia coccidivora* (Comstock) (Lepidoptera: Pyralidae) (Gilreath y Smith, 1988; Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2016, 2017; Cruz-Rodríguez *et al.* 2016). Aunque las tres especies pueden alimentarse ocasionalmente de *D. coccus*, *H. trifurcata* y *L. bellula* prefieren colonias de *D. opuntiae* en lugar de *D. coccus* (Aldama-Aguilera *et al.* 2005). Por otro lado, las larvas de *L. coccidivora* son las más frecuentes en las crías comerciales de *D. coccus* en México y por su voracidad pueden ocasionar, con frecuencia, pérdidas considerables en la producción del ácido carmínico (Aldama-Aguilera *et al.* 2005; L. Portillo y A.L. Vigueras, datos sin publicar).

Laetilia coccidivora es un depredador que se desarrolla en colonias de *D. opuntiae* en campo, o *D. coccus* en invernaderos en México; en ambos casos se considera un depredador voraz a pesar de la diferencia en ácido carmínico en ambas especies (3-5% versus 19-25% en *D. opuntiae* y *D. coccus*, respectivamente), o de la diferencia en la cubierta cerosa en cada caso

(Vanegas-Rico *et al.* 2010, 2017; L. Portillo y A.L. Viguera, datos sin publicar). Esta situación contribuyó a considerar a este depredador como el idóneo para iniciar un programa de control biológico clásico de *D. coccus* en Etiopía hace un par de años (L. Portillo y A.L. Viguera, en preparación). El ácido carmínico se considera un mecanismo de defensa, y disuasivo de la depredación, típico del género *Dactylopius* (Eisner *et al.* 1994; Stanley 2006). No obstante, se desconoce el efecto sobre sus enemigos naturales más frecuentes. Esta situación es de interés, pues se ha demostrado que los aleloquímicos que adquieren las presas (fitófagos) pueden afectar el desempeño de los insectos depredadores (Duffey 1980; Dyer y Floyd 1993; Traugott y Stamps 1997). No hay estudios de la biología de *L. coccidivora*, ni tampoco se conoce el efecto que pudiera tener el ácido carmínico en la biología de éste, por tanto, el objetivo de este trabajo fue comparar el tiempo de desarrollo y los parámetros demográficos de *L. coccidivora* alimentada con las dos presas, *D. opuntiae* y *D. coccus*.

1.2 MATERIALES Y MÉTODOS

1.2.1 Material biológico, cladodios e insectos

Para el establecimiento de la colonia de *D. opuntiae* se utilizaron cladodios de *O. ficus-indica* de uno a dos años de edad (longitud 40 a 50 cm, espesor 2 a 4 cm). Estos se obtuvieron de zonas productoras de nopal en Tlalnepantla, Morelos (19° 0'26.96"N y 98°59'52.41"O) y Otumba, Estado de México (19°41'55.77"N y 98°45'27.92"O). A la base de las pencas se le aplicó un tratamiento a base de sulfato de cobre (Cuprosa®) 10,000 ppm, con la finalidad de prevenir la incidencia de hongos y bacterias.

Para la cría de *D. opuntiae* se siguió la metodología de la penca cortada (Aldama-Aguilera y Llanderal-Cázares 2003) con las modificaciones indicadas por Vanegas-Rico *et al.* (2016). Los cladodios infestados se mantuvieron en invernadero ($26 \pm 8^\circ\text{C}$, $50 \pm 20\%$ HR) y la cría de *D. opuntiae* se desarrolló en una cámara bioclimática ($25 \pm 3^\circ\text{C}$, $50 \pm 20\%$ HR,

fotoperiodo 14:10 L:O). Para la primera parte del experimento (tiempo de desarrollo), el material de *D. coccus* se obtuvo de la empresa Granja Carmín®, de Tequisquiapan, Querétaro, México. Cada cuatro semanas se solicitaban pencas con un grado de infestación del 40-80%, y de allí se recolectaron todos los estados de desarrollo de esta presa. Las pencas infestadas e insectos se mantuvieron en las mismas condiciones ambientales descritas para *D. opuntiae*.

1.2.2 *Laetilia coccidivora* criada sobre *D. opuntiae*

La colonia de *L. coccidivora* se estableció con un grupo de alrededor de 150 larvas recolectadas en Tlalnepantla, Morelos, en mayo del 2018. Todos los inmaduros del depredador se aislaron, se les proporcionaba colonias de *D. opuntiae ad libitum*, y se mantuvieron en observación en jaulas con marco de alambre y tela de organza (15 x 60 cm); todo el material se mantuvo a $25^{\circ}\text{C} \pm 2$, $50 \pm 20\%$ HR, fotoperiodo 14:10 L:O. Los adultos que emergieron de allí se colocaron en jaulas de madera (80 x 65 x 40 cm), con orificios laterales (6x3 cm) cubiertos de tela organza para favorecer la ventilación. Para la alimentación de los adultos se colocaban líneas de miel en una de las paredes laterales de la jaula; además, se colocó una mecha de algodón dentro de un recipiente de vidrio (50 ml) con una solución de miel y agua (1:10). Para estimular la oviposición y para recuperar huevos de *L. coccidivora*, cada 24 h se ofrecían 8-10 colonias maduras de *D. opuntiae* dentro de cajas Petri ($\varnothing = 10$ cm). Las cajas Petri con *D. opuntiae* se removían y se recolectaban los huevos de *L. coccidivora* para colocarlos en otra jaula. A cada jaula se les proporcionaba cada semana colonias de *D. opuntiae ad libitum* para el desarrollo de las larvas. Esta actividad se repitió constantemente para incrementar la colonia, y para tener material disponible para los ensayos.

1.2.3 Tiempo de desarrollo de *L. coccidivora* alimentada con *D. opuntiae* y *D. coccus*

El experimento se inició con una cohorte de 45 huevos de *L. coccidivora* para cada tipo de presa; los huevos tuvieron 0-6 h de edad. Cada huevo se aisló en una caja Petri ($\varnothing = 3\text{cm}$), y se realizaron dos evaluaciones diarias para registrar el tiempo de incubación (8:00 y 17:00 h). Una vez que emergieron, las larvas dispusieron de dieta mixta de cada presa (adultas e inmaduros) *ad libitum*. El cambio de ínstar se registró cuando se encontraban los restos de las cápsulas cefálicas o exuvias. Las pupas se aislaron individualmente en recipientes plásticos de 500 ml, cada recipiente tenía una perforación en la tapa ($\varnothing = 2\text{ cm}$), misma que se cubrió con tela organza para favorecer ventilación. En cada recipiente se colocó una solución de agua y miel (10:1) sobre una torunda, y ésta se cambiaba cada 24 h. Un grupo de 30 adultos, provenientes de cada presa, se mantuvieron de manera individual en esas condiciones para establecer longevidad. Al concluir este ensayo se identificó el sexo de los individuos observando el tamaño, forma de las antenas y palpos labiales.

Durante el ensayo de tiempo de desarrollo de *L. coccidivora*, se realizaron observaciones, en forma cualitativa, de aspectos biológicos y comportamentales sobre sus presas. Cada semana se realizaron 60 min de observación del depredador por especie de presa, y esto se repitió tres ocasiones por semana (3 h por presa/semana) durante 4 semanas. Durante este tiempo se determinó, durante 12 a 15 min por cada ínstar larval, si la depredación sobre las presas (hembras adultas juveniles o grávidas) fue parcial o total, de acuerdo a la clasificación descrita por Vanegas-Rico *et al.* (2016). Adicionalmente, se reconocieron los sitios de reposo, el túnel de seda donde se desplazaban las larvas, o el comportamiento más frecuente.

1.2.4 Crías de *L. coccidivora* sobre las dos especies de *Dactylopius*

Para el experimento de fecundidad fue necesario contar con mayor cantidad de material biológico, particularmente *D. coccus*, por tal motivo este experimento se desarrolló en las

instalaciones del laboratorio de Biotecnología, del Departamento de Botánica y Zoología del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), de la Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.

