



Revista mexicana de biodiversidad

ISSN: 1870-3453

ISSN: 2007-8706

Instituto de Biología

Cid-Muñoz, Raquel; Cervantes-Espinoza, Montserrat; Castro-Valderrama, Ulises;
Cuellar-Rodríguez, Gerardo; Cibrián-Tovar, David; Armendáriz-Toledano, Francisco

Pasado y presente de los salivazos del complejo Ocoaxo de los
pinos (Hemiptera: Cercopidae): distribución espacial y temporal

Revista mexicana de biodiversidad, vol. 93, 2022, pp. 1-22

Instituto de Biología

DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.4130>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42575514042>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

UAEH
redalyc.org

Sistema de Información Científica Redalyc

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto

Suplemento XX Simposio Nacional de Parasitología Forestal

Pasado y presente de los salivazos del complejo *Ocoaxo* de los pinos (Hemiptera: Cercopidae): distribución espacial y temporal

Past and present of the pine spittlebugs of the Ocoaxo complex (Hemiptera: Cercopidae): spatial and temporal distribution

Raquel Cid-Muñoz ^{a, b}, Montserrat Cervantes-Espinoza ^{b, c}, Ulises Castro-Valderrama ^d,
Gerardo Cuellar-Rodríguez ^a, David Cibrián-Tovar ^e y Francisco Armendáriz-Toledano ^{b, *}

^a Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales, Campus Linares, Km. 145, Nacional 85, 67700 Linares, Nuevo León, México

^b Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Zoología, Colección Nacional de Insectos, Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Ciudad de México, México

^c Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Departamento de Ecología, Prolongación de Carpio y Calle Plan de Ayala s/n, Col. Santo Tomás, Miguel Hidalgo, 11340 Ciudad de México, México

^d Universidad de Sonora, Departamento de Agricultura y Ganadería, Km. 21 Carretera Hermosillo-Bahía Kino, 83000 Hermosillo, Sonora, México

^e Universidad Autónoma Chapingo, División de Ciencias Forestales, Carretera Federal Mexico-Texcoco Km. 38.5, 56230 Texcoco, Estado de México, México

*Autor para correspondencia: farmendariztoledano@ib.unam.mx (F. Armendáriz-Toledano)

Recibido: 11 agosto 2021; aceptado: 1 abril 2022

Resumen

El complejo *Ocoaxo* de los pinos está integrado por 3 especies (*O. assimilis*, *O. cardonai*, *O. varians*) que se alimentan de la savia de las acículas de *Pinus* spp. provocando clorosis y su eventual caída. Los crecimientos poblacionales de estos insectos han provocado la defoliación de grandes superficies de bosque en varias localidades del país, por lo cual se les ha dado el estatus de plaga, a pesar de que aún se desconocen aspectos básicos de su biología y distribución. En el presente trabajo se analizaron los registros de especímenes depositados en colecciones entomológicas y bases de datos en línea, que permitieron definir el espacio geográfico donde estas especies están presentes en interacción con los ecosistemas de México, además de proporcionar el espectro alimenticio de su estado adulto, identificar los factores ambientales que potencialmente están asociados a su presencia, así como conocer el periodo en el que se encuentran a lo largo del año. Los análisis de estos datos también permitieron generar hipótesis espaciales de su distribución, estimar los límites de las áreas donde se han reportado y reconocer áreas potenciales para su monitoreo.

Palabras clave: Distribución potencial; Temporalidad; Espectro alimenticio; *Pinus*; Neotropical; Neártica

Abstract

The *Ocoaxo* complex of pines is integrated by 3 species (*O. assimilis*, *O. cardonai*, *O. varians*) that feed on the sap of the needles of *Pinus* spp. causing chlorosis and its eventual fall. The population growth of these insects has caused the defoliation of large areas of forest in several localities of the country, therefore they have been considered pests, although basic aspects of their biology and distribution are still unknown. In the present work, we analyzed the records of specimens deposited in entomological collections and online databases that allowed us to define the geographic space where these species are present in interaction with the ecosystems of Mexico, in addition to providing the food spectrum of their adult stage, identifying the environmental factors that are potentially associated with their presence, as well as knowing the period in which they are found throughout the year. The analysis of these data also allowed us to generate spatial hypotheses of their distribution, estimate the limits of the areas where they have been reported and recognize potential areas for monitoring.

Keywords: Potential distribution; Seasonality; Food spectrum; *Pinus*; Neotropical; Nearctic

Introducción

Los insectos chupadores de la familia Cercopidae son consumidores estrictos de savia, que obtienen nutrientes del xilema de raíces y hojas de diversas plantas (Cid-Muñoz et al., 2020; Fagan y Kuitert, 1969; Peck, 1998a, b, 2003; Orozco-Restrepo et al., 2017; Thompson, 1999, 2004). La característica más distintiva de estos hemípteros, es que las ninfas mientras se alimentan, secretan una sustancia espumosa, que las protege de agentes externos y enemigos naturales, por lo que comúnmente se les nombra “salivazos” (Castro, 2017; Cryan y Svenson, 2010; Rodríguez et al., 2003; Tonelli et al., 2018).

Los hemípteros de la superfamilia Cercopoidea, durante su alimentación, inyectan saliva y sustancias que degradan el tejido vegetal (Valério y Nakano, 1992), en algunos casos se ha reportado que transmiten bacterias y hongos (Hamilton, 1982), sin embargo, no se ha reportado esta asociación en los miembros de Cercopidae. Debido a esto, a sus altas capacidades reproductivas y a que actúan como herbívoros generalistas, algunas especies se encuentran en la categoría de plaga de importancia agrícola y forestal (Galindo y Contreras, 2017; Hamilton, 1982; Martínez et al., 2012; Sagarpa, 2017; Wilson, 1991).

El origen de Cercopidae se remonta al Cretácico medio a partir de ancestros de la familia extinta Procercopidae, cuyos integrantes se alimentaban de la vegetación predominante, compuesta por cicadas, helechos y coníferas (Castro-Valderrama et al., 2019; Cryan y Svenson, 2010; Saward, 1992). Los cercópidos actuales se han especializado en su espectro alimenticio, ya que la mayoría se alimenta de angiospermas y tan solo 5 especies, de las 1,500 descritas para la familia (Paladini y Cavichioli, 2015; Soulier-Perkins, 2019), son capaces de obtener nutrientes de gimnospermas (Castro-Valderrama et al., 2019; Cid-Muñoz et al., 2020; Moraal, 1996; Sallé

y Battisti, 2016), hábito que se explica como vestigio de sus ancestros (Cryan y Svenson, 2010).

Uno de los géneros de la familia que ha tomado importancia es *Ocoaxo*, debido a que de sus 32 miembros (Carvalho y Webb, 2005; Castro-Valderrama et al., 2019; Nast, 1950), 3 especies, *O. assimilis* (Walker, 1858), *O. varians* (Stål, 1864), y la recientemente descrita *O. cardonai* (Castro-Valderrama, Carvalho y Valdez-Carrasco, 2018) (Castro-Valderrama et al., 2019), presentan hábitos alimenticios considerados vestigiales. Los adultos de estos 3 miembros de *Ocoaxo* perforan y succionan acículas de pino, provocando que a partir de cada perforación, el tejido de la hoja muera, se decolore y forme un anillo que la rodea; estos anillos pasan por distintos tonos de color, al principio amarillo, con cambios a tonos rojizo y café, seguido de la defoliación; estos síntomas son más notorios en la época invernal, fenómeno al cual se le nombró “declinación de los pinos” (Castro-Valderrama et al., 2017). Aunque la caída de acículas por sí sola no causa la muerte de los pinos y los árboles recuperan su follaje al comienzo de la siguiente temporada, se ha reportado que cuando el fenómeno ocurre en varios años consecutivos, las plantas pueden llegar a morir (Conafor, 2016, 2017, 2018).

Debido a su semejanza morfológica y sus hábitos, *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians* se agrupan en un complejo llamado “*Ocoaxo* de los pinos”, al cual se le han atribuido daños importantes asociados a la “declinación de los pinos” en grandes extensiones de bosque en Puebla, Veracruz y Oaxaca, desde 2008 (Castro, 2017; Cid-Muñoz et al., 2020; Conafor, 2016, 2017, 2018). Hasta el momento, estas especies solamente se han registrado en territorio nacional (Castro-Valderrama et al., 2017, 2019), con excepción de *O. assimilis*, cuya presencia en Guatemala se comprueba por una secuencia depositada en el “National Center for Biotechnology Information” (NCBI) (Paladini et al., 2018).

A pesar de que el tipo de alimentación de estas especies de *Ocoaxo* es contrastante respecto al de los demás cercopoideos y de los efectos que ocasionan en las plantas debido a su alimentación, más allá de la información taxonómica, los escasos registros geográficos promovidos por los recientes brotes, el conocimiento básico de estos insectos, en particular su distribución y biología, están pobremente documentados.

Un estudio integrativo reciente enfocado en la biología de *O. assimilis*, permitió asociar los estadios inmaduros con los adultos, así como determinar el número de instares ninfales en su ciclo de vida, estimar su abundancia a lo largo del año, su voltinismo, conocer su espectro trófico, así como sus preferencias alimenticias (Cid-Muñoz et al., 2020). Contrastantemente, para las otras especies del complejo de los pinos, no se han descrito las ninfas, se desconoce el número de estadios de esta fase del desarrollo, duración y estacionalidad del ciclo de vida, espectro alimenticio, voltinismo, etc.

La ausencia de información básica en los miembros de este complejo ha llevado a reconsiderar su relación con el decaimiento de los pinos y, por lo tanto, a cuestionar su estatus como especie plaga (Castro-Valderrama et al., 2017). Por tal motivo, el objetivo de la presente investigación es analizar la distribución temporal y espacial de *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians*, a partir de los registros históricos revelados por especímenes depositados en colecciones entomológicas y bases de datos en línea. Con ello, será posible generar información biológica, de la historia de vida y distribución de las 3 especies, para conocer su espectro alimenticio, épocas de presencia de los adultos, así como evaluar los factores ecológicos que influyen en su distribución, además de establecer nuevos sitios de colecta modelando su distribución potencial. Esta información ayudará a comprender mejor la variación de la biología y el comportamiento de este grupo, sintetizar los patrones de distribución de estas especies de hemipteros, ofreciendo un panorama general de la interacción entre ellos, así como ubicar las zonas donde estos salivazos se han recolectado y sitios potenciales para su monitoreo.

Materiales y métodos

Los registros geográficos de *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians* se obtuvieron de las etiquetas de los especímenes depositados en 14 colecciones entomológicas de México, EUA e Inglaterra. Las colecciones revisadas fueron las siguientes: Colección Entomológica, Ciencias Agronómicas de Chiapas, Universidad Autónoma de Chiapas (CACH), El Colegio de la Frontera Sur, unidad Tapachula (ECOSUR), Colección Entomológica ECOSUR, unidad San Cristóbal de las Casas (CEFS), Colección de Artrópodos asociados

a cultivos de la región del Soconusco (CCFT), Chiapas; Colección Entomológica, Colegio de Postgraduados unidad Tabasco (CECT), Tabasco; Colección del Laboratorio de Parasitología Vegetal, Universidad Autónoma del Estado de Morelos (CLPV), Morelos; Colección Nacional de Insectos Estación Biológica Tropical Los Tuxtlas-UNAM (EBTLT), Colección Entomológica, Instituto de Ecología, Xalapa (IEXA), Veracruz; Colección de Insectos, Colegio de Posgraduados, campus Montecillo, Texcoco (CEAM), Colección de Insectos del Centro de Referencia-SENASICA, unidad Tecámac (CECR), División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco (DCFUACH), Estado de México; Colección Nacional de Insectos del Museo de Historia Natural de la Ciudad de México (MHNCM), Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN), Colección Nacional de Insectos Dr. Alfredo Barrera Marín (CNIABM), Ciudad de México; North Carolina State University Insect Collection, USA (NCSU) y British Museum of Natural History, London (BMNH).

Además, se descargó la información de las bases de datos en línea “Global Biodiversity Information Facility” (GBIF, 2020) y Naturalista (2021). En estos casos únicamente se tomaron en cuenta aquellos registros que contaron con imágenes claras que mostraran a los especímenes en su hábitat, con el aumento adecuado que permitiera la observación de los patrones de ornamentación de las tegminas, que son diagnóstico para este complejo de especies.

Tanto de las bases de datos en línea, como de los especímenes de colecciones, se tomó información de la localidad, coordenadas geográficas, especie hospedante y fecha de recolecta. Todos los registros se conjuntaron en una base de datos. Los registros sin coordenadas geográficas se geoposicionaron con Google Earth (2020), los datos duplicados se eliminaron. La identificación morfológica de los adultos se realizó utilizando las claves de Castro-Valderrama et al. (2019) a partir de caracteres morfológicos externos del pronoto, escutelo y tegminas, así como de la forma de las estructuras que integran la genitalia masculina.

