

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES



**UN ENFOQUE PARA EL MANEJO DE *Ocoaxos* DE LOS PINOS
(HEMÍPTERA: CERCOPIDAE): DISTRIBUCIÓN, CARACTERIZACIÓN DE
LAS COMUNIDADES VEGETALES Y EL SUELO
Y ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS**

Por

RAQUEL CID MUÑOZ

**Como requisito parcial para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS con Orientación en Manejo de Recursos Naturales**

Junio, 2023

**UN ENFOQUE PARA EL MANEJO DE *Ocoaxos* DE LOS PINOS
(HEMÍPTERA: CERCOPIDAE): DISTRIBUCIÓN, CARACTERIZACIÓN DE LAS
COMUNIDADES VEGETALES Y EL SUELO
Y ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS**

Aprobación de la Tesis

Dr. Luis Gerardo Cuéllar Rodríguez

Director

Dr. Francisco Armendáriz Toledano

Director externo

Dr. Enrique Jurado Ybarra

Codirector

Dr. Israel Yereña Yamallel

Asesor

Dra. Laura Scott Morales

Asesora

Junio, 2023

Manifiesto la originalidad de la presente investigación la cual se llevó a cabo con la finalidad obtener el grado de Doctorado en Ciencias con especialidad en Manejo de Recursos Naturales, y se otorgan los créditos correspondientes en donde se utiliza información de otros autores.

Raquel Cid Muñoz

Junio 2023

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León, por la oportunidad de continuar mi formación académica en su programa de Doctorado en Ciencias con especialidad en Manejo de Recursos Naturales.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mi Doctorado.

Al Departamento de Zoología del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la estancia y permitirme realizar en sus instalaciones trabajos relacionados con esta investigación.

A los miembros de mi comité Dr. Gerardo Cuéllar Rodríguez, Dr. Francisco Armendáriz Toledano, Dr. Enrique Jurado Ibarra, Dr. Israel Yerena Yamallel por último, pero no menos importante a la Dra. Laura Scott Morales, por ser parte de esta investigación, por sus conocimientos, apoyo, consejos y paciencia.

Al C. Moisés Celiseo Hernández por permitirme realizar en su predio la toma de datos y recolecta de especímenes.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias, del Laboratorio temático de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad y del Laboratorio Nacional de Biodiversidad (LANABIO) en la obtención de las imágenes de Microscopía Electrónica de Barrido.

Al Dr. Agustín De Jesús Quiroz Flores del Laboratorio de Vegetación Acuática, del Departamento de Botánica del Instituto de Biología, UNAM, por permitirme realizar análisis de suelos en su laboratorio.

Al M. en C. Ángel Mario Reyna González y a Elio Trujillo Vázquez por su apoyo en los muestreos de campo y análisis de datos y muestras de suelo.

A los Drs. Enrique Guízar Nolasco de la Universidad Autónoma Chapingo y Andrés Eduardo Estrada Castellón FCF-UANL, por la identificación botánica.

A mis compañeras y amigas de laboratorio Montse, Jazmín, Alice y Valeria por los buenos momentos, las risas, su apoyo, amistad y consejos.

A mis amigas y amigo Ara, Suri, Rosy y Gabo, por su ayuda y consejos.

A todo el personal docente y Administrativo del IB UNAM y FCF UANL por su ayuda y su amable convivencia durante mis estancias.

A todas y todos, Muchas Gracias.

DEDICATORIA

A Dios por brindarme vida y fuerza para seguir logrando mis metas.

A mi señor padre Pedro Cid Muñoz, que lamentablemente ya no pudo ver este logro, pero siempre me apoyo e impulso a lograr mis metas. Payo sé que donde te encuentras me sigues impulsando y que siempre estarás muy orgulloso de los logros de todos tus hijos, que también son tuyos.

A mi hija, Fátima Itzayana Gómez Cid y a mis dos angelitos que desde el cielo me cuidan y protegen, los amo hijos.

A mi madre Isabel Muñoz Cid por su apoyo incondicional, amor y paciencia, por enseñarme a nunca darme por vencida y luchar por mis sueños.

A mi hermana Teresa Cid Muñoz por su apoyo en este proceso.

A mi hermano José Ignacio Cid Muñoz por sus palabras de aliento y apoyo.

Y a todas y todos los que estuvieron involucrados voluntaria o involuntariamente en este trabajo, con mucho cariño y agradecimiento.

Raquel Cid Muñoz

TABLA DE CONTENIDO

CAPÍTULO.....	Página
ÍNDICE DE FIGURAS.....	VI
ÍNDICE DE TABLAS.....	VII
RESUMEN GENERAL.....	VIII
GENERAL ABSTRACT.....	IX
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
INTRODUCCIÓN.....	1
JUSTIFICACIÓN.....	3
HIPÓTESIS.....	4
OBJETIVOS.....	4
General.....	4
Específicos.....	4
CAPÍTULO I.....	6
PASADO Y PRESENTE DE LOS SALIVAZOS DEL COMPLEJO OCOAXO DE LOS PINOS (HEMIPTERA: CERCOPIDAE): DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL.....	6
1.1 Resumen.....	7
1.2 Introducción.....	9
1.3 Métodos.....	11
1.4 Resultados.....	14
1.5 Discusión.....	28
1.6 Referencias.....	36
CAPÍTULO II.....	62
DETERMINACIÓN DE LOS FACTORES EDÁFICOS Y DE COMPOSICIÓN FLORÍSTICA ASOCIADOS A LA PRESENCIA DE NINFAS DE <i>Ocoaxo assimilis</i> (Hemíptera: Cercopidae) EN UN BOSQUE DE PINOS, EN MÉXICO	62
2.1 Resumen.....	62
2.2 Introducción.....	63
2.3 Materiales y Métodos.....	64
2.4 Resultados.....	70

2.5 Discusión.....	74
2.6 Referencias	76
CAPÍTULO III.....	87
DESARROLLO POSTEMBRIONARIO DE LAS PIEZAS BUCALES DEL SALIVAZO DEL PINO, <i>Ocoaxo assimilis</i> (Hemíptera: Cercopidae)	87
3.1 Resumen	87
3.2 Introducción.....	88
3.3 Materiales y Métodos	90
3.4 Resultados	92
3.5 Discusión.....	109
3.6 Literatura	113
CONCLUSIONES GENERALES.....	120
BIBLIOGRAFÍA	122

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
Figura 1. Vista dorsal y lateral de adultos de las especies del complejo Ocoaxo de los pinos. . .15	
Figura 2. Representación espacial y temporal de los registros de las especies del complejo Ocoaxo de los pinos.17	
Figura 3. Plantas hospedantes y número de registros para cada uno de los integrantes del complejo Ocoaxo de los pinos.18	
Figura 4. Registros de las especies del complejo Ocoaxo de los pinos en las provincias biogeográficas de México.19	
Figura 5. Registros de las especies del complejo Ocoaxo de los pinos sobre la capa de los tipos de vegetación en México.20	
Figura 6. Registros de las especies del complejo Ocoaxo de los pinos sobre la capa de los tipos de suelo en México.21	
Figura 7. Contribución relativa de las variables en los modelos de distribución potencial de las especies de Ocoaxo de los pinos.22	
Figura 8. 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 tres especies de Ocoaxo.23	
Figura 9. Distribución potencial de <i>Ocoaxo varians</i> en México.25	
Figura 10. Distribución potencial de <i>O. assimilis</i> en México.26	
Figura 11. Distribución potencial de <i>O. cardonai</i> en México.27	
Figura 12 Localización de los sitios de muestreo en un predio con reporte de daño por adultos de <i>O. assimilis</i>66	
Figura 13 Imagen representativa de los sitios de muestreo conformadas por un árbol principal y sus cuatro vecinos más cercanos).67	
Figura 14 Aparato bucal de <i>O. assimilis</i>93	
Figura 15. Fascículo del estilete.96	
Figura 16. Fascículo estiletar.97	
Figura 17. Morfología y chaetotaxia del aparato bucal del estadio ninfal uno de <i>Ocoaxo assimilis</i>99	
Figura 18. Morfología y chaetotaxia del aparato bucal del estadio ninfal dos de <i>Ocoaxo assimilis</i>100	
Figura 19. Morfología y chaetotaxia del aparato bucal del estadio ninfal tres de <i>Ocoaxo assimilis</i>101	
Figura 20. Morfología y chaetotaxia del aparato bucal del estadio ninfal cuatro de <i>Ocoaxo assimilis</i>102	
Figura 21. Morfología y chaetotaxia de las piezas bucales del estadio ninfal cinco de <i>Ocoaxo assimilis</i>103	
Figura 22. Morfología y caetotaxia del aparato bucal del <i>Ocoaxo</i> adulto.104	
Figura 23. Medidas del largo y ancho de cada segmento del labio en cada estado de ninfal...106	
Figura 24. Regresiones lineales que relacionan el largo de cada uno de los segmentos con el ancho anterior y posterior del mismo, para cada estadio ninfal.108	

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla	página
Tabla 1 Base de datos que documenta la presencia de las especies del complejo <i>Ocoaxo</i> de los pinos en México.....	47
Tabla 2 Perfil bioclimático para cada una de las especies de complejo <i>Ocoaxo</i> de los pinos.....	60
Tabla 3 Tabla de estadísticos básicos (media y desviación estándar) para cada una de las variables de los sitios de muestreo, índices de las especies forestales y propiedades del suelo.	70
Tabla 4 Resumen de los modelos logísticos obtenidos para los sitios con presencia y ausencia de ninfas de <i>O. assimilis</i>	71
Tabla 5 Resultados del modelo obtenido con las variables de cada sitios y los índices de las especies forestales.	71
Tabla 6 Parámetros de la estructura horizontal de las especies forestales de los sitios de muestreo con presencia de ninfas de <i>O. assimilis</i>	72
Tabla 7 Parámetros de la estructura horizontal de las especies forestales de los sitios de muestreo con presencia de ninfas de <i>O. assimilis</i>	72
Tabla 8 Resultados prueba de normalidad de los datos del estrato inferior.	73
Tabla 9 Base de datos con las características de los sitios de muestreo, los índices de las especies forestales y las propiedades edáficas.	85
Tabla 10 Análisis estadísticos univariados de cada una de las secciones del labio.	105
Tabla 11 Pruebas p-valores emparejados, para determinar diferencias significativas entre las distintas fases ontogénicas.	107
Tabla 12. Distribución y datos morfométricos de varias sensilas en diferentes estadios de <i>Ocoaxo assimilis</i> . Los datos son valores medios \pm se obtenidos mediante microscopía electrónica de barrido.	119

RESUMEN GENERAL

Los insectos que forman el complejo “Ocoaxo de los pinos”, tienen un comportamiento poco común entre sus congéneres y conespecíficos, ya que son las únicas especies reportadas en cercopidos, que se alimentan de acículas de pino y que junto con otras dos especies son las únicas en el mundo cuyos adultos succionan y provocan la muerte de las acículas de coníferas, hábito considerado vestigial. En los años 2008 y 2016 tuvieron una explosión poblacional causando una gran infestación y daños los bosques de pino en los estados de Oaxaca, Veracruz y Puebla, por esta razón fueron catalogados como plaga de importancia forestal; sin embargo, se desconoce si existen registros de su presencia previos a esos años. Hasta el momento solo se ha descrito la biología de una especie de este complejo, se conoce que a lo largo del desarrollo postembrionario sus estadios especializan sus hábitos alimenticios teniendo espectro trófico en particular, conforme alcanzan la madurez sexual; circunstancia que implica que los estadios de *O. assimilis* tienen capacidad de reconocimiento distinto y que pueden enfrentarse con éxito a diversas barreras físicas y químicas para la obtención de nutrientes. En la presente investigación, a lo largo de tres capítulos, mediante el uso de técnicas como: los Sistemas de Información Geográfica, el análisis de la composición florística y los factores edáficos y haciendo uso de la Microscopia Electrónica de Barrido y Microscopia de Luz, se modeló la distribución potencial, el régimen alimenticio de su estadio adulto, se identificaron los factores ecológicos que potencialmente están asociados a su presencia, se da a conocer el periodo de tiempo en el que se encuentran a lo largo del año y tomando como modelo a *O. assimilis* se determinan los factores edáficos y de composición florística que favorecen la presencia de ninfas y las modificaciones en las estructuras bucales y la chaetotaxia que se presentan a lo largo del desarrollo postembrionario, todo esto con el fin de contribuir al conocimiento del complejo “Ocoaxo de los pinos”, que nos ayuden a proponer acciones de manejo.

GENERAL ABSTRACT

The insects of the "Ocoaxo de los pinos" complex, have an uncommon behavior among their congeners and conspecifics, since they are the only species reported in cercopids, which feed on pine needles and along with two other species are the only ones in the world whose adults suck and cause the death of conifer needles, a habit considered vestigial. In the years 2008 and 2016 they had a population explosion causing a large infestation and damage to pine forests in the states of Oaxaca, Veracruz and Puebla, for this reason they were cataloged as a pest of forest importance; however, it is unknown if there are records of their presence prior to those years. So far, only the biology of one species of this complex has been described; it is known that throughout the postembryonic development its stages specialize their feeding habits having a particular trophic spectrum, as they reach sexual maturity; a circumstance that implies that the stages of *O. assimilis* have different recognition capacities and that they can successfully face diverse physical and chemical barriers to obtain nutrients. In the present research, throughout three chapters, using techniques such as: Geographic Information Systems, the analysis of floristic composition and edaphic factors and using Scanning Electron Microscopy and Light Microscopy, the potential distribution was modeled, the feeding diet of its adult stage, the environmental factors that are potentially associated with its presence were identified, the period of time in which they are found throughout the year is known and taking as a model *O. assimilis* as a model, the edaphic and floristic composition factors that favor the presence of nymphs and the modifications in the mouth structures and chaetotaxy that occur throughout the postembryonic development are determined, all this in order to contribute to the knowledge of the "Ocoaxo de los pinos" complex, which will help us to propose management actions.

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN

Los insectos fitófagos, junto con sus simbioses, son agentes de cambio que influyen directa o indirectamente en la sucesión ecológica, la producción de materia vegetal, en los flujos de energía, en la recirculación de nutrientes y en la riqueza, distribución y abundancia de las plantas en los bosques; pero en altas densidades pueden afectar el funcionamiento de estos ecosistemas (Dale et al., 2001), llegando a considerar plagas forestales. Plaga forestal se refiere a una población, ya sea de plantas, animales o agentes patogénicos, que tienen el tamaño suficiente para causar daños a valores asociados a los recursos forestales, estos valores pueden ser económicos, ecológicos, sociales o políticos (Cibrián Tovar y Macías Sámano 2021, SEMARNAT, 2018).

Dentro del Manejo Integral de Plagas Forestales (MIPF) reconocer la correcta identidad de cualquier especie es parte importante para un óptimo manejo, solo sabiendo quien es el organismo causal se pueden planificar acciones de monitoreo, evaluación de daños y tratamientos de prevención y control (Cibrián Tovar y Macías Sámano 2021). La identificación, engloba el conocimiento de varios aspectos importantes como: su identidad y variación, su ciclo biológico, distribución y dinámica poblacional (Cibrián Tovar y Macías Sámano 2021).

Uno de los grupos más importantes de insectos fitófagos del mundo es el conformado por los “salivazos” (Carvalho y Webb, 2005), cuyos miembros presentan adaptaciones que les permiten, tanto a los estados inmaduros como a los adultos, succionar nutrientes de los tejidos conductores de muchas especies vegetales de diversos grupos (monocotiledóneas herbáceas, dicotiledóneas herbáceas, árboles con flores, arbustos, y algunas especies de coníferas) además de tener una diversidad de sitios de alimentación (hojas, ramas, coronas y raíces expuestas) (Castro et al., 2005; De la Cruz Zapata et al., 2016; Ewan, 1961; Notario et al., 1981; Peck, 1998). Los efectos de la succión producen estrés

hídrico y clorosis, entre otras consecuencias (Hamilton Andrew, 1982; Del Campo, King and Gronquist, 2011). Debido a esto, a sus altas capacidades reproductivas y a que actúan como herbívoros generalistas, algunas especies entran en la categoría de plaga de importancia agrícola (Galindo y Contreras, 2017; SAGARPA, 2017) y/o forestal (Hamilton Andrew, 1982; Martínez Ávalos et al., 2012; Wilson, 1991).

Ocoaxo, un género con 32 miembros (Carvalho y Webb, 2005; Castro-Valderrama et al., 2019; Nast, 1950), ha tomado relevancia forestal, debido a que tres especies: *O. assimilis* (Walker, 1858), *O. varians* (Stål, 1864), y *O. cardonai* provocan daños en las acículas de los pinos, por lo que se les han atribuido daños importantes en vastas áreas de bosques en los estados de Puebla, Oaxaca y Veracruz desde 2008 (Castro, 2017; Cid-Muñoz et al., 2020, 2022; CONAFOR, 2016, 2017, 2018), por sus similitudes morfológicas y de hábitos se han agrupado en un complejo llamado “Ocoaxo de los pinos” (Castro, 2017). El conocimiento básico de estas especies de *Ocoaxo* se limita a su identificación taxonómica y a los registros generados por los recientes brotes, a pesar de que el tipo de dieta y de los efectos que causan en las plantas difiere de la de los otros cercopoideos.

Un reciente estudio integrativo enfocado en *O. assimilis*, menciona que esta especie posee una distribución en el este de la Faja Volcánica Transmexicana y en la Sierra Madre del Sur y que a lo largo de su desarrollo postembrionario sus estadios se especializan en hábitos alimenticios y espectro trófico, conforme alcanzan la madurez sexual (Cid-Muñoz et al., 2020,2022). También se conoce que los primeros tres instares ninfales reconocen y se alimentan de raíces de por lo menos cinco especies de herbáceas, una de arbustos y dos de árboles (Cid-Muñoz et al., 2020), mientras que los estadios subsecuentes colonizan y se alimentan de raíces de *Pinus pseudostrobus* var. *Apulcensis* (Cid-Muñoz et al., 2020). Después de la metamorfosis, los adultos se alimentan de acículas de pino, en dónde se reproducen (Castro-Valderrama et al., 2017; Cid-Muñoz et al., 2020, 2022; Pichardo Segura et al., 2017). Como consecuencia de la picadura y succión del insecto, en las acículas se forman anillos de color amarillento a marrón, lo

que provoca su secado y caída (Castro-Valderrama et al., 2017; Pichardo Segura et al., 2017), aunque en este estudio no fue posible establecer los lugares de oviposición de *O. assimilis* sus resultados sugieren que, esta especie aparentemente selecciona sitios con determinada estructura de la comunidad vegetal para ovipositar sus huevos en el suelo y además que los especímenes inmaduros, también puede seleccionar el hábitat para su alimentación y desarrollo (Cid-Muñoz et al. 2020)

JUSTIFICACIÓN

A pesar de que se han documentado con detalle aspectos básicos de la biología de *O. assimilis*, como son el número de estados ninfales, perennidad y estacionalidad del ciclo de vida, espectro trófico y voltismo (Cid-Muñoz et al., 2020) aún se desconocen aspectos primordiales de esta especie y de las otras dos que forman el complejo Ocoaxo de los pinos, como su distribución, espectro alimenticio, los factores ambientales asociados a la selección del hábitat óptimo para su desarrollo postembrionario y las adaptaciones asociadas a sus hábitos alimenticios. Motivo por el cual, en la presente investigación, a lo largo de tres capítulos, mediante una estrategia integrativa se estudian diferentes aspectos relacionados a la distribución espacial y temporal de las tres especies que integran el complejo, se determinan los factores relacionados con la selección del hábitat a diferentes niveles ecológicos y se describen las adaptaciones morfológicas del aparato bucal que le permiten alimentarse de diferentes tejidos y especies de plantas durante su ciclo de vida. En el primer capítulo se modeló la distribución potencial de las tres especies que conforman el complejo, se determinó el espectro alimenticio de su estadio adulto, se identificaron los factores ambientales que potencialmente están asociados a su presencia en una escala macroecológica y se determina su patrón de distribución temporal a lo largo del año. Tomando como modelo a *O. assimilis* en el segundo capítulo se analizan los edáficos y de composición florística que potencialmente están asociados a su presencia en una escala microecológica y, por último, en el tercer capítulo se estudian las posibles adaptaciones morfológicas que presenta *O.*

assimilis a lo largo de su desarrollo postembionario y que se relacionan con los cambios en hábitat, tipos de tejidos y plantas de las que se alimentan.

HIPÓTESIS

Debido a que las tres especies que conforman el complejo *Ocoaxo* de los pinos, han sido reportados en bosques alimentándose de acículas de pinos, se esperaría una similitud en los que los factores ambientales asociados a la presencia y distribución de las tres especies del complejo.

Dado que aparentemente las hembras de *O. assimilis* selecciona sitios con determinada estructura de la comunidad vegetal para ovipositar y llevar a cabo el desarrollo de su ciclo vital, se espera que los sitios con presencia de especímenes inmaduros posean factores ambientales diferentes a los que poseen los sitios con ausencia de especímenes.

En vista de que el aparato bucal de *O. assimilis* está relacionado con; la selección del hábitat, el tipo de tejido y las plantas de las que se alimentan, se espera que la conformación estructural y la chaetotaxia del aparato bucal de los adultos no difiera del de las ninfas independiente de la especificidad trófica.

OBJETIVOS

General

Determinar los factores relacionados con la distribución y presencia de las especies que conforman el complejo *Ocoaxo* de los pinos a diferentes escalas ecológicas, así como las posibles adaptaciones morfológicas que le permiten alimentarse de diferentes tejidos y especies de plantas durante su ciclo de vida.

Específicos

Capítulo I: Analizar la distribución temporal y espacial de *O. assimilis*, *O cardonai* y *O. varians*, a partir de los registros históricos soportados por especímenes

depositados en colecciones entomológicas y bases de datos en línea. Para con ello, generar información biológica, de la historia de vida y distribución de las 3 especies, dar a 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.

Capítulo II: Determinar los factores edáficos y de factores florística involucrados a la presencia de ninfas de *O. assimilis*, en un bosque de Pino-Encino, con la finalidad de plantear las bases que ayuden a realizar un correcto monitoreo de este insecto.

Capítulo III: Describir los cambios en las estructuras bucales y la chaetotaxia de los diferentes instares postembrionarios de *Ocoaxo assimilis*, utilizando Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) y microscopía de luz, y evaluar si estos cambios se relacionan con los cambios en espectro trófico.

CAPÍTULO I

PASADO Y PRESENTE DE LOS SALIVAZOS DEL COMPLEJO OCOAXO DE LOS PINOS (HEMIPTERA: CERCOPIDAE): DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL

Publicado en la Revista Mexicana de Biodiversidad, Suplemento XX Simposio Nacional de Parasitología Forestal.

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 Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Campus Linares, Kilómetro 145, Nacional 85, 67700, Linares, N. L., México e-mail: raquel.cidm@uanl.edu.mx, luis.cuellarrd@uanl.edu.mx.

^b Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cto. Zona Deportiva S/N, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México, farmendariztoledano@ib.unam.mx*.

^c Departamento de Ecología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Prolongación de Carpio y Calle Plan de Ayala S/N, Santo Tomás, Miguel Hidalgo, 11340 Ciudad de México, México, e-mail:montbio20@gmail.com;

^d Departamento de Agricultura y Ganadería, Universidad de Sonora, Km 21 Carretera Hermosillo-Bahía Kino, 83000, Sonora, México, e-mail: ulises.castro@unison.mx.

^e División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Carretera Federal Mexico-Texcoco Km 38.5, Texcoco 56230, Mexico; dcibrian48@gmail.com

1.1 Resumen

Las tres especies de insectos que componen el complejo del Ocoaxo (*O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians*) se alimentan de la savia de las acículas de *Pinus* spp., causándoles clorosis y finalmente su muerte. Estos insectos han alcanzado la categoría de plaga de importancia forestal debido al crecimiento de su población y a la defoliación de importantes extensiones de bosque en varias regiones de la nación, aunque los detalles biológicos fundamentales y su distribución geográfica siguen sin estar claros. En el presente trabajo se examinaron los registros de ejemplares depositados en colecciones entomológicas y bases de datos en línea para definir el espacio geográfico donde estas especies están presentes en interacción con los ecosistemas de México, así como para proporcionar el espectro alimenticio de su estado adulto, identificar los factores ambientales que pueden estar asociados con su presencia y conocer el periodo de tiempo en el que se encuentran a lo largo del año. Mediante el análisis de estos datos, también pudimos identificar posibles regiones de monitoreo, estimar los límites de las áreas reportadas y desarrollar hipótesis geográficas de su distribución.

Palabras clave: Distribución potencial, temporalidad, espectro alimenticio, *Pinus*, Neotropical, Neártica.

Abstract

The three species of insects that compose the *Ocoaxo* complex (*O. assimilis*, *O. cardonai* and *O. varians*) feed on the sap of *Pinus* spp. needles, causing chlorosis and eventually their death. These insects have reached the category of important forest pest due to their population growth and defoliation of important forest extensions in several regions of the nation, although the fundamental biological details and their geographic distribution remain unclear. In the present work, records of specimens deposited in entomological collections and online databases were examined to define the geographic space where these species are present in interaction with the ecosystems of Mexico, as well as to provide the feeding spectrum of their adult stage, identify environmental factors that may be associated with their presence, and to know the time period in which they are found throughout the year. By analyzing these data, we were also able to identify possible monitoring regions, estimate the limits of the reported areas and develop geographic hypotheses of their distribution.