En el CUCBA se mantenían dos crías de *L. coccidivora* alimentadas sobre cada una de las presas, *D. opuntiae* y *D. coccus*; estas colonias tenían al menos 10 generaciones aisladas y mantenidas en cada una de esas presas. Las colonias de *L. coccidivora* se mantuvieron de manera aislada para prevenir cualquier mezcla entre colonias, en cada caso se mantenían larvas, pupas y adultos en jaulas de alambre de marco metálico y cubiertas de organza (1.60 x 1.60 x 85 cm), con una ventana lateral (50 x 50 cm) que estaba fija con velcro y permitía su abertura para realizar mantenimiento de la colonia. En la parte superior de la jaula se colocó un travesaño de alambre que servía como soporte para un grupo de 20-30 cladodios infestados con la presa correspondiente (cada cladodio con alrededor del 50% de infestación). De allí se tomaban pupas que se usaban para incrementar la colonia, o para usarse en los ensayos; todo el material se mantuvo en condiciones de invernadero $25 \pm 15^{\circ}\text{C}$, $70 \pm 20\%$ HR, y fotoperiodo natural de primavera en la región de Guadalajara, Jalisco.

1.2.5 Éxito reproductivo de *L. coccidivora* alimentada con *D. opuntiae* y *D. coccus*

Se eligieron 50 pupas de *L. coccidivora* por cada presa, éstas se colocaron individualmente en cajas Petri y se esperó la emergencia de los adultos. Se formaron 20 parejas, y cada pareja se colocó en una jaula de alambre (60 x 35x 60 cm) cubiertas de tela organza; en caso de la muerte de un macho éste se sustituyó de forma inmediata por otro. Cada jaula tenía, en la parte superior, un tubo de PVC ($\text{Ø} = 2$ pulgadas) que sirvió para colgar un cladodio infestado

con la presa respectiva. En cada caso se usaron cladodios con alrededor del 50% de infestación de *Dactylopius* para promover la oviposición. Cada cladodio se removía cada 24 h y, con un estereomicroscopio, se contaban los huevos por hembra por día para registrar fecundidad. Para fertilidad se aislaron 80 huevos de manera individual de cada tratamiento, y se observó porcentaje de emergencia de larvas de primer ínstar; este experimento se realizó en las mismas condiciones descritas en el apartado cría de *L. coccidivora* en CUCBA, Guadalajara, Jalisco. Cada hembra se consideró una repetición, debido al tiempo necesario para manejar correctamente los ensayos en cada presa se realizaron nueve repeticiones por tratamiento, y el experimento completo se repitió dos veces con desfase de dos semanas (18 repeticiones por presa en total).

1.2.6 Contenido de ácido carmínico por especie de *Dactylopius*

El contenido de ácido carmínico en cada especie de *Dactylopius* se determinó por el método propuesto por Méndez *et al.* (2004), y se realizó para los estados de desarrollo de ninfa I, ninfa II, hembra juvenil (sin presencia de huevos) y hembra grávida. Para ello fue necesario recolectar 0.125 g de peso seco de cada estado de desarrollo de cada especie. El protocolo de este método usa cinco repeticiones por estado de desarrollo para determinar el promedio del ácido carmínico.

1.2.7 Análisis de datos

El promedio y las desviaciones estándar se calcularon para determinar la duración de cada estado de desarrollo (huevo, larva, pupa y adulto), así como para determinar la fecundidad y la supervivencia. El tiempo de desarrollo de hembras y machos se comparó mediante la prueba *t* de Student's (SAS Institute, 2000 V. 9.4). La longevidad de hembras y machos adultos por

tratamiento se comparó con la prueba de Logrank (Vera *et al.* 2002). Los valores de fecundidad, fertilidad y tiempo de desarrollo se utilizaron para elaborar una tabla de vida y fertilidad. Los parámetros demográficos de *L. coccidivora* se estimaron mediante el método de Birch (1948). La tasa neta de reproducción (R_0), el tiempo de generación (T), la tasa intrínseca de incremento natural (r_m) y la tasa finita de incremento (λ) se obtuvieron mediante el programa de Maia *et al.* (2000) en Lifetable SAS (SAS Institute, 2000), el cual usa Jackknife para estimar intervalos de confianza para todos los parámetros. Además, realiza pruebas de *t* de Student's para grupos apareados.

1.3 RESULTADOS

1.3.1 Ciclo de vida

El periodo de incubación de los huevos de *L. coccidivora* tomó 6.0 ± 0.5 días en ambos tratamientos sin diferencias significativas. Este lepidóptero tiene cinco instares larvales y la duración del primero, segundo, tercero y cuarto instar larval fueron diferentes estadísticamente y ligeramente superiores en el caso de *L. coccidivora* alimentada con *D. coccus* (Cuadro 1).

La duración en días del quinto instar larval y el periodo pupal no tuvieron diferencias cuando *L. coccidivora* se alimentó de cualquiera de las dos presas, pero el tiempo de desarrollo total fue mayor en individuos que se alimentaron de *D. coccus* (43.2 ± 3.0) versus lo que se alimentaron de *D. opuntiae* (36.0 ± 2.3). Además, en cada caso las hembras fueron casi tres veces más longevas que los machos, y no se registraron diferencias entre tratamientos (Cuadro 1).

Cuadro 3. Tiempo de desarrollo y longevidad de adultos (días \pm EE) de *Laetilia coccidivora* alimentada con dos especies de *Dactylopius* en laboratorio ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $50 \pm 20\%$ HR, 12:12 L:O).

Etapa de desarrollo	T test resultados	Presa	
		<i>D. opuntiae</i>	<i>D. coccus</i>
Huevo	t= 0.455 df =81	6.0 ± 0.5	6.0 ± 0.5

	p=0.690		
Larva 1	t= 0.2598 df=75 p= 0.0022	3.5± 0.1	4.2± 0.6*
Larva 2	t= 0.155 df= 88 p= 0.0011	2.0± 0.2	3.0 ± 0.2*
Larva 3	t= 3.2 df=88 p= 0.0012	2.6 ± 0.3	5.2 ± 0.3*
Larva 4	t= 2.76 df= 88 p= 0.0018	3.2 ± 1.0	5.6 ± 1.0*
Larva 5	t= 0.390 df=86 p= 0.0690	5.4 ± 1.9	4.9. ± 1.0
Pupa	t= 0.379 df= 88 p= 0.180	13.4 ± 1.8	14.1 ± 1.8*
Huevo a adulto	t= 2.5 df= 81 p= 0.0001	36.0 ± 2.3	43.2 ± 3.0*
Longevidad del adulto	t = 1.057 df= 14 p = 0.532	18.0 ± 0.9 ♀	18.0 + 0.9 ♀
		6 ± 0.5 ♂	6 ± 0.5 ♂

*Valores seguidos con el asterisco son significativamente diferentes entre sí, (prueba t de Student's, $p > 0.05$).

1.3.2 Aspectos biológicos y comportamentales de *L. coccidivora*

Los estados de desarrollo de L1 a L3 de *L. coccidivora* consumían frecuentemente más ninfas pequeñas (I y II) de cualquiera de las presas. De los restos de dichas presas sólo se lograba reconocer el exoesqueleto completamente comprimido, éste parecía costra en la cera en nopales, o en la caja Petri. Cuando las larvas de *L. coccidivora* estuvieron en su cuarto y quinto ínstar su hábito de depredación fue diferente; el consumo de hembras juveniles y grávidas fue más frecuente en ambas presas. Las larvas en cada colonia depredaban todo el contenido de esas presas adultas, y dejaban un hueco donde estaba la cochinilla, dejando rastros de exoesqueleto y depredación. *L. coccidivora* fabrica túneles de seda entre las colonias de sus presas, esto se observó en laboratorio e invernadero al momento de revisar el material; conforme se alimentaba de las presas de mayor tamaño creaba espacio, y construía un túnel de seda el cual usaba para desplazarse entre colonias, y con mucha frecuencia los materiales de desecho de las presas los

prensada en la parte exterior en el mismo túnel. La pupación también se realizaba en estos túneles.

En promedio las larvas L4 y L5 de *L. coccidivora* consumían diariamente de 2 a 5 hembras adultas de cada presa, y también se alimentaban de ninfas I y II al mismo tiempo. Al manipularse a las larvas de *L. coccidivora*, a partir del segundo al quinto ínstar, éstas regurgitaban ácido carmínico a manera de defensa.

Durante el experimento en invernadero, cuando los adultos tenían acceso a cladodios de nopal, éstos se alimentaban de gotas de líquido (agua y azúcar) que aparece en la base de las espinas de los cladodios, en adición a la combinación de agua con miel que se ofrecía en un algodón saturado en cada caso. Al momento de la oviposición fue común que las hembras colocaran los huevos en capullos de cera donde se encontraban los machos de ambas presas, a la emergencia de la larva, esta tendía a meterse en el capullo y depredar el macho en primera estancia.