Con la base de datos obtenida, se estableció la distribución histórica de las 3 especies de *Ocoaxo*. Para ello, todos los registros se proyectaron sobre un mapa de la República Mexicana con el software ArcGIS 10.8 (ESRI, 2020), y se determinaron los estados en los que se presentaron mayor número de colectas desde 1860, año que corresponde al primer registro de una de las especies en México, hasta 2020. Además, para evaluar si con los datos históricos era posible reconocer periodos de presencia de los adultos a lo largo del año, se analizaron las épocas en

que los especímenes se recolectaron por medio de una gráfica de dispersión, usando el mes como abscisa y año como ordenada. La distribución temporal de los registros se comparó con los datos históricos de temperatura anual mínima, promedio y máxima, para saber si su presencia está asociada con alguna de estas variables (Cid-Muñoz et al., 2020).

Para determinar el espectro alimenticio de las especies, se elaboró una tabla de los hospederos registrados en cada especie de *Ocoaxo* y se graficó de acuerdo con el número de reportes por hospedero y especie.

Para determinar las provincias biogeográficas en las que se distribuyen las especies, así como el tipo de vegetación y de suelo asociado a los sitios dónde se recolectaron, todos los registros se proyectaron sobre la capa de las regiones biogeográficas de México (Morrone et al., 2017), la capa de vegetación (INEGI, 2017) y la capa de tipos de suelo de México (Semarnap, 1998), de las cuales se extrajo la información para cada punto de presencia y se calculó el número de registros por tipo de vegetación y tipo de suelo. El tipo de vegetación y suelo se incluyeron debido a que son variables ecológicas importantes para la sobrevivencia de los huevos y la alimentación de los miembros de la familia Cercopidae (Pires et al., 2000; Sujii et al., 2001).

Debido a que no hay información climática de fácil acceso para antes de 1970, previo a la modelación, se eliminaron del análisis todos los registros anteriores a ese año. Las 19 variables bioclimáticas, más la altitud se descargaron de WorldClim versión 2 (Fick y Hijmans, 2017), éstas se recortaron con la herramienta extraer desde máscara de ArcGIS 10.8 (ESRI, 2020) con resolución espacial de 30' y un "raster" de la división estatal de México (INEGI, 2019). Para evaluar multicolinealidad entre las 19 variables bioclimáticas, se realizaron pruebas de correlación de Pearson en el programa PAST ver. 2.7 (Hammer et al., 2001); las variables con correlaciones arriba de 0.8 se eliminaron de los modelos (Graham, 2003). De las variables seleccionadas se extrajo el perfil bioclimático para cada especie del complejo, considerando el mínimo, máximo, la media y la desviación estándar de cada variable, estos valores se interpretaron como los límites de idoneidad ambiental de las especies.

Para evitar sobreestimaciones por información redundante en los modelos, se eliminaron los registros duplicados que se encontraron dentro de un área de 30 km², en el programa ArcGIS 10.8 (ESRI, 2020). Los modelos de distribución potencial se estimaron con el algoritmo de máxima entropía en MAXENT v. 3.2.9 (Phillips y Schapire, 2020), ya que ha demostrado tener una buena eficiencia con datos escasos y especies raras (Phillips et al., 2006). Los modelos se parametrizaron con distintas configuraciones para optimizar su calibración,

usando el paquete Kuenm (Cobos et al., 2019) de RStudio (RStudio Team, 2021), para ello se usaron 3 valores de multiplicación (0.5, 1, 2), 2 clases de entidad (linear, linear y cuadrático) y las variables predictoras de cada especie (Cobos et al., 2019; Núñez-Penichet et al., 2021). Los modelos resultantes se evaluaron mediante la prueba parcial de curva de característica operativa del recepto ROC (por sus siglas en inglés, Receiver Operating Characteristic) (Peterson et al., 2008), su capacidad predictiva se analizó considerando la tasa de omisión (E = 5%) y su selección mediante el criterio de Akaike corregido (AICc) para muestras pequeñas, priorizando modelos estadísticamente significativos o con tasas de omisión menores a 5% con valores de AICc < 2 (Warren y Seifert, 2011). De los modelos resultantes, 3 para *O. cardonai*, 3 para *O. varians* y 5 para *O. assimilis*, se seleccionó aquel con los mejores parámetros de omisión y AICc. Una vez seleccionado y calibrado, el modelo fue parametrizado en Maxent con 2 réplicas de bootstrap y salida "cloglog" (Núñez-Penichet et al., 2021; Phillips et al., 2017). Para analizar la contribución de las variables seleccionadas, se realizó una prueba jackknife en Maxent. Finalmente, los mapas se exportaron a ArcGIS para su edición.

Resultados

Los ejemplares se identificaron a especie utilizando la coloración del tegmen y la genitalia. *O. cardonai* tiene una mancha basal de color amarillo crema en el tegmen, unida con 2 líneas longitudinales del mismo color, ambas líneas alcanzan el tercio apical y se unen distalmente, formando una elipse (fig. 1a); los ápices de las espinas dorso laterales del edeago no sobresalen del eje, en vista lateral. El tegmen en *O. varians* presenta 1 mancha basal de color amarillo crema, unida a una línea longitudinal del mismo color, que distalmente forma una tajamata con borde bien definido (fig. 1b); espinas dorsolaterales del edeago ligeramente curvas hacia el eje, en vista lateral. En *O. assimilis*, el tegmen presenta una mancha basal de color amarillo crema, unida a una línea longitudinal del mismo color, que distalmente forma una tajamata con borde difusos (fig. 1c); las espinas dorsolaterales del edeago rectas y en dirección opuesta al eje, en vista lateral.

En total, se obtuvieron 55 registros geográficos de las 3 especies en el territorio nacional, 19 de Naturalista (2021), 2 de GBIF (2020), 3 de la Conafor (2016, 2017, 2018) y 31 de especímenes depositados en colecciones entomológicas (tabla 1). Las recolectas más antiguas se realizaron por H. H. Smith de 1832 a 1860, cuyo material se encuentra depositado en el BMNH, Londres; estos especímenes corresponden a *O. assimilis* y fueron obtenidos de diferentes sitios de Guerrero, lo cual

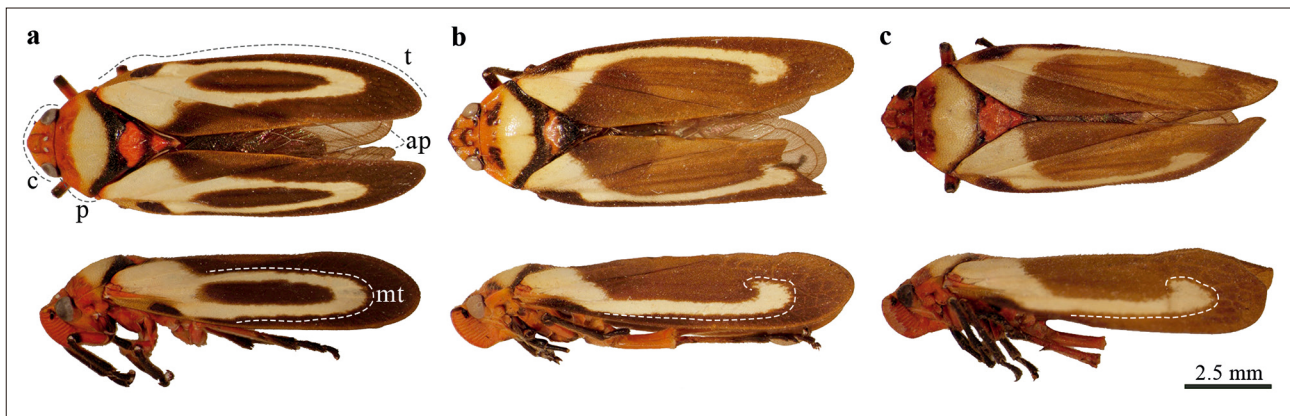


Figura 1. Vista dorsal y lateral de adultos de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos: a) *O. cardonai*, b) *O. varians*, c) *O. assimilis*. c: Cabeza, p: pronoto, t: tegmen, ap: alas posteriores, mt: mancha basal y líneas en el tegmen.

Tabla 1

Base de datos que documenta la presencia de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos en México.

Fecha	Localidad	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (m snm)	Hospedante	Número de especímenes	Fuente
México							
<i>O. assimilis</i>							
7/1832-1860*	Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Guerrero	17°35'39"	99°38'46"			1	BMNH
8/1832-1860*	Almolonga (antigua Amula), Guerrero	17°38'14"	99°17'07"			1	BMNH
7/1832-1860*	Xocomanatlán, Guerrero	17°32'28"	99°37'42"			1	BMNH
10/5/1924	Maltrata, Altavista, Veracruz	18°48'41"	97°16'38"			1	MHNCM (GBIF)
6/6/1935	Vergeles, Chiapas	15°58'06"	92°10'20"			1	CNIABM (GBIF)
27/6/1978	Km. 120 Autopista Puebla-Orizaba, Veracruz	19°05'52"	98°13'53"	2,100		1	CNIN
19/9/1989	Km. 40 Carretera Oaxaca-Guelatao, Oaxaca	18°10'23"	96°50'44"			1	CNIN
15/9/1994	Cd. Mendoza, Veracruz	18°48'22"	97°11'04"			1	CEAM
4/10/2003	16 km. SO de Azumbilla, Nicolás Bravo, Puebla	18°21'40"	97°10'29"	2,500	<i>Pinus</i> sp.	1	CEAM

Tabla 1. Continúa

Fecha	Localidad	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (m snm)	Hospedante	Número de especímenes	Fuente
29/8/2006	2.5 millas al norte de Nicolás Bravo, Puebla	18°37'40"	97°21'27"	2,160	<i>Pinus</i> sp.	1	CEAM
27/7/2008	Coacoyunque, Nicolás Bravo, Puebla	18°39'49"	97°19'30"		<i>Pinus oaxacana</i>	1	Conafor
29/6/2010	Carr. Puente de Fierro-Mpio. Santa María Chichotla, Oaxaca	18°10'23"	96°50'44"			1	CNIN
23/7/2012	Santa Cruz Acatepec, Oaxaca	18°09'29"	96°57'51"	1,338		1	CNIN
17/9/2016	Azumbilla, Nicolás Bravo Puebla	18°38'57"	97°20'08"	2,368	<i>Pinus oaxacana</i>	1	CEAM
10/9/2016	Nicolás Bravo, Puebla	18°38'51"	97°20'08"				https://www.naturalista.mx/observations/5603746
28/5/2017	Xoxocotra, Veracruz	18°39'12"	97°39'33"	2,443	<i>Pinus patula</i>	1	Conafor
10/7/2017	Tianguismanalco, Puebla	19°02'20"	98°27'21"			1	https://www.naturalista.mx/observations/7008914
15/7/2018	Tequila, Veracruz	18°44'16"	97°06'23"		<i>Pinus patula</i>	1	Conafor
10/8/2018	Nicolás Bravo, Puebla	18°37'05"	97°19'39"		<i>Pinus oaxacana</i>	1	https://www.naturalista.mx/observations/44167723
2/10/2019	Ixtlán de Juárez, Oaxaca	17°20'22"	96°29'17"			1	https://www.naturalista.mx/observations/34607338
12/10/2019	Tetla de la solidaridad, Tlaxcala	19°28'20"	98°05'11"			1	https://www.naturalista.mx/observations/34277238
<i>O. cardonai</i>							
1/8/1963	Presa Necaxa, San Miguel, Puebla	20°13'03"	98°00'02"			1	CNIN
26/9/1972	Pedregal de San Ángel, CDMX	16°34'05"	96°55'09"	2,250		1	CNIN
16/6/1982	Pluma Hidalgo, Oaxaca	15°55'33"	96°25'12"	1,326		1	CNIN
16/9/1987	Km 126 Carr. Maravatio, Morelia	19°43'13"	101°08'57"			1	CNIN