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

1.2 Introducción

El xilema de las raíces y hojas de numerosas plantas proporciona alimento a los insectos chupadores de savia de la familia Cercopidae (Peck, 2003). Debido a que las ninfas de estos hemípteros exudan una sustancia espumosa cuando se alimentan, que les protege de los depredadores y del medio ambiente, se les suele llamar "salivazos".o "*spittlebugs*" (por su nombre común en inglés) (Castro-Valderrama et al., 2017; Cryan & Svenson, 2010; Rodríguez, Ch. et al., 2003).

Durante su alimentación, los hemípteros de la superfamilia Cercopoidea inyectan saliva y sustancias químicas que descomponen el tejido vegetal (Valério y Nakano, 1992). Aunque algunos de ellos se consideran vectores de bacterias y hongos (Hamilton, 1982), los Cercopidae no se han relacionado con esta asociación. Por lo tanto, algunas especies se consideran plagas de importancia agrícola (Galindo y Contreras, 2017; SAGARPA, 2017) y forestal (Martínez Ávalos et al., 2012);(Hamilton Andrew, 1982; Wilson, 1991) debido a sus elevadas tasas de reproducción y a su capacidad para actuar como herbívoros generalistas.

Los Procercopidae, una antigua familia cuyos miembros se alimentaban principalmente de cícadas, helechos y coníferas, fueron los antepasados de los Cercopidae, que se originaron en el Cretácico medio (Saward, 1992). En la actualidad, la mayoría de las especies de cercopidos se alimentan de angiospermas, y solo cinco de las 1500 especies descritas para la familia (Paladini y Cavichioli, 2015; Soulier-Perkins, 2019) son capaces de obtener nutrientes de gimnospermas, un comportamiento que se cree que es un remanente de sus antepasados (Cryan y Svenson, 2010).

Uno de los géneros de la familia que ha llamado la atención 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 similares a los Procercopidos. Los adultos de estas especies de

Ocoaxo perforan y succionan acículas de pino, provocando la formación de 1 anillo alrededor de cada perforación, estos anillos pasan por distintos tonos de color, al principio amarillo, con cambios a tonos rojizo y café, esta última coloración indica necrosis del tejido, proseguida de una defoliación; estos síntomas son más pronunciados en invierno, a este fenómeno se le nombró “declinación de los pinos” o “*Pine decline*” (Castro-Valderrama et al., 2017). Aun cuando la caída de acículas por sí sola no causa la muerte del pino y las plantas restauran su follaje al inicio de la siguiente temporada, se ha observado que cuando este evento continúa en años sucesivos, el árbol puede morir (CONAFOR, 2016, 2017, 2018).

Por sus similitudes morfológica y de comportamiento, *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians* se agrupan en un complejo denominado “Ocoaxo de los pinos”, al cual se le han adjudicado daños importantes asociados a la “declinación de los pinos” en grandes extensiones de bosque en los estados de Puebla, Veracruz y Oaxaca, desde 2008 (Castro-Valderrama et al., 2017; Castro Valderrama, 2017; Cid-Muñoz et al., 2020). Hasta la fecha estas especies solo han sido registradas en territorio nacional (Castro-Valderrama et al., 2017, 2019), a excepción de *O. assimilis*, cuya presencia está respaldada por una secuencia depositada en el “*National Center for Biotechnology Information*” (NCBI) (Paladini et al., 2018).

Más allá de la información taxonómica y de los escasos registros geográficos alentados por los brotes recientes, el conocimiento fundamental de estos insectos, en particular su distribución y biología, está poco documentado, a pesar de que los patrones de alimentación de estas especies de Ocoaxo difieren de los de otros cercopoideos y de los efectos que ejercen sobre las plantas como resultado de su dieta.

En un reciente estudio integral sobre la biología de *O. assimilis*, pudimos relacionar los estadios inmaduros con los adultos, contar el número de instares ninfales en su ciclo vital, estimar su abundancia durante todo el año y conocer su voltinismo, espectro trófico y preferencias alimentarias (Cid-Muñoz et al., 2020). El número de estadios, la morfología de las ninfas, la duración y estacionalidad

del ciclo vital, el espectro alimenticio, el voltinismo, etc. son desconocidos para las demás especies del complejo.

Debido a la falta de conocimientos fundamentales sobre los integrantes del complejo, se ha reexaminado su conexión con el declive de los pinos, planteando la posibilidad de que, después de todo, no se trate de una especie plaga (Castro-Valderrama et al., 2017). Por esta razón, el objetivo de la presente investigación fue analizar la distribución temporal y espacial de *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians*, basados en registros históricos sustentados por especímenes conservados en colecciones entomológicas y bases de datos en línea. Con ello, 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. Estos conocimientos servirán para identificar las zonas donde se han recolectado estos salivazos, así como los posibles lugares de seguimiento. También ayudará a comprender mejor la variación en la biología y el comportamiento de este grupo, resumirá los patrones de distribución de estas especies de hemípteros y proporcionará una visión general de sus interacciones.

1.3 Métodos

Los registros geográficos de *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians* se obtuvieron de las etiquetas de los especímenes conservados en 14 colecciones entomológicas de México, Estados Unidos 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 obtuvieron datos de las bases de datos en línea Naturalista (2021) y "Global Biodiversity Information Facility" (GBIF, 2020). En estos casos, solo se tuvieron en cuenta los registros con fotos claras de los especímenes en su entorno y con un aumento suficiente para detectar los patrones de ornamentación en las tegminas, patrones que son distintivos de este complejo de especies.

Se utilizaron bases de datos en línea y especímenes recolectados para recopilar datos sobre la localidad, las coordenadas geográficas, la especie hospedadora y la fecha de recolección. Se creó una base de datos con todos los registros. Se utilizó Google Earth (2020) para geolocalizar los registros sin coordenadas geográficas y eliminar los datos duplicados. Utilizando las claves desarrolladas por Castro-Valderrama et al. (2019) y basándose en las características morfológicas exteriores del pronoto, escutelo y tegmina, así como en la forma de los órganos que componen la genitalia masculina, se identificaron morfológicamente los adultos.

La distribución histórica de las tres especies de Ocoaxo se estableció utilizando la base de datos recopilada. Para ello, utilizando el software ArcGIS 10.8 (ESRI, 2020), se proyectaron todos los registros en un mapa de la República Mexicana. Desde 1860, año que corresponde al primer registro de una de las especies en México, hasta 2020, se identificaron los estados con mayor número de colectas.

Adicionalmente, se examinó la época de recolección de los ejemplares mediante un diagrama de dispersión con el mes como abscisa y el año como ordenada con el fin de evaluar si era posible identificar épocas de presencia de adultos a lo largo del año con los datos históricos. Para comprobar si la presencia de los registros estaba asociada a alguna de estas características, se comparó la distribución temporal de los registros con los datos históricos de temperaturas mínimas, medias y máximas anuales (Cid-Muñoz et al., 2020).

Se creó una tabla de los hospedadores registrados para cada especie de Ocoaxo y se representó visualmente según el número de informes por hospedero y especie con el fin de estimar el rango de alimentación de cada especie.

Todos los registros se proyectaron sobre la capa de regiones biogeográficas de México (Morrone et al., 2017), la capa de vegetación (C. N. para el C. y U. de B. CONABIO, 2021a; Rzedowski, 2006) y la capa de tipos de suelo de México (C. N. para el C. y U. de B. CONABIO, 2021b), de las cuales se obtuvo información para cada punto de presencia y se calculó el número de registros por tipo de vegetación y tipo de suelo, esto permitió determinar las provincias biogeográficas donde se distribuyen las especies. Dado que se trata de factores ecológicos cruciales para la supervivencia de los huevos y la alimentación de los miembros de la familia Cercopidae, se incluyeron el tipo de vegetación y el tipo de suelo (Pires et al., 2000; Sujii et al., 2001).

Todos los registros anteriores a 1970 se excluyeron del análisis, ya que no hay datos climáticos de libre acceso para esos años. Las 19 variables bioclimáticas, junto con la altitud, se descargaron de WorldClim versión 2 (Fick e Hijmans, 2017). Estas fueron recortadas utilizando 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 (C. N. para la C. y U. de la B. CONABIO, 2021). Las 19 variables bioclimáticas se sometieron a pruebas de correlación de Pearson en el programa PAST versión 2.7 para evaluar la multicolinealidad (Hammer et al., 2001); las variables con coeficientes de correlación superiores a 0,8 se eliminaron de los modelos (Graham, 2003). El perfil bioclimático de cada especie del

complejo se extrajo de las variables teniendo en cuenta su mínimo, máximo, media y desviación estándar; estos valores se interpretaron entonces como los límites de tolerancia ambiental de la especie.

En ArcGIS 10.8 (ESRI, 2020), se eliminaron los datos duplicados que se detectaron dentro de un área de 30 km² para evitar la sobreestimación causada por la información duplicada en los modelos. El enfoque de máxima entropía, que ha demostrado ser eficaz con datos escasos y especies raras (Phillips et al., 2006), se utilizó para estimar modelos de distribución potencial en MAXENT v. 3.2.9 (Phillips y Schapire, 2020). Se utilizó el paquete Kuenm (Cobos et al., 2019) de RStudio (RStudio Team, 2021), para parametrizar los modelos con diversas configuraciones con el fin de optimizar su calibración. Para ello se utilizaron tres valores de multiplicación (0,5, 1 y 2), dos clases de entidad (linear, linear y cuadrático) y las variables predictoras de cada especie (Cobos et al., 2019; Nuñez-Penichet et al., 2021). Los modelos resultantes se evaluaron mediante la prueba parcial de curva de característica operativa del receptor ("*Receiver Operating Characteristic*") ROC por sus siglas en inglés (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, dando prioridad a los modelos estadísticamente significativos o con tasas de omisión inferiores al 5% con valores de AICc < 2 (Warren y Seifert, 2011). Los mejores parámetros de omisión y AICc entre los modelos resultantes ,3 para *O. cardonai*, 3 para *O. varians* y 5 para *O. assimilis*, se utilizaron para elegir uno. Una vez elegido y calibrado, el modelo se parametrizó en Maxent utilizando dos réplicas bootstrap y salida "*cloglog*" (Nuñez-Penichet et al., 2021; Phillips et al., 2017). Se realizó una prueba de navaja "Jackknife" en Maxent para examinar la influencia de los factores elegidos. Por último, se utilizó ArcGIS para exportar los mapas y proceder a su edición.

1.4 Resultados

Los especímenes 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.



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.

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 del estado de Guerrero, lo cual 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 los estados de 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 los estados de Guerrero, Oaxaca y Tlaxcala (Fig. 2a); el registro más antiguo de esta especie corresponde al estado de Guerrero (“Torre de microondas, El Tecojote, Guerrero, 18/08/1984, CNIN). *O. assimilis* cuantificó 21 registros en los estados de Guerrero, Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz y Tlaxcala (Figs. 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 los estados de Ciudad de México, Oaxaca, Puebla, Estado de México, Michoacán, Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Nuevo León (Figs. 2a); el primer registro de *O. cardonai* data de 1963 en el estado de 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).

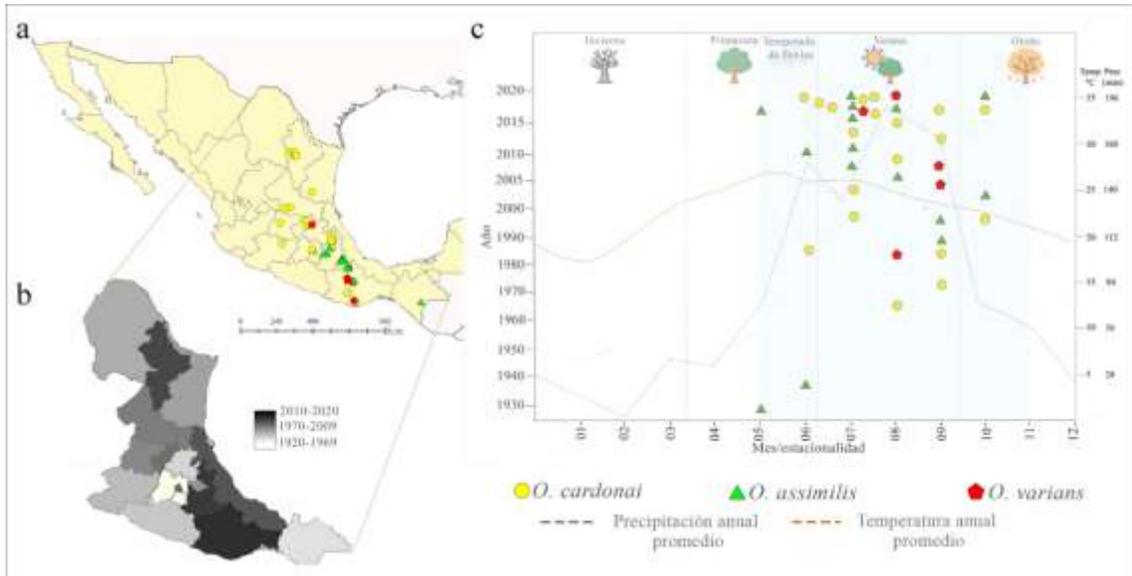


Figura 2. Representación espacial y temporal de los registros de las especies del complejo Ocoaxo de los pinos. **(a)** Mapa de la república mexicana con los registros geográficos confirmados; **(b)** mapa de calor que representa los periodos en los que se ha realizado un mayor esfuerzo de muestreo por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

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 Schtdl. & 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).

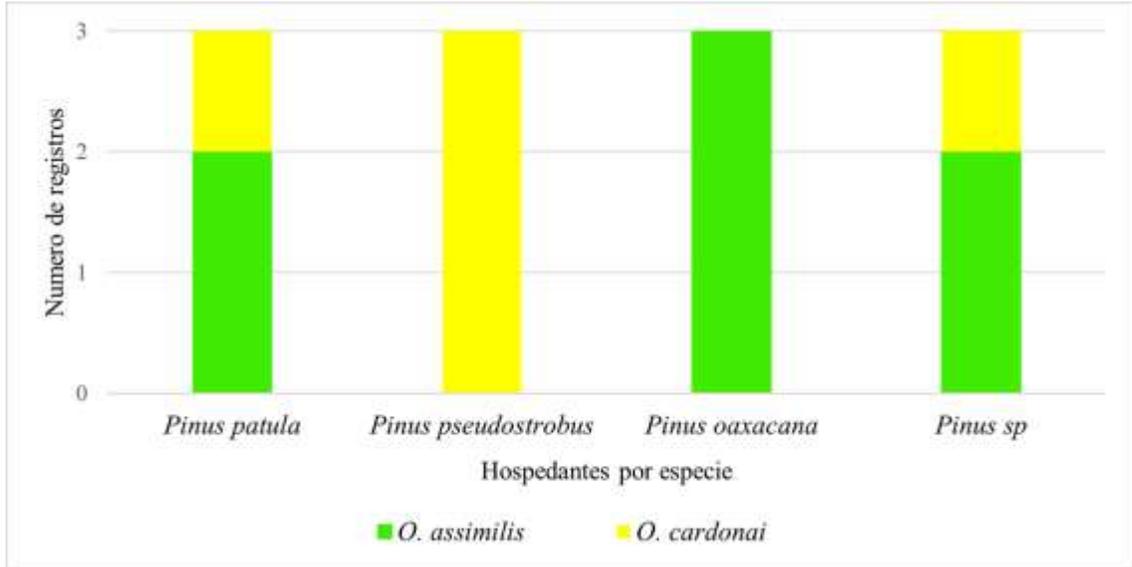


Figura 3. Plantas hospedantes y número de registros para cada uno de los integrantes del complejo *Ocoaxo* de los pinos.

La proyección de los registros sobre la capa de provincias biogeográficas soportó 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).

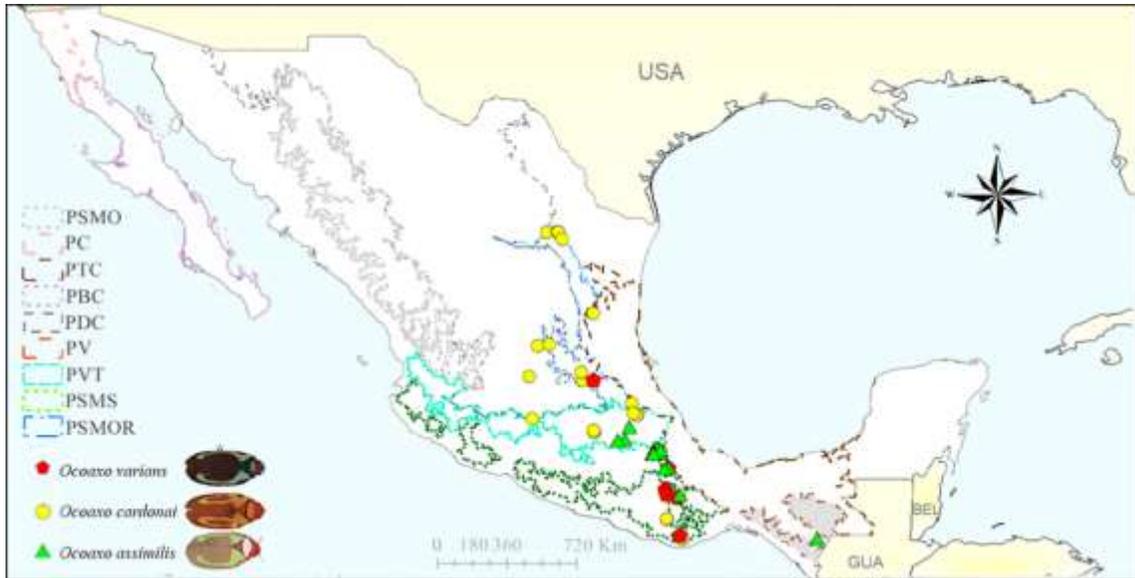


Figura 4. Registros de las especies del complejo Ocoaxo de los pinos en las provincias biogeográficas de México. **PSMO:** Sierra Madre Occidental, **PC:** Californiana, **PTC:** Tierras altas de Chiapas, **PBC:** Baja California, **PDC:** Desierto Chihuahuense, **PV:** Veracruzana, **PVT:** Faja Volcánica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

Los registros de las 3 especies de *Ocoaxo* soportan 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* se documentaron en BMM; *Ocoaxo assimilis* se localizó en SAS y BT; *O. varians* tuvo un registro en SBC y *O. cardonai* se registró en BP (Fig. 5).

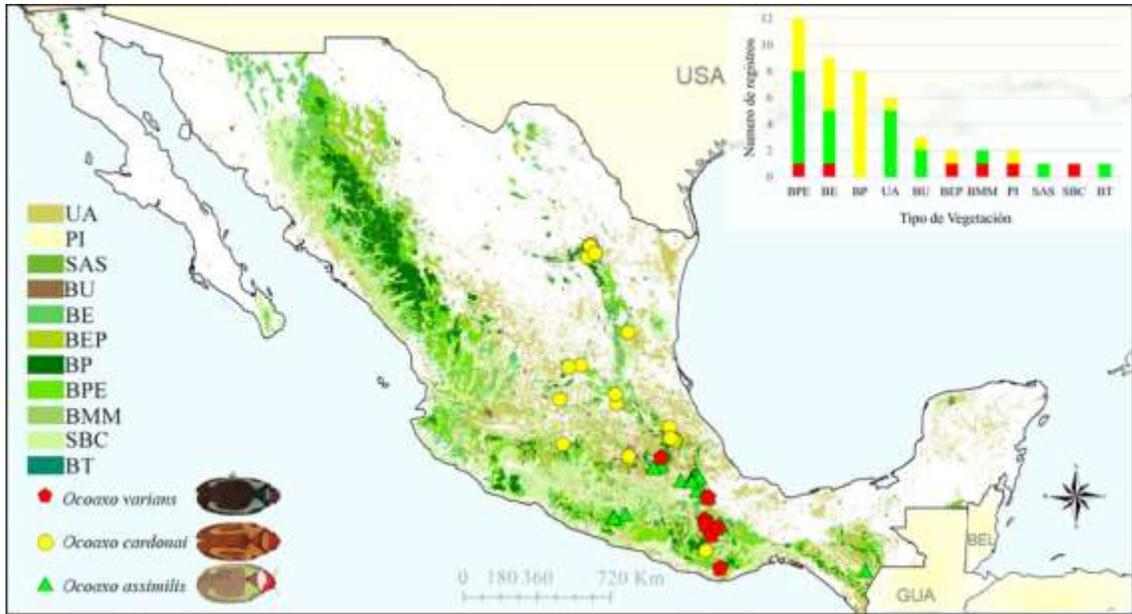


Figura 5. Registros de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos sobre la capa de los tipos de vegetación en México. **BE:** Bosque encino, **BP:** bosque de pino, **BEP:** bosque de encino-pino, **BPE:** bosque de pino-encino, **PI:** pastizal inducido **BU:** bosque urbano, **BMM:** bosque mesófilo 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.

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).

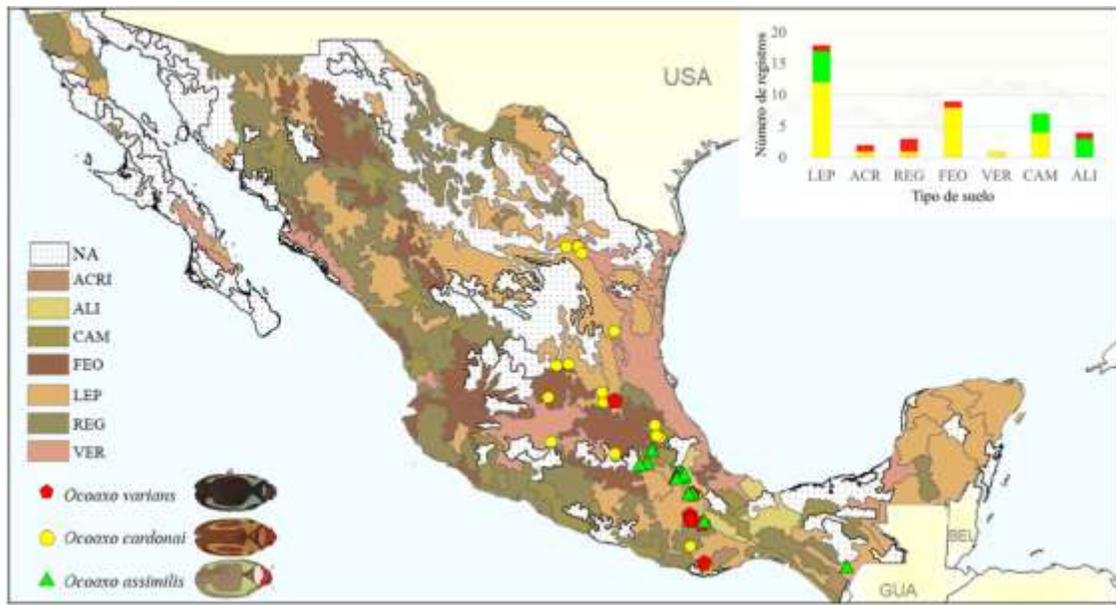


Figura 6. Registros de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos sobre la capa de los tipos de suelo en México. **LEP:** Leptosol, **ACRI:** Acrisol, **REG:** Regosol, **FEO:** Feozem, **VER:** Vertizol, **CAM:** Cambisol, **ALI:** Alisol. Los sitios en blanco muestran las zonas sin registros para las especies (NA). La grafica superior derecha representa el número de registros por tipo de suelo de cada especie.

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 (142.23 - 243.34 °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 1362 hasta 2630 msnm; *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 2455 msnm; *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 1418 hasta 2285 msnm.

El esquema de evaluación que dio los mejores resultados en el complejo fueron

linear y linear cuadrático con un valor de regularización igual a 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, la complejidad de los modelos no fue mayor a 2. Las variables que contribuyeron al modelo se presentaron de 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) y la temperatura media del trimestre más cálido (BIO10), 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, las variables de temperatura fueron las que aportaron más al modelo. A pesar de que se incluyeron variables de precipitación, no contribuyeron, indicando que la temperatura puede ser el factor con mayor influencia en la distribución de las tres especies.