1.3.3 Éxito reproductivo de *L. coccidivora*

El periodo de pre-oviposición fue de 3 días sobre ambas presas (Figura 1). El 65% de las hembras de *L. coccidivora* colocaron grupos de 3 a 7 huevos, y el 35% restante los colocaron de forma individual. Los sitios de oviposición más comunes fueron las areolas o gloquidos, además de hendiduras o pequeñas grietas en la epidermis del cladodio; en menor proporción, los huevos se colocaron debajo de hembras juveniles o grávidas entre las fibras de la cera. De los huevos colocados de manera individual prácticamente el 90% se localizaron sobre los capullos de machos de los dactilópodos de ambas presas, el 10% de los huevos restantes se localizaron debajo de hembras juveniles o grávidas.

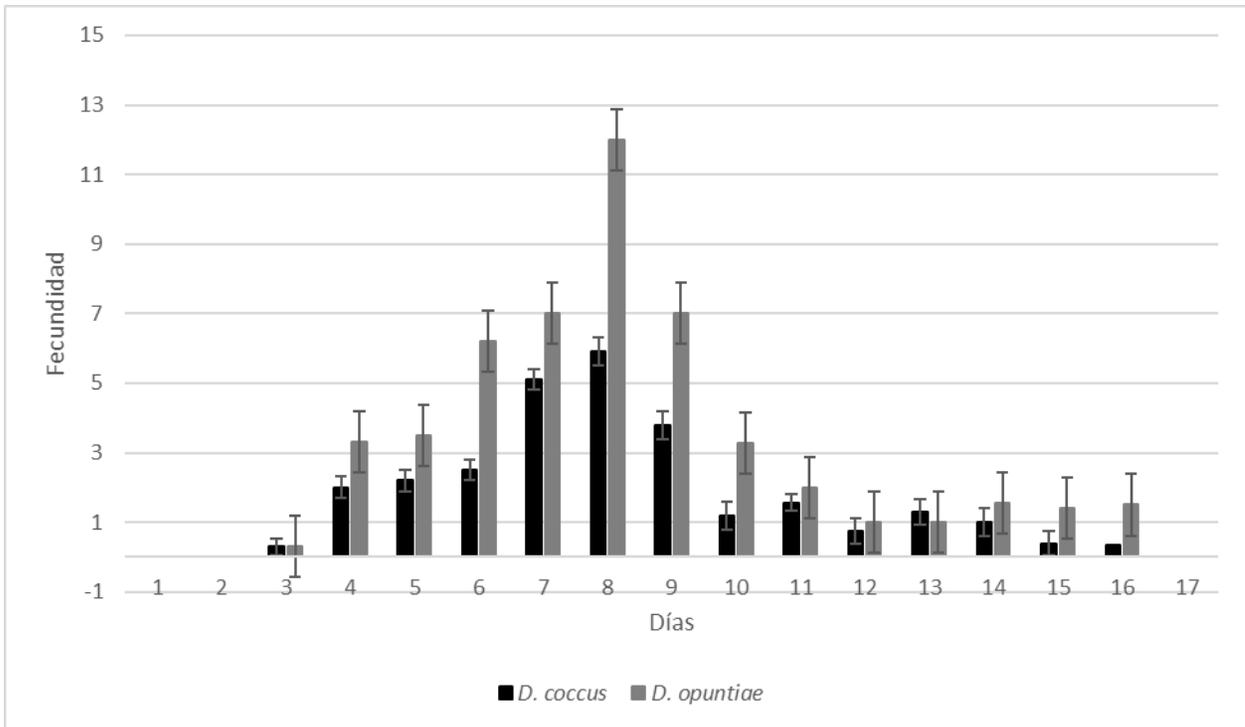


Figura 1. Fecundidad de *Laetilia coccidivora* criada sobre dos especies del género *Dactylopius* en invernadero

Las hembras que se alimentaron de *D. opuntiae* colocaron 22.70 ± 3.79 huevos (5--32) versus los 12.90 ± 2.92 (2-19) de hembras alimentadas con *D. coccus*, y esa diferencia fue significativa entre tratamientos ($t= 0.003$, $df=13$, $p= 0.0018$). La fertilidad también tuvo diferencias, 92.68 ± 0.8 versus 58.88 ± 1.27 , para huevos que provinieron de hembras alimentadas con *D. opuntiae* o *D. coccus*, respectivamente.

La fecundidad de *L. coccidivora* alimentada con ambas presas también dependió de la edad y el patrón de fecundidad fue diferente entre presas. En ambos tratamientos, se presentaron días donde las hembras de *L. coccidivora* no colocaron huevos, pero este fenómeno sólo duro de 1 a 3 días. La mayoría de las hembras alimentadas con cualquiera de las presas comenzaron la oviposición desde el tercer día y hubo un pico de fecundidad del día 3 al 10, cuando el depredador se alimentó de *D. opuntiae*, donde se colocaron 80% de los huevos totales y un pico

de fecundidad del 3 al 9, cuando se alimentó de *D. coccus*, periodo donde se colocaron 70% de los huevos totales (Figura 1).

1.3.4 Estadísticos de crecimiento poblacional

Cuando *L. coccidivora* se alimentó de las diferentes especies de *Dactylopius* se observó un efecto marcado en la supervivencia. La supervivencia fue 92.4 y 42.5% cuando el depredador se alimentó con *D. opuntiae* y *D. coccus*, respectivamente. La mortalidad del cuarto y quinto estado larval (20.20%), en adición a la mortalidad en el estado pupal (37.30%) cuando se alimentó de *D. coccus* fue decisiva para alcanzar solo el 42.5% de supervivencia. La proporción sexual en adultos de ambos tratamientos fue favorable a las hembras (0.6).

La alimentación sobre ambas especies de *Dactylopius* proporcionó la nutrición para que en ambos casos se obtuvieran parámetros favorables para el crecimiento poblacional de *L. coccidivora* (Cuadro 2). El tiempo de generación de *L. coccidivora* fue 42.37 y 36.6 días cuando se alimentó de *D. opuntiae* o *D. coccus*, respectivamente, y se encontraron diferencias entre tratamientos; la tasa neta de reproducción (R_0) no fue diferente entre tratamientos; no obstante, la tasa intrínseca de incremento natural (r_m), la tasa finita de incremento (λ), y el tiempo de duplicación de la población (DT) fueron favorables a las hembras que se alimentaron con *D. opuntiae* (Cuadro 2).

1.3.5 Concentración de ácido carmínico

A excepción del primer ínstar ninfal, la concentración de ácido carmínico fue diferente entre especies ($t = 0.019$, $df = 3$, $p = 0.039$), y entre estados de desarrollo (Cuadro 3); en el segundo ínstar y el estado adulto, juveniles (no grávidas) y grávidas, la concentración fue mayor en *D. coccus* que *D. opuntiae* (Cuadro 3).

Cuadro 4. Parámetros de tabla de vida (medias y niveles de confianza 95%) calculados para *Laetilia coccidivora* alimentados con *Dactylopius opuntiae* y *D. coccus*.

Dieta mixta	Tiempo de generación (T) (días)	Tasa neta de reproducción (R ₀)	Tasa intrínseca de crecimiento natural (r _m)	Tasa finita de crecimiento (λ)	Tiempo de duplicación (DT)
<i>D. coccus</i>	42.37 (42.00-42.73)	5.82 (4.85-6.79)	0.041 (0.037-0.045)	1.042 (1.038-1.046)	16.60 (15.08-18.12)
<i>D. opuntiae</i>	36.6 * (34.97-38.28)	10.11 (4.5-15.68)	0.064 * (0.048-0.080)	1.066 * (1.049-1.083)	10.49 * (7.25-13.73)

Las medias dentro de una columna seguidas del asterisco, no son significativamente diferentes según la prueba *t* de Student para la comparación grupal por pares ($p > 0.05$). La no independencia de la comparación por pares se ajustó mediante la prueba de desigualdad de Sidá k implementada en el programa (Maia *et al.* 2000).

Cuadro 5. Porcentajes de ácido carmínico en diferentes estados de desarrollo de *Dactylopius* spp.

Estado de desarrollo	<i>D. opuntiae</i>	<i>D. coccus</i>
Ninfa I	1.77%	1.96%
Ninfa II	2.01%	8.95%*
Adultas juveniles	5.32%	25.23%*
Adultas grávidas	3.11%	23.58%*

*Valores seguidos con el asterisco son significativamente diferentes entre sí (prueba *t* de Student's, $p > 0.05$).