Tabla 1. Continúa

Fecha	Localidad	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (m snm)	Hospedante	Número de especímenes	Fuente
16/10/1997	Las Ranas, San Joaquín, Querétaro	20°55'28"	99°33'53"	2,450		1	CNIN
2/7/1999	Toluquilla, Querétaro	16°34'05"	96°55'09"			1	CNIN
12/7/2004	11 km O de San Martín Lochila, Oaxaca	16°34'05"	96°55'09"	1,814		1	CNIN
20/8/2008	Valle de los Fantasma, San Luis Potosí	22°03'32"	100°37'16"			1	CNIN
23/9/2012	Bosque de Tlalpan, CDMX	19°17'41"	99°11'33"			1	https://www.naturalista.mx/observations/515044
23/7/2014	La Carbonera, Arteaga, Coahuila	25°16'30"	100°25'43"	2,100		1	CNIN
31/7/2014	Pinal de Amoles, Querétaro	21°12'00"	99°36'00"			1	https://www.naturalista.mx/observations/854710
20/7/2015	Acatlán, Tetela de Ocampo, Puebla	19°51'30"	97°50'02"	1,765	<i>Pinus pseudostrobus</i>	1	CNIN
20/7/2015	Acatlán, Tetela de Ocampo, Puebla	19°51'30"	97°50'02"	1,765	<i>Pinus pseudostrobus</i>	1	CNIN
20/7/2015	Acatlán, Tetela de Ocampo, Puebla	19°51'30"	97°50'02"	1,765	<i>Pinus pseudostrobus</i>	1	CEAM
10/8/2015	Rancho Alegre, Tetela de Ocampo, Puebla	19°50'34"	97°51'22"	2,270	<i>Pinus patula</i>	1	CEAM
10/8/2015	Km 68 Carr. Fed. Zacatlán-Apizaco, Zacatlán, Puebla	19°54'07"	97°57'31"	2,112	<i>Pinus</i> sp.	1	CEAM
2/7/2017	Río Mixcoac, CDMX	19°22'02"	99°12'51"			1	https://www.naturalista.mx/observations/7806746
1/9/2017	RN El Potosí, San Luis Potosí	22°00'55"	100°59'07"	2,516		1	CCFT
13/6/2018	San Pedro, Nuevo León	25°36'11"	100°20'59"			1	https://www.naturalista.mx/observations/36721319
1/7/2018	Meseta de Chipinque, San Pedro Garza García, Nuevo León	25°36'24"	100°21'27"			1	https://www.naturalista.mx/observations/14469401

Tabla 1. Continúa

Fecha	Localidad	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (m snm)	Hospedante	Número de especímenes	Fuente
13/10/2018	Guanajuato, Guanajuato	21°03'21"	101°14'57"			1	https://www.naturalista.mx/observations/17481259
5/6/2019	San Pedro Garza García, Nuevo León	25°36'26"	100°21'18"			1	https://www.naturalista.mx/observations/26457753
10/6/2019	Monterrey, Nuevo León	25°36'07"	100°19'58"			1	https://www.naturalista.mx/observations/26788109
23/6/2019	San Pedro Garza García, Nuevo León	25°36'20"	100°20'53"			1	https://www.naturalista.mx/observations/85378014
29/6/2019	San Pedro Garza García, Nuevo León	25°35'49"	100°20'26"				https://www.naturalista.mx/observations/27886942
3/7/2019	Reserva de la Biosfera El Cielo, San José Tamaulipas	23°02'40"	99°13'44"			1	https://www.naturalista.mx/observations/28758989
28/6/2020	Santiago, Nuevo León	25°22'30"	100°12'41"			1	https://www.naturalista.mx/observations/52033413
<i>O. varians</i>							
18/8/1984	Torre de microondas, el Tecojote, Guerrero	18°10'23"	96°50'44"	2,389		1	CNIN
1/9/2006	Km 65 O Apizaco-Tlaxcala, Tlaxcala	19°21'03"	98°13'20"	1,835		1	CEAM
19/9/2008	Km 168.5 Carr. Fed. Teotitlán-Oaxaca, Oaxaca	17°30'36"	96°56'18"	2,230		1	CEAM
20/9/2008	Km 188.5 Carr. Fed. Teotitlán-Oaxaca, Oaxaca	17°22'29"	96°55'16"	2,230		1	CEAM
21/9/2008	Km 190 Carr. Miahuatlán-Puerto Ángel, Oaxaca	16°04'14"	96°29'22"	2,241		1	CEAM
25/7/2015	Monte Albán, Oaxaca	15°03'07"	96°45'04"			1	https://www.naturalista.mx/observations/19706115
28/8/2018	Carr. Cereza-San Miguel del Río, Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca	17°15'56"	96°33'42"			1	https://www.naturalista.mx/observations/16015397

* Sintipos sin fecha de colecta identificados por Nast en 1950.

evidencia que desde hace 161 años existen antecedentes de este complejo de especies en México. El número de recolectas desde 1860 hasta antes del 2008 fue escaso para las 3 especies, cuantificando 19 registros, del 2008 en adelante las recolectas y avistamientos han ido en aumento; hasta 2020 se han reportado 36 eventos de recolecta (tabla 1). En los últimos 13 años los esfuerzos de muestreo se incrementaron, principalmente, en Oaxaca, Puebla, Veracruz, Ciudad de México y Nuevo León (fig. 2b). Con un total de 7, *O. varians* fue la especie con menos registros, obtenidos de localidades de Guerrero, Oaxaca y Tlaxcala (fig. 2a); el registro más antiguo de esta especie corresponde a Guerrero (torre de microondas, El Tecojote, Guerrero, 18/08/1984, CNIN). *O. assimilis* cuantificó 21 registros en Guerrero, Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz y Tlaxcala (fig. 2a), el registro más antiguo para el complejo pertenece a esta especie y se encuentra en Guerrero (Parque Ecológico Estatal Omiltepi, Almolonga y Xocomatlán, BMNH). *O. cardonai* presentó 27 registros, por lo cual es la especie mejor representada, con colectas en Ciudad de México, Oaxaca, Puebla, Estado de México, Michoacán, Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Nuevo León (fig. 2a); el primer registro de *O. cardonai* data de 1963 en Puebla (presa Necaxa, San Miguel, Puebla, 01/08/1963, CNIN).

Las 3 especies de *Ocoaxo* se reportaron en el periodo mayo-octubre, con mayor abundancia de colectas en julio. *O. cardonai* solamente fue registrada desde el mes de junio hasta octubre, *O. varians* por el número tan bajo de colectas se reportó de julio a septiembre, mientras que *O. assimilis* desde mayo a octubre. Los registros para las 3 especies se obtuvieron en la temporada de verano e inicios del otoño, estaciones que presentan elevaciones considerables de la temperatura y precipitación, y que corresponden mayormente a la temporada de lluvias en México (fig. 2c).

Con base en los registros de las colecciones, únicamente fue posible obtener información de las plantas huésped de adultos de *Ocoaxo*. De los 51 registros obtenidos, 12 incluyeron información del tipo de huésped, correspondientes a los siguientes taxones: *Pinus* sp., *P. patula* Schiede ex Schltdl. et. Cham., *P. pseudostrobus* Lindl. y *P. oaxacana* Mirov., *Ocoaxo assimilis* cuenta con 2 reportes en *P. patula*, 3 en *P. oaxacana* y 2 en *Pinus* sp.; *O. cardonai* fue reportado 1 vez en *P. patula*, 3 en *P. pseudostrobus* y 1 en *Pinus* sp. Mientras que para *O. varians*, no se contó con registros de huésped (fig. 3).

La proyección de los registros sobre la capa de provincias biogeográficas evidenció la presencia de las 3 especies en la Sierra Madre Oriental (PSMOR), Faja Volcánica Transmexicana (PVT), la Sierra Madre del Sur (PSMS). *O. varians* se presentó en la PSMS y PSMOR,

O. assimilis en la PVT, la PSMS y las Tierras Altas de Chiapas (PTC) y *O. cardonai* en la PSMS, la PSMOR, el Desierto Chihuahuense (PDC) y la PVT (fig. 4).

Los registros de las 3 especies de *Ocoaxo* confirman su presencia en 10 tipos de ecosistemas: bosque encino (BE), bosque de pino (BP), bosque de encino-pino (BEP), bosque de pino-encino (BPE), pastizal inducido (PI), bosque urbano (BU), bosque mesófilo de montaña (BMM), selva alta subperennifolia (SAS); bosque de táscate (BT), selva baja caducifolia (SBC) y tierras de uso agrícola (UA). Las 3 especies se documentaron en BPE y BE; *O. cardonai* y *O. varians* estuvieron presentes en BEP y PI; *O. cardonai* y *O. assimilis* tienen registros en BU y UA; *O. varians* y *O. assimilis* en BMM; *Ocoaxo assimilis* en SAS y BT; *O. varians* tuvo un registro en SBC y *O. cardonai* en BP (fig. 5).

Los insectos se colectaron en 7 tipos de suelo: leptosol (LEP), acrisol (ACRI), regosol (REG), feozem (FEO), vertisol (VER), cambisol (CAM) y alisol (ALI). De ellos, las 3 especies se asociaron con suelo de tipo LE, el cual es característico de zonas de montaña y presenta una capa delgada rica en nutrientes. *O. cardonai* y *O. varians* compartieron registros en suelos de tipo ACRI, REG y FEO, los cuales son arcillosos y ricos en nutrientes. Mientras que *O. assimilis* y *O. cardonai* se registraron en sitios con suelo de tipo CAM, el cual es arcilloso y muy fértil. *O. assimilis* fue la única especie que tuvo registros en suelo VER, característico por ser arcillosos de climas subhúmedos (fig. 6).

Para cada especie del complejo se extrajo el perfil bioclimático de las variables sin correlación y que permanecieron importantes en el modelado de distribución potencial (tabla 2), los resultados sugieren que las especies del complejo habitan áreas con las siguientes características: *O. assimilis*, estacionalidad de la temperatura (14.23 - 24.34 °C), rango anual de temperatura (16.80 - 24.20 °C) y temperaturas medias del trimestre más cálido de 12.20 - 24.30 °C, con un intervalo altitudinal de 1,362 a 2,630 m snm; *O. cardonai*, temperatura máxima del mes cálido (24.50 - 30.70 °C), temperatura mínima del mes más frío (3.70 - 15.70 °C), un intervalo anual de temperaturas (11.50 a 25.90 °C) y altitudinal de 564 a 2,455 m snm; *O. varians*, intervalo anual de temperatura (13.50 - 21.90 °C), temperatura media del trimestre más cálido (18.20 - 24.30 °C), con intervalo altitudinal de 1,418 a 2,285 m snm.

El esquema de evaluación que dio los mejores resultados en el complejo fueron lineal y lineal cuadrático con un valor de regularización = 1; los valores de la media del radio del AUC oscilaron entre 1.8 y 1.9; por la cantidad de datos usados, la tasa de omisión fue 0 y la complejidad de los modelos no fue mayor a 2. Las variables que contribuyeron al modelo se presentaron de

Tabla 2

Perfil bioclimático para cada una de las especies de complejo *Ocoaxo* de los pinos.

Especie	Variable climática	Min	Max	Media	Desviación estándar
<i>O. assimilis</i>	BIO4: estacionalidad de la temperatura (°C)	142.23	243.34	190.92	33.80
	BIO7: rango anual de temperatura (°C)	16.80	24.20	20.50	2.50
	BIO10: temperatura media del trimestre más cálido (°C)	12.20	24.30	18.04	4.20
	Altitud (m snm)	1,362	2,630	2,042	459
<i>O. varians</i>	BIO7: rango anual de temperatura (°C)	13.50	21.90	19.20	2.97
	BIO10: temperatura media del trimestre más cálido (°C)	18.20	24.30	20.10	2.24
	Altitud (m snm)	1,418	2,285	1,887	369
<i>O. cardonai</i>	BIO5: temperatura máxima del mes más cálido (°C)	24.50	30.70	27.17	1.75
	BIO6: temperatura mínima del mes más frío (°C)	3.70	15.70	6.10	2.76
	BIO7: rango anual de temperatura (°C)	11.50	25.90	21.1	2.7
	Altitud (m snm)	564	2,455	1,643	619