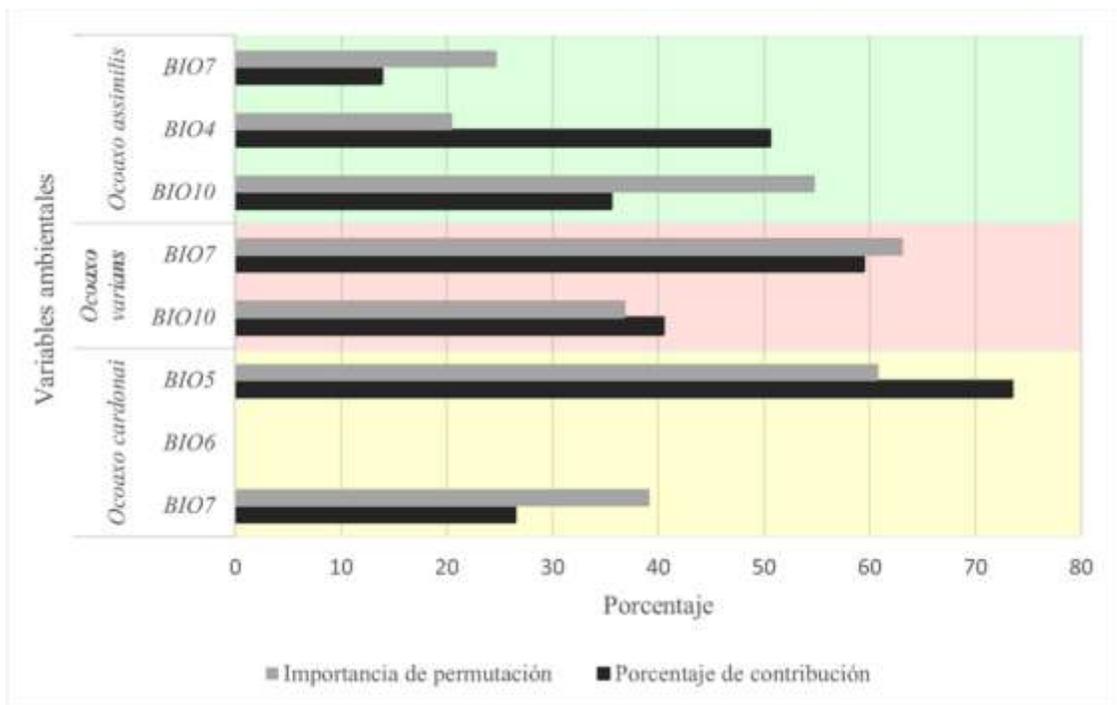


Figura 7. Contribución relativa de las variables en los modelos de distribución potencial de las especies de Ocoaxo de los pinos. **BIO4:** estacionalidad de la temperatura, **BIO5:** temperatura del mes más cálido, **BIO6:** temperatura del mes más frío, **BIO7:** rango anual de temperaturas y **BIO10:**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

La prueba *Jackknife* soportó 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 (Morrone, 2001), particularmente las que conforman la Zona de Transición Mexicana (Morrone, 2019).

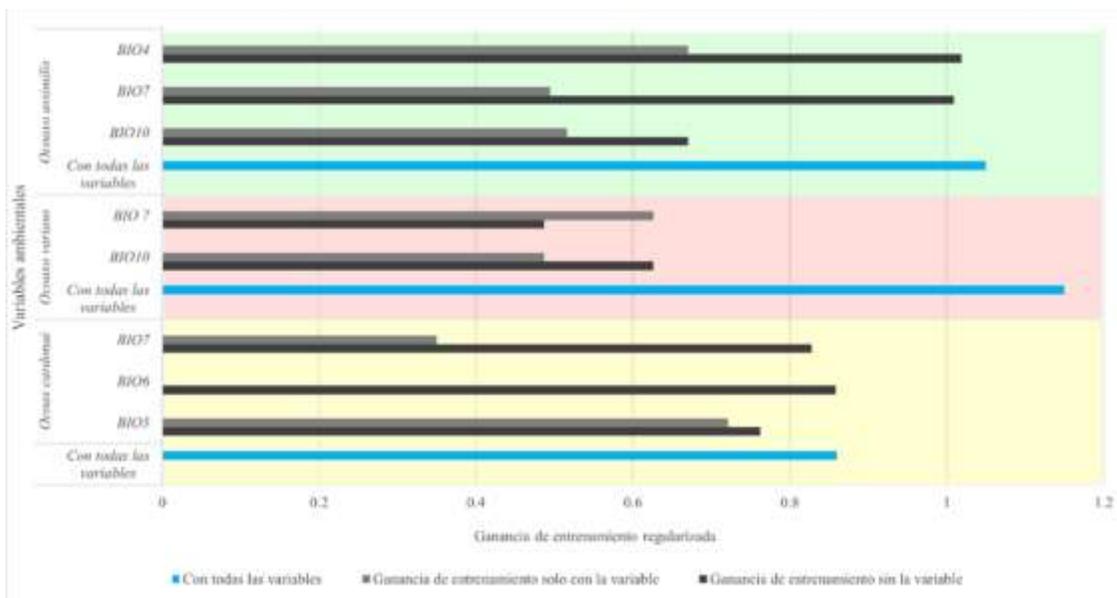


Figura 8. Prueba de Jackknife para evaluar la importancia de las variables cuando se usan aisladamente o se omiten de los modelos de distribución potencial de las tres especies de *Ocoaxo*. **BIO4:** estacionalidad de la temperatura, **BIO5:** temperatura del mes más cálido, **BIO6:** temperatura del mes más frío, **BIO7:** rango anual de temperaturas y **BIO10:** temperatura media del trimestre más cálido.

El mapa correspondiente a *O. varians* (Fig. 9) reveló que las zonas más extensas con idoneidad climática 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, 1 grande y continua en el norte y otras pequeñas y discontinuas hacia el sur; en la PSMOR se reconocieron dos 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 1 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; 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 presentó 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).



Figura 9. 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.

De acuerdo con el mapa obtenido para *O. assimilis* (Fig. 10) las zonas más extensas con idoneidad ambiental alta y excelente se encuentran en las Provincias: PSMO, PSMOR, PVT, PSMS y PTC. En la PSMO se presentó 1 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 pericinas al Distrito Zacualtipán; la Subprovincia Este de PVT presentó 1 zona grande y continua con 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, extendiéndose 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.



Figura 10. 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.

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 1 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 1 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 Comitense presentó 1 área con condiciones muy altas que inicia cerca de Guatemala y se une al Distrito Sierramadrense; el cual presentó 1 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.



Figura 11. Distribución potencial de *O. cardonai* 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.

1.5 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 identificar los factores que pueden estar relacionados con su presencia o ausencia, así como la fracción del espacio geográfico donde estas especies están presentes en interacción con los ecosistemas, el espectro de alimentación de su estado adulto y el periodo de tiempo en el que se encuentran. El estudio de estos datos también permitió crear hipótesis espaciales de su distribución, estimar los límites de las áreas declaradas e identificar posibles zonas de seguimiento.

Al determinar la distribución de una especie, las ambigüedades taxonómicas y las identificaciones incorrectas son causas de imprecisión (Soberón y Peterson, 2004; Maciel-Mata et al., 2015). Una hipótesis de distribución estimada a partir de datos sin respaldo taxonómico es limitada y debe utilizarse con precaución, ya que los modelos producidos pueden sobreestimar la distribución y sugerir la presencia de la especie en regiones donde nunca se ha registrado o donde no presenta condiciones favorables para su establecimiento (Pearman et al., 2010). Todos los registros incluidos en el presente estudio fueron respaldados por especímenes identificados con base en características físicas externas y de la genitalia masculina, correspondiendo a las especies *O. cardonai*, *O. varians* y *O. assimilis*, con el fin de evitar imprecisiones en la evaluación de la distribución de las especies de Ocoaxo. Los rasgos morfológicos coincidieron en todos los casos con las descripciones y claves propuestas para estas especies (Castro-Valderrama et al., 2019).

Los especímenes de *Sphenorhina* Amyot y Serville (1843) sirvieron de base para la creación del género *Ocoaxo* después de que Fennah (1968) corrigiera las observaciones de Nast (1950). Nast describió dos especies en su revisión de 1950, pero Fennah (1968) las suprimió al crear el género; no fue hasta 25 años después que se incluyeron (Nast, 1975). El género contenía anteriormente 27 especies. Las recientes descripciones de 2 miembros adicionales, entre ellos *O.*

cardonai (Castro-Valderrama et al., 2019), junto con evidencias de colecciones europeas, sugieren la presencia de las otras 2 especies del complejo en México. *O. varians* fue descrita en 1864, y el sintipo fue donado al Museo Sueco de Historia Natural de Estocolmo (Stål, 1864), mientras que *O. assimilis* fue descubierta en Guerrero en el siglo XIX por H. H. Smith (Nast, 1950) y Walker (1858), y los especímenes se encuentran en el BMNH de Londres.

Es importante destacar que la distribución de *O. assimilis* y *O. varians* fue prácticamente descrita a partir de las localidades tipo. En la revisión de Carvalho y Webb (2005), una de las más completas para el norte del continente americano, no se mencionan los hábitos alimenticios de *O. assimilis* y *O. varians*, y su distribución sólo se representó enumerando las localidades donde se encontraron. Se descubrió que los adultos de estos taxones poseen hábitos alimenticios que contrastan con los de otros Cercopidae, ya que perforan y succionan la savia de las acículas de los pinos, causando clorosis y eventualmente provocando su caída (Castro-Valderrama et al., 2017, 2019). A partir de eventos inusuales de crecimiento poblacional de estas especies y la descripción de *O. cardonai*, se han generaron nuevos registros. Sólo se incluyeron 55 registros de colecciones entomológicas y bases de datos en línea, por lo que el número de colectas registradas en México es reducido. Cabe destacar que, a partir de 2008, se incrementaron los muestreos debido al crecimiento poblacional y a los impactos ocasionados en los bosques de pino en los estados de Puebla, Oaxaca y Veracruz (Castro-Valderrama et al., 2017, Cid-Muñoz et al., 2020); esta situación provocó que se incrementaran los monitoreos en las zonas afectadas, lo que se tradujo en un sesgó de muestreo, dejando de lado áreas potenciales de presencia para su estudio.

Dado que todos los datos de colecta incluidos se limitaron a 4 meses del año, desde el inicio del verano en mayo hasta el inicio del otoño en octubre, periodo que corresponde a la temporada de mayor precipitación en México, el análisis temporal de los registros sugiere que estos insectos tienen una marcada estacionalidad, sincronizan su emergencia con la temporada de lluvias y tienen

un ciclo de vida univoltino. Este patrón es similar al observado en *O. assimilis* (Cid-Muñoz et al., 2020) y la especie europea *Haematoloma dorsatum* (Ahrens, 1812) (Hernández Alonso et al., 1992), las cuales presentan sus primeros estadios ninfales al inicio de la estación lluviosa y continúan su desarrollo ontogénico hasta finales de otoño, presentando una única generación durante este tiempo.

Según la información sobre la biología de *O. assimilis* y otros salivazos, las fluctuaciones de temperatura y humedad en los lugares de recolección, que se ven favorecidas por el inicio de la estación de lluvias en verano, están relacionadas con la notable estacionalidad de las especies objeto de estudio. De acuerdo con Cid-Muñoz et al. (2020), en k, la precipitación y la temperatura son elementos clave en el inicio del ciclo de vida. En Nicolás Bravo, Puebla, se reporta que las ninfas presumiblemente iniciaron su desarrollo después de recibir 70 mm de precipitación acumulada en la primera quincena de mayo de 2018 (Cid-Muñoz et al., 2020). De acuerdo con estudios de Castro et al. (2005), Fontes et al. (1995), García-García et al. (2006), Martin et al. (1995), Morales (1993), Oomen (1975), Peck (1999) y Sujii et al. (2001), el inicio de las lluvias y el aumento de la temperatura son factores que favorecen la sincronización de las poblaciones en otros cercópodos.

Se cree que el origen y la diversificación de las gramíneas (Cryan y Svenson, 2010), influyeron en la evolución de la subfamilia Ischnorhininae, que incluye a todos los cercópodos de Norteamérica (Carvalho y Webb, 2005). Esta hipótesis se ve apoyada por el hecho de que la mayoría de las especies de esta subfamilia consumen hierbas y gramíneas, preferentemente gramíneas fijadoras de nitrógeno (Thompson, 2004). Según las pruebas en este contexto, los adultos de las especies del complejo *Ocoaxo* muestran comportamientos alimentarios significativamente distintos de los de su familia y otros taxones de Cercopoidea (Cryan y Svenson, 2010). Sólo en 3 especies del género *Pinus*, que representan 1 subgénero y 2 de las 11 subsecciones reconocidas en este taxón (*P. patula*, subgénero *Pinus*, subsección *Austraeles*), *P. pseudostrobus*, y *P. oaxacana*,

subgénero *Pinus*, subsección Ponderosae, se encontraron adultos de las especies de *Ocoaxo* en estudio (Gernandt et al., 2005; Zeb et al., 2019). Al comparar el número de registros por hospedante para estos salivazos, cabe destacar que los adultos de *O. assimilis* (*P. patula*, *P. oaxacana*, *Pinus* sp.) y *O. cardonai* (*P. patula*, *P. pseudostrobus*, y *Pinus* sp.) mostraron una dieta más amplia y similar entre sí, compartiendo *P. patula*, y especies consideradas sinónimas, *P. pseudostrobus* y *P. oaxacana*; en contraste con *O. varians* que no fue reportada en ningún hospedante.

Aphrophora flavipes Uhler, 1896, una especie perteneciente a la familia Aphrophoridae, se alimenta de *Pinus densiflora* Siebold y Zucc. en los bosques de Japón (Matsumoto, 1990), a diferencia de otros Cercopoidea que se alimentan de coníferas, los miembros del complejo *Ocoaxo* de pinos tienen un estrecho espectro de alimentación. En cambio, *Aphopora cribrata* (Walker, 1851) consume 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* Roezl), *P. sylvestris* L., *Pinus mugo* Turra (= *P. echinata*), *P. elliotii* Engelm., *P. virginiana* Mill. y *P. monticola* Douglas ex D. Don), en Estados Unidos (Wilson, 1991). La especie *Haematoloma dorsatum* de la familia Cercopidae está presente en al 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).

Este comportamiento alimentario es homoplásico en un contexto filogenético dentro de la superfamilia Cercopoidea (Cryan y Svenson, 2010), ya que se da concurrentemente en diferentes linajes correspondientes a las familias Aphrophoridae (*A. cribrata* y *A. flavipes*) y Cercopidae; en esta última, en

especies de 2 subfamilias y 2 áreas geográficas diferentes: 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, se ha observado a *O. cardonai* alimentándose de *Rubus* sp. (Castro et al., 2017), y se pueden ver especies del complejo alimentándose de especies vegetales distintas de los pinos en fotografías de Naturalista. Además, un estudio reciente sugiere que estos insectos muestran plasticidad en su espectro alimentario 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.) Schltldl, 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; Thompson, 1999).

Los datos de ocurrencia de *O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians* se restringieron a la región Neártica y a la zona norte de la región Caribeña del Neotrópico (Morrone, 2001), al igual que otras especies de cercópidos que habitan en México (Carvalho y Webb, 2005; Castro, 2018). Al tomar en cuenta el área geográfica, las 3 especies estuvieron presentes en Bosque de Pino-Encino y Bosque de Encino, sitios dominados por leptosoles fuertemente asociados a bosques (FAO, 2008; Lozano-Rivas, 2018). Los registros sustentaron la distribución de estos salivazos en 3 Provincias, principalmente: Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur.

De acuerdo con las provincias biogeográficas, los tipos de vegetación y las hipótesis biogeográficas de Ischnorhininae donde residen estas especies, su

patrón de distribución es consistente con el cenocrón mesoamericano de montaña (Halffter, 2017). Los taxones que sustentan este patrón provienen de linajes sudamericanos que colonizaron Centroamérica antes de extenderse a los sistemas montañosos de la Zona de Transición Mexicana (Juárez-Barrera et al., 2020; Morrone, 2019). También se encuentran principalmente en bosques montanos, mesófilos y de pino-encino. Como resultado, la distribución actual de los géneros Cercopidae (=Ischnorhininae) americanos (Carvalho y Webb, 2005; Cryan y Svenson, 2010; Paladini et al., 2018), se ha atribuido a una combinación de eventos de dispersión y vicarianza que comenzaron en su área de distribución ancestral, que se cree que fue el noroeste de Sudamérica (Paladini et al., 2015), un área que corresponde al límite norte de la subregión caribeña del Neotrópico (Morrone, 2001). En particular, la distribución actual se explica por ocurrencias de difusión independientes hacia el norte de la región del Caribe, hacia el dominio mesoamericano, para *Ocoaxo* y 4 géneros adicionales de Ischnorhininae (Naenus, *Huaina inca*, *Sphenorhina* y *Prosapia*) (Paladini et al., 2015).

O. assimilis, *O. cardonai* y *O. varians* parecen tener condiciones ambientales favorables en otras provincias de la zona de transición mexicana, de acuerdo con los modelos de distribución potencial, a pesar de que los registros de las tres especies en estudio se restringieron a tres provincias biogeográficas que comparten afinidades ecológicas y ambientales. La Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y los Altos de Chiapas son las regiones más amplias y continuas con mejor idoneidad ambiental, según los mapas que muestran la distribución potencial del complejo. Dado que existen registros de presencia en 3 de las 5 regiones biogeográficas previstas con alta probabilidad de presencia, es importante dar prioridad a: 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 y los datos ecológicos recabados en este complejo sugieren que es poco probable que la especie haya colonizado estas provincias. Los resultados

indican que la estacionalidad de la temperatura, el rango anual de temperatura, la temperatura media del trimestre más cálido, la temperatura máxima del mes más cálido y la temperatura mínima del mes más frío pueden estar relacionados con los límites de la distribución de las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos a nivel de macroescala. Teniendo en cuenta estos factores, el perfil ambiental reveló que las especies de *Ocoaxo* toleran una amplia gama de temperaturas. Esto, combinado con su adaptación a hábitats templados, nos lleva a plantear la hipótesis de que pequeños cambios en los patrones de comportamiento estacional pueden contribuir a modificar la distribución y el tamaño de la población de estos insectos.

El intervalo anual de temperatura y la temperatura media del trimestre más cálido fueron relevantes para *O. varians*, la temperatura media del trimestre más cálido, la estacionalidad de la temperatura y el intervalo anual fueron relevantes para *O. assimilis*, y la temperatura máxima del mes más cálido, la temperatura mínima del mes más frío y el intervalo anual de temperatura fueron relevantes para *O. cardonai*. El rango de temperatura anual fue una variable predictora para las 3 especies porque afecta a su actividad, metabolismo, desarrollo (Jaworski y Hilszczański, 2013; Schöbel y Carvalho, 2019), tasa del crecimiento, comportamiento (Sujii et al., 2001) tasa de crecimiento, comportamiento y momento del ciclo vital (Castro et al., 2005; Fontes et al., 1995; García-García, 2006; Martin et al., 1995; Oomen, 1975; Peck, 1999). Estos resultados son consistentes con las estimaciones de otras especies de hemípteros, incluyendo *Nysius simulans* Stål, 1859 (Silva de Paula y Barreto, 2020), cuya distribución fue fuertemente influenciada por la temperatura, y *Neophilaenus lineatus* (Linnaeus, 1758), cuya densidad de población puede aumentar en un 50% con un aumento de 1 °C en la temperatura ambiente (Schöbel y Carvalho, 2019; Whittaker y Tribe, 1996).

Dado que se ha reportado que la producción de espuma evita que las ninfas pierdan agua y su sobrevivencia se ve comprometida ante la disponibilidad de espuma (Chen et al., 2018; Tonelli et al., 2018; Whittaker, 1970), la humedad es

un factor preponderante para su dinámica poblacional a escalas menores, aun cuando las variables de precipitación no contribuyeron en la modelación de la distribución potencial de las especies del complejo Ocoaxo de los pinos al nivel de escala geográfica utilizado (Sujii et al., 2001). 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 aumenta 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). De lo anterior se deduce que la dinámica poblacional, la magnitud de los picos poblacionales y la distribución en suelos mal drenados se verán influenciados por cambios o variaciones de estos parámetros ambientales.

En conclusión, la investigación sobre la distribución espacial y temporal del complejo del Ocoaxo de los pinos nos permitió descubrir patrones en su temporalidad anual y espacial, así como los factores bióticos y abióticos que influyen en su distribución, y aportar pruebas de la flexibilidad de su área de distribución trófica. A pesar de la escasez de datos, la posibilidad de probar diversos factores y de ajustar los criterios de selección permitió obtener modelos más fiables. El muestreo tiene por objeto monitorizar y evaluar las predicciones de los modelos sobre los lugares con las mejores condiciones ambientales para las especies del complejo del Ocoaxo.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. 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), M. C. Martha Madora-Astudillo (EBTLT), Jezabel Baéz Santacruz y Delfino Hernández (IEXA), Dr. Armando Burgos-Solorio (CLPV), Dr. Saúl Sánchez-Soto (CECT), M. C. Eduardo R. Chamé-Vázquez (CCFT), Dr. Jorge León y Manuel Girón (CEFS), Dr. Antonio Gutiérrez-Martínez y M. C. Carlos Joaquín Morales-Morales (CACH),

Héctor Enrique Vega Ortiz (CECR) y Dr. 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).

1.6 Referencias

Amyot, C. J. B., 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.) (Hemíptera: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-enbosques-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, 21. <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 (Homoptera: 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 historica*. 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.

Halffter, 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. *Biosystems Research Institute, Ottawa, Canada*.

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 Aragon. *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 Halffter.

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. (Homoptera: Cercopidae) en *Harpalyce arborescens* (Fabaceae) del bosque tropical decíduo 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 Schädlingskde 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. [://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980](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 fur 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: 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, 1-6. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23031-z>
- Urich, F. W. (1913). The sugar cane froghopper and biological notes on some cercopids of Trinidad. *Circular of the Board of Agriculture*, 9, 7–47.
- Valério, J. R. y Nakano, O. (1992). Sintomatología 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.
- 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 og a spittlebug (Auchenorrhyncha: Cercopidae) to climate change. *European Journal of Entomology*, 93, 319–324.
- Wilson, L. F. (1991). Pine spittlebug: its ecology and management (No. 695). US Department of Agriculture, Forest Service.
- 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>

1 **Tablas**

2 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 (W)	Altitud (msnm)	Hospedante	Número de especímenes	Fuente
México							
o							
O.							
<i>assimilis</i>							
7/1832-1860*	Parque Ecologico 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
10/5/19 24	Maltrata, Altavista, Veracruz	18° 48' 41"	97° 16' 38"		1	MHNCM (GBIF)
6/6/193 5	Vergeles, Chiapas	15° 58' 06"	92° 10' 20"		1	CNIABM (GBIF)
	Km. 120 Autopista Puebla- Orizaba, Veracruz	19° 05' 52"	98° 13' 53"	2100	1	CNIN
19/9/19 89	Km. 40 Carretera Oaxaca- Guelatao, Oaxaca	18° 10' 23"	96° 50' 44"		1	CNIN

15/9/19 94	Cd. Mendoza, Veracruz	18° 48' 22"	97° 11' 04"			1	CEAM
	16 km. SW de						
4/10/20 03	Azumbilla, Nicolás Bravo, Puebla	18° 21' 40"	97° 10' 29"	2500	<i>Pinus sp.</i>	1	CEAM
	2.5 millas al norte de						
29/8/20 06	Nicolás Bravo, Puebla	18° 37' 40"	97° 21' 27"	2160	<i>Pinus sp.</i>	1	CEAM
	Coacoyunq ue, Nicolás						
27/7/20 08	Bravo, Puebla	18° 39' 49"	97° 19' 30"		<i>Pinus oaxacana</i>	1	CONAFOR
29/6/20 10	Carr. Puente de Fierro-Mpio	18° 10' 23"	96° 50' 44"			1	CNIN

	Santa María Chichotla, Oaxaca						
23/7/2012	Santa Cruz Acatepec, Oaxaca	18° 09' 29"	96° 57' 51"	1338		1	CNIN
17/9/2016	Azumbilla, Nicolás Bravo Puebla	18° 38' 57"	97° 20' 08"	2368	<i>Pinus oxacana</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"	2443	<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

**O.
cardo
nai**

1/8/1963	Presa Necaxa, San Miguel, Puebla	20° 13' 03"	98° 00' 02"		1	CNIN
26/9/1972	Pedregal de San	16° 34' 05"	96° 55' 09"	2250	1	CNIN

	Ángel, CDMX					
16/6/19 82	Pluma Hidalgo, Oaxaca	15° 55' 33"	96° 25' 12"	1326	1	CNIN
	Km 126					
16/9/19 87	Carr. Maravatio, Morelia	19° 43' 13"	101° 08' 57"		1	CNIN
	Las Ranas,					
16/10/1 997	San Joaquín, Querétaro	20° 55' 28"	99° 33' 53"	2450	1	CNIN
2/7/199 9	Toluquilla, Querétaro	16° 34' 05"	96° 55' 09"		1	CNIN
	11 Km W					
12/7/20 04	de San Martín Lochila, Oaxaca	16° 34' 05"	96° 55' 09"	1814	1	CNIN

20/7/20	Acatlán, Tetela de 15 Ocampo, Puebla	19° 51' 30"	97° 50' 02"	1765	<i>Pinus pseudost robust</i>	1	CNIN
20/7/20	Acatlán, Tetela de 15 Ocampo, Puebla	19° 51' 30"	97° 50' 02"	1765	<i>Pinus pseudost robust</i>	1	CEAM
10/8/20	Rancho Alegre, 15 Tetela de Ocampo, Puebla	19° 50' 34"	97° 51' 22"	2270	<i>Pinus patula</i>	1	CEAM
10/8/20	Km 68 Carr. Fed. 15 Zacatlán- Apizaco, Zacatlán, Puebla	19° 54' 07"	97° 57' 31"	2112	<i>Pinus sp.</i>	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 EI Potosí, San Luis Potosí	22° 00' 55"	100° 59' 07"	2516	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
13/10/2018	Guanajuato, Guanajuato	21° 03' 21"	101° 14' 57"		1	https://www.naturalista.mx/observations/17481259

	San Pedro				
5/6/2019	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
	San Pedro				
23/6/2019	Garza García, Nuevo León	25° 36' 20"	100° 20' 53"	1	https://www.naturalista.mx/observations/85378014
	San Pedro				
29/6/2019	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,	23° 02' 40"	99° 13' 44"	1	https://www.naturalista.mx/observations/28758989

**O.
varian
s**

	San José Tamaulipas					
28/6/20 20	Santiago, Nuevo León	25° 22' 30"	100° 12' 41"		1	https://www.naturalista.mx/observations/52033413
18/8/19 84	Torre de microondas , El tecojote, Guerrero	18° 10' 23"	96° 50' 44"	2389	1	CNIN
1/9/200 6	KM 65 W Apizaco- Tlaxcala, Tlaxcala	19° 21' 03"	98° 13' 20"	1835	1	CEAM
19/9/20 08	Km 168.5 Car. Fed. Teotitlán-	17° 30' 36"	96° 56' 18"	2230	1	CEAM

	Oaxaca, Oaxaca						
	Km 188.5						
20/9/20 08	Car. Fed. Teotitlán- Oaxaca, Oaxaca	17° 22' 29"	96° 55' 16"	2230	1		CEAM
	Km 190						
	Carr.						
21/9/20 08	Miahuatlán- Puerto Ángel, Oaxaca	16° 04' 14"	96° 29' 22"	2241	1		CEAM
25/7/20 15	Monte Albán, Oaxaca	15° 03' 07"	96° 45' 04"		1		https://www.naturalista.mx/observations/19706115
	Carret						
28/8/20 18	era Cereza I-San Miguel	17° 15' 56"	96° 33' 42"		1		https://www.naturalista.mx/observations/16015397

del
Río,
Santa
Catarin
a
Ixtepeji
,
Oaxac
a

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

4

5

6

7

8

9

Tabla 2: Perfil Bioclimático para cada una de las especies de complejo Ocoaxo de los pinos.