1.4 DISCUSIÓN

Laetilia coccidivora es una especie nativa de América del Norte y se alimenta de insectos sésiles de Coccidae, Pseudococcidae, Eriococcidae, Dactylopiidae y Diaspididae (Williams 1993; Scholtens y Solis 2015; Vanegas-Rico et al.2018). Además, es uno de los enemigos naturales más frecuentes y abundantes de *D. opuntiae* en áreas naturales y cultivadas de *Opuntia* spp., en el sur de los Estados Unidos de América y México. También es frecuente en *D. coccus* en granjas comerciales de cría en México, donde se cultiva para la producción de ácido carmínico (Mann 1969; Viguera y Portillo 2014; Vanegas-Rico et al.2010, 2017, Cruz-Rodríguez et al.2016).

Sin embargo, su biología en *D. opuntiae* y *D. coccus* era desconocida, aunque se sospechaba que había una diferencia en el desarrollo debido a la concentración de ácido carmínico o la producción de cera en cada especie de *Dactylopius* (Portillo y Viguera 1998;

Aldama-Aguilera *et al.* 2005). Encontramos que la concentración de ácido carmínico entre *D. opuntiae* y *D. coccus* fue diferente entre especies, y entre ninfas instar y adultos (2-5% vs. 8-25%, respectivamente); algo que ya se encontró (Briseño-Garzón y Llanderal-Cázares 2008; Flores-Alatorre *et al.* 2014). Además, debido a la cantidad de alimento que este depredador necesita para completar su desarrollo, está claro que se alimentaban de presas adultas que tenían la mayor concentración de ácido carmínico. El tiempo de desarrollo de *L. coccidivora* alimentado con *D. coccus* (43.2 ± 3.0 d) tuvo un retraso de una semana en comparación con aquellos alimentados con *D. opuntiae* (36 ± 2.0 d). Esta diferencia puede atribuirse, a la diferencia en la concentración de ácido carmínico en *D. coccus*, o precursores metabólicos de esta sustancia. Se sabe que el ácido carmínico puede tener un papel importante en el sistema inmune de las especies de *Dactylopius*, ya que algunas sustancias microbianas causan una reacción que consume ácido carmínico para responder a esa invasión de hemolinfa (Stanley, 2006; Lambdin *et al.* 2002; Hernández-Hernández *et al.* 2003).

También, se considera que el ácido carmínico ingerido por los depredadores de *Dactylopius spp.* tales como *L. coccidivora*, *H. trifurcata* o *L. Bellula* pueden usarlo como un elemento disuasorio de hormigas depredadoras (Eisner *et al.* 1980, 1994). En este trabajo descubrimos que la mayor concentración de ácido carmínico en *D. coccus* retrasó el tiempo de desarrollo y disminuyó la fecundidad y fertilidad de *L. coccidivora*, por lo que puede considerarse un mecanismo de defensa contra sus enemigos naturales, ya que solo se han reportado depredadores. Se ha sugerido previamente que la presencia de ácido carmínico en *Dactylopius spp.* podría ser responsable de la ausencia de parasitoides en este género de insectos, pero existe incertidumbre si esta situación puede atribuirse a hemocitos específicos (Joshi y Lambdin 1996; Caselin-Castro *et al.* 2008) ácido carmínico (Hernández-Hernández *et al.* 2003)

de la combinación de ambos como el sistema inmune completo (Lavine y Strand 2002). No hay información del tiempo de desarrollo de *L. coccidivora* en otras presas; la única referencia indicaba unos dos meses alimentándose de *Mesolecanium nigrofasciatum* Pergrande en el campo (Hemiptera: Coccidae) (Simanton 1916). Aun así, debe mencionarse que el tiempo de desarrollo de los depredadores más frecuentes de *D. opuntiae* es de alrededor de 30-36 días en condiciones de laboratorio (23-27 ° C), incluso cuando son especies de diferentes órdenes. Por ejemplo, 29.2 ± 0.7 d para la pequeña mosca *Leucopis bellula* (Salas-Monzón et al.2018), 28.29 ± 0.75 d para *Symphorobius barberi* (Banks) (Neuroptera: Hemerobiidae) (Pacheco-Rueda et al.2011), o 36.5 ± 0.3 d para el coccinélido *Hyperaspis trifurcata* (Vanegas-Rico et al.2016).

Además de esos enemigos naturales, *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) ha recibido atención como posible depredador de *D. opuntiae* en la cuenca mediterránea, a pesar de que no es un depredador nativo de esta plaga. Este depredador tuvo un tiempo de desarrollo de alrededor de 30 días (rango 20-27 ° C) alimentado con los pseudocóccidos *Maconellicoccus hirsutus* Green, *Planococcus citri* Risso y *Phenacoccus solenopsis* (Babu y Azam 1987; Fand et al.2010). Sin embargo, el tiempo de desarrollo aumentó a 36.5 d, cuando se alimentó con *D. tomentosus* Lamarck (Baskaran et al. 2002) y hasta 103.28 ± 2.37 d, cuando se alimentó con *D. opuntiae* (El Aalaoui et al. 2019b). Aunque los ensayos se realizaron bajo diferentes condiciones, los rangos de temperatura no fueron tan variables y eso podría dar evidencia de que el consumo de altas concentraciones ácido carmínico alarga el tiempo de desarrollo de otros depredadores.

La tasa de supervivencia de *L. coccidivora* sobre *D. opuntiae* (92.4%) fue la más alta registrada hasta ahora en esta presa, previamente se registró el 83% para *H. trifurcata*, el 70% para *L. bellula* y el 16% para *S. barberi* (Pacheco -Rueda et al. 2011; Vanegas-Rico et al. 2016;

Salas-Monzón *et al.* 2018). Por otro lado, la supervivencia de *L. coccidivora* alimentado con *D. coccus* fue menor (42.5%). Esta diferencia puede atribuirse a la concentración de ácido carmínico, como ya se indicó en el párrafo anterior. Sin embargo, esta supervivencia no debe considerarse baja cuando se alimenta de *D. coccus*, ya que es el enemigo natural más voraz de esta especie en los invernaderos comerciales que producen esta cochinilla. Como consecuencia de la diferencia en la supervivencia, el tiempo de desarrollo, la fecundidad y la fertilidad, los parámetros demográficos fueron favorables para *L. coccidivora* alimentado con *D. opuntiae* en comparación con *D. coccus*.

Hay dos cuestiones importantes para mencionar aquí. Primero, el ácido carmínico o precursores en la vía metabólica de la sustancia que se produce en mayor concentración en *D. coccus* como sustancia de *novo*, afecta la aptitud de su depredador más importante; algo similar al efecto sobre sustancias que otros fitófagos adquieren o secuestran en las plantas que alimentaron (Duffey 1980; Dyer y Floyd 1993; Traugott y Stamps 1996). El segundo tiene que ver con la selección natural, *L. coccidivora* ha sido expuesto a la presión de selección por consumir presas con una concentración de ácido carmínico más alta, en realidad 500% más alta que la que ocurre naturalmente en *D. opuntiae* y ha logrado adaptarse. Entonces, *L. coccidivora* es el enemigo natural más voraz de *D. coccus* en los invernaderos comerciales de grana cochinilla en México. Con esta evidencia, es aconsejable estimar la voracidad de este depredador en ambas especies de presas, para comprender mejor su papel como regulador natural de *Dactylopius* en cultivos de cactus de importancia mundial.