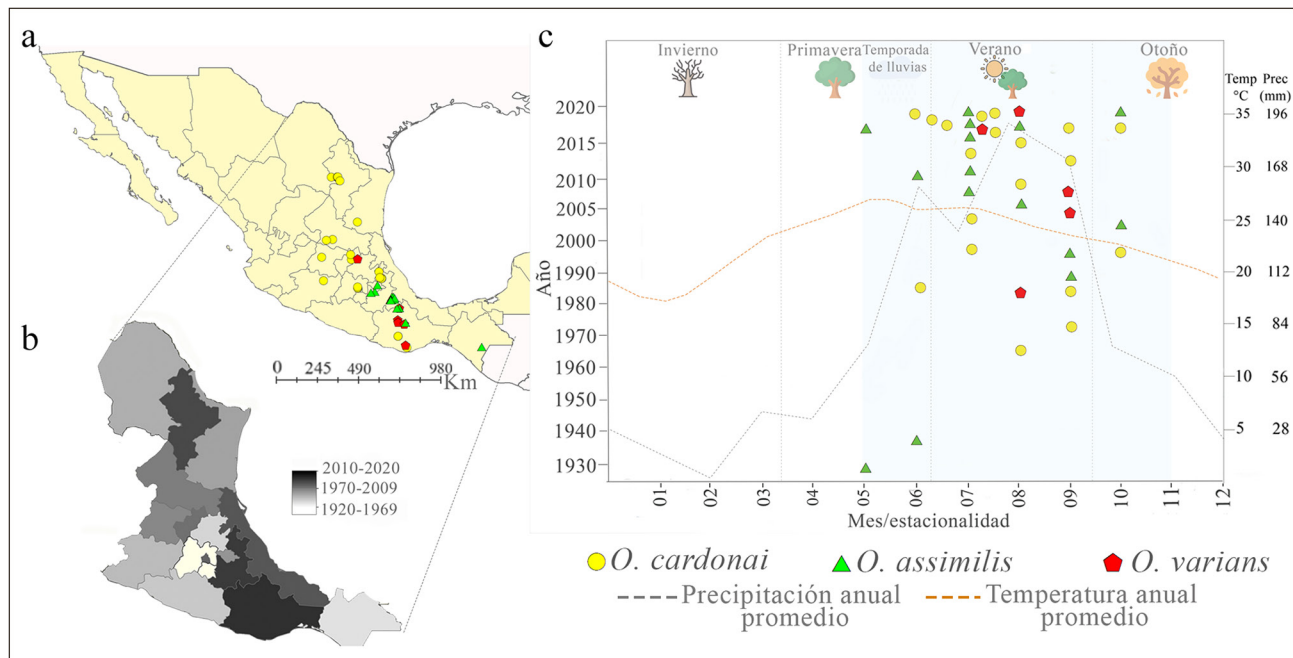


Figura 2. Representación espacial y temporal de los registros de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos. a) Mapa de la República Mexicana con los registros geográficos confirmados; b) mapa de calor que representa los periodos en los que se ha realizado un mayor esfuerzo de muestreo por estado, el color negro representa los sitios con mayor muestreo por época; (c) gráfica de los registros geográficos de las 3 especies por mes (x) y por década (y).

la siguiente manera (fig. 7): para *O. cardonai* fueron el intervalo anual de temperatura (BIO7) y la temperatura del mes más cálido (BIO5). En *O. assimilis* fueron el rango anual de temperaturas (BIO7), la temperatura media del

trimestre más cálido (BIO10) y la estacionalidad de la temperatura (BIO4). Para *O. varians* fueron el intervalo anual de temperaturas (BIO7) y la temperatura media del trimestre más cálido (BIO10) (fig. 7). En todas las especies,

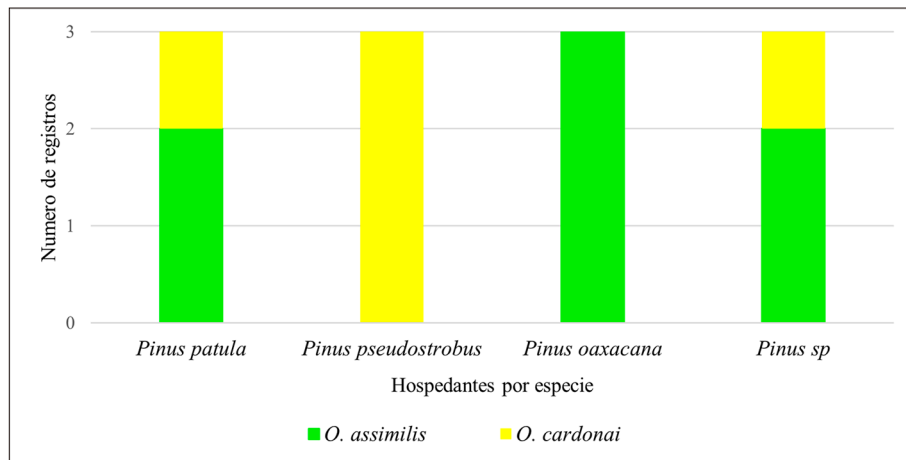


Figura 3. Gráfica de barras que indica las plantas huésped para los integrantes del complejo *Ocoaxo* de los pinos.

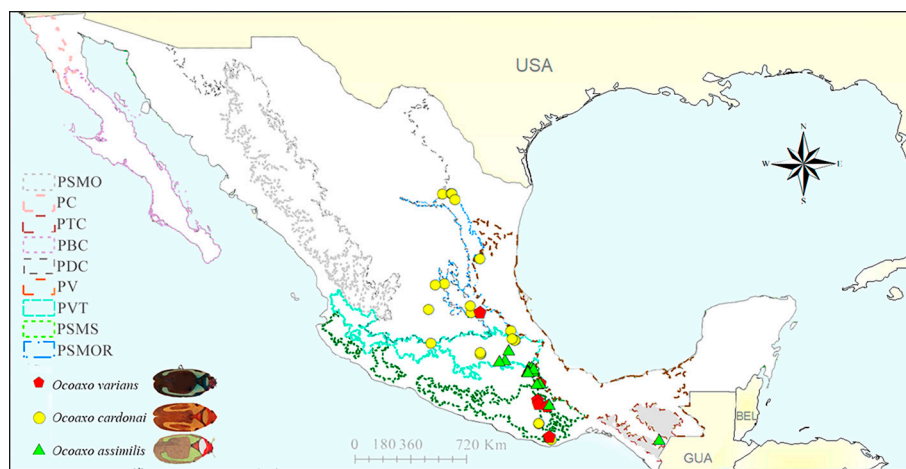


Figura 4. Mapa con la proyección de registros de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos en las provincias biogeográficas de México. PSMO: Sierra Madre Occidental, PC: Californiana, PTC: Tierras altas de Chiapas, PBC: Baja California, PDC: Desierto Chihuahuense, PV: Veracruzana, PVT: Faja Volcánica Transmexicana, PSMS: Sierra Madre del Sur y la PSMOR: Sierra Madre Oriental.

las variables de temperatura fueron las que aportaron más al modelo. A pesar de que se incluyeron variables de precipitación, éstas no contribuyeron, lo cual muestra que la temperatura puede ser el factor con mayor influencia en la distribución de las 3 especies.

La prueba jackknife mostró que la variable ambiental, con mayor ganancia para *O. assimilis*, fue BIO4 cuando se usó aisladamente, mientras que la BIO10 ocasionó una disminución en la ganancia cuando se omitió. La variable con mayor ganancia en el modelo de *O. varians* fue BIO7 cuando se usó aisladamente, la misma variable disminuyó la ganancia cuando se omitió en el modelado.

La variable BIO5 mejoró la ganancia del modelo de *O. cardonai* cuando se usó aisladamente y también disminuyó la ganancia cuando se omitió (fig. 8). Los mapas de distribución potencial de las 3 especies del complejo *Ocoaxo* predijeron que las áreas con condiciones favorables para su presencia se encuentran dentro de las provincias fisiográficas que integran el norte de la subregión Caribeña del Neotrópico y el área meridional de la región Neártica, particularmente las que conforman la Zona de Transición Mexicana (Morrone, 2001, 2019).

El mapa correspondiente a *O. varians* (fig. 9) reveló que las zonas más extensas con idoneidad climática

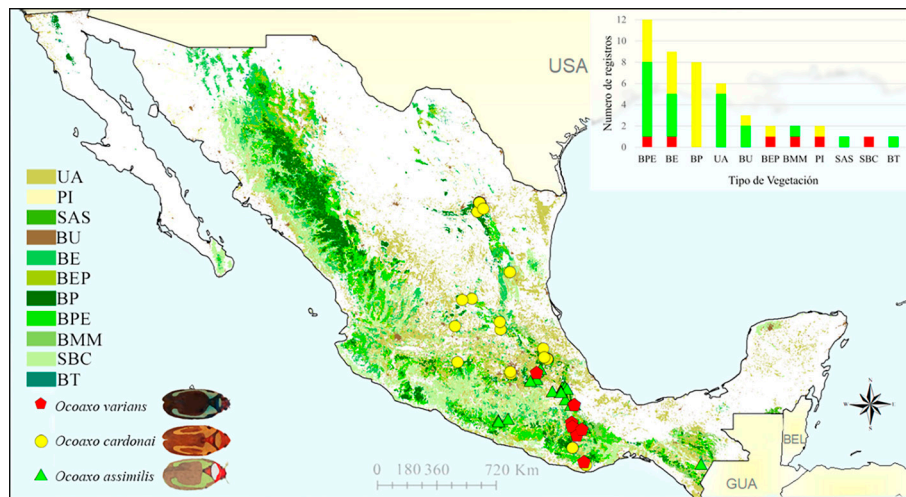


Figura 5. Mapa con la proyección de registros de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos sobre la capa de los tipos de vegetación en México. BE: Bosque encino, BP: bosque de pino, BEP: bosque de encino-pino, BPE: bosque de pino-encino, PI: pastizal inducido, BU: bosque urbano, BMM: bosque mesófilo de montaña, SAS: selva alta subperennifolia; BT: bosque de táscate, SBC: selva baja caducifolia y UA: tierras de uso agrícola. La grafica superior representa el número de registros por tipo de vegetación de cada especie.

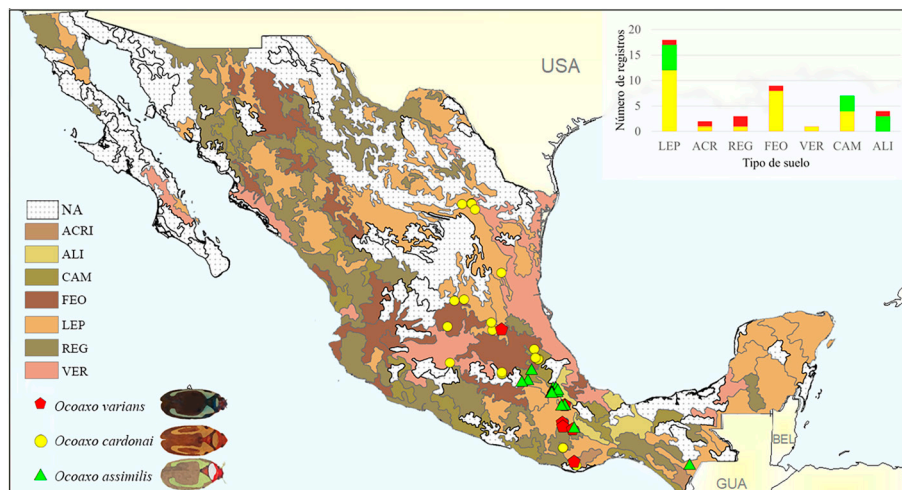


Figura 6. Mapa con la proyección de registros de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos sobre la capa de los tipos de suelo en México. LEP: Leptosol, ACRI: acrisol, REG: regosol, FEO: feozem, VER: vertizol, CAM: cambisol, ALI: alisol. Los sitios en blanco muestran las zonas sin registros para las especies (NA). La grafica superior derecha representa el número de registros por tipo de suelo de cada especie.

excelente se encuentran en las provincias: Sierra Madre Occidental (PSMO), PSMOR, PVT, PSMS y la PTC. En la PSMO se presentaron áreas con probabilidades de muy altas a excelentes en el Distrito Duranguense, una grande y continua en el norte, y otras pequeñas y discontinuas hacia el sur; en la PSMOR se reconocieron 2 zonas con idoneidad excelente, la primera en la región norte que corresponde a la Subprovincia Austro-Oriental,

específicamente al Distrito Saltillo-Parras y la segunda en la región sur perteneciente al Distrito Zacualtipán de la Subprovincia Hidalguense; en la PVT se presentó un área grande y continua con probabilidades muy altas dentro de la Subprovincia Este, que se extiende en los Distritos Azteca y Orizaba-Zempoaltepec, además en la Subprovincia Oeste, los modelos estimaron pequeñas áreas discontinuas desde el Distrito Tarasco hasta el Otomí;

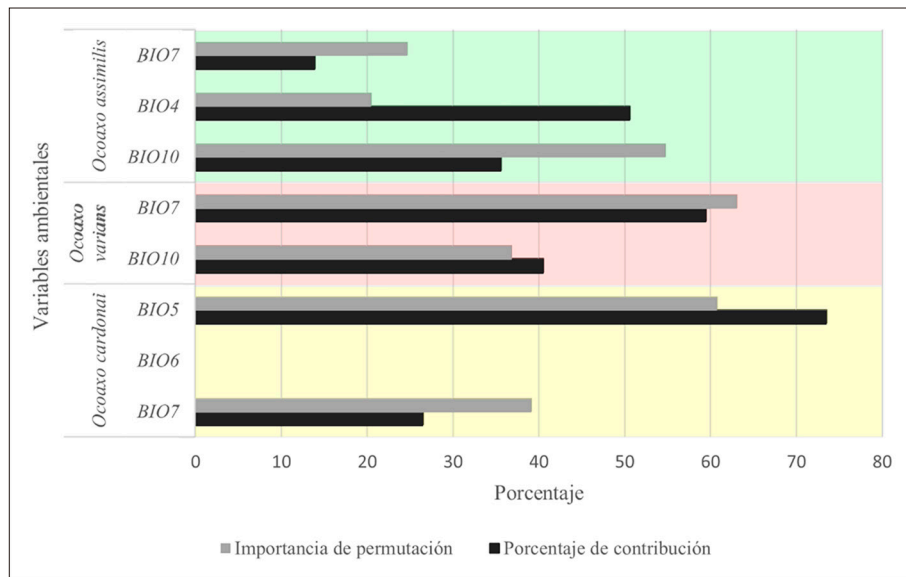


Figura 7. Gráfica de barras que muestra la contribución relativa de las variables en los modelos de distribución potencial de las especies de *Ocoaxo* de los pinos. BIO4: Estacionalidad de la temperatura, BIO5: temperatura del mes más cálido, BIO6: temperatura del mes más frío, BIO7: rango anual de temperaturas y BIO10: temperatura media del trimestre más cálido.