Especie	Variable climática	Min	Max	Media	Desviación estándar
	BIO4:				
	Estacionalidad de la temperatura (°C)	142.23	243.34	190.92	33.80
<i>O. assimilis</i>	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 (msnm)	1362	2630	2042	459
	BIO7: Rango anual de temperatura (°C)	13.50	21.90	19.20	2.97
<i>O. varians</i>	BIO10: Temperatura media del trimestre más cálido(°C)	18.20	24.30	20.10	2.24
	Altitud (msnm)	1418	2285	1887	369
	BIO5: Temperatura máxima del mes más cálido(°C)	24.50	30.70	27.17	1.75
<i>O. cardonai</i>	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 (msnm)	564	2455	1643	619

CAPÍTULO II

DETERMINACIÓN DE LOS FACTORES EDÁFICOS Y DE COMPOSICIÓN FLORÍSTICA ASOCIADOS A LA PRESENCIA DE NINFAS DE *Ocoaxo assimilis* (Hemíptera: Cercopidae) EN UN BOSQUE DE PINOS, EN MÉXICO

^{1,2}Cid-Muñoz Raquel; ¹ Cuellar-Rodríguez Gerardo*; ²Armendáriz-Toledano Francisco.

¹ Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales, Kilómetro 145, Nacional 85, 67700, Linares, N. L., México, e-mail: raquel.cidm@uanl.edu.mx, ² Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cto. Zona Deportiva S/N, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México, e-mail: farmendariztoledano@ib.unam.mx; ¹ Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Campus Linares, Kilómetro 145, Nacional 85, 67700, Linares, N. L., México e-mail: luis.cuellarrd@uanl.edu.mx*

2.1 Resumen

La presente investigación se llevó a cabo con el objetivo determinar los factores edáficos y de composición florística involucrados a la presencia de *Ocoaxo assimilis* en un bosque de Pino-Encino, con la finalidad de plantear las bases que ayuden a realizar el monitoreo de este insecto. Mediante el uso de modelos de regresión logística multivariada y pruebas no paramétricas de similitud se encontró que las ninfas de *O. assimilis* prefieren lugares con: mayor altitud, en donde los árboles que rodean al árbol principal sean de una especie diferente a este, lugares con presencia de *Quercus rugosa* o *Quercus mexicana* y herbáceas de la familia Asteraceae y la ausencia de *Senegalia greggi*. Con respecto a los factores edáficos no existe diferencia significativa entre los sitios con presencia y ausencia de ninfas.

Palabras clave: ninfas, *O. assimilis*, composición del bosque, factores edáficos.

Abstract

The present research was carried out with the objective of determining the edaphic and floristic composition factors involved in the presence of *Ocoaxo assimilis* in a pine-oak forest, to establish the basis for monitoring this insect. Using multivariate logistic regression models and non-parametric similarity tests, it was found that *O. assimilis* nymphs prefer places with higher altitude, where the

trees surrounding the main tree are of a different species, places with the presence of *Quercus rugosa* or *Quercus mexicana* and herbaceous plants of the Asteraceae family, and the absence of *Senegalia greggi*. With respect to edaphic factors, there was no significant difference between sites with presence and absence of nymphs.

Key words: nymphs, *O. assimilis*, forest composition, edaphic factors.

2.2 Introducción

Los Cercopoideos comúnmente conocidos como salivazos o “spittlebugs” (por su nombre en inglés), debido a la masa espumosa de saliva que producen sus ninfas al alimentarse (Castro-Valderrama et al., 2017; Cryan y Svenson, 2010; Rodríguez, Ch. et al., 2000), son un grupo de chupadores de savia de importancia a nivel mundial (Cid-Muñoz et al., 2020, 2022; Fagan y Kuitert, 1969; Peck, 1998a, 1998b, 2003; Orozco-Restrepo et al., 2017; Thompson, 1999, 2004), los cuales poseen distribución Neotropical, y algunas especies de esta familia son consideradas como plagas de importancia agrícola (Galindo y Contreras, 2017; SAGARPA, 2017) y forestal (Hamilton Andrew, 1982; Martínez Ávalos et al., 2012; Wilson, 1991). Las ninfas de la familia Cercopidae se alimentan exclusivamente de raíces; mientras que los adultos, al igual que otros cercopoideos, son de vida libre y se alimentan de hojas, tallos y ramas (Dietrich, 2009). En México un complejo de Cercopidos formado por tres especies del género *Ocoaxo* (*O. assimilis*, *O. cardonai* y *O. varians*), han despertado el interés de los investigadores debido a que presentan un tipo de alimentación considerado como vestigial y que a que han dañado grandes extensiones de bosques de pino en este país (Castro Valderrama, 2017; Castro-Valderrama et al., 2017; Cid-Muñoz et al., 2020, 2022; CONAFOR, 2017, 2018; Pichardo Segura et al., 2017), a este complejo de especies se le ha nombrado “Complejo *Ocoaxo* de los Pinos”.

La información con la que se cuenta hasta el momento respecto a estas especies, está limitada al conocimiento de los hábitos alimenticios, distribución actual y potencial de los adultos (Castro Valderrama, 2017; Castro-Valderrama et al., 2017; Cid-Muñoz et al., 2020, 2022) de las tres especies se sabe que *O. assimilis* es univoltina, y que su emergencia está estrechamente relacionada con la época de lluvias, sus ninfas cuentan con un amplio espectro trófico en sus primeros estadios, reduciéndose a un solo huésped (*Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis*) después del cuarto instar (Cid-Muñoz et al., 2020), sin embargo, aún existen muchos aspectos de la biología y comportamiento de esta especie que son desconocidos

La caracterización del hábitat de una especie es de vital importancia para comprender los factores involucrados en su supervivencia y desarrollo (Andersen, 1994; Chiavacci et al., 2014, Ellingson y Andersen, 2002; Leonard, 1964; Karban, 1984; Trumbulei y Denno, 1995). Se ha identificado que ciertos grupos de organismos están asociados a variables establecidas como intervalos altitudinales, grado de mineralización del agua, pH, diversidad de especies

vegetales, entre otras variables ambientales (Didham et al., 2012) También se ha encontrado que factores climáticos, el cambio de uso de suelo y la distribución del hábitat tiene un efecto en la presencia y distribución de especies de insectos (Warren et al., 2001; Hill et al., 2002).

En grupos de Auchenorrhyncha los factores determinantes de su distribución son la humedad del suelo y la composición de la vegetación (Cherrill y Rushton, 1993; Sanderson et al., 1995). Algunas especies de ese grupo, por la especificidad en la selección de su hábitat, resultan claves para la conservación de tipos específicos de pastizales (Bouchard et al., 2001). En Cicadas, las características del hábitat afectan aspectos ecológicos como: la ubicación de centros de elección de pareja (Rodenhouse et al., 1997; Oberdorster y Grant, 2006), la selección del lugar de oviposición (Dybas y Lloyd, 1962; Cook y Holt, 2006; Smith et al., 2006; Yang 2006), la supervivencia y desarrollo de huevos y ninfas (Andersen 1994; Ellingson y Andersen, 2002; Fontes et al., 1995; Karban 1984; Leonard 1964; Smith et al., 2006; Sujii, 2006). También se ha documentado la relación de la presencia de algunos Cercopoideos como *Mahanarva spectabilis*, con macronutrientes como nitrógeno, fósforo y la presencia de plantas nitro fijadoras (Alvarenga et al., 2019; de Melo Aguiar et al., 2014; Thompson, 1994, 1999, 2004, 2013).

De acuerdo con la bibliografía disponible las ninfas de *O. assimilis* comúnmente se encuentran en árboles de *Pinus pseudostrobus var. apulcensis* (Pinaceae) y *Quercus rugosa* (Fagaceae); en menor frecuencia, en *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae), un arbusto, seguido de herbáceas, como *Bidens odorata* (Asteraceae) y *Penstemon barbatus* (Plantaginaceae) (Cid-Muñoz et al., 2020, 2022), estos resultados sugieren que probablemente los huevos pueden depositarse cerca de las raíces de gramíneas, hierbas o árboles y pasar ahí el invierno, hasta presentarse las condiciones climáticas adecuadas para la eclosión de las ninfas (Cid-Muñoz et al., 2020, 2022). Todas las plantas asociadas a ninfas de *O. assimilis*, son comunes en los bosques de pino mexicanos (Rzedowski, 2006), lugares en los que se distribuye esta y las otras especies del complejo *Ocoaxo* (Cid-Muñoz et al., 2022), esto sugiere que esta especie posee una muy marcada especificidad de hábitat; motivo por el cual el objetivo de la presente investigación fue determinar las características del hábitat, asociadas a la presencia de *O. assimilis* en un bosque natural de Pino-Encino para con ello plantear las bases que nos ayuden a realizar un correcto monitoreo.

2.3 Materiales y Métodos

Área de estudio: La presente investigación se enfocó en una población de *Ocoaxo assimilis* localizada en el municipio de Nicolás Bravo, Puebla, México, donde Castro- Valderrama et al., 2017 y CONAFOR, 2017 reportaron daños a pinares causados por esta especie en un periodo que abarca desde 2008 hasta 2023. Esta región presenta un clima templado subhúmedo, con lluvias en verano; con altitudes que oscilan entre los 1860 a 2800 msnm, donde predominan los

bosques de Pino-Encino (INEGI, 2009). Los muestreos se realizaron en el predio "Las Majaditas", localizado al noroeste de la cabecera municipal. El procedimiento consistió en establecer un polígono de 42.5 hectáreas, correspondiente a un brote de *O. assimilis* reportado en 2017 (CONAFOR, 2017) en donde se encontró a *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* (Lindley) Martínez y *Quercus rugosa* Née como vegetación primaria (Cid Muñoz et al., 2020; INEGI, 2009).

Para el establecimiento de los sitios de muestreo se utilizó un mapa que incluía sitios marcados con árboles de pino que presentaban manchas cloróticas, síntoma más evidente de daños por *O. assimilis* (Castro- Valderrama et al., 2017), posteriormente, sobre este mapa se superpuso una capa con 30 cuadrantes de 200x200 m (Figura 12). Para la caracterización del hábitat, se seleccionó un cuadrante aleatoriamente y después, dentro de cada uno se seleccionó al azar un árbol de Pino o Encino especies de las cuales se alimentan las ninfas en determinada etapa de su desarrollo (Cid- Muñoz et al., 2020). El árbol seleccionado (en adelante árbol principal) se tomó como referencia para hacer la caracterización de la comunidad vegetal. Alrededor del árbol principal se trazó un cuadrado de 9X9 m², en donde se realizó la búsqueda activa de masas de saliva que contuvieran ninfas, en las raíces subterráneas de plantas herbáceas, hierbas y árboles aledaños. Las ninfas putativas de *O. assimilis* se recolectaron vivas y se almacenaron en alcohol absoluto para su posterior identificación en el laboratorio (Cid-Muñoz et al., 2020). Se seleccionaron un total de 44 unidades de muestreo de las cuales se registraron datos orográficos como: las coordenadas, pendiente y altitud, además; se registró la profundidad de la hojarasca y se marcaron como sitios positivos aquellos que contaron con la presencia de ninfas de *O. assimilis*. El proceso de identificación de los especímenes consistió en el análisis morfológico propuesto por Cid-Muñoz et al., 2020, que incluye caracteres cuantitativos y cualitativos.

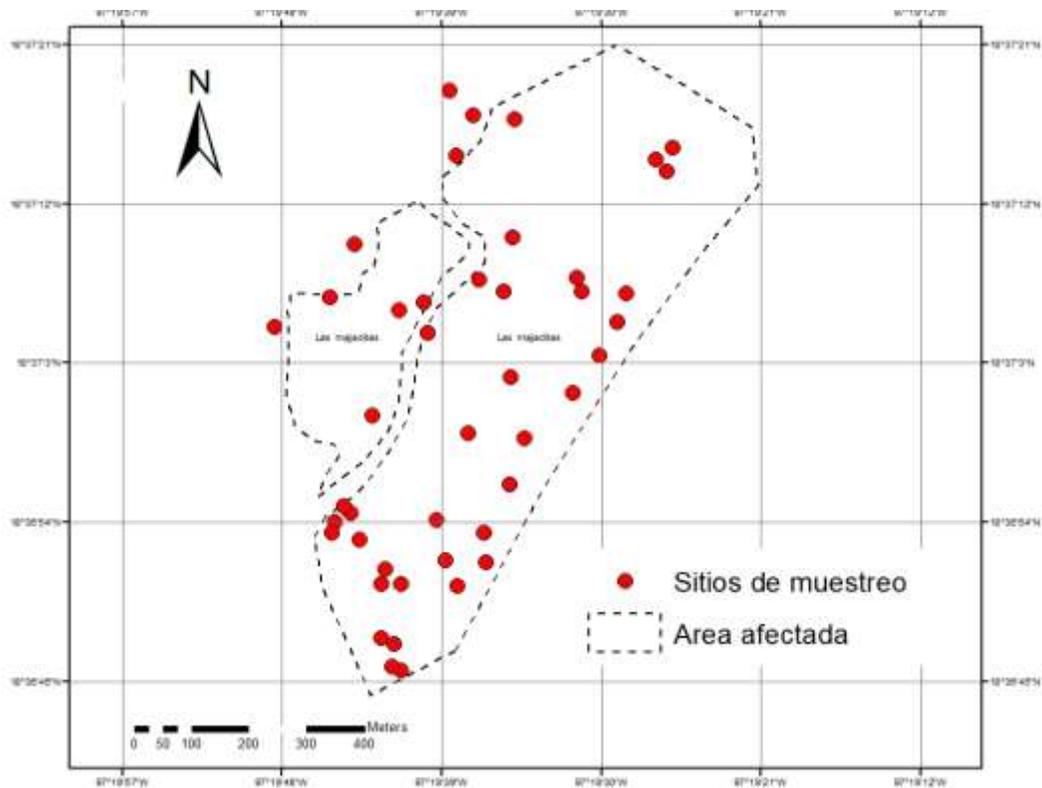


Figura 12 Localización de los sitios de muestreo en un predio con reporte de daño por adultos de *O. assimilis*

Caracterización de las especies forestales: Una vez seleccionado el árbol principal de cada sitio de muestreo, las especies forestales se analizaron mediante el método del vecino más cercano, “Nearest neighbor” (Corral Rivas et al., 2010; Gadow K. et al., 2012). En cada unidad de muestreo se eligieron cinco especies forestales, el árbol principal y sus cuatro vecinos más cercanos (Fig. 13) (Corral Rivas et al., 2010; Gadow K. et al., 2012; Zhang et al., 2018). Para todos los árboles se determinó la especie y se midieron tres parámetros dasométricos la altura total (h), diámetro normal ($d_{1.30}$) y diámetro de copa (d_{copa}); esta última se estimó mediante el ancho de la copa en orientación norte-sur, y el ancho en orientación este-oeste. También se registró el ángulo de posición de cada uno de los vecinos respecto al árbol principal.

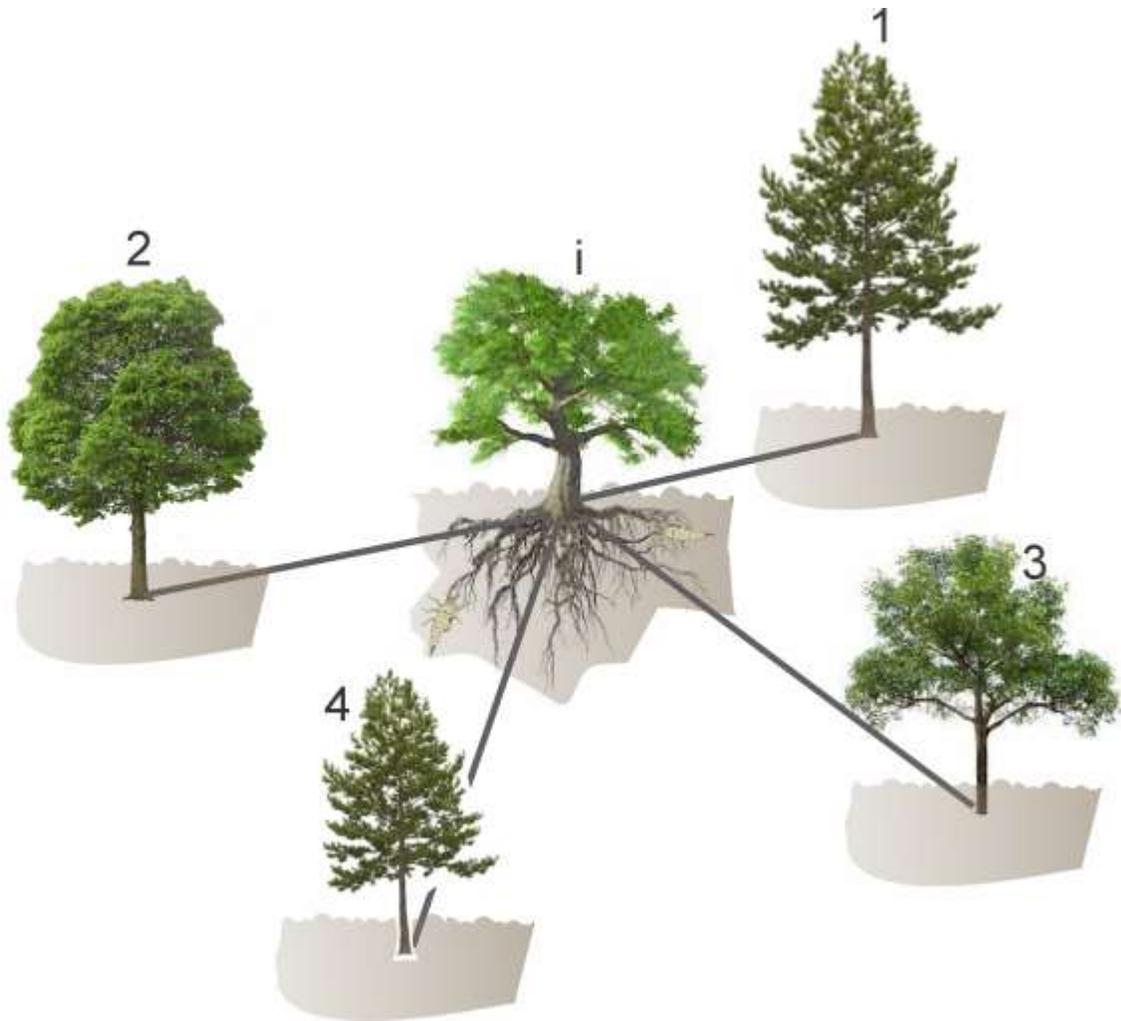


Figura 13 Imagen representativa de los sitios de muestreo conformadas por un árbol principal y sus cuatro vecinos cercanos (Adaptada de Zhang et al., 2018).

Características edáficas: Debido a que las ninfas de *O. assimilis* presentan hábito fosorial (Castro-Valderrama, 2017; Cid- Muñoz et al., 2020, 2022) y a que se ha documentado que algunas propiedades del suelo determinan la presencia de algunos Cercopoideos (Alvarenga et al., 2019; de Melo Aguiar et al., 2014), se analizaron 6 parámetros edáficos para conocer la influencia de éstos sobre la presencia de las ninfas. En cada árbol principal se procedió a tomar una muestra de un kilogramo de suelo. La recolección procedió de la siguiente manera: en los sitios con presencia de ninfas la muestra fue tomada en el lugar del hallazgo y en los sitios en los cuales no se encontraron ninfas, se obtuvo una mezcla compuesta formada por dos submuestras, tomando como referencia la pendiente, una de la parte alta y otra de la parte baja del árbol principal. Las muestras obtenidas se dividieron en dos partes iguales (500 gr cada una), una se trasladando al Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León (FCF UANL) y la otra al

Laboratorio de Vegetación Acuática del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IB UNAM) para su posterior análisis.

Los parámetros que se determinaron fueron: pH, textura, porcentaje de materia orgánica (% MO), porcentaje de carbón orgánico (%CO), porcentaje de nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT), utilizando los métodos: AS-01, AS-03, AS-07 y AS-09 de la NOM-021 RECNAT-2000 (SEMARNAT 2002), el método gasovolumétrico de los carbonatos totales (Scheibler/Finkener) (Woerner, 1989) y los métodos del Agronomy 5 (Bremner, 1965)

Composición florística: En la parte alta y baja del árbol principal de cada unidad de muestreo, se trazó un cuadrante de 1X1 m, registrando en una matriz la presencia de arbustos, herbáceas y renuevos. Las especies que no se pudieron determinar en campo se recolectaron y se trasladaron a la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León (FCF UANL) y a la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo (DICIFO UACH) para su posterior identificación.

Análisis de datos:

Para describir la estructura horizontal de los sitios con presencia y ausencia de ninfas de *O. assimilis*, se calcularon los indicadores ecológicos de Abundancia (A), Dominancia (D), Frecuencia (F) e Índice de Valor Forestal (IVF) (Brower et al., 1997; Magurran, 2004; Müller-Dombois y Ellenberg, 1974; Mostacedo y Fredericksen, 2000). Con los datos de las especies forestales se estimaron los índices C, M, U y W (Hui et al., 2007; Hui y Gadow, 2003; Hu y Hui, 2015; Kint et al., 2003; Li et al., 2012; Gadow et al., 2012; Pommerening A., 2008; Zhang et al., 2018) los cuales se definen de la siguiente manera (Zhang et al., 2018):

El índice C refleja la relación entre la copa del árbol de referencia y sus vecinos más próximos y se calcula de la siguiente manera:

$$C_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 y_{ij}$$

Donde $y_{ij} = 1$ si la proyección del j^{th} vecino es menor que el i^{th} árbol de referencia, y $y_{ij} = 0$ en caso contrario. El índice C refleja no sólo el grado de poblamiento de los árboles y de sus vecinos más próximos, sino también la continuidad de la cobertura del dosel forestal. Cuanto mayor sea el valor acumulativo de C, mayor será la densidad y la continuidad de la cobertura del dosel.

El índice M refleja la probabilidad de que el árbol de referencia pertenezca a la misma especie que sus vecinos más cercanos y puede calcularse de la siguiente manera:

$$M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 v_{ij}$$

Donde $v_{ij} = 1$ si el j^{th} vecino es de la misma especie que el i^{th} árbol de referencia, y $v_{ij} = 0$ en caso contrario. Un valor más alto implica más especies en la unidad estructural.

El índice U refleja la relación entre la altura del árbol de referencia y sus cuatro vecinos más próximos y se define como:

$$U_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 k_{ij}$$

Donde $k_{ij} = 1$ si el j^{th} vecino es más pequeño que el i^{th} árbol de referencia, y $k_{ij} = 0$ en caso contrario. Un valor alto indica que el árbol de referencia es mayor (dominante) que todos sus vecinos más cercanos.

El índice W, que se define como la proporción de los ángulos α más pequeños que el ángulo estándar $\alpha_0 (72^\circ)$, y se calcula la siguiente manera:

$$W_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 z_{ij}$$

Donde $z_{ij} = 1$ si $\alpha < \alpha_0$ y $z_{ij} = 0$ en caso contrario.

El índice W indica la dispersión espacial de los vecinos más cercanos de la zona de referencia en torno al árbol de referencia. Los valores crecientes indican una transición de un patrón regular o aleatorio a un patrón espacial irregular.

Con los datos obtenidos en campo de las características de cada sitio de muestreo (pendiente, altitud y profundidad de la hojarasca), los índices C, M, U y W de las especies forestales y los resultados de los análisis de los parámetros del suelo, se creó una base de datos (Tabla 9), para calcular los estadísticos básicos (media y desviación estándar). Con el objetivo de encontrar aquellas combinaciones que permitieran derivar relaciones funcionales entre la presencia de las ninfas y las variables de cada sitio de muestreo, los índices de las especies forestales y los parámetros edáficos, se construyeron modelos de regresión logística (Hosmer y Lemeshow 2000) en del programa RStudio (RStudio Team, 2021). En estos modelos se consideró como variable dependiente la presencia o ausencia de ninfas y como variables independientes las variables de cada sitio de muestreo, los índices de las especies forestales y los parámetros edáficos.