1.6 LITERATURA CITADA

- Aldama-Aguilera, C., Llanderal-Cázares C., Soto Hernández M., y Castillo Márquez L. E. 2005. Producción de grana-cochinilla (*Dactylopius coccus Costa*) en plantas de nopal a la intemperie y en microtúneles. *Agrociencia* 39: 167-171.
- Aldama-Aguilera, C., y Llanderal-Cázares C. 2003. Grana cochinilla: comparación de métodos de producción en penca cortada. *Agrociencia* 37: 11-19.
- Allevi, P., Anastasia M., Bingham S., Ciuffreda P., Fiecchi A., Cighetti G., and Tyman, J. 1998. Synthesis of carminic acid, the colorant principle of cochineal. *Journal of the Chemical Society, Perkin Transactions 1*: 575-582.
- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press. U. S. A 1: 776.
- Babu, T. R., and Azam K. M. 1987. Biology of *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant [Coccinellidae: Coleoptera] in relation with temperature. *Entomophaga* 32: 381-386.
- Bader, A. M. K., and Abu-Alloush, A. H. 2019. First Record of the Cochineal Scale Insect, *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae), in Jordan. *Jordan Journal of Biological Sciences*, 12: 2.
- Badii, M. H., and Flores, A. E. 2001. Prickly pear cacti pests and their control in Mexico. *Florida Entomological Society* 84: 503-505.
- Baranyovits, F. L. C. 1978. Cochineal carmine: an ancient dye with a modern role. *Endeavour* 2:85-92.
- Baskaran, R. K. M., Lakshmi, L. G., and Uthamasamy, S. 1999. Comparative biology and predatory potential of Australian ladybird beetle (*Cryptolaemus montrouzieri*) on *Planococcus citri* and *Dactylopius tomentosus*. *Indian Journal of Agricultural Sciences* 69: 605-606.
- Baskaran, R. K. M., Srinivasan T. R., Muthumeena, K, Muthulakshmi, S., and Mahadevan, N. R. 2002. Life-table of Australian ladybird beetle (*Cryptolaemus montrouzieri*) feeding on mealybugs (*Maconellicoccus hirsutus* and *Dactylopius tomentosus*). *Indian Journal of Agricultural Sciences* 72: 54-56.
- Belay, T. 2015. Carmine cochineal: fortune wasted in northern Ethiopia. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 17: 61-80.
- Ben-Dov, Y., and S. Marotta. 2001. Taxonomy and family placement of *Coccus bassi* Targioni Tozzetti, 1867 (Hemiptera: Coccoidea). *Phytoparasitica* 29 169-170.

- Birch, L. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. anim. Ecol.*, 17: 15-26.
- Borges, L. R., Santos D. C., Cavalcanti V. A. L. B., Gomes E. W. F., Falcão H. M., and Da Silva D. M. P. 2013a. Selection of cactus pear clones regarding resistance to carmine cochineal *Dactylopius opuntiae* (Dactylopiidae). *Acta Hortícola* 995: 359-365.
- Bouharroud, R., Sbaghi M., Boujghagh M., and El Bouhssini M. 2018. Biological control of the prickly pear cochineal *Dactylopius opuntiae* Cockerell (Hemiptera: Dactylopiidae). *EPPO Bulletin* 48: 300-306.
- Briseño-Garzón, A., y Llanderal, C. 2008. Contenido de ácido carmínico en hembras de grana-cochinilla de diferentes edades. Llanderal, C., Zetina, D., Viguera, AL, y L. Portillo (eds). Grana cochinilla y colorantes naturales. Colegio de Postgraduados. México. pp, 16-20.
- Campos-Figueroa, M., y Llanderal-Cázares C. 2003. Producción de grana-cochinilla *Dactylopius coccus* Costa (Homoptera: Dactylopiidae) en invernadero. *Agrociencia* 37:149- 155.
- Caruso, M., Currò S., Las Casas G., La Malfa S., and Gentile, A. 2010. Microsatellite markers help to assess genetic diversity among *Opuntia ficus indica* cultivated genotypes and their relation with related species. *Plant systematics and evolution* 290: 85-97.
- Caselín-Castro, S., Llanderal-Cázares, C., Ramírez-Cruz, A., Soto Hernández, M., y Méndez-Montiel, J. T. 2008. Caracterización morfológica de hemocitos de la hembra de *Dactylopius coccus* Costa (Hemiptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Agrociencia* 42: 349-355.
- Colunga-Garcia Marin, P., Xolocotzi E. H., y Morales, A. C. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola tradicional y grado de domesticación de *Opuntia* spp. En *El Bajío Guanajuatense*. *Agrociencia* 65: 7-46.
- Cornejo-Villegas, M. A., Acosta-Osorio A. A., Rojas-Molina I., Gutiérrez-Cortéz E., Quiroga M. A., Gaytán M., and Rodríguez-García, M. E. 2010. Study of the physicochemical and pasting properties of instant corn flour added with calcium and fibers from nopal powder. *Journal of Food Engineering* 96: 401-409.
- Coronado-Blanco J. M., E. Ruíz-Cancino y V. A. Trjapitzin. 1998. Nuevo registro de *Plagiomerus diaspidis* Crawford en Tamaulipas, México, sobre la escama *Diaspis echinocacti* (Bouche). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 75: 203-204.
- Crawley, M. J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology* 34: 531-564.
- Cruz-Rodríguez, J. A., E. González-Machorro A. A. Villegas G., M. L. Rodríguez R., and F. Mejía L. 2016. Autonomous biological control of *Dactylopius opuntiae* (Hemiptera:

- Dactyliopidae) in a prickly pear plantation with ecological management. *Environmental Entomology* 45: 642-648.
- Chávez-Moreno, C. K., Tecante A., and Casas A. 2009. The *Opuntia* (Cactaceae) and *Dactylopius* (Hemiptera: Dactylopiidae) in Mexico: a historical perspective of use, interaction and distribution. *Biodiversity and Conservation* 18: 3337–3355.
- Chávez-Moreno, C. K., Tecante A., Casas A., and Claps L. E. 2011. Distribution and habitat in Mexico of *Dactylopius Costa* (Hemiptera: Dactylopiidae) and their cacti hosts (Cactaceae: Opuntioideae). *Neotropical Entomology* 40: 62-71.
- De Brito, C. H., Batista E., de Albuquerque I. C., and de Luna Batista J. 2008. Avaliação de produtos alternativos e pesticidas no controle da cochonilha-do-carmim na Paraíba. *Revista de Biologia e Ciências da Terra* 8: 1–5.
- De Haro, M. E., y Claps L. E. 1995. Conociendo nuestra fauna III. Familia Dactylopiidae. (Insecta: Homoptera). *Morfología, Biología e Importancia Económica. Serie Monográfica y Didáctica N° 19*. Instituto Superior de Entomología. INSUE. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo. Universidad Nacional de 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: 167-193
- De Wit, M., Bothma C., Hugo A., Sithole T., Absalom C., and Van Den Berg C. 2015. Physiochemical and sensory evaluation of cactus pear (*Opuntia ficus-indica* L. Mill and *Opuntia robusta* Wendl) cladode flour in different baked products. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 17: 89-106.
- Delgadillo, V. I., González M. A., y Rivera R., 2008. Manejo Fitosanitario del nopal verdura en Milpa Alta, distrito Federal. Comité Estatal de Sanidad Vegetal del Distrito Federal (CESAVEDF), Ciudad de México, MX.
- Diodato, L., Iturre M., y Paz M. E., 2004. Especies de *Dactylopius* en Argentina y factores que indican en su producción. *Quebracho* 11: 67-72.
- Duffey, S. S. 1980. Sequestration of plant natural products by insects. *Annual Review of Entomology* 25: 447-477.
- Dyer, L. A., and Floyd T. 1993. Determinants of predation on phytophagous insects: the importance of diet breadth. *Oecologia* 96: 575-582.
- Eisner, T., Nowicki S., Goetz M., and Meiwald J., 1980. Red cochineal dye (carminic acid): its role in nature. *Science* 208: 1039-1042.