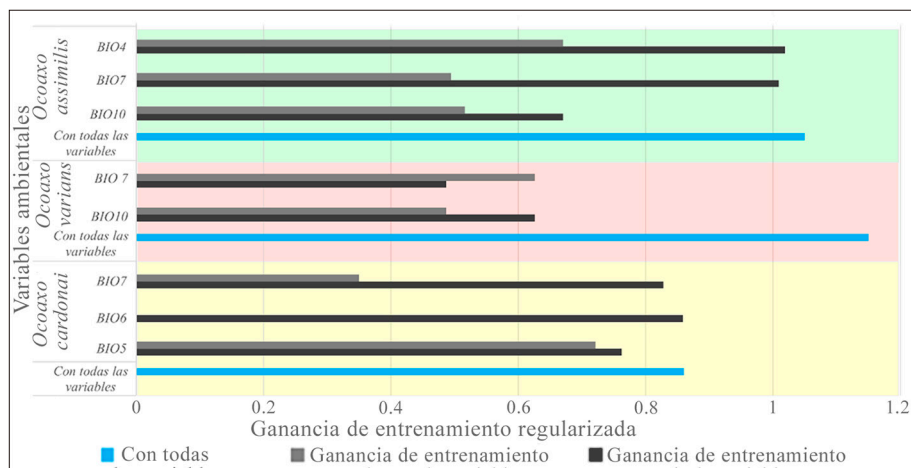


Figura 8. Gráfica de barras que muestra los resultados de la prueba de jackknife para evaluar la importancia de las variables cuando se usan aisladamente o se omiten de los modelos de distribución potencial de las 3 especies de *Ocoaxo*. BIO4: Estacionalidad de la temperatura, BIO5: temperatura del mes más cálido, BIO6: temperatura del mes más frío, BIO7: rango anual de temperaturas y BIO10: temperatura media del trimestre más cálido.

en la PSMS se reconocen zonas grandes y continuas en la subprovincia Oriental que abarcan los Distritos de la Altiplanicie Oaxaqueña y el Guerrerense y que se conectan hacia el norte con el este de la PVT, en las subprovincias Sur Central y Sur Occidental se presentaron pequeñas áreas discontinuas que van desde el Distrito Michoacano hasta el Jalisciense; en las PTC, el único distrito que no presento

una excelente idoneidad fue el Distrito Sierramadrense. Por último, en esta especie también se presentaron áreas muy pequeñas y dispersas con idoneidad alta, en la parte meridional de las provincias de Baja California (PBC), PDC y Veracruzana (PV).

De acuerdo con el mapa obtenido para *O. assimilis* (fig. 10), las zonas más extensas con idoneidad ambiental

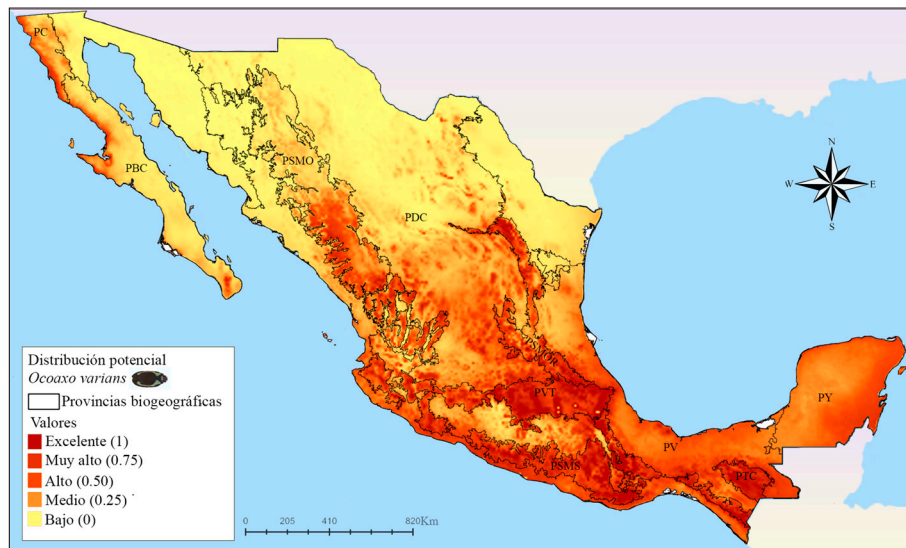


Figura 9. Mapa de distribución potencial de *Ocoaxo varians* en México. PBC: California Baja California, PC: Californiana, PSMO: Sierra Madre Occidental, PDC: Desierto Chihuahuense, PSMOR: Sierra Madre Oriental, PVT: Faja Volcánica Transmexicana, PV: Veracruzana, PTC: Tierras Altas de Chiapas, PY: Península de Yucatán.

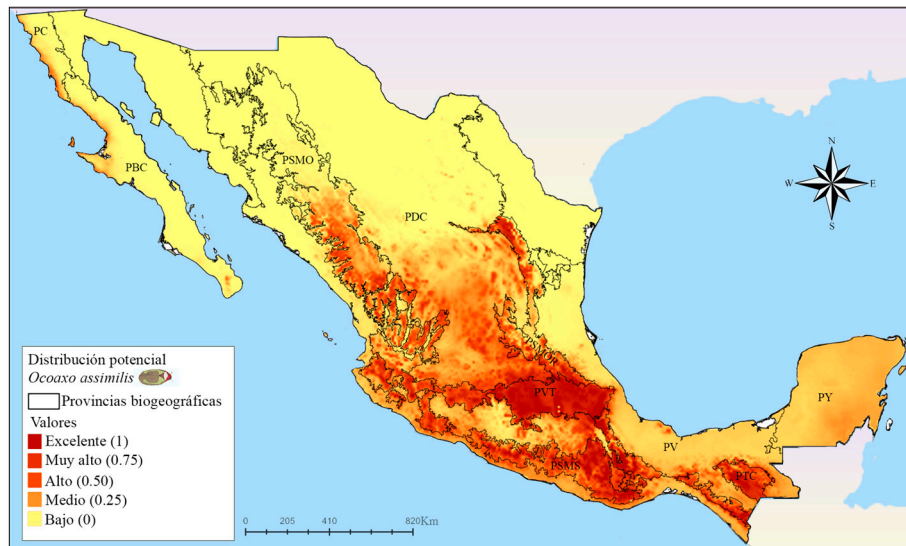


Figura 10. Mapa de distribución potencial de *O. assimilis* en México. PBC: California Baja California, PC: Californiana, PSMO: Sierra Madre Occidental, PDC: Desierto Chihuahuense, PSMOR: Sierra Madre Oriental, PVT: Faja Volcánica Transmexicana, PV: Veracruzana, PTC: Tierras Altas de Chiapas, PY: Península de Yucatán.

alta y excelente se encuentran en las provincias: PSMO, PSMOR, PVT, PSMS y PTC. En la PSMO se presentó un área grande y continua con probabilidades excelentes en el Distrito Duranguense; en la PSMOR se reconocieron 2 zonas, la primera presenta una idoneidad predominantemente excelente en la región septentrional

de la subprovincia Austro-Oriental, específicamente en el Distrito Saltillo-Parras, la segunda zona se ubica en la Subprovincia Hidalguense y está formada por pequeñas áreas discontinuas con idoneidad excelente, todas pertenecientes al Distrito Zacualtipán; la Subprovincia Este de PVT presentó una zona grande y continua con

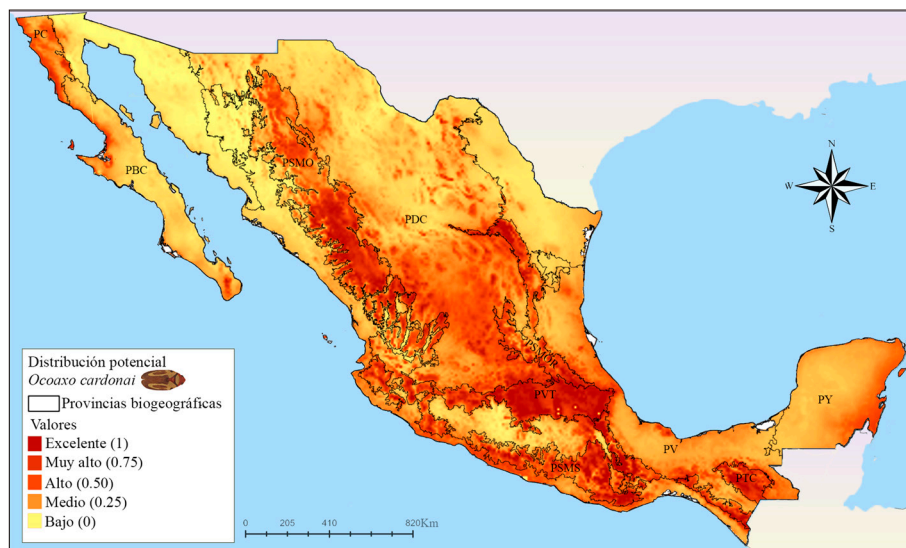


Figura 11. Mapa de distribución potencial de *O. cardonai* en México. PBC: Baja California, PC: Californiana, PSMO: Sierra Madre Occidental, PDC: Desierto Chihuahuense, PSMOR: Sierra Madre Oriental, PVT: Faja Volcánica Transmexicana, PV: Veracruzana, PTC: Tierras Altas de Chiapas, PY: Península de Yucatán.

idoneidad excelente que abarca los Distritos Azteca y Orizaba-Zempoaltepec; mientras que en la Subprovincia Oeste se presentaron zonas más pequeñas desde el Distrito Tarasco hasta el Otomí; la PSMS cuenta con áreas grandes y continuas en la 3 Subprovincias, que se extienden desde el Distrito Jalisciense hasta la Altiplanicie Oaxaqueña; en la PTC los 4 distritos presentaron idoneidad excelente. Por último, en el PDC se estimaron pequeñas zonas dispersas de idoneidad, que va de alta a excelente en la parte sur del Distrito Zacatecano.

Las zonas más extensas con idoneidad ambiental excelente para *O. cardonai* (fig. 11) se localizan en las provincias PSMO, PSMOR, PDC, PVT, PSMS y PTC. En la PSMO se presentó un área continua con probabilidades excelentes en el Distrito Duranguense; en la PSMOR se estimó una zona continua que se extiende de norte a sur en ambas Subprovincias Hidalguense y Austro-Oriental; en la PVT se estimó una zona con idoneidad excelente en el extremo este, justo en el Distrito Orizaba-Zempoaltepec, el cual conecta a la zonas de idoneidad excelente de la PSMOR y el de la PSMS; en la parte meridional del centro y oeste de la PVT también se presentan unas pequeñas zonas discontinuas con idoneidad excelente entre los Distritos Otomí y Azteca; la PSMS cuenta con áreas grandes casi continuas en la Subprovincias, Oriental y Occidental y áreas dispersas en la Subprovincia Central; en la PTC, los Distritos del Soconusco y Lacandón presentaron excelentes condiciones, el Distrito Comitaneño presentó un área con condiciones muy altas que inicia cerca de Guatemala

y se une al Distrito Sierramadrense; el cual presentó una pequeña área con altas condiciones. Por último, se presentan pequeñas áreas dispersas con idoneidad alta, al oeste y este de la provincia Californiana (PC), y en la parte meridional de la PBC y en la PDC, se estimaron pequeñas zonas dispersas de idoneidad que va de alta a excelente en la en toda la provincia, siendo más evidentes las localizadas en el Distrito Zacatecano.

Discusión

El estudio de los registros de *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians*, a partir de especímenes depositados en colecciones entomológicas y bases de datos en línea, permitió definir la fracción del espacio geográfico donde estas especies están presentes en interacción con los ecosistemas, conocer el espectro alimenticio de su estadio adulto, identificar los factores que potencialmente están asociados a su presencia o ausencia, así como conocer el periodo de tiempo en el que se encuentran a lo largo del año. Los análisis de estos datos también permitieron generar hipótesis espaciales de su distribución y estimar los límites de las áreas donde se han reportado, así como reconocer áreas potenciales para su monitoreo.