La normalidad de la distribución de los datos del estrato inferior se comprobó de forma independiente mediante la prueba de Shapiro-Wilkinson

(Shapiro y Wilk, 1965); para evidenciar la posible existencia de diferencias en la composición florística entre diferentes unidades de muestreo, se realizó un análisis de similitud. Dado que los datos de esta matriz no cumplieron con los supuestos de normalidad (Tabla 8), se realizó una prueba no paramétrica de similitud (ANOSIM; Legendre y Legendre, 1998) para comprobar si existían diferencias en la estructura de la comunidad entre los sitios, con presencia de ninfas de *O. assimilis* y con ausencia de ninfas, según la medida de disimilitud de Jaccard (Ellenberg 1956). El estadístico resultante (R) nos indicó con valores cercanos a 1 la mayor similitud entre sitios de muestreo, cuanto más cercano a cero más parecidas fueron entre sí los sitios de muestreo.

2.4 Resultados

Sitios de muestreo: De los 44 sitios muestreados solo en 10 se registró la presencia de ninfas de *O. assimilis*. Los sitios con presencia de ninfas presentaron una pendiente media de 26.9°, predominando las exposiciones noreste (6) y sureste (2). Con respecto a los índices de vecino más cercano: solapamiento (C), mezcla (M), tamaño (U) y uniformidad (W). El índice C presenta una media 0.13, la media de M es de .8, la de U es de 0.5 y la de W es de 0.15. Las características medias del suelo son las siguientes: pH 6.38, arcilla de 10.25, limo de 85.75, arena 4, %MO 15.30, %CO 8.87, %NT 0.065 y PT de 5525 mg/Kg (Tabla 3).

Los sitios sin presencia de ninfas de *O. assimilis* presentan una pendiente media de 25.46°, una exposición predominante hacia el noreste (12), sureste (9) y este (9). Las medias de los índices de vecino más cercano son las siguientes: C 0.13, M 0.8, U 0.5 y W 0.15. Las características medias del suelo son las siguientes pH 6.82, arcilla de 11.16, limo de 82.5, arena 6.33, %MO 11.42, %CO 6.62, %NT 0.059 y PT de 5520.66 (Tabla 3).

Tabla 3 Tabla de estadísticos básicos (media y desviación estándar) para cada variable de los sitios de muestreo, índices de las especies forestales y propiedades del suelo.

Variables	Con Ocoaxos	Sin Ocoaxos
Pendinete	26.9 ± 2.17	27.74 ± 1.37
Altitud	2723.1 ± 5.18	2678.53 ± 6.55
C (Solapamiento)	0.15 ± 0.1	0.1323529 ± 0.03
W (Angulos)	0.15 ± 0.06	0.15 ± 0.03
M (Especie)	0.8 ± 0.06	0.57 ± 0.06
U (Altura)	0.5 ± 0.14	0.78 ± 0.05
Profundidad	10.80 ± 2.33	10.32 ± 1.09
pH	6.39 ± 0.26	6.84 ± 0.09
Arcilla	10.25 ± 1.71	11.54 ± 0.83
Limo	85.75 ± 1.86	84.15 ± 1.06
Arena	4 ± 0.47	4.31 ± 0.58
% MO	15.30 ± 1.84	13.02 ± 1.06
% CO	8.88 ± 1.07	7.55 ± 0.62

% NT	0.065 ± 0.01	0.08 ± 0.01
PT mg/Kg	5525 ± 2288.49	2725.88 ± 614.36

Al evaluar los modelos de regresión logística con el método de máxima verosimilitud, para predecir el efecto de: las variables de cada sitio de muestreo, los índices de las especies forestales y los parámetros edáficos con respecto a la presencia o ausencia de ninfas, se observó que la ecuación de regresión fue estadísticamente significativa (Tabla 4). El valor R^2 de Cox y Snell osciló entre 0.475 y 0.577, siendo las relaciones entre las variables de cada sitio de muestreo y los índices de las especies forestales las más ajustadas al modelo, mostrando R^2 0.577. En estos últimos casos, se indica que más del 57% de la variación de nuestra variable dependiente (presencia o ausencias de ninfas) se explica con las variables independientes incluidas en el modelo (pendiente, altitud, profundidad de la hojarasca y los índices C, W, M y U).

Tabla 4 Resumen de los modelos logísticos obtenidos para los sitios con presencia y ausencia de ninfas de *O. assimilis*.

Modelo	Chi	R^2
Variables de cada sitios e índices de las especies forestales	27.214	0.577
Variables de cada sitios y parámetros edáficos	22.436	0.475
Índices de las especies forestales y parámetros edáficos	22.465	0.476

Según el modelo resultante, la pendiente ($\beta_1 = 0.14$, p-valor = 0.0169) y el índice M ($\beta_1 = 9.383$, p-valor = 0.046) son las únicas variables estadísticamente predictoras (Tabla 5).

Tabla 5 Resultados del modelo obtenido con las variables de cada sitio y los índices de las especies forestales.

Variable independiente	Estimado	Std. Error	valor z	Pr(> z)
Intercepto	-409.50038	171.42744	-2.389	0.0169 *
Pendiente	0.21136	0.12519	1.688	0.0913
Altitud	0.14591	0.06107	2.389	0.0169 *
Profundidad de la hojarasca	0.14644	0.15335	0.955	0.3396
C	-0.77096	2.27182	-0.339	0.7343
W	2.30926	4.03362	0.573	0.567
M	9.38392	4.72022	1.988	0.0468 *
U	-1.83204	2.37315	-0.772	0.4401

*Significancia $p < 0.05$

Caracterización de las especies forestales: Dentro de los sitios de muestreo con presencia de ninfas de *O. assimilis*, la especie *Pinus pseudostrabus* var. *apulcensis* tuvo mayor importancia, debido a que presentó valores del Índice de Valor Forestal (IVF) de un 53.78% del total, con una abundancia del 58% del área total, una dominancia del 61.68% del área total y se presentó en todos los sitios con presencia de ninfas, otra de las especies forestales de importancia fue *Quercus rugosa* cuyo Índice de Valor Forestal (IVF) fue de 29.78% del total, con una abundancia del 32% del área total y una dominancia del 19.83% del área total, presentándose en 9 de las 10 unidades de muestreo (Tabla 6).

Tabla 6 Parámetros de la estructura horizontal de las especies forestales de los sitios con presencia de ninfas de *O. assimilis*.

Especie	Ar (%)	Dr (%)	Fr (%)	IVF (%)
<i>Pinus pseudostrabus</i>	58	61.68	41.67	53.78
<i>Quercus rugosa</i>	32	19.83	37.50	29.78
<i>Q. mexicana</i>	6	15.63	12.50	11.38
<i>Yucca sp.</i>	4	2.87	8.33	5.07
Total	100	100	100	100

Ar= Abundancia relativa (%) Dr: Dominancia relativa (%), Frecuencia relativa (%) e IVF= índice de valor forestal (%).

En los sitios de muestreo sin presencia de ninfas de *O. assimilis*, la especie *Pinus pseudostrabus* var. *apulcensis* fue la más importante, con los valores del IVF de 56.14% del total, una abundancia del 62.94% del área total, dominancia del 58.89% del área total, presentándose en todos los sitios sin presencia de ninfas, otra de las especies forestales de importancia fue *Quercus rugosa* cuyo Índice de Valor Forestal (IVF) fue de 34.19% del total, con una abundancia del 29.41% del área total y una dominancia del 34.81% del área total, presentándose en 28 de las 34 unidades de muestreo (Tabla 7).

Tabla 7 Parámetros de la estructura horizontal de las especies forestales de los sitios de sin presencia de ninfas de *O. assimilis*.

Especie	Ar (%)	Dr (%)	Fr (%)	IVF (%)
<i>Pinus pseudostrabus</i>	62.94	58.89	46.58	56.14
<i>Quercus rugosa</i>	29.41	34.81	38.36	34.19
<i>Yucca sp.</i>	4.12	4.43	8.22	5.59
<i>Rubus sp.</i>	2.35	0.10	4.11	2.19
<i>Agave salmiana</i>	1.18	1.77	2.74	1.90
Total	100	100	100	100

Ar= Abundancia relativa (%) Dr: Dominancia relativa (%), Frecuencia relativa (%) e IVF= índice de valor forestal (%).

Composición florística: Un total de 16 familias, 21 géneros y 21 morfoespecies vegetales fueron identificadas en los sitios con presencia de ninfas. Las familias con mayor riqueza de morfoespecies fueron: Asteraceae (4)

y Poaceae (2). Para los sitios sin presencia de ninfas se identificaron 21 familias, 28 géneros y 28 morfoespecies vegetales; siendo Asteraceae (3) y Poaceae (3) las familias con mayor riqueza de morfoespecies. La prueba de normalidad de cada uno de los datos del estrato inferior indicó que los datos no presentan una distribución normal (Tabla 8). La prueba no paramétrica de similitud (ANOSIM) sobre el índice de similitud de Jaccard reveló una diferencia significativa en la composición de las unidades con ninfas y sin ninfas (ANOSIM: $R = 0.1286$, $p(99999 \text{ permutaciones}) = 0.03385$).

Tabla 8 Resultados prueba de normalidad de los datos del estrato inferior.

Especie	Shapiro-Wilk
<i>Rhus aromatica</i> var. <i>schmidelioides</i>	0.1374
<i>Rhus standleyi</i>	0.1374
<i>Yucca</i> sp.	0.1374
<i>Bidens odorata</i>	0.4072
<i>Cirsium ehrenbergii</i>	0.3263
<i>Roldana</i> sp.	0.1374
<i>Silybum marianum</i>	0.1374
<i>Tagetes lucida</i>	0.1374
<i>Cordia</i> sp.	0.2156
<i>Lepidium virginicum</i>	0.1374
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	0.5187
<i>Helianthemum glomeratum</i>	0.1374
<i>Tradescantia crassifolia</i>	0.3263
<i>Comarostaphylis polifolia</i>	0.2759
<i>Acalypha phleoides</i>	0.2759
<i>Euphorbia</i> sp.	0.2759
<i>Cologania abovata</i>	0.2759
<i>Dalea minutifolia</i>	0.1374
<i>Senegalia greggii</i>	0.5392
<i>Quercus berberidifolia</i>	0.5992
<i>Quercus rugosa</i>	0.1374
<i>Geranium seemannii</i>	0.4403
<i>Pasiflora</i> sp.	0.2156
<i>Pinus pseudostrobus</i>	0.618
<i>Penstemon barbatus</i>	0.1374
<i>Aristida</i> sp.	0.6303
<i>Jarava ichu</i>	0.2156
<i>Muhlbergii</i> sp.	0.3696
<i>Polygala</i> sp.	0.5992
<i>Melacomeles denticulata</i>	0.1374
<i>Bouvardia ternifolia</i>	0.3696

<i>Ptelea trifoliata</i>	0.1374
<i>Physalys</i> sp.	0.4696
<i>Verbena</i> sp.	0.4403

2.5 Discusión

La presente investigación dilucidó algunas de las características que favorecen la presencia de ninfas de *O. assimilis* en un bosque de pino- encino. Los resultados obtenidos sustentan que *O. assimilis* al igual que las Cícadas (Hemíptera: Cicadidae) tiene lugares de preferencia, en los cuales se presenta abundancia de ninfas (Simon et al., 1981; Williams et al., 1993; Callaham et al., 2000; Oberdorster y Grant, 2006; Smith et al., 2006), esto a su vez se traduce en abundancia de huevos y adultos.

Los resultados indican que la presencia de ninfas de *O. assimilis* está influenciada por la altitud, lo que sugiere una preferencia por lugares más elevados, a diferencia de las cicadas anuales en donde no se ha encontrado relación entre la altitud y las densidades de aparición (Chiavacci et al, 2014); sin embargo, en cicadas periódicas como *Cicadetta calliope* y *Tibicen aurifera*, se ha observado una emergencia significativamente mayor en las praderas de tierras altas que en las de tierras bajas, debido a que los lugares más altos son menos propensos a inundaciones al poseer una menor cantidad de arcilla (Callaham et al., 2000), lo que convierte a estos lugares en sitios óptimos para varias especies de cercopidos y a su vez para *O. assimilis*, debido a que las lluvias abundantes incrementan la prevalencia de huevos infértiles y un aumento de la mortalidad por ahogamiento de ninfas (Bustillo et al., 2011; Cid-Muñoz et al., 2022; Flores, 1994; Hewitt y Nilakhe, 1986, Gamboa e Hincapié, 2000; Urich, 1913).

Aunque existe una escasa relación entre la diversidad de plantas y la diversidad de especies animales del suelo (Scheu et al., 2005), en Auchenorrhyncha la abundancia y la composición de especies vegetales tienen gran influencia en la dinámica poblacional (Bennett y O'Grady 2012; Eyre, 2005; Jonsen y Fahrig, 1997; Nickel y Hildebrandt, 2003; Novotny 1991; Novotny y Basset 1998; Novotny y Leps 1997), así pues las ninfas *O. assimilis* prefiere lugares en los cuales exista una mayor diversidad de especies forestales debido a que, al igual que en las cigarras, las ninfas son alimentadores generalistas en determinada etapa de su vida (Callaham et al., 2000; Cid-Muñoz et al., 2020), esto se puede observar en el resultado cercano a 1 del índice M, lo que sugiere que una mayor diversidad de especies de plantas leñosas proporciona muchos más hábitats y recursos para los insectos (Brown et al., 2001; Cédric et al., 2013; Eyre, 2005; Root, 1973; Siemann, 1998; Trotter et al., 2008; Vandewalle et al., 2010; Whang et al., 2021).

Con respecto a la composición horizontal de especies forestales, se ha demostrado la relación que existe entre la presencia de ninfas de la cigarra periódica *Magicicada* spp., con la presencia de árboles del género *Quercus* spp. (Walter et al., 2023), al igual que esta Cícada la presencia de ninfas de *O.*

assimilis está relacionada con la presencia de árboles del género *Quercus*, de cuyas especies se alimentan sus ninfas en los primeros estadios ninfales (Cid-Muñoz et al., 2020), pero a diferencia de los sitios con ausencia de ninfas, en donde solo se encontró una especie de este género (*Q. rugosa*) en los sitios con presencia se encontraron dos especies (*Q. rugosa* y *Q. mexicana*) lo que demuestra que la diversidad de árboles de este género si influye en la preferencia de hábitat de Ocoaxo. Esta preferencia de hábitat puede estar relacionada también con la cobertura de dosel que los *Quercus* ofrecen a los Ocoaxos, como ocurre en la cicada *Tibicen dealbatus*; en la que los álamos son el recurso más importante para mantener su emergencia (Smith et al., 2006), debido a que la cobertura de dosel del álamo ayuda a mantener condiciones óptimas para su desarrollo, esto gracias a que las especies de árboles de hoja ancha pueden proporcionar más recursos y nichos ecológicos para los insectos (Wang et al., 2014, 2021). Otro factor importante, derivado de la cobertura de dosel, y que en estudios previos se sugiere revisar es la intensidad de luz de los sitios de preferencia ya que en las cigarras y en algunos cercopidos la luz es un factor para la selección del sitio de oviposición en bosques de la misma planta hospedera (Yang, 2006) y a su vez está relacionado con la influencia que el fotoperiodo ejerce sobre los huevos (Paires et al., 1991).

En Cícadas y algunos otros insectos con hábito fosorial, se ha observado que la estructura del suelo está íntimamente relacionada con la profundidad del enterramiento (Battisti et al., 2015; Montoya y Hernández, 1998; Zheng et al., 2011); debido a que un enterramiento más profundo proporciona una mayor protección contra los depredadores y las condiciones abióticas del suelo, sin embargo, un enterramiento más profundo también representa una desventaja importante más en suelos arcillosos (Capinera, 2008; Torres-Muros et al., 2017), las ninfas de *O. assimilis* prefieren suelos con menor porcentaje de arcilla, ya que un alto porcentaje de arcilla está estrechamente relacionado con la retención de agua (Petersen et al., 1996) y a su vez la inundación del suelo reduce la temperatura de este, lo que acelera la terminación de la diapausa (Paires et al., 2000; Sujii et al., 1995, 2001), retrasa la emergencia de las ninfas (Andersen 1994; Smith et al., 2006; Nickel y Hildebrandt, 2013) y la supervivencia de las crías (Andersen, 1994; Ellingson y Andersen, 2002; Fontes et al., 1995; Karban, 1984; Leonard, 1964; Smith et al., 2006; Sujii, 2006; Torres-Muros et al., 2017) en Cícadas y otros Cercopidos.

En esta investigación se pudo corroborar que al igual que en los pastizales extensivos, entre menor diversidad de especies del dosel inferior, mayor probabilidad de encontrar ninfas (Huusela-Veistola y Vasarainen, 2000; Eyre, 2005; Koricheva et al., 2000; Kruess y Tschardt, 2002), pero llama la atención que la presencia de las ninfas de *O. assimilis* estuvo condicionada a la ausencia de *Senegalia greggii* esto se debe quizá al hábito arbustivo que esta especie vegetal presenta en la zona de estudio, además de acuerdo a la literatura varias especies de senegalias tienden a formar interacciones con hormigas (Palmer y Brody 2007), las cuales son consideradas como depredadores de varias especies de insectos entre ellos los salivazos (Perkins 1905). Otra característica que

poseen los sitios sin *Senegalia* es que son secos y abiertos lo que en algunos insectos con hábito fosorial favorece una emergencia más temprana e influye en las tasas de supervivencia (Smith et al., 1992; Torres-Muros et al., 2017).

Muchos Cercopidos presentan una fuerte asociación a plantas fijadoras de nitrógeno (Thompson 1994,1999). En la mayoría de los casos estos huéspedes son miembros de categorías bien reconocidas de plantas nitro fijadoras, como las leguminosas (Fabaceae), las plantas actinorhizales (Thompson, 2013) y los pastos tropicales C4 (Thompson 2004), aunque también se han reportado asociaciones de salivazos con especies de malezas de la familia Asteraceae (Cid-Muñoz et al., 2020, 2022; Thompson, 2013), en la que algunas especies pueden fijar nitrógeno, lo que explica que esta familia sea una de las más abundante en los sitios con presencia de ninfas.

En conclusión, las principales diferencias de hábitat entre los sitios con presencia de ninfas y los sitios con ausencia, fueron proporcionados por la altitud y la estructura de la vegetación (especies de árboles que rodean al árbol principal y especies en dosel inferior). En conjunto, la mezcla de estos factores, así como los ya descritos por Cid Muñoz et al., (2020, 2022) tienen influencia en la preferencia de hábitat de *O. assimilis*.

AGRADECIMIENTOS

Al C. Moisés Contreras Hernández por las facilidades brindadas para los muestreos, al M.C. Ángel Mario Reyna González, al Ing. Elio Trujillo Vázquez, a las M. en C. Montserrat Cervantes Espinoza, Valeria Guzmán Robles, Alice Fernández Campos y a la Dra. Jazmín García Román, por su apoyo en la toma de datos de campo. Este proyecto fue financiado por PAPIIT-UNAM IA201720 y CONACyT Fronteras de la Ciencia (139030) (F.A.-T.). R.M.C. (850020) fueron becarios CONACyT, F.A.T. y G.C.R. son miembros del Sistema Nacional de investigadores-CONACyT.

2.6 Referencias

Andersen, D. C. 1994. Are cicadas (*Diceroprocta apache*) both a “keystone” and a “critical link” species in Lower Colorado River riparian communities? *Southwestern Naturalist*39:26–33.

Awmack, C.S.; Leather, S.R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.*,47, 817–844

Battisti, A., Avci, M., Avtzis, D. et al. 2015. Natural history of the processionary moths (*Thaumetopoea* spp.): new insights in relation to climate change. *Processionary Moths and Climate Change: An Update* (ed. A. Roques), pp. 15–79. Springer, The Netherlands.

Bennett, G.M. y O’Grady, P.M. 2012. Host–plants shape insect diversity: Phylogeny, origin, and species diversity of native Hawaiian leafhoppers

(Cicadellidae: Nesophrosyne). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65, 705–717.

Bremner, J. M. 1965. Total Nitrogen. In A. G. Norman (Ed.), *Methods of soils analysis* (Vol. 2, pp. 1149–1178).

Brower, J. E., Zar, J. H. y Von Ende C. N. 1997. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. 4ta Ed. Mcgraw-Hill. Boston, Ma Usa. 273 P.

Brown, J. H., Whitham, T. G., Ernest, S. K. M., & Gehring, C. A. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: Long-term experiments. *Science*, 293, 643–650. <https://doi.org/10.1126/science.293.5530.643>.

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.

Callahan Jr, M., Whiles, M., Meyer, C. *et al.* 2000. Feeding ecology and emergence production of annual cicadas (Homoptera: Cicadidae) in tallgrass prairie. *Oecologia*. 123, 535–542 <https://doi.org/10.1007/s004420000335>

Capinera, J.L. 2008. *Encyclopedia of Entomology*, 2nd edn. Springer, Gainesville, Florida.

Castro Valderrama, U. 2017. Familia Cercopidae. In D. Cibrián- Tovar (Ed.), *Fundamentos de Entomología Forestal* (Primera, pp. 141–144).

Castro-Valderrama, U., Romero-Nápoles, J., Peck, D. C., Valdez-Carrasco, J. M., Llanderal-Cázares, C., Bravo-Mojica, H., Hernández-Rosas, F., & Cibrián-Llanderal, V. D. 2017. First Report of Spittlebug Species (Hemiptera: Cercopidae) Associated with Pinus Species (Pinaceae) in Mexico. *Florida Entomologist*, 100(1), 206–208. <https://doi.org/10.1653/024.100.0136>

Cédric, F. D., Bill, S., & Yves, H. 2013. Linking plant and insect traits to understand multitrophic community structure in arid steppes. *Functional Ecology*, 27, 3.

Cherrill A.J. y Rushton S.P. 1993. The Auchenorrhyncha of an unimproved moorland in Northern England. *Ecol. Entomol.* 18: 95–103

Cid-Muñoz, R., Cibrián-Tovar, D., Valadez-Moctezuma, E., Estrada-Martínez, E., & Armendáriz-Toledano, F. 2020. Biology and life stages of pine Spittle bug *Ocoaxo assimilis* Walker (Hemiptera: Cercopidae). *Insects*, 11(2).

Cid-Muñoz, R., Cervantes-Espinoza, M., Castro-Valderrama, U., Cuellar-Rodríguez, G., Cibrián-Tovar, D. y Armendariz-Toledano, F. 2022. Pasado y presente de los salivazos del complejo *Ocoaxo* de los pinos (Hemiptera: Cercopidae): distribución espacial y temporal. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 93 (2022): e9341302 <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.4130>

Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). 2017. Reporte de *Ocoaxo assimilis* en el Municipio de Nicolás Bravo; Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales: México City, Mexico.

CONAFOR, Comisión Nacional Forestal, G. E. P. 2017. Reporte de *Ocoaxo assimilis* en el Municipio de Nicolás Bravo.

CONAFOR, Comisión Nacional Forestal, G. E. V. 2018. Diagnóstico Fitosanitario.

Cryan, J. R., y Svenson, G. J. 2010. Family-level relationships of the spittlebugs and froghoppers (Hemiptera: Cicadomorpha: Cercopoidea). *Systematic Entomology*, 35(3), 393–415. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00520.x>

Denno, R.F. y Roderick, G. K. 1990. Population biology of planthoppers. *Annual Reviews of Entomology*, 35, 489-520

Dickinson, H. y J. Antonovics. 1973. The Critical considerations of sympatric divergence. *Amer. Natur.* 107:256-274.

Dietrich, C. H. 2009. Auchenorrhyncha: (Cicadas, Spittlebugs, Leafhoppers, Treehoppers, and Planthoppers). In *Encyclopedia of Insects* (pp. 56–64). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00015-1>

Ellenberg, H. 1956. *Aufgaben und methoden der vegetations kunde*. Eugen Ulmer, Stuttgart. Alemania.

Eyre, M. D. 2005. Habitat diversity in the conservation of the grassland Auchenorrhyncha (Homoptera: Cercopidae, Cicadellidae, Cixidae, Delphacidae) of Northern Britain. *Journal of Insect Conservation*, 9(4), 309–317. <https://doi.org/10.1007/s10841-005-8823-x>

Flores, C. S. 1994. *Las plagas de la caña de azúcar en México*. Veracruz: Servicios gráficos OREL

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.

Gadow K V, Zhang C.Y., Wehenkel C., Pommerening A., Corral-Rivas J., Korol M., et Al. 2012. *Forest Structure and Diversity [M]Kpukkalat.*; Gadow K.V. *Continuous cover forestry* 2nd ed. Dordrecht: Springer, Pp.29–83.

Hamilton Andrew, K. G. 1982. The Insects and arachnids of Canada. In *The Spittlebugs of Canada* (Homoptera: Cercopidae) (p. 102). Biosystematics Research Institute Ottawa, Ontario.

Hammer, O.; Harper, D.A.T.; Ryan, P.D. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Paleontol. Electron.* 4, 1–9.