- Eisner, T., Ziegler R., McCormick J. L., Eisner M., Hoebeke E. R., and Meinwald J. 1994. Defensive use of an acquired substance (carminic acid) by predaceous insect larvae. *Experientia* 50: 610-615.
- El Aalaoui M., Bouharroud R., Sbaghi M., El Bouhssini M., & Hilali L., and Nacera D. A. R. I. 2019. Predatory potential and feeding preference of *Cryptolaemus montrouzieri* on *Dactylopius opuntiae* under laboratory conditions. *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires* 7: 1-13.
- El Aalaoui, M., Bouharroud R., Sbaghi M., El Bouhssini M., and Hilali L. 2019. Predatory potential of eleven native Moroccan adult ladybird species on different stages of *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae). *EPPO Bulletin* 49: 374–379.
- Fand, B. B., Gautam R. D., and Suroshe S. S. 2010. Comparative biology of four coccinellid predators of *Solenopsis* mealybug, *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae). *Journal of Biological Control* 24: 35-41.
- Ferris, G. F., 1955. Atlas of the scale insects of North America: the families Aclerdidae, Asterolecaniidae, Conchaspididae Dactylopiidae and Lacciferidae. III. Stanford University Press, Palo Alto, California. 233 p.
- Fierro, A.A., F. Rodríguez y A.M.M. González. 2006. Cultivo del nopal verdura (*Opuntia ficus-indica* (L). Mill.) en el sur del Distrito Federal. Universidad Autónoma Metropolitana. 126 p.
- Flores, F. I. V.; D. M. Alviar y J. Vilca. 1985. Época de siembra de la cochinilla del carmín *D. coccus* Costa en la comunidad campesina de Santa Rosa de Huatatas, Ayacucho, Perú. In Resúmenes del 1er Congreso Nacional de Tuna y Cochinilla, Ayacucho, Perú 1: 36-37.
- Flores – Valdéz. C. A., 2004. Los nopales y la lucha contra la desertificación, 1: 167-182. In: Esparza-Frausto, G., R. D., Valdéz-Cepeda, y S. J., Méndez-Gallegos (eds.). El nopal: tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo Colegio de Postgraduados.
- Flores, A., Olvera, H., Rodríguez, S., and Barranco, J. 2013. Predation potential of *Chilocorus cacti* (Coleoptera: Coccinellidae) to the prickly pear cacti pest *Dactylopius opuntiae* (Hemiptera: Dactylopiidae). *Neotropical entomology* 42: 407-411.
- Flores-Alatorre, H. L., Abrego-Reyes V., Reyes-Esparza J. A., Angeles E., and Alba-Hurtado F. 2014. Variation in the concentration of carminic acid produced by *Dactylopius coccus* (Hemiptera: Dactylopiidae) at various maturation stages. *Journal of Economic Entomology* 107: 1700-1705.

- Flores-Valdéz C. A. 1995. Nopalitos production, processing and marketing, Agroecology, cultivation and uses of cactus pear. En. Briseño Garzon G. P. Inglese and E. Pimienta-Barrios (Eds). FAO Plant Production and Protection Paper 132: 92-99 pp.
- Fouqué, A. 1972. Espèces fruitières d'Amérique tropicale. Fruits.
- Fowler, S.V., Ganeshan S., Mauremootoo J., and Mungroo Y. 2000. Biological control of weeds in Mauritius: Past successes revisited and present challenges. Pp: 43-50. In: Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds. Neal R. Spencer (ed.). Montana State University, Montana.
- Foxcroft, L. C., and Hoffman J. H. 2000. Dispersal of *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Homoptera: Dactylopiidae), a biological control agent of *Opuntia stricta* (Haworth.) Haworth. (Cactaceae) in the Kruger National Park. Koedoe 43: 1-5.
- Froeschner C. R. 1967. Revision of the cactus plant bug genus *Hesperolabops* Kirkaldy (Hemiptera: Miridae). Proceedings of the United States National Museum 123: 1-11.
- Gallegos-Vázquez, C., y S. de Méndez-Gallegos J. 2000. La tuna. Criterios y Técnicas para su Producción Comercial. Universidad Autónoma Chapingo - Colegio de Postgraduados - Fundación PRODUCE-Zacatecas A.C. Ed. México 1: 13.
- García-Morales, M., Denno B. D., Miller D. R., Miller G. L., Ben-Dov and, Hardy N. B. 2016. ScaleNet: a literature-based model of scale insect biology and systematics. Database <http://scalenet.info/catalogue/Dactylopius%20opuntiae>. Database update 1: 1-5.
- Gilreath, M. E., and Smith Jr, J. W. 1988. Natural enemies of *Dactylopius confusus* (Homoptera: Dactylopiidae): exclusion and subsequent impact on *Opuntia* (Cactaceae). Environmental Entomology 17: 730-738.
- González L., Alba M., García-Gil F., Lanz H., Rojas A., del Rio I., and Hernandez-Hernandez F. 2002. Evaluation of the clotting response of the hemolymph of cochineal (*Dactylopius* sp.) and its predator (*Laetilia coccidivora*). Society for Invertebrate Pathology. XXXIII Annual Meeting. Guanajuato, México. Abstracts 1: 47.
- Granados, S. D. y Castañeda, A. 1991. El nopal: historia, fisiología, genética e importancia frutícola. Trillas 156p.
- Griffith, M. P. 2004. The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence. American Journal of Botany 91: 1915-1921.
- Guevara, J. C., Carretero-Martínez E., Juárez M. C., Berra A. B., 1997. Reclamación de áreas degradadas del Piedemonte de Mendoza, Argentina, mediante la plantación de *Opuntia ficus-indica* F. Inermis. Multequina 6: 1-8.

- Guzmán U, y Arias S, Dávila P 2003 Catálogo de cactáceas mexicanas. Univ. Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México 315 pp.
- Hamlin. J. C. 1926. Important *Opuntia* insects of the United States. Pan-Pacific Ent., vol. 2, no. 3, pp. 97-105. Mimorista Warren, *Dactylopius Costa*, Asphondylia Loew, Moneilema crassa LeConte.
- Hernández-Hernández, F. C., García-Gil de Muñoz F., Rojas-Martínez A., Hernández-Martínez S., and Lanz-Mendoza H. 2003. Carminic acid dye from the homopteran *Dactylopius coccus* hemolymph is consumed during treatment with different microbial elicitors. Archives of Insect Biochemistry and Physiology 54: 37-45.
- Hosking, J. R., Sullivan P. R., and Welsby S. M. 1994. Biological control of *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. var. *stricta* using *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) in an area of New South Wales, Australia, where *Cactoblastis cactorum* (Berg) is not a successful biological control agent. Agriculture Ecosystems and Environment 48: 241-255.
- Joshi, P. A., and Lambdin, P. L. 1996. The ultrastructure of hemocytes in *Dactylopius confusus* (Cockerell), and the role of granulocytes in the synthesis of cochineal dye. Protoplasma 192: 199-216.
- Kiesling, R. 1999. Domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. Journal of Professional Association for Cactus Developments 3:50-59.
- Krabill, K., J. M. Jamison J. Gilloteaux and J. L. Summers. 1993. Subcellular localization and antiviral activity of carminic acid/poly r (A-U) combinations. Cell Biology. International 17: 919-933.
- Lambdin, P., Aquino G., Green J. F. and Soto-Hernández M. 2002. Synopsis of carmine acid biosynthesis. CACTUSNET News 7: 11-15.
- Lavine, M. D., & Strand, M. R. 2002. Insect hemocytes and their role in immunity. Insect biochemistry and molecular biology 32: 1295-1309.
- Le Houérou, H. N. 1996. The role of cacti (*Opuntia* spp.) in erosion control, land reclamation, rehabilitation and agricultural development in the Mediterranean Basin. Journal of Arid Environments 33: 135-159.
- Lopes, E. B., Brito C. H., Albuquerque I. C., and Batista, J. L. 2009 Desempenho do leo de laranja no controle da cochonilhado- carmim em palma gigante. Engenharia Ambiental 6: 252-258.
- Llanderal, C. 2004. Cría de la grana cochinilla del nopal *Dactylopius coccus* Costa (Homoptera: Dactylopiidae). Cría de insectos plaga y organismos benéficos. N. Bautista, M, H.

Bravo M. y C. Chavarín P.(eds.). Instituto de Fitosanidad, Colegio de Postgraduados. Texcoco, Edo. de México. CONABIO, México 313-323.