Las ambigüedades taxonómicas y las identificaciones incorrectas son fuentes de error para establecer la distribución de una especie (Soberón y Peterson, 2004; Maciel-Mata et al., 2015). Una hipótesis de distribución estimada a partir de datos que no fueron corroborados

taxonómicamente es limitada y debe tomarse con cautela, ya que los modelos generados pueden sobreestimar la distribución, sugiriendo la presencia de la especie en zonas donde nunca se ha registrado o donde no presenta condiciones adecuadas para su establecimiento (Pearman et al., 2010). Para evitar errores en la estimación de las distribuciones de las especies de *Ocoaxo*, todos los registros incluidos en el presente estudio fueron avalados por especímenes identificados con base en caracteres morfológicos externos y de la genitalia masculina, corroborando a las especies *O. cardonai*, *O. varians* y *O. assimilis*. En todos los casos, los caracteres morfológicos fueron concordantes con las descripciones y las claves propuestas para estos taxones (Castro-Valderrama et al., 2019).

El género *Ocoaxo* se creó a partir de especímenes de *Sphenorhina* Amyot y Serville (1843), después de que Fennah (1968) realizara una revisión a las notas hechas por Nast (1950). Al crear el género, Fennah (1968) incluyó 27 especies, pero omitió agregar 2 especies descritas por Nast en su revisión de 1950; no fue hasta 25 años después, que se incluyó una nueva especie (Nast, 1975). Recientemente, se describieron 2 miembros más, uno de ellos *O. cardonai* (Castro-Valderrama et al., 2019), además, colecciones europeas validan la presencia de las otras 2 especies del complejo en México. *O. assimilis* se reportó en el siglo XIX en Guerrero de ejemplares colectados por H. H. Smith (Walker, 1858; Nast, 1950), los especímenes se encuentran en el BMNH en Londres, mientras que *O. varians* fue descrita en 1864 y el sintipo se depositó en el Museo Sueco de Historia Natural, Estocolmo (Stål, 1864).

Es importante resaltar que en la revisión de Carvalho y Webb (2005), una de las más extensas para el norte del continente americano, no se mencionan los hábitos alimenticios de *O. assimilis* y *O. varians*, y su distribución se representa únicamente listando las localidades donde fueron encontradas, por lo cual su distribución fue descrita prácticamente a partir de las localidades tipo. Los eventos atípicos de crecimientos poblacionales de estas especies y la descripción de *O. cardonai* generaron nuevos registros, y se reconoció que los adultos de estos taxones presentan hábitos alimenticios diferentes de otros Cercopidae, ya que perforan y succionan la savia de las acículas de pino, provocando clorosis y su eventual caída (Castro-Valderrama et al., 2017, 2019). El número de recolectas registradas en México es reducido, ya que solamente se integraron 55 registros de colecciones entomológicas y bases de datos en línea, es notable que, a partir del año 2008, los muestreos se intensificaron, debido a los crecimientos poblacionales y los impactos ocasionados en bosques de pinos en los estados de Puebla, Oaxaca y Veracruz (Castro-Valderrama et al., 2017; Cid-Muñoz

et al., 2020); situación que causó que se intensificaran los monitoreos en las zonas afectadas, lo que provocó un sesgo de muestreo, dejando de lado otras áreas potenciales de presencia para su estudio.

El análisis temporal de los registros sugiere que estos insectos tienen una marcada estacionalidad, sincronizan su emergencia con la época de lluvias y tienen un ciclo de vida univoltino, puesto que todos los datos de recolecta incluidos estuvieron restringidos a 4 meses del año, desde el comienzo del verano en mayo, hasta principios de otoño en octubre, periodo que corresponde con la época de mayor precipitación en México. Esta tendencia concuerda con lo reportado para *O. assimilis* (Cid-Muñoz et al., 2020) y para la especie europea *Haematoloma dorsatum* (Ahrens, 1812) (Hernández et al., 1992; Sallé y Battisti, 2016), que presentan sus primeros estadios ninfales al comienzo de las lluvias y continúan su desarrollo ontogenético hasta final del otoño, en este periodo, ambas especies presentan una sola generación por año.

Los datos sobre la biología de *O. assimilis* y otros salivazos, sugieren que la marcada estacionalidad de las especies estudiadas está asociada con cambios en la temperatura y humedad en los sitios de recolecta, promovidos por el comienzo de la temporada de precipitación en verano. En *O. assimilis*, la precipitación y la temperatura son factores importantes para comenzar el ciclo de vida, al parecer 70 mm de precipitación acumulada en la primera quincena del mes de mayo de 2018 fue suficiente para que las ninfas comenzaran su desarrollo en Nicolás Bravo, Puebla (Cid-Muñoz et al., 2020). En otros cercópodos el inicio de las lluvias y el aumento de la temperatura se asocian con el término del periodo de la diapausa y quiescencia posdiapáusica (Sujii et al., 2001), por lo cual se reconocen como factores que promueven la sincronización de las poblaciones (Castro et al., 2005; Fontes et al., 1995; García-García et al., 2006; Martin et al., 1995; Morales, 1993; Oomen, 1975; Peck, 1999; Sujii et al., 2001).

La evolución de Ischnorhininae (Carvalho y Webb, 2005), que incluye a todos los cercópodos americanos, se asocia con el origen y diversificación de las gramíneas (Cryan y Svenson, 2010), hipótesis que refleja que la mayoría de las especies de esta subfamilia se alimentan de pastos y hierbas (Carvalho y Webb, 2005), preferentemente gramíneas fijadoras de nitrógeno (Thompson, 2004). En este contexto, los datos avalan consistentemente que los adultos de las especies del complejo *Ocoaxo* presentan hábitos alimenticios muy contrastantes dentro de la familia y otros taxones de Cercopoidea (Cryan y Svenson, 2010). Los adultos de las especies de *Ocoaxo* estudiadas fueron registradas únicamente en 3 especies del género *Pinus*, las cuales representan 1 subgénero y 2 de las 11 subsecciones

reconocidas en este taxón: *P. patula* (subgénero *Pinus*; subsección *Australes*), *P. pseudostrobus* y *P. oaxacana* (subgénero *Pinus*; subsección *Ponderosae*) (Gernandt et al., 2005; Zeb et al., 2019). Al comparar el número de registros por hospedante entre estos salivazos, es notable que los adultos de *O. assimilis* (*P. patula*, *P. oaxacana*, *Pinus* sp.) y *O. cardonai* (*P. patula*, *P. pseudostrobus* y *Pinus* sp.) presentaron una dieta más amplia y parecida entre sí, compartiendo *P. patula*, y especies consideradas sinónimas, *P. pseudostrobus* y *P. oaxacana*; en contraste con *O. varians* que no se reportó en ningún huésped específico, pero solo la reportaron sobre *Pinus* sp.

Respecto a otros Cercopoidea que se alimentan de coníferas, los miembros del complejo *Ocoaxo* de los pinos se alimentan de pocas especies de pinos y presentan un espectro alimenticio estrecho como el caso de *Aphrophora flavipes* Uhler, 1896, especie perteneciente a la familia Aphrophoridae, que se alimenta de *Pinus densiflora* Siebold y Zucc. en bosques de Japón (Matsumoto, 1990). Por el contrario, *Aphrophora cribrata* (Walker, 1851) se alimenta de 15 taxones de *Pinus* (*Pinus nigra* J. F. Arnold (= *P. nigra* var. *austriaca* (Höss) Badoux), *P. strobus* L., *P. banksiana* Lamb., *P. thunbergii* Parl., *P. densiflora*, *P. flexilis* E. James, *Pinus kesiya* var. *langbianensis* (A. Chev.) Gaussen ex Bui (= *P. taeda*), *P. contorta* Douglas ex Loudon, *Pinus radiata* D. Don (= *P. rigida*), *P. ponderosa* Douglas ex C. Lawson, *Pinus hartwegii* Lindl. (= *P. resinosa* Roetzl), *P. sylvestris* L., *Pinus mugo* Turra (= *P. echinata*), *P. elliotii* Engelm., *P. virginiana* Mill. y *P. monticola* Douglas ex D. Don), en EUA (Wilson, 1991). Asimismo, en la familia Cercopidae se presenta la especie *Haematoloma dorsatum* reportada en por lo menos 8 especies de *Pinus* (*P. nigra nigra* J.F. Arnold, *P. nigra salzmanni* (Dunal) Franco, *Pinus nigra laricio* Maire (= *P. nigra italica* Herter), *P. halepensis* Mill., *P. sylvestris* L., *P. ponderosa*, *P. jeffreyi* A. Murray bis, *P. brutia* Ten., *Pinus hartwegii* (= *P. resinosa*) y *P. pinaster* Aiton) en Italia, Holanda y España (Cobos, 1995; Covassi et al., 1989; Hernández et al., 1992; Notario et al., 1981).

En un contexto filogenético, dentro de la superfamilia Cercopoidea, este hábito alimenticio resulta homoplásico, ya que se presenta paralelamente en diferentes linajes correspondientes a las familias Aphrophoridae (*A. cribrata* y *A. flavipes*) y Cercopidae (Cryan y Svenson, 2010); en esta última, en especies de 2 subfamilias y 2 áreas geográficas distintas: Cercopinae en el viejo mundo (*Haematoloma dorsatum*) e Ischnorhininae en el nuevo mundo (*O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians*). Aunque los registros en colecciones indican que los adultos de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos se alimentan exclusivamente de coníferas, existen un registro de *O. cardonai* alimentando de *Rubus* sp. (Castro et al., 2017) y

en las fotografías de Naturalista, se pueden observar a las especies del complejo alimentándose de especies vegetales diferentes a los pinos; además, un estudio reciente indica que estos insectos presentan plasticidad en su espectro alimenticio a lo largo de su ontogenia. Las ninfas de *O. assimilis* se alimentan de raíces de plantas herbáceas como *Bidens odorata* Cav. (= *Bidens pilosa* L.), *Penstemon barbatus* (Cav.) Roth, *Tagetes lucida* Cav., *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schltdl, un arbusto *Symphoricarpos microphyllus* (Humb. y Bonpl. ex Schult.) Kunth, árboles como *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* (Lindl.) Shaw, *Quercus rugosa* (Masam.) J. C. Liao (= *Quercus spinosa* subsp. *Miyabei*) (Hayata) A. Camus y el pasto *Jarava ichu* Ruiz y Pav (= *Stipa ichu* (Ruiz y Pav) Kunth.) a partir del estadio ninfal IV únicamente se alimentan de savia de las raíces de *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* y al llegar al estado adulto se alimentan de acículas de pino (Cid-Muñoz et al., 2020).

Al igual que la mayoría de las especies de cercópidos que habitan en México (Carvalho y Webb, 2005; Castro, 2018), los datos de presencia de *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians* estuvieron circunscritos a la región Neártica y a la zona norte de la región Caribeña del Neotrópico (Morrone, 2001). Los registros respaldan la distribución de estos salivazos en 3 provincias, principalmente: Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur (García-Navarrete y Morrone, 2018; Morrone et al., 2017); considerando el espacio geográfico, las 3 especies estuvieron presentes en bosque de pino-encino y bosque de encino, sitios en donde predominan los leptosoles que se encuentran altamente asociados a bosques (FAO, 2008; Lozano-Rivas, 2016).