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

Holland, J.D.; Bert, D.G.; Fahrig, L. Determining the spatial scale of species response to habitat. *Bioscience* 2004, 54, 227–233

Hosmer, D. y Lemeshow, S. (2000): Applied logistic regression. - Wiley, New York. 375 S.

Hu Y. B, Hui G. Y. 2015. How to describe the crowding degree of trees based on the relationship of neighboring trees. *Journal of Beijing Forestry University*, 37:1–8.

Hui Gy, Gadow K V, Hu Y B, Xuh. 2007. Structure-based Forest management. China Forestry Publishing House, Beijing, China, Pp.28–70.42.

Hui Gy, Gadow K V. 2003. Quantitative Analysis of Forest spatial structure. China Science and Technology Press, Beijing, Pp.16–18.

Huusela-Veistola E. and Vasarainen A. 2000. Plant succession in perennial grass strips and effects on the diversity of leafhoppers (Homoptera, Auchenorrhyncha). *Agric. Ecosyst. Environ.* 80: 101–112.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos Nicolás Bravo, Puebla; Instituto Nacional De Estadística y Geografía (INEGI): México city, México, 2009.

Jaenike, J., and D. Grimaldi. 1983. Genetic variation for Host preference within and among populations of *Drosophila tripunctata*. *Evolution* 37:1023-1033.

Jonsen I.D. and Fahrig L. 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Lands. Ecol.* 12: 185–197.

Kappler, R. H., Knight, K. S., Koch, J., & Root, K. V. 2018. Neighboring tree effects and soil nutrient associations with surviving green ash (*Fraxinus pennsylvanica*) in an emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) infested floodplain forest. *Forests*, 9(4). <https://doi.org/10.3390/f9040183>

Kint V, Meirvenne M V, Nachtergale L, Geuden G, Lust N. 2003. Spatial methods for quantifying forest stand structure development: a comparison between nearest-neighbor indices and variogram analysis. *Forest Science*, 49:36–49

Knight, K.S.; Brown, J.P.; Long, R.P. Factors affecting the survival of ash (*Fraxinus* spp.) trees infested by emerald ash borer (*Agrilus planipennis*). *Biol. Invasions* 2013, 15, 371–383.

Koricheva J., Mulder C.P.H., Schmid B., Joshi J., Huss-Danelland K. 2000. Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands. *Oecologia* 125: 271–282.

Kruess A. and Tschardt T. 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biol. Conserv.* 106: 293–302.

Lewinsohn, T.M., Novotny, V. y Basset, Y. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36, 597-620.

Li Y.F., Hui G.Y., Zhao Z.H., Hu Y.B. 2012. The bivariate distribution characteristics of spatial structure in natural Korean Pine broad-leaved Forest. *Journal of vegetation Science*, 23:1180–1190.

Lofdahl, K. L. 1984. A genetic analysis of habitat selection in the Cactophilic species, *Drosophila mojavensis*. in M. D. Huettel (Ed.), *Evolutionary genetics of insect behavior*. Plenum Press, N.Y.

Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press. Princeton, Nj. Usa. 179 P.

Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*, Blackwell Publishing: Oxford, Uk. 256 P.

Martínez Ávalos, J. G., Lara, M., Gaona, G., & Sánchez Ramos, G. 2012. Primer registro de *Clastoptera* sp. (Hemiptera: Cercopidae) en *Harpalyce arborescens* (Fabaceae) del bosque tropical decíduo de Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4), 1233–1236.

Maynard Smith, J. 1966. Sympatric speciation. *Amer. Natur.* 100:637-650.

Montoya, R. y Hernández, R. 1998 La procesionaria del pino. Plagas de insectos en las masas forestales españolas, pp. 67–84, Ministerio de Medio Ambiente, Spain.

Mostacedo, B. y Fredericksen T. S. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y Análisis en ecología vegetal*. Bolfor. Santa Cruz, Bolivia. 87 P.

Müeller-Dombois, D. y Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods of vegetation ecology*: 547-547, John Wiley and Sons, New York, Ny USA.

Nickel H. and Hildebrandt J. 2003. Auchenorrhyncha communities as indicators of disturbance in grasslands (Insecta, Hemiptera) a case study from the Elbe flood plains (northern Germany). *Agric. Ecosyst. Environ.* 98: 183–199.

Novotny, V. 1991. Effect of habitat persistence on the relationship between geographic distribution and local abundance. *Oikos*, 61, 431-433.

Novotny, V. 1992. Community structure of Auchenorrhyncha (Homoptera) in montane rain forest in Vietnam. *Journal of Tropical Ecology*, 8, 169-179.

Novotny, V. 1995. Relationship between life histories of leafhoppers (Auchenorrhyncha-Hemiptera) and their host plants (Juncaceae, Cyperaceae and Poaceae). *Oikos*, 73, 32-42.

Novotny, V. y Leps, J. 1997. Distribution of leafhoppers (Auchenorrhyncha, Hemiptera) on their host plant *Oxyspora piniculata* (Melastomace) in the understory of a diverse rainforest. *Ecotropica*,3, 83-90.

Pires, C. S. S., Fontes, E. M. G., Lima, L. H. C. y Gomes, D. F., 1991, Influência do fotoperíodo sobre o término da diapausa de *Deois flavopicta* (Homoptera:Cercopidae). p. 203. In: Cong. Bras. de Entomologia, 13. Resumos, SEB, Recife, Vol. 1, 366 p

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.

Palmer TM, Brody AK. 2007. Mutualism as reciprocal exploitation: African plant-ants defend foliar but not reproductive structures. *Ecology* 88:3004–3011

Parker, G.G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Pp 73-106. In Lowman, M. D & Nadkarni, N. M (eds). *Forest Canopies: A Review of Research on a Biological Frontier*. Academic Press, San Diego.

Perkins, R.C.L. .1905. Leafhoppers and their natural enemies. I. Dryinidae. *Bulletin. Division of Entomology. Hawaiian Sugar Planters Association Experiment Station*, 1, 1-69.

Petersen, L. W.; Moldrup, P.; Jacobsen, O. H.; Rolston, D. E. 1996. Relations between specific surface area and soil physical and chemical properties. *Soil Sci.* 161: 9-21.

Pichardo Segura, L. A., Pérez Miranda, R., Ramírez Huerta, L., Arriola Padilla, V. J., y Ramírez García, A. G. (2017). Caracterización de zonas afectadas por el agente causal d la caída foliar de Pino en Puebla, México. *Agroproductividad*, 10(8), 35–41.

Pommerening A. 2008. Analyzing and modelling spatial wood land structure. PhD Thesis, Bangor University, Bangor, Maine, Uk, Pp. 36–227.

Reid, A.M. & Hochuli, D.F. 2007. Grassland invertebrate assemblages in managed landscapes: effect of host plant and microhabitat architecture. *Austral Ecology*,32, 708-718.

Rodgers, D. y Kitching, R. 1998. Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography*,21, 392-400.

Rodríguez, Ch., J., Castro, V., U., Morales, R., A., & Peck, D. C. (2003). Biología del salivazo *Prosapia simulans* (Homoptera: Cercopidae), nueva plaga de gramíneas cultivadas en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 29 (2), 149–155.

Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs*, 43, 95–124.

RStudio Team. (2021). RStudio: integrated development for R. RStudio. (versión 4.1.2) [software] PBC, Boston, MA <http://www.rstudio.com/>

Sanderson R.A., Rushton S.P., Cherrill A.J. y Byrne J.P.1995. Soil, vegetation and space: an analysis of their effects on the invertebrate communities of a Moorland in North-Eastengland. *J. Appl. Ecol.* 32: 506–518.

Shapiro, S.S.; Wilk, M.B. 1965. An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*. 52,591–611.

Scheu, S., Jactel, H., Brockerhoff, E., Duelli, P., Pautasso, M., Holdenrieder, O., Stenlid, J., Dhôte, J.-F. y Wirth, C. 2005. Animals, Pests, and Disturbances. In *Forest Diversity and Function*. 211–336.

Schröder, B. (2000): Zwischen Naturschutz und Theoretischer Ökologie: Modelle zur Habitateignung und räumlichen Populationsdynamik für Heuschrecken im Niedermoor. 228 S. - Dissertation, Institut für Geographie und Geoökologie. TU Braunschweig, Braunschweig.

Söndgerath, D., Schröder, B. y Kratz, R. (2001): Habitatmodelle für Tierarten - Hilfsmittel für die Planungspraxis. pp. 211-221 in: Kratz, R. y P Fadenhauer, J., Hrsg. *Ökosystemmanagement für Niedermoore: Strategien und Verfahren zur Renaturierung*. - Ulmer, Stuttgart.

Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology*, 79, 2057–2070. 10.1890/0012-9658(1998)079[2057:ETOEOP]2.0.CO

Sujii, E. R., Garcia, M. A., Fontes, E. M. G. y Carvalho, V., 1995, Efeito da temperatura e umidade sobre o término da diapausa de ovos e densidade populacional da cigarrinha-das-pastagens, *Deois flavopicta* (Stal) (Homoptera: Cercopidae). *An. Soc. Entomol. Brasil.*, 24(3): 465-478.

Smith, D. M., Kelly, J. F., y Finch, D. M. 2006. Cicada emergence in Southwestern riparian forest: Influences of wildfire and vegetation composition. In *Ecological Applications* (Vol. 16, Issue 4).

Smith, R.C., Prezelin, B.B., Baker, K.S., Bidigare, R.R., Boucher, N.P., Coley, T., Karentz, D., MacIntyre, S., Matlick, H.A. y Menzies, D. 1992. Ozone depletion: ultraviolet radiation and phytoplankton biology in Antarctic waters. *Science*, 255, 952-959.

Tabashnik, B. E., Wheelock H., Rainbolt J. D., and Watt W. B. 1981. Individual variation in oviposition preference in the Butterfly, *Colias eurytheme*. *Oecologia* 50:225-230.

Tavormina, S. T. 1982. Sympatric genetic Divergence in the Leaf-mining insect *Liriomyza brassicae* (Diptera: Agromyzidae). *Evolution* 36: 523-534.

Taylor, C. E. 1976. Genetic variation in heterogeneous environments. *Genetics* 83:887-894

Taylor, C. E. 1975. Genetic loads in Heterogeneous Environments. *Genetics* 80:621-635.

Templeton, A. R., y Rothman E. D. 1978. Evolution and fine-grained environmental runs, p. 131-183. In C. A. Hooker, J. J. Leach, and E. F. McClennen (Eds.), *Foundations and Applications of decision theory*, Vol. II, D. Reidel, Boston.

Thompson V. 1999. Spittlebugs associated with actinorhizal host plants. *Canadian Journal of Botany*, 77: 1387–1390.

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.

Thompson V. 1994. Spittlebug indicators of nitrogen-fixing plants. *Ecological Entomology*. 19:391–398.

Torres-Muros, L., Hódar, J. A., y Zamora, R. 2017. Effect of habitat type and soil moisture on pupal stage of a Mediterranean forest pest (*Thaumetopoea pityocampa*). *Agricultural and Forest Entomology*, 19(2), 130–138. <https://doi.org/10.1111/afe.12188>

Trotter, R., Talbot, C., Neil, S., y Whitham, T. G. 2008. Arthropod community diversity and trophic structure: A comparison between ex-tremes of plant stress. *Ecological Entomology*, 33, 1– 11.

Urich, F. W. 1913. The sugar cane froghopper and biological notes on some cercopids of Trinidad. *Circular of the Board of Agriculture*, 9, 7–47.

Vandewalle, M., Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Doledec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, S. A., Lavorel, S., Martins, P., Moretti, M., Niemela, J., Santos, P., Sattler, T., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J., & Woodcock, B. A. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2921–2947. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9292-9>

Via, S. 1983. Genotype-environment interaction in natural populations: variation in host plant use by a polyphagous herbivore. Ph.D. Dissertation. Duke Univ., Durham. 135 P.

Wang, Z., Zhao, L., Liu, J., Yang, Y., Shi, J., Wen, J., y Gao, R. 2021. Functional relationship between woody plants and insect communities in response to *Bursaphelenchus xylophilus* infestation in the Three Gorges Reservoir region. *Ecology and Evolution*, 11(13), 8843–8855. <https://doi.org/10.1002/ece3.7716>

Wang, Z., Luo, Y. Q., Shi, J., Gao, R. H., y Wang, G. M. 2014. Quantitative classification and environmental interpretation of secondary forests 18 years after

the invasion of pine forests by *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) in China. *Journal of Insect Science*, 14(10), 1093. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieu158>

Walter, D. E., Seeman, O., Rodgers, D. y Kitching, R. 1998. Mites in the mist: how unique is a rainforest canopy-knockdown fauna? *Australian Journal of Ecology*, 23, 501-508.

Wilson, L. F. 1991. Pine spittlebug-Its Ecology and Management. In United States Department of Agriculture Forest Service (Agriculture Handbook, Vol. 695, Issue Agriculture Handbook 695). United States Department of Agriculture Forest Service.

Yang, L. H. 2006. Periodical cicadas use light for oviposition site selection. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273: 2993–3000.

Zheng, X.L., Cong, X.P., Wang, X.P. y Lei, C.L. 2011. Pupation behaviour, depth, and site of *Spodoptera exigua*. *Bulletin of Insectology*, 64, 209–214.

Tabla 9 Base de datos con las características de los sitios de muestreo, los índices de las especies forestales y las propiedades edáficas.

Clave del sitio de muestreo	Ocoaxos	Sitios de muestreo			Especies forestales					Suelo						
		Pendiente	Altitud	Profundidad de la hojarasca	C	W	M	U	pH	Arcilla	Limo	Arena	% MO	% CO	% NT	PT mg/Kg
Qr 4	1	35	2730	21.25	0	0.25	1	0	7.15	15	82.5	2.5	18.8104	10.9088	0.07	4160
Qr1	1	10	2740	7.25	0	0	0.75	0	5.57	1	98	1	10.4801	6.0778	0.04	2925
Qr2	1	30	2734	4.63	0	0	0.75	1	5.33	7.5	87.5	5	22.7068	13.1685	0.06	2850
Q. lx 1	1	26	2735	17.25	0.25	0	1	0.25	5.68	15	80	5	17.4668	10.1296	0.05	2025
P4	1	28	2718	10.5	0	0.5	0.75	0.75	6.93	15	82.5	2.5	7.7929	4.5194	0.03	450
Qlx3	1	28	2716	4.75	1	0.25	1	1	7.37	9	87	4	10.8832	6.3115	0.05	7500
Qcx3	1	30	2732	7	0	0.25	0.5	0.75	5.29	5	90	5	24.8566	14.4152	0.10	660
P5	1	25	2735	6.13	0	0	0.5	1	6.68	5	90	5	17.4668	10.1296	0.06	630
Q. Lx4	1	24	2694	24.25	0.25	0.25	1	0.25	6.55	15	80	5	9.6739	5.6102	0.13	24150
Q. cx 7	1	33	2697	5	0	0	0.75	0	7.28	15	80	5	12.8986	7.4803	0.06	9900
P1	0	20	2741	4.5	0	0	0	1	5.67	10	85	5	11.6893	6.779	0.07	2275
Qcx 1	0	26	2739	3	0.75	0	0.5	0.75	7.64	13	86	1	15.4514	8.9608	0.05	4275
P2	0	35	2734	3.25	0	0	0.25	0.75	7.03	9	87	4	10.2114	5.9219	0.04	11850
Q. cx2	0	26	2728	7.75	0	0	0.75	0.25	6.88	10	80	10	16.1232	9.3504	0.08	3150
P3	0	22	2714	9.5	0	0.25	0	1	6.84	10	75	15	9.5739	5.6102	0.05	435
Qcx4	0	25	2691	10	0	0.25	1	0.75	6.85	12.5	85	2.5	6.5836	3.8181	0.07	6600
Qcx5	0	30	2667	5.5	0.75	0	0.75	1	6.24	7.5	87.5	5	10.7488	6.2336	0.05	5850
P6	0	35	2670	11.25	0	0.25	0	0.75	7.27	13	86	1	13.436	7.792	0.07	14100
P7	0	32	2632	6.5	0	0.25	0.5	1	6.18	7.5	82.5	10	7.9272	4.5973	0.04	1950
P8	0	5	2630	4.75	0.25	0	0.25	1	6.57	20	75	5	9.1365	5.2986	0.05	6000
Qr3	0	28	2626	10.75	0.5	0	1	1	6.95	10	81	9	11.1519	6.4674	0.06	3825
P9	0	25	2701	6.75	0	0.25	0.25	1	6.35	10	80	10	18.0042	10.4413	0.04	4050
P10	0	26	2712	5	0	0	0	1	6.72	25	65	10	9.9426	5.7661	0.08	8100
Q. cx6	0	10	2731	3.5	0.25	0	1	0.5	7.63	5	92.5	2.5	12.0924	7.0128	0.09	9000
Q. r 5	0	37	2723	6.25	0	0	0.5	0.5	7.38	5	90	5	9.2708	5.3765	0.06	1350
QR1B	0	33	2697	6	0	0	0.75	0.75	6.69	15	82.5	2.5	18.1386	10.5192	0.23	510

QR2B	0	28	264 6	4	0. 25	0	0. 75	0. 5	6. 95	15	80	5	18.1 386	10.5 192	0.11 208	870
QR3B	0	39	264 1	10	0. 25	0	1	1	5. 6	13	86	1	16.7 95	9.74	0.02 522	735
QR4B	0	25	261 7	16.5	0	0	0. 75	1	6. 9	13	86	1	17.0 637	9.89 58	0.06 865	315
QR5B	0	25	268 5	13	0	0. 25	1	0. 75	6. 68	12.	85	2.5	15.5 858	9.03 87	0.03 082	180
QR6B	0	27	267 1	14.5	0. 25	0. 25	1	0. 75	7. 36	9	87	4	2.14 98	1.24 67	0.18 213	645
QR7B	0	35	266 4	9	0	0. 5	1	1	7. 5	15	80	5	21.0 945	12.2 334	0.05 604	195
QR8B	0	35	271 6	16.25	0	0. 5	0. 25	0. 75	6. 76	15	82. 5	2.5	14.2 422	8.25 95	0.02 942	675
P1B	0	11	264 7	5	0	0	0. 75	0. 75	6. 96	13	86	1	14.9 14	8.64 91	0.20 875	300
P2B	0	26	264 9	16	0. 25	0	0	0. 5	6. 53	15	82. 5	2.5	26.3 346	15.2 723	0.02 802	210
P3B	0	35	264 3	11	0. 25	0. 25	0. 75	1	7. 14	15	80	5	21.6 32	12.5 451	0.04 203	825
P4B	0	27	262 6	20	0. 5	0	1	1	6. 94	12. 5	85	2.5	20.0 196	11.6 101	0.23 817	465
P5B	0	30	263 1	15.5	0	0. 25	0	1	6. 94	12. 5	85	2.5	10.8 832	6.31 15	0.07 706	915
P6B	0	34	268 1	22.5	0	0. 5	0. 25	0. 5	6. 79	1	98	1	2.28 41	1.32 46	0.07 005	720
P7B	0	35	269 1	20	0	0	0. 25	1	5. 65	1	98	1	5.50 88	3.19 47	0.07 706	225
P8B	0	20	272 3	4	0. 25	0. 5	0. 75	1	6. 49	15	82. 5	2.5	5.42 572	3.14 716	0.06 164	345
QC1B	0	26	264 8	29.5	0	0. 25	1	0. 25	7. 53	5	92. 5	2.5	0.26 87	0.15 58	0.15 131	735
QC2B	0	30	268 8	13.5	0. 25	0	0. 75	0. 75	7. 5	12. 5	85	2.5	22.0 35	12.7 789	0.07 355	690
QC3B	0	40	266 7	6.5	0	0. 25	0. 5	0	7. 34	15	80	5	18.9 448	10.9 867	0.07 565	315

CAPÍTULO III

DESARROLLO POSTEMBRIONARIO DE LAS PIEZAS BUCALES DEL SALIVAZO DEL PINO, *Ocoaxo assimilis* (Hemíptera: Cercopidae)

Formato del Journal of Insects Science de Oxford.

Cid-Muñoz Raquel ¹; Cervantes-Espinoza Montserrat ^{2, 3}; García-Román Leticia Jazmín; Armendáriz-Toledano Francisco ^{2*} y Cuéllar- Rodríguez Gerardo ^{1*}

¹ Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales, Kilómetro 145, Nacional 85, 67700, Linares, N. L., México e-mail: raquel.cid3004@gmail.com, luis.cuellarrd@uanl.edu.mx*

² Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cto. Zona Deportiva S/N, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México, farmendariztoledano@ib.unam.mx*

³ Departamento de Ecología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Prolongación de Carpio y Calle Plan de Ayala S/N, Santo Tomás, Miguel Hidalgo, 11340 Ciudad de México, México, e-mail: montbio20@gmail.com, lgarciar0706@alumno.ipn.mx.

3.1 Resumen

En la presente investigación se describen los cambios que ocurren en las piezas bucales y la chaetotaxia del salivazo de los pinos *Ocoaxo assimilis* en el transcurso de su desarrollo postembrionario durante el cual estos insectos reducen y especializan su espectro trófico. Los cambios morfológicos más notables son: la forma cónica del labro, la cual se mantiene en todo el desarrollo; la ausencia de protuberancias o sensilas en el labro; el aumento en la cantidad de sensilas en cada estadio de desarrollo; la presencia de sensilas dactilares en

los adultos ; que el labio no presenta un crecimiento uniforme pero sí se puede observar la reducción en el espectro trófico que las ninfas llevan a cabo; el cambio en la morfología de los estiletes, el cuál en sección transversal es semicircular en los estadios ninfales y semilunar en el adulto por último, que las crestas de las puntas de los estiletes mandibulares se van haciendo más prominentes con la edad. Todos estos cambios están relacionados con la reducción en el espectro trófico que realizan las ninfas, así como el cambio de tejidos de los cuales se alimentan las ninfas y los adultos.

Palabras clave: *Ocoaxo assimilis*, ninfas, adultos, piezas bucales, sensilas.

Abstract

The present investigation describes the changes that occur in the mouthparts and chaetotaxy of the pine spittlebug *Ocoaxo assimilis* during their postembryonic development, during which these insects reduce and specialize their trophic spectrum. The most notable morphological changes are: the conical shape of the labium, which is maintained throughout development; the absence of protrusions or sensilla on the labrum; the increase in the number of sensilla at each stage of development; the presence of finger-like sensilla in adults; that the labium does not show uniform growth but the reduction in the trophic spectrum that the nymphs carry out can be observed; the change in the morphology of the stylets, which in cross section is semicircular in the nymphal stages and semilunar in the adult; finally, that the crests of the tips of the mandibular styles become more prominent with age. All these changes are related to the reduction in the trophic spectrum performed by the nymphs and the change of tissues on which the nymphs and adults feed.

Key words: *Ocoaxo assimilis*, nymphs, adults, mouthparts, sensilla.

3.2 Introducción

El aparato bucal de los insectos está formado por un conjunto de segmentos distintos conocidos como piezas bucales (Chapman et al., 2012).

Cada aparato bucal posee importantes estructuras sensoriales que son vitales para el reconocimiento del hospedador, la obtención de alimento y la transmisión de patógenos (Backus y McLean, 1982; Labandeira, 1997; 2013, Ma et al., 2013, Smith y Capinera, 2005; Weintraub y Beanland, 2006). Las piezas bucales son diversas en forma y función, ya que son el producto de procesos evolutivos inducidos por la selección de diferentes dietas y hábitos alimenticios a lo largo del tiempo (Kren, 2019). En cada etapa de desarrollo, tanto la forma como la función de los elementos que conforman el aparato bucal puede diferir entre las etapas de desarrollo, debido a las diferencias en hábitos alimenticios (Hao et al., 2016); un ejemplo de ello son las larvas y los adultos de insectos hemimetábolos y holometábolos que pueden cambiar su comportamiento y dieta alimenticia entre instares y etapas de desarrollo (Browne, 1995; Casteel et al., 2006; Lamp et al., 2004). Las diferencias morfológicas de las piezas bucales entre instares constituyen caracteres de importancia taxonómica para la mayoría de los insectos (Gullan y Cranston, 2005; Hao et al., 2016; Labandeira y Sepkoski, 1993).

Los hemípteros se caracterizan por poseer piezas bucales modificadas que funcionan para perforar y succionar líquidos de plantas y animales (Pombo y Burgoin, 2012). El origen de este orden fue a principios del Pérmico, durante el Cretácico y su diversificación está estrechamente relacionada con la diversificación de las angiospermas que fueron su principal fuente de alimento (Paladini et al., 2018; Pombo y Burgoin, 2012), siendo uno de los grupos de insectos más exitosos ocupando una gran diversidad de nichos tróficos con más de 103 590 especies descritas (Stork, 2018; Gao et al., 2022). Las diferencias en las estructuras y piezas bucales de Hemiptera como los dientes del estilete mandibular, los tipos y disposición de las sensilas labiales, reflejan diferencias funcionales, ecológicas y de comportamiento (Brentassi y de Remes-Lenicov, 2007; Brözek y Bourgoïn, 2013; Brözek y Zettel, 2014; Foster et al., 1983; Leopold et al., 2003; Mora et al., 2001; Rani y Madhavendra, 2005).