- MacNeish, R. S. 1991. The origins of agriculture and settled life. Norman, OK: University of Oklahoma Press.
- Maia, A. H. N., Luiz A. J. B. and Campanhola C. 2000. Statistical inference on associate fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. Journal of Economic Entomology 93: 511-518.
- Mann, J. 1969. Cactus-feeding insects and mites. Cactus-feeding insects and mites. Smithsonian Institution Government Printing Office Washington. United States Natural Museum Bulletin 256: 1-158.
- Matallo, H. JR., Casas-Castañeda, F. and Migongo-Bake, E., 2002. Use of live fences of nopal (*Opuntia*) and associated crops to rehabilitate and protect sloping land in Loja, Ecuador. Mountain Research and Development 22: 22-25.
- Mazzeo, G., Nucifora S., Russo A., and Suma P. 2019. *Dactylopius opuntiae*, a new prickly pear cactus pest in the Mediterranean: an overview. Entomologia Experimentalis et Applicata 167: 59-72.
- Melgarejo M. P. 2000. Tratado de Fruticultura; para zonas aridas y semiáridas. Vol. I. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España 382 p.
- Mena-Covarrubias J. 2004. Manejo de plagas de nopal: Una propuesta para tomar mejores decisiones de control. El nopal. Tópicos de Actualidad. Universidad Autónoma Chapingo/Colegio de Postgraduados. 125-140.
- Mena-Covarrubias J. 2010. Alternativas de control biológico de plagas del nopal. VIII Simposium-Taller Nacional y 1er Internacional Producción y Aprovechamiento del Nopall. RESPYN Revista Salud Pública 5: 93-108.
- Mendel, Z., Protasov A., Carvalho C. J., Vanegas-Rico J. M., Refugio Lomeli F & Rodríguez-Leyva E. 2019 Biological control possibilities of an invasive scale insect in Israel: *opuntia* cochineal scale insect *Dactylopius opuntiae*. XI European Congress of Entomology, Book of Abstracts, Napoli, Italy 40. 2-6.
- Méndez, J., González M., Lobo M. G., and Carnero A. 2004. Color quality of pigments in cochineals (*Dactylopius coccus* Costa). Geographical origin characterization using multivariate statistical analysis. Journal of Agricultural and Food Chemistry 52: 1331-1337.
- Méndez-Gallegos, S., de Panzavolta J., T. and Tiberi R. 2003. Carmine cochineal *Dactylopius coccus* Costa (Rhynchota: Dactylopiidae): Significance, production and use. Advances in Horticultural Science 17: 165-171.

- Miller D. R. 1996. Checklist of the scale insects (Coccoidea: Homoptera) of México. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98: 68-86.
- Mobhammer. M., Stintzing F. and Reinhold C. 2006 Cactus pear fruits (*Opuntia* spp.): a review of processing technologies and current uses. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 8:1-25.
- Mondragón-Jacobo C. y Pérez-González S. 2005. El nopal (*Opuntia* sp) como forraje. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) Roma 172 p.
- Moran, V. C., and Zimmermann H. G. 1991. Biological control of cactus weeds of minor importance in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37: 37-55.
- Mow, V. C., Gunn B. H., and Walter G. H. 1982. Wind dispersal and settling of first-instar crawlers of the cochineal insect *Dactylopius austrinus* (Homoptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Ecological Entomology* 7: 409-419.
- Mow, V. C., Gunn, B. H., and Walter, G. H. 1982. Wind dispersal and settling of first-instar crawlers of the cochineal insect *Dactylopius austrinus* (Homoptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Ecological Entomology* 7: 409-419.
- Nageon-de Lestang F. and C. W. Miller. 2009. Effects of diet on development and survivorship of *Narnia femorata nymphs* (Hemiptera: Coreidae). *Florida Entomologist* 92: 511-512.
- Naser, K. S. A., Al-Humiari A. A., Elsherif M. E., and Atif J. Y. 2011. Comparative biology and larval predatory potential of the predator, *Cryptolaemus montrouzieri* (Mulsant) when reared on certain mealy bug species. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 2: 257-260.
- Nefzaoui, A., and Ben Salem H. 2002. Cacti: efficient tool for rangeland rehabilitation, drought mitigation and to combat desertification. In: *Proceedings of the Fourth International Congress on Cactus and Pear Cochineal*. *Acta Horticola* 581: 295-315.
- Nobel, P. S. Ed 2002. *Cacti: biology and uses*. Univ. of California Press.
- Nobel, P. S., and De la Barrera E. 2003. Tolerances and acclimation to low and high temperatures for cladodes, fruits and roots of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *New Phytologist* 157: 271-279.
- Oliveira, C. M., Auad A. M., Mendes S. M., and Frizzas M. R. 2013. Economic impact of exotic insect pests in Brazilian agriculture. *Journal of Applied Entomology* 137: 1-15.
- Pacheco-Rueda, I., Lomeli-Flores J. R., Rodríguez-Leyva E. y Ramírez- Delgado M. 2011. Ciclo de vida y parámetros poblacionales de *Symphorobius barberi* Banks (Neuroptera:

- Hemerobiidae) criado con *Dactylopius opuntiae* Cockerell (Hemiptera: Dactylopiidae). Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 2: 325-340.
- Palacios-Mendoza, C., Nieto-Hernández R., Llanderal-Cázares C., y González-Hernández H. 2004. Efectividad biológica de productos biodegradables para el control de la cochinilla silvestre *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Homoptera: Dactylopiidae). Acta Zoológica Mexicana (n. s.) 20: 99-106.
- Palomares-Pérez, M., Rodríguez-Leyva E., Ortega-Arenas L. D., Santillán-Galicia M., Valdovinos-Ponce G., y Ramírez-Alarcón S. 2016. El Cacarizo del nopal en *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, Milpa Alta, Ciudad de México. Agrociencia 50: 877-887.
- Pérez Guerra, G., and Kosztarab M. 1992. Biosystematics of the family Dactylopiidae (Homoptera: Coccinea) with emphasis on the life cycle of *Dactylopius coccus* Costa. Virginia Agricultural Experiment Station, Virginia Polytechnic Institute and State University 1:16-90
- Pérez, S., M. Cuen y R. Becerra. 2001. Nocheztli: El insecto del rojo carmín. Biodiversitas 36: 1-8.
- Pimienta, B.E., M. M. Loera and López L. O. 1993. Estudio anatómico comparativo en colectas del subgénero *Opuntia*. Agrociencias serie Fitotecnia 4: 7-21.
- Piña, E. E. 1981. La Cochinilla del Nopal *Dactylopius coccus* Costa (Homoptera:Dactylopiidae) Ciclo Biológico, Distribución Geográfica y Utilización. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN México.
- Portillo, L. and A. L. Viguera. 2006. A review on the cochineal species in México, host and natural enemies. Acta Hortícola 728: 249–255.
- Portillo, L. 2008. *Dactylopius opuntiae*: una especie en peligro de extinción. Pp. 69–73. In: Llanderal, C., Zetina D, H., Viguera A. L., y Portillo L. (Eds.). Grana cochinilla y colorantes naturales. Colegio de Postgraduados. México. Portillo, L., y Viguera, A. L. 2010. Conocimiento y aprovechamiento de la grana cochinilla. Universidad de Guadalajara.
- Portillo, L. 2009 Biogeography of Dactylopiidae and human factor. Acta Hortícola 811: 235–240.
- Portillo, L. y A. L. Viguera (Eds.). 2010. Conocimiento y aprovechamiento de la grana cochinilla. Universidad de Guadalajara, México 228 p.
- Quintano. M.V y R.J. Ríos. 2004. Manejo integral del cultivo del nopal. Colegio de Postgraduados 81p.

- Ramírez-Moreno, E., Córdoba-Díaz M., de Cortes Sánchez-Mata M., Marqués C. D., and Goni I. 2015. The addition of cladodes (*Opuntia ficus indica* L. Miller) to instant maize flour improves physicochemical and nutritional properties of maize tortillas. *LWT-Food Science and Technology* 62: 675-681.
- Reveles-Hernández, M., Flores-Ortiz M. A., Blanco-Macía F., y Valdez-Cepedra R. D., 2010. El manejo del nopal forrajero en la producción del ganado bovino, pp. 130-144. In: VIII Simposium-Taller Nacional y 1er Internacional" Producción y Aprovechamiento del Nopal". RESPYN Edición Especial 5.
- Reyes-Agüero, J. A., Aguirre-Rivera J. R., and Hernández H. M. 2005. Systematic notes and a detailed description of *Opuntia ficus-indica* (L) Mill.(CACTACEAE). *Agrociencia* 39: 395-408.
- Reyes-Agüero, J. A., and Aguirre-Rivera, J. R. 2011. Agrobiodiversity of cactus pear (*Opuntia*, Cactaceae) in the meridional highlands plateau of Mexico. *Journal of Natural Resources and Development* 1: 1-8.
- Ríos, J., y Quintana V. 2004. Manejo general del cultivo de nopal. *CP* 1: 19-21.
- Rodríguez, L. C., M. A. Méndez and Niemeyer. H. M. 2001. Direction of dispersion of cochineal (*Dactylopius coccus* Costa) within Americas. *Antiquity* 75:73-77.
- Rodríguez-Leyva, E., Lomeli-Flores J. R. y Vanegas-Rico. J. M. 2010. Enemigos naturales de la grana cochinilla del nopal *Dactylopius coccus* Costa (Hemiptera: Dactylopiidae), pp. 101-112, *In*: L. Portillo y A. Viguera (Eds.). Conocimiento y aprovechamiento de la grana cochinilla. Cochineal Working Group, D.R. ©Colegio de Postgraduados.
- Ruiz-Machuca M., M. Palomares-Pérez S. Ramírez-Alarcón E. Rodríguez-Leyva y H. Brailovsky. 2010. Nuevos registros de *Hesperolabops nigriceps* Reuter 48 (Hemiptera: Miridae) en el oriente del estado de México. *Revista Mexicana Ciencias Agrícolas* 1: 627-630.
- Sáenz, C., and Berger H. 2006. Utilización agroindustrial del nopal. *Food & Agriculture Organism*. 162.
- Santos, P. D. S., da Silva M. A. Q., Monteiro A. C., and Gava C. A. T. 2011. Improving photoprotection of *Beauveria bassiana* conidia for biological control of the cactus pest *Dactylopius opuntiae* in the semiarid region northeast of Brazil. *Biocontrol Science and Technology* 21: 893-902.
- SAS Institute. 2000. User's Guide Version 9.4 SAS Institute. Cary, USA.
- Scholtens, B. G., and Solis M. A. 2015. Annotated check list of the Pyraloidea (Lepidoptera) of America North of Mexico. *ZooKeys* 535: 1-136.