Las provincias biogeográficas y los tipos de vegetación en donde habitan estas especies, así como las hipótesis biogeográficas de Ischnorhininae, llevan a sugerir que el patrón de distribución de estos insectos es concordante con el cenocrón Mesoamericano de Montaña (Halfpiter, 2017). Los taxones que siguen este patrón se distribuyen principalmente en bosques de montaña, mesófilos y de pino-encino, además de que se caracterizan por originarse a partir de linajes sudamericanos, que colonizaron América Central y posteriormente se dispersaron en los sistemas montañosos de la Zona de Transición Mexicana (Juárez-Barrera et al., 2020; Morrone, 2019). De acuerdo con esto, la distribución actual de los géneros de Cercopidae americanos (= Ischnorhininae) ha sido explicada por una combinación de varios eventos de dispersión y vicarianza, a partir de su área de distribución ancestral, que se estima fue el noroeste de Sudamérica, zona que corresponde al límite septentrional de la subregión caribeña del Neotrópico (Carvalho y Webb, 2005; Cryan y Svenson, 2010; Morrone, 2001; Paladini et al., 2015, 2018). Particularmente, para

Ocoaxo y otros 4 géneros de Ischnorhinae (*Naenus*, *Huaina inca*, *Sphenorhina* y *Prosapia*), la distribución actual se explica por eventos de dispersión independientes hacia el norte de la región caribeña, hacia el dominio mesoamericano (Paladini et al., 2015)

Aunque los registros de las 3 especies estudiadas estuvieron circunscritos a 3 provincias biogeográficas, las cuales presentan afinidades ecológicas y ambientales, los modelos de distribución potencial indican que *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians* presentan condiciones ambientales favorables en otras provincias de la Zona de Transición Mexicana. Los mapas de distribución potencial del complejo muestran que las áreas más extensas y continuas con idoneidad ambiental excelente se encuentran en la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur y las Tierras Altas de Chiapas. Considerando que se tienen registros de presencia en 3 de las 5 provincias biogeográficas predichas con probabilidad alta de presencia, se debería priorizar el número de colectas y exploraciones en las Tierras Altas de Chiapas, la Sierra Madre Occidental, la zona oeste de la Faja Volcánica Transmexicana y el oeste de la Sierra Madre del Sur. Aunque las provincias Californiana, de Baja California y del Desierto Chihuahuense mostraron probabilidades altas de presencia, los patrones de distribución de las especies, así como la información ecológica de este complejo, indican que es poco probable que las especies hayan colonizado estas provincias. Los resultados sugieren que los límites de la distribución de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos, a nivel de macroescala, podrían estar relacionados con las siguientes variables: estacionalidad de la temperatura, rango anual de temperatura, temperatura media del trimestre más cálido, temperatura máxima del mes más cálido y temperatura mínima del mes más frío. Al considerar estas variables, el perfil ambiental indicó que la tolerancia de las especies de *Ocoaxo* a la temperatura es amplia; además, la adaptación a hábitats templados nos lleva a hipotetizar que las alteraciones ligeras en los patrones de comportamiento estacional podrían promover cambios en la distribución y tamaño poblacional de estos insectos.

En el caso de *O. varians*, el intervalo anual de temperatura y temperatura media del trimestre más cálido fueron relevantes, mientras que para *O. assimilis* la temperatura media del trimestre más cálido, la estacionalidad de la temperatura y el rango anual, contribuyeron al modelo, y en el caso de *O. cardonai*, las variables más importantes fueron la temperatura máxima del mes más cálido, la temperatura mínima del mes más frío y el rango anual de temperatura. En las 3 especies, el rango anual de

temperatura fue una variable predictora ya que de esta depende su actividad, metabolismo, desarrollo (Jaworski y Hilszczański, 2013; Schöbel y Carvalho, 2019), tasa del crecimiento, comportamiento (Sujii et al., 2001), así como en la sincronización del ciclo de vida (Castro et al., 2005; Fontes et al., 1995; García-García, 2006; Martin et al., 1995; Oomen, 1975; Peck, 1999). Estos resultados son similares a las estimaciones en otros hemípteros como *Nysius simulans* Stål, 1859 (Silva de Paula y Barreto, 2020), donde la temperatura fue una variable clave para su distribución y en *Neophilaenus lineatus* (Linnaeus, 1758), especie que puede aumentar su densidad poblacional en 50% con el incremento de un 1 °C en la temperatura ambiente (Schöbel y Carvalho, 2019; Whittaker y Tribe, 1996).

Aunque las variables de precipitación no contribuyeron en el modelado de la distribución potencial de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos, en el nivel de escala geográfica utilizado, la información con la que se cuenta de su biología sugiere que en escalas menores la humedad es un factor preponderante para su dinámica poblacional (Sujii et al., 2001), ya que se ha reportado que la producción de espuma evita que las ninfas pierdan agua y su supervivencia se vea comprometida cuando la disponibilidad de este recurso disminuye (Chen et al., 2018; Tonelli et al., 2018; Whittaker, 1970). Sin embargo, también se ha documentado en *Notozulia entreriana* (Berg, 1879), *Deois flavopicta* (Stål, 1854), *Aeneolamia varia* (Fabricius, 1787) y *Aeneolamia albofasciata* (Lallemand, 1939), que la precipitación tiene un efecto adverso, ya que cuando las lluvias son abundantes se incrementa la frecuencia de huevos inviables y aumenta la mortalidad de las ninfas por ahogamiento (Bustillo et al., 2011; Flores, 1994; Hewitt y Nilakhe, 1986; Gamboa e Hincapié, 2000; Urich, 1913). Por lo anterior, es de esperarse que el cambio o la variación de estos factores ambientales estén relacionados con la dinámica poblacional, tamaño de los picos poblacionales y su distribución en suelos mal drenados.

En resumen, el estudio de la distribución temporal y espacial del complejo *Ocoaxo* de los pinos permitió evidenciar una plasticidad en su espectro trófico; reconocer patrones en su temporalidad anual y espacial, así como las variables bióticas y abióticas relacionadas con su distribución. La posibilidad de probar diferentes parámetros, así como aumentar los criterios de selección, contribuyeron en modelos más robustos a pesar de la baja cantidad de datos. Los modelos obtenidos predijeron sitios con condiciones ambientales óptimas para las especies del complejo *Ocoaxo*, por lo que se considera realizar muestreos para su monitoreo y corroboración.

Agradecimientos

A Eduardo Javier Treviño Garza por la revisión preliminar de los modelos de distribución y a las personas e instituciones que facilitaron la consulta de material entomológico: Cristina Mayorga Martínez (CNIN), Martha Madora-Astudillo (EBTLT), Jezabel Baéz Santacruz y Delfino Hernández (IEXA), Armando Burgos-Solorio (CLPV), Saúl Sánchez-Soto (CECT), Eduardo R. Chamé-Vázquez (CCFT), Jorge León y Manuel Girón (CEFS), Antonio Gutiérrez-Martínez y Carlos Joaquín Morales-Morales (CACH), Héctor Enrique Vega Ortiz (CECR) y Bob Blinn, curador de la NCSU. R. C. M. (CVU: 850020) y M. C. E. (CVU: 1107902) becarias del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. F. A. T, U. C. V. y G. C. R., miembros del Sistema Nacional de Investigadores-Conacyt. Esta investigación fue financiada por PAPIIT-UNAM IA201720 y Conacyt Fronteras de la Ciencia (139030) (F. A. T).

Referencias

- Amyot, C. J. B. y Serville, J. G. A. (1843). Homoptères. Homoptera Latr. Hémiptères. Deuxième partie. En *Histoire naturelle des insectes* (pp. 558–563). París: Librairie Encyclopédique de Roret.
- Bustillo, P. A. E., Castro, V. U., Gómez, V. L. A. y Urresti, A. T. (2011). Efecto del clima en las poblaciones del salivazo de la caña de azúcar *Aeneolamia varia* (F.) (Hemiptera: Cercopidae) en el Valle del Cauca. *Memorias, XXXVIII, Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología (Socolen). Julio 27-29, 2011. Manizales, Colombia*.
- Conafor (Comisión Nacional Forestal). (2016). Avanza 82% control de la plaga *Ocoaxo* en bosques de Puebla. Recuperado el 20 marzo, 2021 de: <https://www.gob.mx/conafor/prensa/avanza-82-control-de-la-plaga-ocoaxo-en-bosques-de-puebla>
- Conafor (Comisión Nacional Forestal). (2017). Reporte de *Ocoaxo assimilis* en el municipio de Nicolás Bravo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Ciudad de México, México.
- Conafor (Comisión Nacional Forestal). (2018). *Diagnóstico fitosanitario del estado de Veracruz*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Ciudad de México, México.
- Carvalho, G. S. y Webb, M. D. (2005). *Cercopid spittle bugs of the New World (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cercopidae)*. Sofía, Moscú: Pensoft Series Faunistica.
- Castro, U., Morales, A. y Peck, D. C. (2005). Dinámica poblacional y fenología del salivazo de los pastos *Zulia carbonaria* (Lallemand) (Homoptera: Cercopidae) en el valle geográfico del río Cauca, Colombia. *Neotropical Entomology*, 34, 459–470. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000300015>
- Castro, V. U. (2017). Familia Cercopidae. En D. Cibrián-Tovar (Ed.), *Fundamentos de entomología forestal* (pp. 141–144). Texcoco, Estado de México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Castro, V. U. (2018). *Revisión de los géneros Ocoaxo Fennah y Prosapia Fennah (Hemiptera: Cercopidae) (Tesis doctoral)*. Entomología y Acarología, Colegio de Posgraduados. Estado de México.
- Castro-Valderrama, U., Carvalho, G. S., Peck, D. C., Valdez-Carrasco, J. M. y Romero, J. N. (2019). Two new species of the spittlebug genus *Ocoaxo* Fennah (Hemiptera: Cercopidae) from Mexico, and keys for the groups, group three, and first subgroup. *Neotropical Entomology*, 48, 260–268. <https://doi.org/10.1007/s13744-018-0629-0>
- Castro-Valderrama, U., Romero-Nápoles, J., Peck, D. C., Valdez-Carrasco, J. M., Llanderal-Cázares, C., Bravo-Mojica, H. et al. (2017). First report of spittlebug species (Hemiptera: Cercopidae) associated with *Pinus* species (Pinaceae) in Mexico. *Florida Entomologist*, 100, 206–208. <https://doi.org/10.1653/024.100.0136>
- Chen, X., Meyer-Rochow, V. B., Fereres, A., Morente, M. y Liang, A. P. (2018). The role of biofoam in shielding spittlebug nymphs (Insecta, Hemiptera, Cercopidae) against bright light. *Ecological Entomology*, 43, 273–281. <https://doi.org/10.1111/een.12496>
- Cid-Muñoz, R., Cibrián-Tovar, D., Valadez-Moctezuma, E., Estrada-Martínez, E. y Armendáriz-Toledano, F. (2020). Biology and life stages of pine spittle bug *Ocoaxo assimilis* Walker (Hemiptera: Cercopidae). *Insects*, 11, 96. <https://doi.org/10.3390/insects11020096>
- Cobos, J. M. (1995). Nota sobre la presencia de *Haematoloma dorsarum* (Ahrens) en pinares del sistema central. *Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas*, 21, 133–137.
- Cobos, M. E., Peterson, A. T., Osorio-Olvera, L. y Jiménez-García, D. (2019). An exhaustive analysis of heuristic methods for variable selection in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Informática Ecológica*, 5, 100983. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.100983>
- Covassi, M., Roversi, P. F. y Toccafondi, P. (1989). Danni da *Haematoloma dorsatum* (Ahrens) su conifere (Homoptera: Cercopidae). I. Alterazioni macroscopiche degli apparati fogliari. *Redia*, 72, 259–275.
- Cryan, J. R. y Svenson, G. J. (2010). Family-level relationships of the spittlebugs and froghoppers (Hemiptera: Cicadomorpha: Cercopoidea). *Systematic Entomology*, 35, 393–415. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00520.x>
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). (2020). *ArcGIS 10.8*. Redlands: California.
- Fagan, B. E. y Kuitert, L. C. (1969). Biology of the two-lined spittlebug, *Prosapia bicincta*, on Florida pastures (Homoptera: Cercopidae). *Florida Entomologist*, 52, 199–206.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). (2008). *Base referencial mundial del recurso suelo*. Recuperado el 25 mayo, 2021 de: <http://www.fao.org/3/a-a0510s.pdf>
- Fennah, R. G. (1968). Revisionary notes on the New World genera of cercopid froghoppers (Homoptera: Cercopoidea).