Por lo anterior, el reconocimiento y descripción de la morfología de las piezas y las estructuras sensoriales asociadas a las piezas bucales entre instares es de vital importancia para estudiar el comportamiento alimentario y la fisiología sensorial de los Hemípteros (Backus, 1988; Rani y Madhavendra, 2005). Se han utilizado la microscopía óptica, la Microscopía Electrónica de Barrido (SEM) y la Microscopía Electrónica de Transmisión (TEM) para investigar las descripciones de las piezas bucales en el grupo, pero las piezas bucales y las estructuras de las sensilas sólo se han descrito en estadios adultos de varios taxones de hemípteros (Ammar y Hall, 2012; Anderson, 2006; Backus, 1988; Cobben, 1978; Dai et al., 2014; Davidson, 1914; Forbes, 1977; Garzo et al., 2012; Liang, 2005; Liang et al., 2013; Pointeau et al., 2012; Polard, 1973; Razaq et al., 2000; Rossell et al., 1995; Tszakowski et al., 2022; Tavella y Arzone, 1993; Walker y Gordh, 1989; Wang et al., 2015; Zhao et al., 2010), y solo para *Meimuna mongolica*

Distant (Hao et al., 2016), se han descrito en detalle los cambios y diferencias entre los segmentos, las piezas bucales y la chaetotaxia de ninfas y adultos.

La superfamilia Cercopoidea, tiene especies que se alimentan exclusivamente de savia del xilema, y han adaptado sus piezas bucales con músculos cibariales bien desarrollados y una gran bomba de succión (Carvalho y Webb, 2005); lo que ha permitido que tanto ninfas como adultos tengan espectros alimenticios que van desde oligófagos a polífagos, alimentándose generalmente de monocotiledóneas y plantas herbáceas; aunque algunos miembros de la superfamilia pueden alimentarse de arbustos y árboles (Biedermann, 2003; Carvalho y Webb, 2005; Castro et al., 2005; Congio et al., 2020; Rodríguez et al., 2003). Tal es el caso de tres especies del género *Ocoaxo*, en las que los adultos se alimentan de hojas de los géneros *Pinus* sp. y *Rubus* sp. (Castro Valderrama, 2018; Castro-Valderrama et al., 2017; Cid-Muñoz et al., 2020, 2022). De estas tres especies solo en *O. assimilis* se ha documentado que las ninfas sufren una reducción y especialización de su espectro trófico, desde su eclosión las ninfas se alimentan de raíces de gramíneas, herbáceas, arbusto y árboles, pero a partir de la ninfa tres realizan una reducción en su espectro trófico alimentándose exclusivamente de raíces de Pinos, sin embargo él es estado adulto sufre un cambio aún más drástico teniendo en cuenta que pasa de alimentarse de raíces, en el subsuelo, a alimentarse de acículas de ramas, todo esto dentro del mismo huésped, en este caso Pinos (Cid-Muñoz et al., 2020), Estas variaciones en su alimentación sugieren que este insecto podría presentar modificaciones morfológicas a lo largo de su desarrollo, asociadas a los cambios de huéspedes, de tejidos y a su especialización trófica, debido a que el alimentarse de gimnospermas es un hábito considerado como vestigial y poco común en especies de esta superfamilia (Castro-Valderrama et al., 2019; Cid-Muñoz et al., 2020; Cryan y Svenson, 2010; Moraal, 1996; Sallé y Battisti, 2016; Saward, 1992).

Sin embargo, a pesar de lo contrastante en sus hábitos alimenticios, aún faltan estudios que describan los cambios en el aparato bucal de los cercopidos, más aún en aquellos que modifican su espectro trófico en diferentes estadios de desarrollo, siendo un caso particular el cambio de alimentación de herbáceas a coníferas, ya que tal variación puntual en su alimentación no es común en especies de este orden. Por lo tanto, los objetivos de la presente investigación fueron: describir los cambios en las estructuras bucales y la chaetotaxia de los diferentes instares postembrionarios de *Ocoaxo assimilis*, utilizando Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) y microscopía de luz, para así reconocer cambios que nos permitan reconocer instares.

3.3 Materiales y Métodos

La recolección de especímenes de *Ocoaxo assimilis* se realizó de julio a agosto de 2021 en el predio "Las majaditas", ubicado en el municipio de Nicolás

Bravo, Puebla. En este predio se tienen reportes de la presencia de la especie desde el año 2008 (CONAFOR 2008, 2016; Castro-Valderrama et al., 2017; Cid-Muñoz et al., 2020, 2022).

En el sitio se colectaron un total de 32 ninfas en diferentes estadios y 8 adultos (A); cada ejemplar fue depositado en alcohol al 96% para su posterior identificación. La caracterización de los especímenes adultos se realizó mediante las claves proporcionadas por Castro-Valderrama et al. (2019), mientras que la identificación y reconocimiento de los estadios ninfales se realizó, mediante la observación de los caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos propuestos por Cid-Muñoz et al. (2020): color del cuerpo (BC), número de flagelómeros (NF), estado de desarrollo de las alas (SWD), número de espinas (NMS), longitud del cuerpo (BL) y ancho de la cápsula cefálica (WCC). De acuerdo con estos atributos se reconocieron cuatro estadios ninfales (NI, NII, NIII, NIV) y dos subestadios (N NVa y NVb).

Un subconjunto de 14 especímenes (2 NI, 2 NII, 2 NIII, 2 NIV, 2 NVa, 2 NVb y 2A) se deshidrató con una serie de cinco soluciones, cuatro correspondientes a alcohol de concentración creciente del 70% al 100% y la última de acetona al 98%. Después los individuos se colocaron en punto crítico, y las estructuras bucales se montaron en diferentes posiciones sobre placas de aluminio que posteriormente se cubrieron con una aleación de oro y oro-paladio para fotografiarse con un microscopio electrónico de barrido Hitachi S-2469N. Las estructuras bucales se describieron siguiendo la nomenclatura descrita por Cobben, 1977 y se documentaron los cambios morfológicos de cada una de las piezas bucales en cada fase de desarrollo. Se realizó un análisis morfométrico para el labro y el labio debido a los cambios que presentan y para el labio se documentaron los tipos de sensilas en cada segmento a lo largo del desarrollo.

Descripción de la Chaetotaxia: La descripción y clasificación de las sensilas y procesos cuticulares del labio se realizó a partir de fotografías obtenidas a partir de Microscopía Electrónica de Barrido (MEB), para ello se utilizó la nomenclatura de Hao et al., 2016 y Jiang et al., 2022. Una vez realizada la descripción morfológica de cada tipo de sensila, su presencia se documentó y registro para cada estadio del desarrollo postembrionario (Tabla 10).

Análisis estadísticos: Para el análisis morfométrico del labio, se seleccionaron 26 especímenes de todos los estadios (1 NI, 3 NII, 4 NIII, 4 NIV, 4 NVa, 4 NVb y 6 A). Cada uno se colocó en una solución de NaOH al 15% durante 5 h a 75 °C, después se neutralizaron con una solución de HCl al 15% durante 5 min, posteriormente se enjuagaron con agua destilada y se guardaron en alcohol al 70%. Cada individuo se colocó en un portaobjetos y se recubrió con una solución de glicerina al 80%. Dado que el labio de las ninfas de los estadios I a III es muy pequeño, se fotografiaron al microscopio con una cámara RisingCam C3CMOS con un aumento de 10X, mientras que las ninfas de los estadios más

grandes (NIV, NVa y NVb) y los adultos se fotografiaron al estereoscopio con una cámara RisingCam U3CMOS con los objetivos 4X y 2X.

A partir de las fotografías del labio se eligieron nueve caracteres morfométricos que permitieran reconocer diferencias entre los estadios de desarrollo, los caracteres elegidos fueron los siguientes: Longitud del segmento uno (LS1), segmento dos (LS2) y segmento tres (LS3); Anchura anterior del segmento uno (AAS1), segmento dos (AAS2) y segmento tres (AAS3) y Anchura posterior del segmento uno (APS1), segmento dos (APS2) y segmento tres (APS3) y la longitud de todo el labio (LCL), ésta última obtenida a partir de la sumatoria de la longitud de los tres segmentos. Las mediciones se obtuvieron utilizando el software ImageJ (Schneider et al. 2012) y se convirtieron a micrómetros. Para determinar si los caracteres morfométricos elegidos contaban con los supuestos de normalidad se realizó una prueba de Saphiro-Wilk. Para comparar si existen diferencias significativas entre los caracteres morfométricos y los diferentes estadios ninfales, se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis, con su respectiva prueba pareada de Mann-Whitney para cada carácter. Para determinar si existe relación en el desarrollo de cada segmento labial con respecto a la longitud total del labio, se construyeron modelos lineales para cada carácter con el método de regresión por mínimos cuadrados ordinarios. En estos modelos se consideró la variable independiente la longitud total del labio y como variables dependientes el largo de cada uno de los segmentos.

Por otra parte, se evaluó la distribución y abundancia de sensilas a lo largo del labio, así como dos caracteres morfométricos cuantitativos: longitud de la sensila (Ls) y diámetro basal (BD). Con los dos caracteres morfométricos se calculó el promedio y desviación estándar. Para determinar si existen diferencias considerables entre los caracteres morfométricos antes mencionados, entre las diferentes etapas de desarrollo se realizó un análisis de varianza no paramétrico (PERMANOVA).

3.4 Resultados

Morfología general de las piezas bucales. El aparato bucal de *Ocoaxo assimilis* está situado en el extremo posterior de la cabeza, conectado al anteclepeo. Está compuesto por un labro cónico (lbr), un labio largo y cilíndrico, dividido en tres segmentos; el primero de estos segmentos (lbs1) está cubierto por el anteclepeo y el labro en vista dorsal, y solo es visible en vista lateral y ventral, mientras que el segundo (lbs2) y tercer segmento (lbs3) se pueden apreciar desde cualquier posición (Fig. 14 A, B, C y D). Dentro del labio hay un fascículo de cuatro estiletes (sf) unidos estrechamente, de estos, el par exterior corresponde a las mandíbulas encargadas de la perforación y el par interior a los maxilares que se encargan de la succión. En conjunto los estiletes mandibulares y maxilares forma un único órgano perforador-chupador (Fig. 14 E) (Smith, 1926). El lbt es la única pieza del aparato bucal que presenta sensilas, en base a su

morfología, se identificaron siete tipos diferentes de sensilas y dos tipos de procesos cuticulares tanto en ninfas como en adultos.

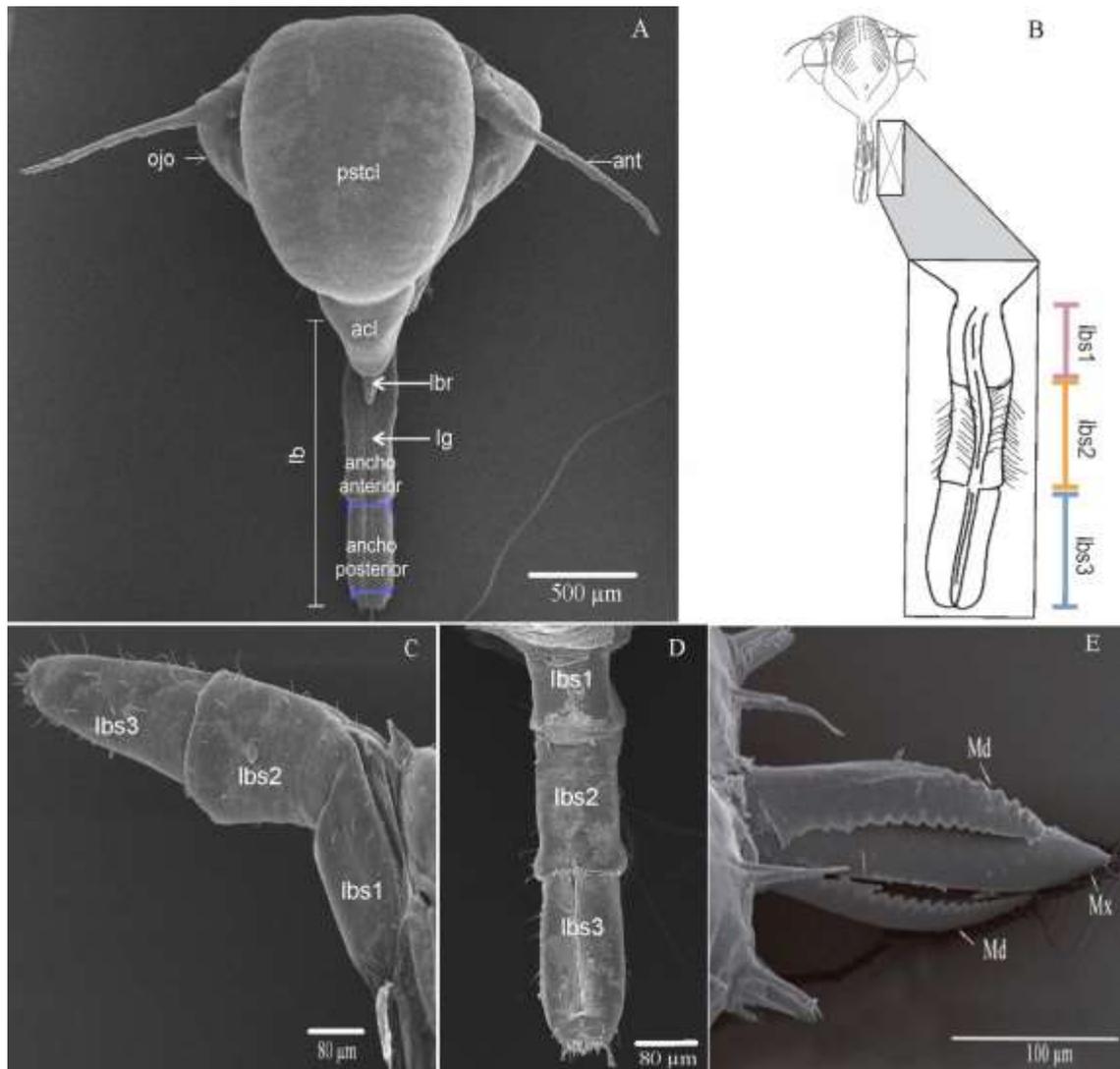


Figura 14 Aparato bucal de *O. assimilis*. A) Partes de la cabeza en vista dorsal; B) Partes del labio; C) Vista lateral del labio; D) Labio en vista ventral y E) Fascículo del estilete. ant: antena; pstcl: postclípeo, acf: anteclípeo; lbr: labro; lb: labio; lg: surco labial.

Labro (lbr). El labro es cónico y liso, está conectado al margen anterior del anteclípeo (acf), por encima del lb cubriendo el surco labial (lg) del primer segmento (Figs. 14 A, 18B, 20C, 22C). Es más largo que ancho y no muestra sensilas ni procesos cuticulares aparentes a lo largo del desarrollo.

Labio (lb). Es largo y cilíndrico, yace paralelo a la pared ventral de la cabeza en posición de reposo, con el primer segmento cubierto por el labro desde la base (Figs. 14 A, 18B, 20C, 22C) Esta estructura es rígida y sólo puede flexionarse en sus articulaciones. Se divide en tres segmentos (lbs1, lbs2 y lbs3), el largo total del lb oscila entre 0.69 mm en la ninfa 1 a 1.09 mm en adultos.

La morfología de las tres secciones (lbs1, lbs2 y lbs3), en vista dorsal, en cada estadio ninfal y adultos está dividida en dos por un surco labial, dentro del cual se encuentra el fascículo estiletar (Figs. 17A, 18B,19B, 20B, 20B, 21B, 22A-C), en su superficie ventral presenta otro surco más corto, que engloba al lbs2 y se detiene una invaginación presente en el lbs3 (Figs. 18A, 19^a, 20A, 21A.), justo antes del inicio de la punta labial (lbt); La lbt está situada en la parte apical del lbs3, está formada por dos lóbulos laterales y las sensilas presentes están dispuestas simétricamente (Figs. 17B, D; 18H,I; 19A, C; 20A,E; 21A, E,I; 22G).

lbs1: Es el segmento más corto de todo el labio, se encuentra conectado al anteclípeo y en vista dorsal es cubierto por este y el lbr. Presenta pocas sensilas tricoideas (Str) en la parte dorsal (Figs. 17A,18A,B;19A,B,D;20A-C;221A,B;22A-C).

lbs2: Segmento conectado a la parte posterior del lbs1 (Fig. 14A,B), es ligeramente más largo que el segmento anterior, pero más pequeño que el lbs3. En vista ventral presenta un pares de sensilas basicónicas tipo 1 (Sb1) junto a la articulación que forma con el lbs3 (Figs. 17A,B;18A, 19A,20A), este par de sensilas están presentes durante todo el desarrollo. En vista dorsal presenta procesos cuticulares llamados estructuras escamosas y una fila uniseriada de Sb1 a ambos lados del lg (Figs.18C,D;19D,20B-D;21B) también presenta sensilas basicónicas tipo 3 (Sb3) y bastantes Str (Figs. 17G, 18A-C, 19A,D;20A-C; 21A,B,E;22A-C) .

lbs3: Es el segmento más largo, se encuentra unido al lbs2 y en la parte apical se encuentra la punta labial (lbt). En vista ventral se encuentra dividido por un surco el cual se detiene en una invaginación presente en la parte posterior (Figs. 14D,17D,18A,19A,20A,21A). Este segmento es el que presenta una mayor diversidad y cantidad de sensilas, en todos los estadios se logran observar sensilas hemisféricas (Hs) y Str (Figs. 17D, 18B, 19B,C; 20A,B,H; 21A,E,G;22A-C). En adultos se observan sensilas poriformes (Ps) (Fig. 22F) y en vista ventral junto al lbs2 procesos cuticulares llamados Microtriquias (Mt) (Fig. 22H). En la punta labial se observan sensilas basicónicas tipo cuatro (Sb4) y sensilas dactilares (Fls) (Figs. 17B,E;18H-J;19C,20E,21H,I;22G)

Fascículo del estilete (sf). El sf es el órgano de alimentación, una estructura alargada compuesta por dos estiletes mandibulares (Md) y dos estiletes maxilares (Mx), que se originan en la cápsula craneal y están encerrados en el surco labial. El sf anatómicamente es similar tanto en ninfas como en adultos, los estiletes mandibulares se superponen parcialmente a los estiletes maxilares, lateralmente y son ligeramente más cortos que los estiletes maxilares (Figs. 20E, H;21A,B,H). Transversalmente el fascículo estiletar posee en cada estilete mandibular y maxilar un canal dendrítico de forma ovalada (Fig. 15A, B, 16A, B).

En sección transversal, los estiletes mandibulares están entrelazados y tienen forma semicircular en las ninfas y semilunar en los adultos, formando un surco profundo que encierra los estiletes Mx (Figs. 15A,B; 16A,B). Los estiletes mandibulares son dentados en los bordes, en los primeros estadios ninfales los dientes están más separados y la superficie convexa es ligeramente lisa, a medida que aumentan de edad los dientes se unen, se marcan crestas en la superficie y se forman protuberancias en la parte apical (Fig. 16E, F, G).

Los dos estiletes Mx son en sección transversal semicirculares en las ninfas y semilunares en los adultos; están estrechamente entrelazados, lo que impide que se separen durante la alimentación. Entrelazados forman un canal salival más ancho (Sc) y un canal de alimentación más pequeño (Fc); las crestas transversales terminales de los Mx se hacen cada vez más evidentes en cada fase de desarrollo (Fig. 16E, F, G).

El canal salival es menos ancho que el canal alimentario, internamente el maxilar izquierdo (LMx) es morfológicamente diferente del derecho (RMx). El LMx tiene una forma complementaria e inversa a los bordes del RMx que sirven para entrelazarse, el LMx tiene parte del canal alimentario y un canal salival completo, delgado y profundo, en el RMx, está la otra parte del canal alimentario, similar al del LMx, pero la parte del canal salival es menos profunda. Cerca del extremo del estilete maxilar izquierdo, hay un pequeño espacio oblicuo al final de los canales alimentario y salival (Fig. 16D).

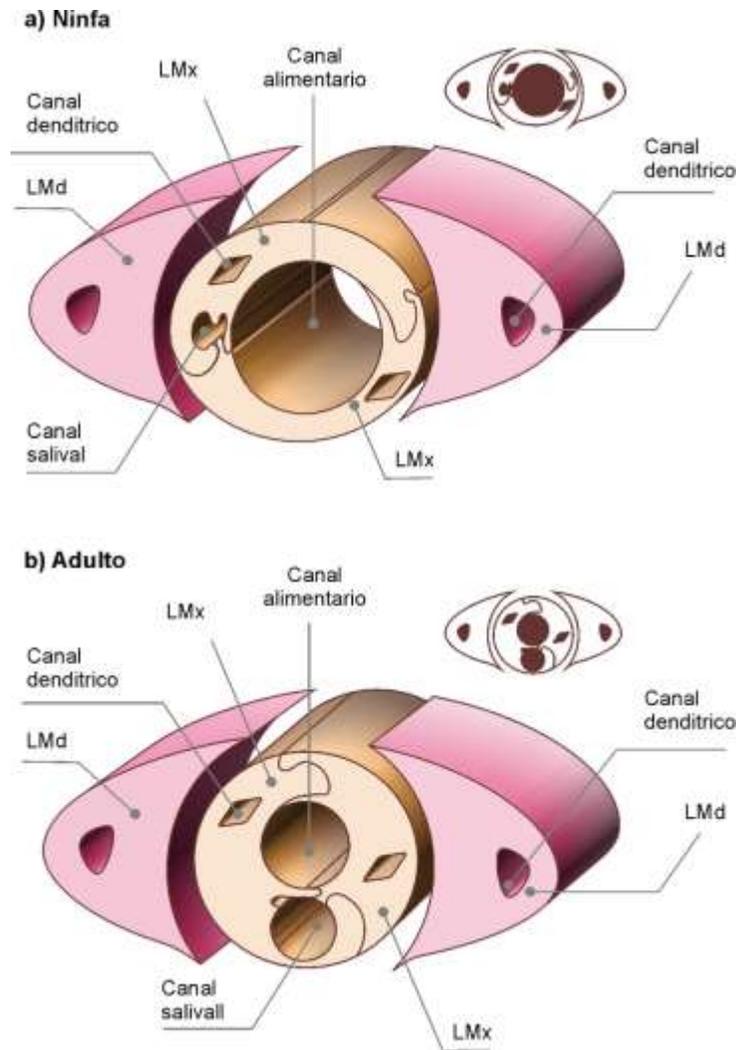


Figura 15. Fascículo del estilete. LMd, estilete mandibular izquierdo; RMd, estilete mandibular derecho; RMx, estilete mandibular derecho, LMx, estilete mandibular izquierdo.

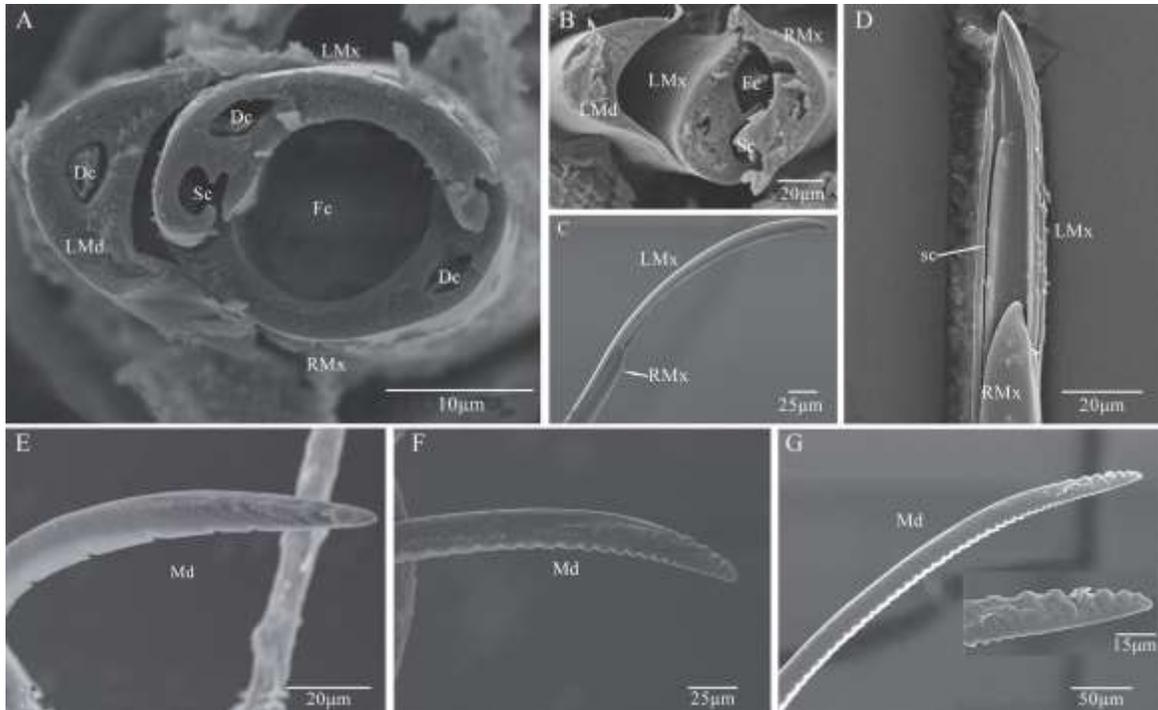


Figura 16. Fascículo estiletar (A) Fascículo estiletar en la ninfa IV (izquierda). (B) Fascículo estilar en la ninfa III. (C) Vista lateral del estilete maxilar de la ninfa IV. (D) Estilete maxilar de la ninfa IV. (E) Estilete mandibular de la ninfa uno. (F) Estilete mandibular de la ninfa IV. (G) Estilete mandibular de un adulto. Abreviaturas: Dc, canal dendrítico; Fc, fascículo del estilete; Sc, canal salival; lbs3, segmento labial tres; Md, estilete mandibular; RMd, estilete mandibular derecho; LMd, estilete mandibular izquierdo; RMx, estilete maxilar derecho, LMx, estilete maxilar izquierdo.