- Segura, S., Scheinvar L., Olalde G., Leblanc O., Filardo S., Muratalla A., and Flores C. 2007. Genome sizes and ploidy levels in Mexican cactus pear species *Opuntia* (Tourn.) Mill. series *Streptacanthae* Britton et Rose, *Leucotrichae* DC., *Heliabravoanae* Scheinvar and *Robustae* Britton et Rose. *Genetic resources and crop evolution* 54: 1033-1041.
- Serrano-Montes, J. L., Olmedo-Cobo J. A., Gómez-Zotano J., and Martínez-Ibarra E. 2018. "*Dactylopius opuntiae*" vs. "*Opuntia Ficus-indica*" en España: análisis espacio-temporal y repercusiones paisajísticas a través de los medios de comunicación on-line. *Anales de Geografía de la Universidad Complutense* 38: 1-195.
- SIAP, (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2015. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/215897/29_Ficha_Tcnica_-_Palomilla_del_nopal.pdf. Consultado en línea (01 de octubre de 2017).
- SIAP, (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2018. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/215897/29_Ficha_Tcnica_-_Palomilla_del_nopal.pdf. Consultado en línea (15 de octubre de 2018).
- Simanton, F. L. 1916. The terrapin scale: an important insect enemy of peach orchards US Department of Agriculture No. 351.
- Soberón, J., Golubov J., and Sarukhán J. 2001. The importance of *Opuntia* in Mexico and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist* 84: 486-492.
- Solis, M. 2007. Phylogenetic studies and modern classification of the Pyraloidea (Lepidoptera). *Revista Colombiana de Entomología* 33: 1-8.
- Spodek, M., Ben-Dov Y., Protasov A., Carvalho C. J., and Mendel Z. 2014. First record of *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Coccoidea: Dactylopiidae) from Israel. *Phytoparasitica* 42: 377-379.
- Stanley, D. 2006. Prostaglandins and other eicosanoids in insects: biological significance. *Annual Review of Entomology* 51: 25-44.
- Stintzing, F. C., and Carle, R. 2005. Cactus stems (*Opuntia* spp.): A review on their chemistry, technology, and uses. *Molecular nutrition & food research* 49: 175-194.
- Sugimoto, N., Goda Y., Suzuki J., Kuroyanagi M., Yamada T., Yoshihira K., and Maitani. T. 1998. Structures of minor pigments in cochineal dye. *Natural Medicines* 52:135-139.
- Torres, J. B., and Giorgi J. A. 2018. Management of the false carmine cochineal *Dactylopius opuntiae* (Cockerell): perspective from Pernambuco state, Brazil. *Phytoparasitica* 46: 331-340.

- Traugott, M. S., and Stamp N. E. 1996. Effects of chlorogenic acid-and tomatine-fed caterpillars on the behavior of an insect predator. *Journal of Insect Behavior* 9: 461-476.
- Traugott, M. S., and Stamp N. E. 1997. Effects of chlorogenic acid-and tomatine-fed caterpillars on performance of an insect predator. *Oecologia* 109: 265-272.
- Tütem, E., Apak R., and K. Sozgen. 1996. The interaction of antitumor-active anthraquinones with biologically important redox couples: I. Spectrophotometric investigation of the interaction of carminic acid and mitoxantrone with the iron (II, III) and copper (I, II) redox couples. *Journal of Inorganic Biochemistry* 61:79-96.
- Vanegas-Rico J. M., Lomeli-Flores J. R., Rodríguez-Leyva E., Mora-Aguilera G., and Valdez J. M., 2010. Enemigos naturales of *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) en *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller en el centro de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 26: 415-433.
- Vanegas-Rico, J. M., Lomeli-Flores J. R., Rodríguez-Leyva E., Pérez-Panduro A., González-Hernández H., and Marín-Jarillo A., 2015. *Hyperaspis trifurcata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its parasitoids in Central México. *Revista Colombiana de Entomología* 41: 194-199.
- Vanegas-Rico, J. M., Rodríguez-Leyva E., Lomeli-Flores J. R., González-Hernández H., Pérez-Panduro A., and Mora-Aguilera G., 2016. Biology and life history of *Hyperaspis trifurcata* feeding on *Dactylopius opuntiae*. *BioControl* 61: 691-701.
- Vanegas-Rico, J. M., Pérez-Panduro A., Lomeli-Flores J. R., Rodríguez-Leyva E., Valdez-Carrasco J. M., and Mora-Aguilera G. 2017. *Dactylopius opuntiae* (Hemiptera: Dactylopiidae) population fluctuations and predators in Tlalnepantla, Morelos. *Folia Entomológica Mexicana* 3: 23-31.
- Vanegas-Rico, J. M., Lomeli-Flores J. R., Rodríguez-Leyva E., Valdez-Carrasco J. M., y Luna-Cruz A. 2018. Primer registro de *Laetilia coccidivora* (Lepidoptera: Pyralidae) como depredador de *Diaspis echinocacti* (Hemiptera: Diaspididae) en Tlalnepantla, Morelos *Dugesiana* 25: 125-127.
- Vera, G. J., Pinto V. M., López J. y Reyna R. 2002. *Ecología de Poblaciones de Insectos*. 2ª ed. Colegio de Postgraduados. México 1: 137
- Vigueras, A. L., & Portillo, L. M. 2001. Usos del pigmento de la grana cochinilla. C. Llanderal y R. Nieto (Eds.). *Producción de grana cochinilla*. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México 1: 93-103.
- Vigueras, A. L. Cibrián-Tovar J., Pelayo-Ortiz C. 2009. Use of botanical extracts to control wild cochineal (*Dactylopius opuntiae* Cockerell) on cactus pear. *Acta Hortícola* 811: 229–234.

- Vigueras, A. L. y Portillo L. (2014). Control de cochinilla silvestre y cría de grana cochinilla. Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología 1: 1-66.
- Williams, M. L. 1993. *Toumeyella lignumvitae*, a new species of scale insect from the Florida Keys (Homoptera: Coccidae). The Florida Entomologist 76: 566-572.
- Zimmermann H. G., V. C. Moran, and J. H. Hoffmann. 2001. The renowned cactus moth, *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae): its natural history and threat to native *Opuntia* floras in México and the United States of America. Florida Entomologist 84: 543-551.
- Zimmerman, H. G., Moran., V. C., and Hoffmann, J. H. 1986. Insect herbivores as determinants of the present distribution and abundance of invasive cacti in South Africa. In The ecology and management of biological invasions in southern Africa Oxford University Press New York. 1: 269-274

CONCLUSIONES GENERALES

La concentración de ácido carmínico entre *D. opuntiae* y *D. coccus* fue diferente en ninfas II o adultas, 2-5% vs 8-25%.

El tiempo de desarrollo de *L. coccidivora* fue más corto (36 d) alimentado con *D. opuntiae* que alimentado con *D. coccus* (46 d). Además, los parámetros demográficos de *L. coccidivora* fueron más favorables cuando se alimentó con *D. opuntiae*, comparado contra *D. coccus*.

L. coccidivora consumió todos los estados de desarrollo de *D. opuntiae* y *D. coccus*, y la etapa más voraz fue L4 y L5.

L. coccidivora tiene características relevantes como posible agente de control biológico de *D. opuntiae* y *D. coccus*.