- Bulletin of Entomological Research*, 75, 165–190. <https://doi.org/10.1017/S0007485300014322>
- Fick, S. E. y Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Flores, C. S. (1994). *Las plagas de la caña de azúcar en México*. Veracruz: Servicios gráficos OREL.
- Fontes, E. G., Pires, C. S. y Sujii, E. R. (1995). Mixed risk-spreading strategies and the population dynamics of a Brazilian pasture pest, *Deois flavopicta* (Homoptera: Cercopidae). *Journal of Economic Entomology*, 88, 1256–1262.
- Galindo, M. M. G. y Contreras, S. C. (2017). *La sanidad vegetal en México memoria histórica*. San Luis Potosí: Universidad Autónoma de San Luis Potosí.
- Gamboa, L. F. E. e Hincapié, R. J. A. (2000). *Fluctuación poblacional del complejo Mion de los pastos (Homoptera: Cercopidae) en el pie de monte llanero (Tesis)*. Facultad de Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales. Universidad de los Llanos, Colombia.
- García-García, C., López-Collado, J., Nava-Tablada, M. E., Villanueva-Jiménez, J. A. y Vera-Graziano, J. (2006). Modelo de predicción de riesgo de daño de la mosca pinta *Aeneolamia postica* (Walker) Fennah (Hemiptera: Cercopidae). *Neotropical Entomology*, 35, 677–688. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2006000500017>
- García-Navarrete, P. G. y Morrone, J. (2018). Testing the biogeographical regionalization of the Mexican Transition Zone based on the distribution of Curculionidae (Insecta: Coleoptera). *Zootaxa*, 4530. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4530.1.1>
- GBIF.org. (2020). GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.45tpj3>
- Gernandt, D. S., Geada, L. G., Ortiz, G. S. y Liston, A. (2005). Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon*, 54, 29–42. <https://doi.org/10.2307/25065300>
- Google (2020). Google Earth Software libre Versión 9.140.0. <http://earth.google.com/>
- Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in Ecological Multiple Regression. *Ecology*, 84, 2809–2815.
- Halfpeter, G. (2017). La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual. *Dugesiana*, 24, 77–89.
- Hamilton, K. G. A. (1982). *The spittlebugs of Canada. Homoptera: Cercopidae. The insects and arachnids of Canada, Part 10*. Ottawa: Biosystems Research Institute.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 9.
- Hewitt, G. B. y Nilakhe, S. S. (1986). Environmental factors affecting the survival of eggs and early instars nymphs of spittlebugs *Zulia entreriana* (Berg) y *Deois flavopicta* (Stal) During the rainy season in central Brazil. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 15, 61–76.
- Hernández, A. R., Martín, B. E. y Pérez, F. V. (1992). *Haematoloma Dorsatum* (Ahrens) en Aragón. *Ecología*, 6, 335–340.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2017). *Uso del suelo y vegetación*. Escala 1:250000, serie VI (Continuo nacional). Aguascalientes, México. Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2019). *División política estatal*. Escala 1:250000. Aguascalientes, México. Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Jaworski, T. y Hilszczański, J. (2013). The effect of temperature and humidity changes on insects development their impact on forest ecosystems in the expected climate change. *Forest Research Papers*, 74, 345–355. <https://doi.org/10.2478/frp-2013-0033>
- Juárez-Barrera, F., Espinosa, D., Morrone, J. J., Escalante, T. y Bueno-Hernandez, A. A. (2020). La complejidad biótica de la Zona de Transición Mexicana y la evolución del pensamiento biogeográfico de Gonzalo Halfpeter. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, e913402. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3402>
- Lozano-Rivas, W. A. (2016). *Suelos: guía de prácticas simplificadas en campo y laboratorio* Universidad Piloto. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/j.ctv8j5r0>
- Maciel-Mata, C. A., Manríquez-Morán, N., Octavio-Aguilar, P. y Sánchez-Rojas, G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*, 25, 3–19. <https://doi.org/10.15174/au.2015.690>
- Martin, R. M., Cox, J. R., Alston, D. G. e Ibarra, F. F. (1995). Spittlebug (Homoptera: Cercopidae) life cycle on buffelgrass in Northwestern Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 88, 471–478.
- Martínez, Á. J. G., Lara, M., Gaona, G. y Sánchez R. G. (2012). Primer registro de *Clastoptera sp.* (Hemiptera: Cercopidae) en *Harpalyce arborescens* (Fabaceae) del bosque tropical deciduo de Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 1233–1236. <https://doi.org/10.7550/rmb.26239>
- Matsumoto, K. (1990). Effects of density on the survival and development of nymphs in the Pine Spittlebug, *Aphrophora flavipes* (Homoptera: Cercopidae) experiments in an outdoor cage. *Applied Entomology and Zoology*, 25, 339–346.
- Moraal, L. G. (1996). Bionomics of *Haematoloma dorsatum* (Hom., Cercopidae) in relation to needle damage in pine forests. *Anzeiger für Schädlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz*, 69, 114–118.
- Morales, J. (1993). Egg diapause and pest management of *Aeneolamia varia* (Homoptera: Cercopidae) in Venezuela. *Environmental Entomology*, 22, 1092–1095.
- Morrone, J. J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Zaragoza. Manuales y Tesis. Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Morrone, J. J. (2019). Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, 1–68. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>
- Morrone, J. J., Escalante, T. y Rodríguez-Tapia, G. (2017). Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277, 277–279. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>

- Nast, J. (1950). A revision of the genus *Sphenorhina* Am et. Serv. (Homoptera, Cercopidae). *Bulletin Entomologique de la Pologne*, 19, 114–148.
- Nast, J. (1975). Further studies on Neotropical Cercopidae (Homoptera). *Annales Zoologici*, 33, 93–101.
- Naturalista, Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2021). *Ocoaxos*. Recuperado el 18 mayo, 2021 de: <http://www.naturalista.mx>
- Notario, A., Castresana, L. y Baragaño, J. R. (1981). Nota sobre un cercopido, *Haematoloma dorsatum* (Arhens), que ataca a los pinos. *Boletín Servicio de Plagas*, 7, 157–160.
- Núñez-Penichet, C., Osorio-Olvera, L., González, V. H., Cobos, M. E., Jiménez, L., DeRaad, D. A. et al. (2021). Potencial geográfico del avispon más grande del mundo, *Vespa mandarinia* Smith (Hymenoptera: Vespidae), en todo el mundo y particularmente en América del Norte. *PeerJ*, 9, e10690 <https://doi.org/10.7717/peerj.10690>
- Oomen, P. A. (1975). A population study of the spittle bugs *Aeneolamia occidentalis* (Walk.) and *Prosapia simulans* (Walk.) (Homoptera: Cercopidae) in Mexican pangola pastures. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 79, 225–238.
- Orozco-Restrepo, S. M., Soares, B. O., Xavier, V. M., Silva, F. L., Barbosa, M. H. P., Peternelli, L. A. et al. (2017). Host-plant resistance to spittlebugs: a life-table study with *Mahanarva fimbriolata* (Hemiptera: Cercopidae) in sugarcane genotypes. *Journal of Economic Entomology*, 110, 2655–2661. <https://doi.org/10.1093/jee/tox232>
- Paladini, A. y Cavichioli, R. R. (2015). A new genus and new species of spittlebug (Hemiptera: Cercopidae: Ischnorhininae) from Southern Brazil. *Zoologia*, 32, 47–52. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702015000100007>
- Paladini, A., Takiya, D. M., Cavichioli, R. R. y Carvalho, G. S. (2015). Phylogeny and biogeography of Neotropical spittlebugs (Hemiptera: Cercopidae: Ischnorhininae): Revised tribal classification based on morphological data. *Systematic Entomology*, 40, 82–108. <https://doi.org/10.1111/syen.12091>
- Paladini, A., Takiya, D. M., Urban, J. M. y Cryan, J. R. (2018). New World spittlebugs (Hemiptera: Cercopidae: Ischnorhininae): dated molecular phylogeny, classification, and evolution of aposematic coloration. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 120, 321–334. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.12.020>
- Peck, D. C. (1998a). Natural history of the spittlebug *Prosapia* nr. *bicincta* (Homoptera: Cercopidae) in association with hairy pastures of Costa Rica. *Annals of the Entomological Society of America*, 91, 435–444.
- Peck, D. C. (1998b). Use of alternative food plants exclusively by adult male froghoppers (Homoptera: Cercopidae). *Biotropica*, 30, 639–644.
- Peck, D. C. (1999). Seasonal fluctuations and phenology of *Prosapia* spittlebugs (Homoptera: Cercopidae) in upland dairy pastures of Costa Rica. *Environmental Entomology*, 28, 372–386.
- Peck, D. C. (2003). Distribución y reconocimiento del salivazo de los pastos en la Costa Caribe de Colombia. *Pasturas Tropicales*, 24, 1–15.
- Pearman, P. B., D'Amen, M., Graham, C. H., Thuiller, W. y Zimmermann, N. E. (2010). Within-taxon niches structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography*, 33, 990–1003.
- Peterson, T. A., Papes, M. y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E. y Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40, 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, 190, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecol-model.2005.03.026>
- Phillips, S. J. y Schapire, R. E. (2020). *Maxent software for modeling species niches and distributions* (Versión 3.2.9) [software]. http://biodiversityinformatics.amhn.org/open_source/maxent
- Pires, C. S. S., Sujii, E. R., Fontes, E. M. G., Tauber, C. A. y Tauber, M. J. (2000). Dry-season embryonic dormancy in *Deois flavopicta* (Homoptera: Cercopidae): roles of temperature and moisture in nature. *Environmental Entomology*, 29, 714–720. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.4.714>
- RStudio Team. (2021). *RStudio: integrated development for R*. RStudio. (versión 1.4.1106) [software] PBC, Boston, MA <http://www.rstudio.com/>
- Rodríguez, C. J., Castro, V. U., Morales, R. A. y Peck, D. C. (2003). Biología del salivazo *Prosapia simulans* (Homoptera: Cercopidae), nueva plaga de gramíneas cultivadas en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 29, 149–155.
- Sagarpa (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). (2017). *Memoria y prospectiva de las secretarías de estado*. Ciudad de México: Biblioteca Constitucional.
- Sallé, A. y Battisti, A. (2016). Native sap-sucker. Insects in the Mediterranean Basin. En T.D. Paine y F. Lieutier (Eds.), *Insects and diseases of Mediterranean forest systems* (pp. 89–103). Cham, Suiza: Springer, AG.
- Saward, S. A. (1992). A global view of Cretaceous vegetation patterns. *Geological Society of America (Special paper)*, 267, 17–35. <https://doi.org/10.1130/SPE267-p17>
- Semarnap (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). (1998). *Mapa de suelos dominantes de la República Mexicana*. Escala 1:4000000. México. Subsecretaría de Recursos Naturales, Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca.
- Schöbel, C. y Carvalho, G. S. (2019). Niche modeling of economically important *Mahanarva* (Hemiptera, Cercopidae) species in South and Central America: Are Brazilian

- spittlebug sugarcane pests potential invaders of South and Central America? *Journal of Economic Entomology*, 20, 1–11. <https://doi.org/10.1093/jee/toz252>
- Silva-de Paula, A. y Barreto, C. (2020). Potential distribution of *Nysius simulans* (Hemiptera: Lygaeidae) in soybean crops in South America under current and future climate. *Journal of Economic Entomology*, 20, 1–9. <https://doi.org/10.1093/jee/toaa089>
- Soberón, J. y Peterson, A. T. (2004). Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, 359, 689–698. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1439>
- Soulier-Perkins, A. (2019). COOL: Cercopoidea Organised On Line. En Species 2000 et. ITIS Catalogue of Life, 2019. Annual checklist. Y. Roskov, G. Ower, T. Orrell, D. Nicolson, N. Bailly, P. M. Kirk et al. (Eds.). Recuperado el: 7 junio, 2021 de: www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019. Species 2000: Naturalis, Leiden. Holanda.
- Stål, C. (1864). Hemiptera mexicana enumeravit species que novas descripsit. *Stettiner Entomologisches Zeitung*, 25, 49–86.
- Sujii, E. R., García, M. A., Fontes, E. M. G., Silva, S. M. B. y Meyer, J. F. C. A. (2001). Soil temperature and diapause maintenance in eggs of the spittlebug, *Deois flavopicta* (Hemiptera: Cercopidae). *Brazilian Journal of Biology*, 61, 605–613. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842001000400009>
- Thompson, V. (1999). Spittlebugs associated with actinorhizal host plants. *Canadian Journal of Botany*, 77, 1387–1390. <https://doi.org/10.1139/b99-058>
- Thompson, V. (2004). Associative nitrogen fixation, C4 photosynthesis, and the evolution of spittlebugs (Hemiptera Cercopidae) as major pests of neotropical sugarcane and forage grasses. *Bulletin of Entomological Research*, 94, 189–200
- Tonelli, M., Gomes, G., Silva, W. D., Magri, N. T. C., Vieira, D. M., Aguiar, C. L. et al. (2018). Spittlebugs produce foam as a thermoregulatory adaptation. *Scientific Reports*, 8, 4729. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23031-z>
- Urich, F. W. (1913). The sugar cane frog hopper and biological notes on some cercopids of Trinidad. *Circular of the Board of Agriculture*, 9, 7–47.
- Valério, J. R. y Nakano, O. (1992). Sintomatologia do danos causados pelo adulto da cigarrinha *Zulia entreriana* (Berg, 1879) (Homoptera, Cercopidae) em *Brachiaria decumbens* Stapf. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 21, 95–100.
- Walker, F. (1858). *List of the specimens of Homopterous insects in the collection of the British Museum*. Supplement. Order of the Trustees. London: British Museum.
- Warren, D. L. y Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21, 335–342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>
- Whittaker, J. B. (1970). Cercopid spittle as a microhabitat. *Oikos*, 21, 59–64.
- Whittaker, J. B. y Tribe, N. P. (1996). An altitudinal transect as an indicator of responses of a spittlebug (Auchenorrhyncha: Cercopidae) to climate change. *European Journal of Entomology*, 93, 319–324.
- Wilson, L. F. (1991). Pine spittlebug- its ecology and management. United States Department of Agriculture Forest Service (Agriculture Handbook 695).
- Zeb, U., Dong, W. L., Zhang, T. T., Wang, R. N., Shahzad, K., Ma, X. F. et al. (2019). Comparative plastid genomics of *Pinus* species: insights into sequence variations and phylogenetic relationships. *Journal of Systematics and Evolution*, 58, 118–132. <https://doi.org/10.1111/jse.12492>