Descripción de la chaetotaxia: A continuación, se realiza la descripción morfología de cada una de las sensilas y procesos cuticulares encontrados en el labio en cada estadio de desarrollo a su vez se menciona en que segmentos se pudieron observar.

Sensila basiconica tipo 1 (Sb1). Insertadas en una fosa con una cavidad redonda cóncava, con cutícula lisa y un poro en la base. Son gruesas en la base y puntiagudas en la punta. Pueden observarse tanto en la superficie dorsal como ventral, donde destaca una hilera uniseriada a cada lado del surco labial siendo más evidente en lbs2, esta hilera uniseriada se extiende desde lbs2 hasta lbs1. Tanto los estadios ninfales como los adultos mantienen la misma morfología y disposición, cambiando de tamaño en los adultos (Figs. 17C, 18C,G; 19D, 20A,C,D; 21B-C)

Sensila basiconica tipo III (Sb3). Insertadas en una cavidad convexa, tienen una base cilíndrica. La pared cuticular es lisa y sin poros y con una punta afilada en el extremo. Este tipo de sensila se encuentra en ninfas en las caras dorsales de lbs2 (Figs. 17G, 18B, 21B, F).

Sensila basicónica tipo IV (Sb4). Insertadas en una fosa con una cavidad convexa en la punta labial, estas sensilas son morfológicamente similares a las Sb1, diferenciándose de ellas en que tienen un poro en la base y una curvatura en la punta. Sólo se encuentran en el lbt. En las ninfas hay 11 pares, mientras que los adultos tienen 18 pares (Figs. 17B, E; 18H-J, 19C, 20E, 21I, 22D, G).

Sensila tricódea (Str). Insertadas en una cavidad redonda y hundida. Cónicas y ligeramente curvadas en la mitad apical, están presentes en los tres segmentos labiales. En las ninfas son largas, lisas y robustas distribuidas al azar en cada sección del labio (Figs. 17F, 20B, F; 21B-C; 22C, F, 23B, D, E), mientras que en los adultos son largas y delgadas, con surcos longitudinales que giran alrededor del eje y convergen en el anverso. Son más abundantes en los adultos (Fig. 24E).

Sensilas dactilares (Fls). Insertadas en una cavidad convexa, tienen forma de clavija con una superficie lisa y un poro en el último tercio posterior. Una en cada lóbulo de la punta labial, rodeada de sensilas basicónicas de tipo cuatro. Su morfología y posición son constantes en ninfas y adultos (Figs. 17B, E; 18H-J; 19C, 20E, 21J, 22G), sin embargo, en adultos, las Fls al igual que las sb4 que las rodean se encuentran dentro de una invaginación (Fig. 22G).

Sensilas hemisféricas (Hs). Tienen forma hemisférica, dentro de una cavidad ligeramente hundida, cutícula lisa y normalmente presentan un poro (20H, 21G). Tanto en las ninfas como en los adultos sólo se distinguen a los lados de la punta labial.

Sensila poriforme (Ps). Poro profundamente cóncavo. Se localizan aleatoriamente en toda la superficie de los tres segmentos labiales. Este tipo de sensila es exclusivo de los adultos (22F).

Microtriquia (Mt). Son pequeñas proyecciones triangulares rígidas que sólo se observan en la cara dorsal del labio, a cada lado del surco, en lbs3 cerca de la unión con lbs2. Este tipo de estructuras no son sensilas y son exclusivas de los adultos (Fig. 22H).

Estructuras escamosas (Scs). Protuberancias, compuestas por muchas pequeñas protuberancias de diferentes formas, que se encuentran principalmente en lbs2 cerca del lg y en adultos en cada lóbulo del lbt. Este tipo de estructuras no son sensilas (Fig. 18C,D;20C,21B).

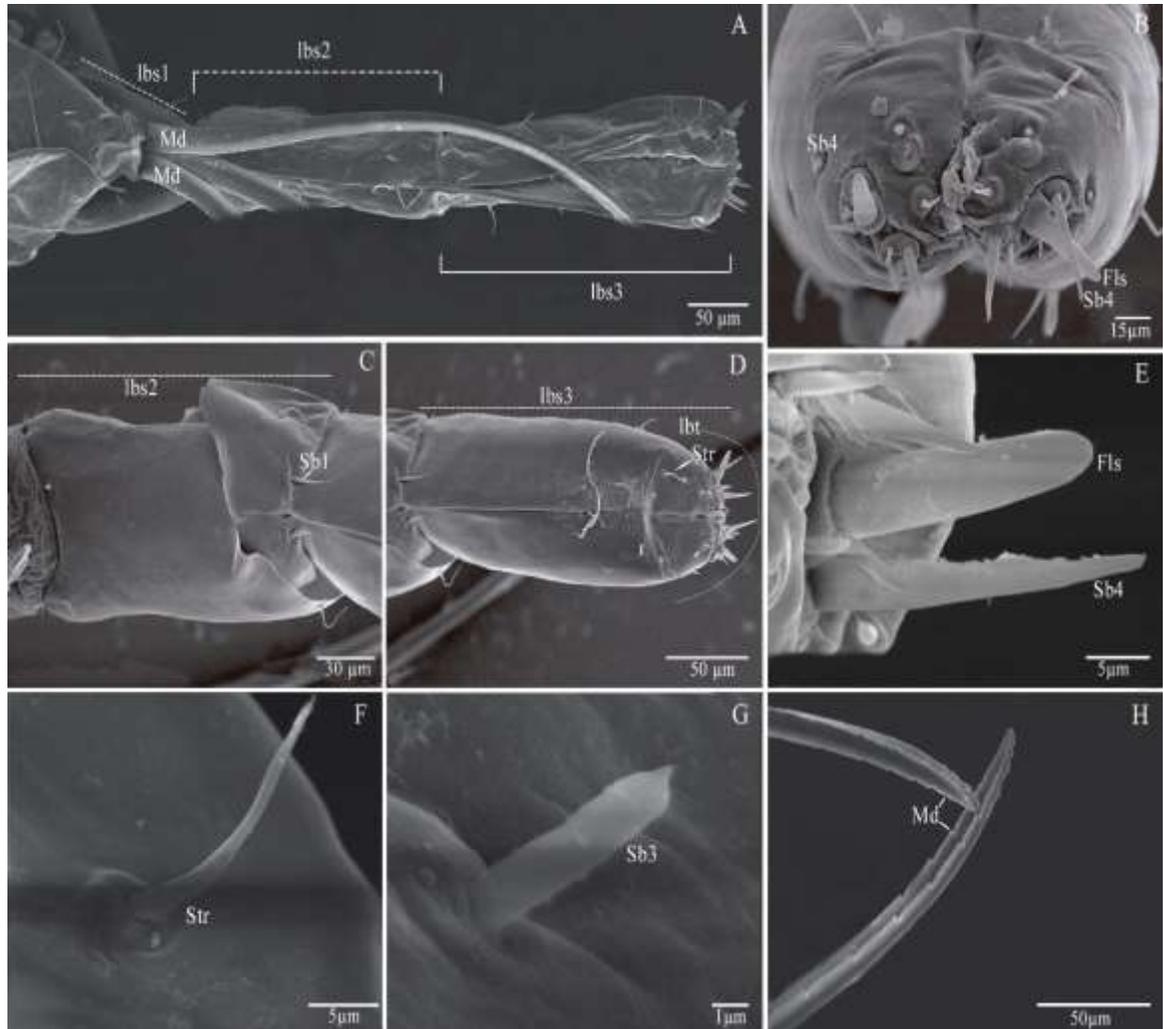


Figura 17. Morfología y chaetotaxia del aparato bucal del estadio ninfal uno de *Ocoaxo assimilis*. (A) vista dorsal del labio, (B) vista frontal de la punta labial, (C) segmento labial dos, (D) segmento labial tres, (E) aproximación a las Fls de la punta labial, (F) sensila tricoidea, (G) sensila basiconica tipo tres, (H) estilete mandibular, Abreviaturas: lbs1, segmento labial uno; lbs2, segmento labial dos; lbs3, segmento labial tres; Sb1, sensila basiconica tipo I; Sb3, sensila basiconica tipo III; Sb4, sensila basiconica tipo IV; Str, sensila tricoidea; Md, estilete mandibular; Fls, sensiladactilar; lbt, punta labial.

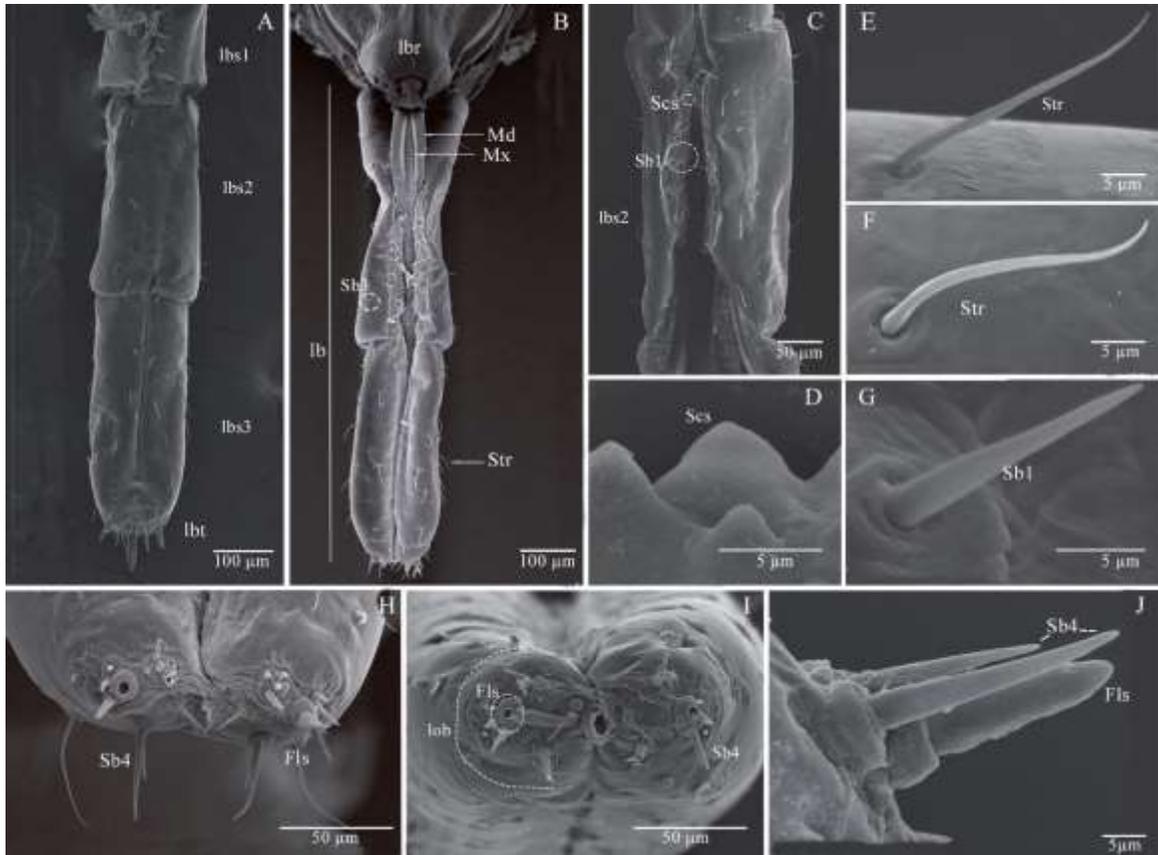


Figura 18. Morfología y chaetotaxia del aparato bucal del estadio ninfal dos de *Ocoaxo assimilis*. (A) vista dorsal del labio, (B) vista ventral del labio, (C) segmento labial dos, (D) procesos escamosos, (E) sensila tricoidea, (F) sensila tricoidea, (G) sensila basiconica tipo uno, (H) vista ventral de la punta labial, (I) vista frontal de la punta labial, (J) aproximación del lóbulo de la punta labial, (J) primer plano del lóbulo de la punta labial, Abreviaturas: lbs1, segmento labial uno; lbs2, segmento labial dos; lbs3, segmento labial tres; Sb1, sensila basiconica tipo I; Sb3, sensila basiconica tipo III; Sb4, sensila basiconica tipo IV; Str, sensila tricoidea; Scs, estructuras escamosas; lbr: labro; lbt: punta labial; lb: labio; Md: estilete mandibular, Mx: estilete maxilar.

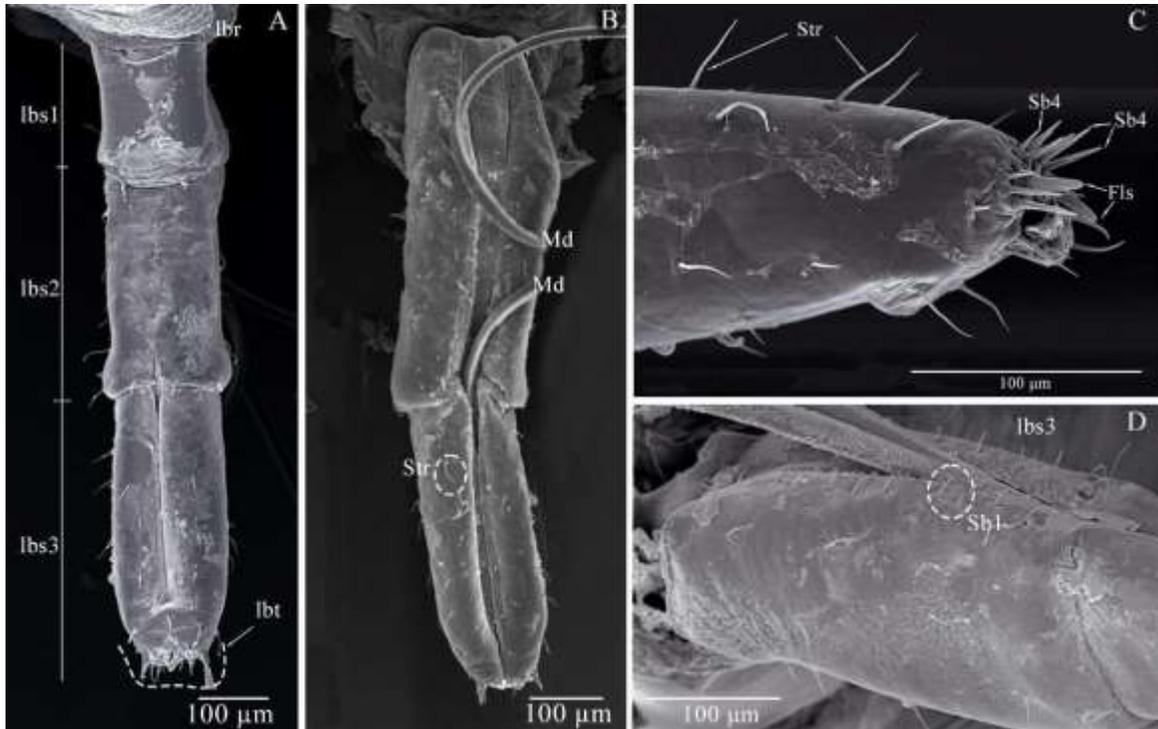


Figura 19. Morfología y chaetotaxia del aparato bucal del estadio ninfal tres de *Ocoaxo assimilis*. (A) vista dorsal del labio, (B) vista ventral del labio, (C) punta labial, (D) segmento labial tres. Abreviaturas: lbs1, segmento labial uno; lbs2, segmento labial dos; lbs3, segmento labial tres; Sb1, sensila basiconica tipo I; Sb3, sensila basiconica tipo III; Sb4, sensila basiconica tipo IV; Str, sensila tricoidea; Md, estilete mandibular; Fls, sensila dactilar; Scs, estructuras escamosas; Hs, sensila hemisférica; lbr, labrum; lbt, punta labial.

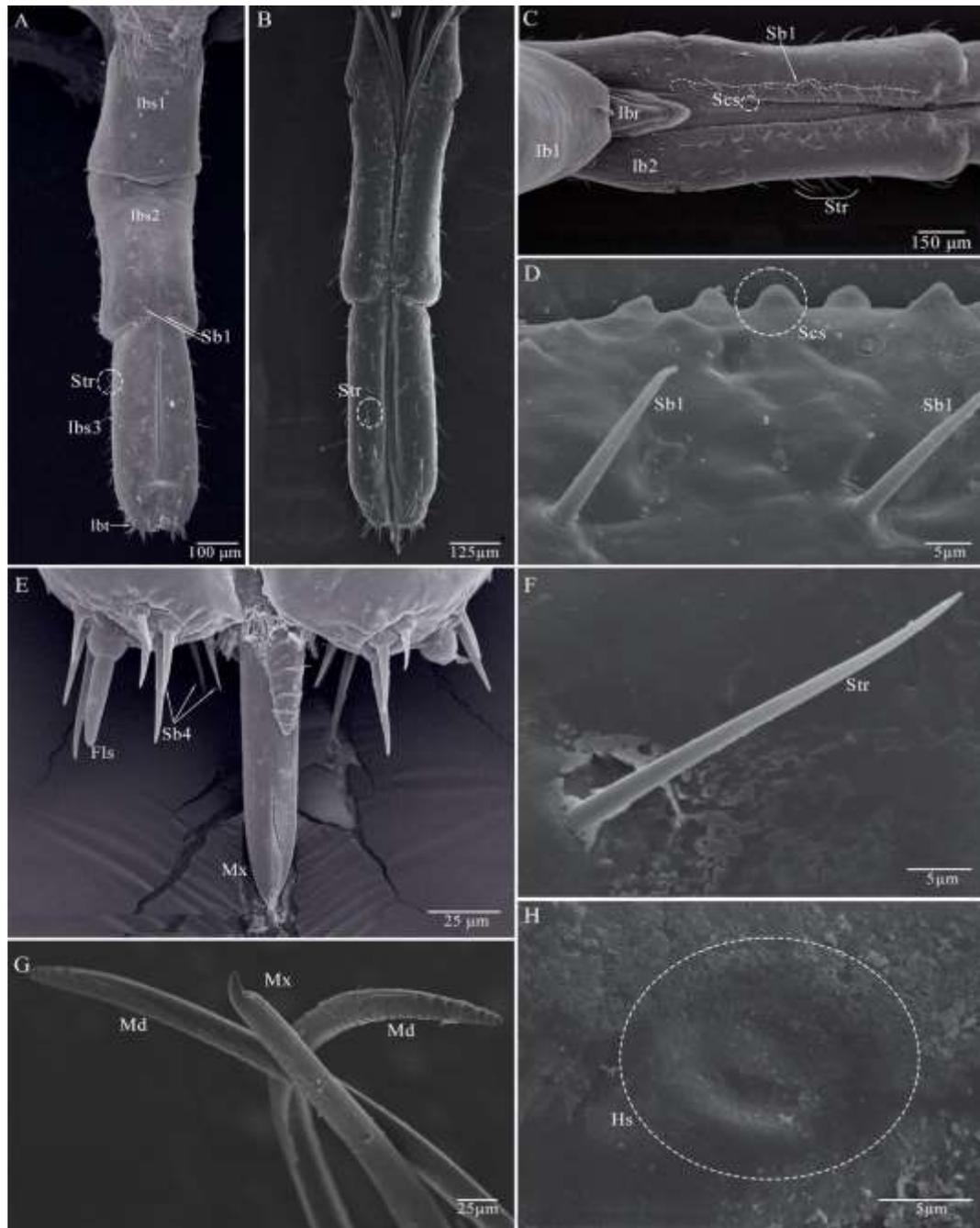


Figura 20. Morfología y chaetotaxia del aparato bucal del estadio ninfal cuatro de *Ocoxo assimilis*. (A) labio en vista dorsal, (B) labio en vista ventral, (C) labio sección dos en vista ventral, (D) procesos escamosos y sensila basicónica tipo uno, (E) punta labial en vista ventral, (F) sensila tricoidea, (G) estiletes maxilares y estiletes mandibulares, (H) Hs. Abreviaturas: lbs1, segmento labial uno; lbs2, segmento labial dos; lbs3, segmento labial tres; Sb1, sensila basicónica tipo I; Sb4, sensila basicónica tipo IV; Str, sensila tricoidea; Md, estilete mandibular; Mx, estilete maxilar; Fls, sensila dactilar; Scs, estructuras escamosas; Hs, sensila hemisférica.

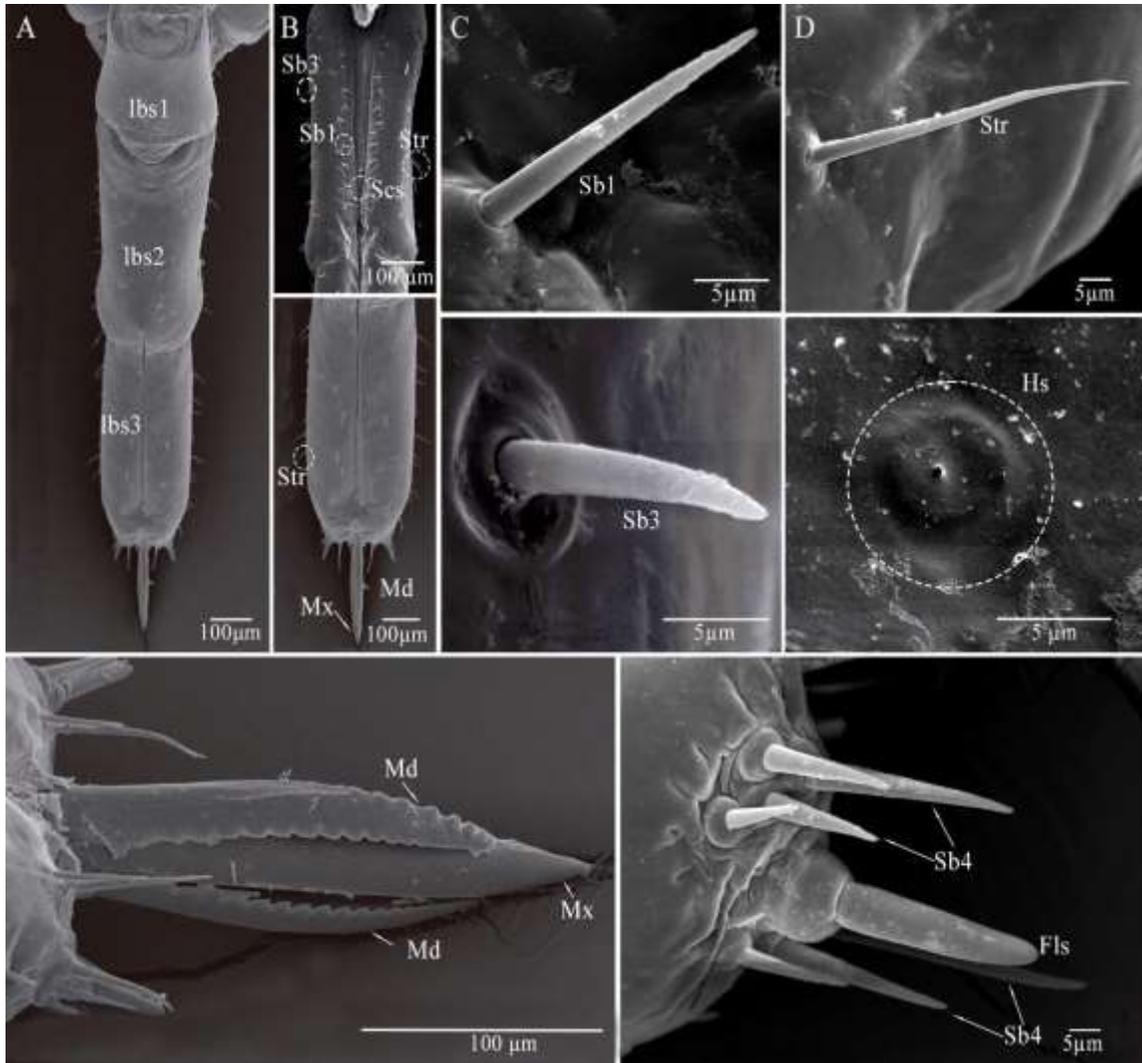


Figura 21. Morfología y chaetotaxia de las piezas bucales del estadio ninfal cinco de *Ocoaxo assimilis*. (A) vista dorsal del labio, (B) vista ventral del labio, (C) sensila basicónica tipo uno, (D) sensila tricoidea, (E) vista dorsal del segmento tres del labio, (F) sensila basicónica tipo tres, (G) sensila placodea. Abreviaturas: lbs1, segmento labial uno; lbs2, segmento labial dos; lbs3, segmento labial tres; Sb1, sensila basicónica tipo I; Sb3, sensila basicónica tipo III; Sb4, sensila basicónica tipo IV; Str, sensila tricoidea; Md, estilete mandibular; Mx, estilete maxilar; Fls, sensila dactilar; Hs, sensila hemisférica; Scs, estructuras escamosas

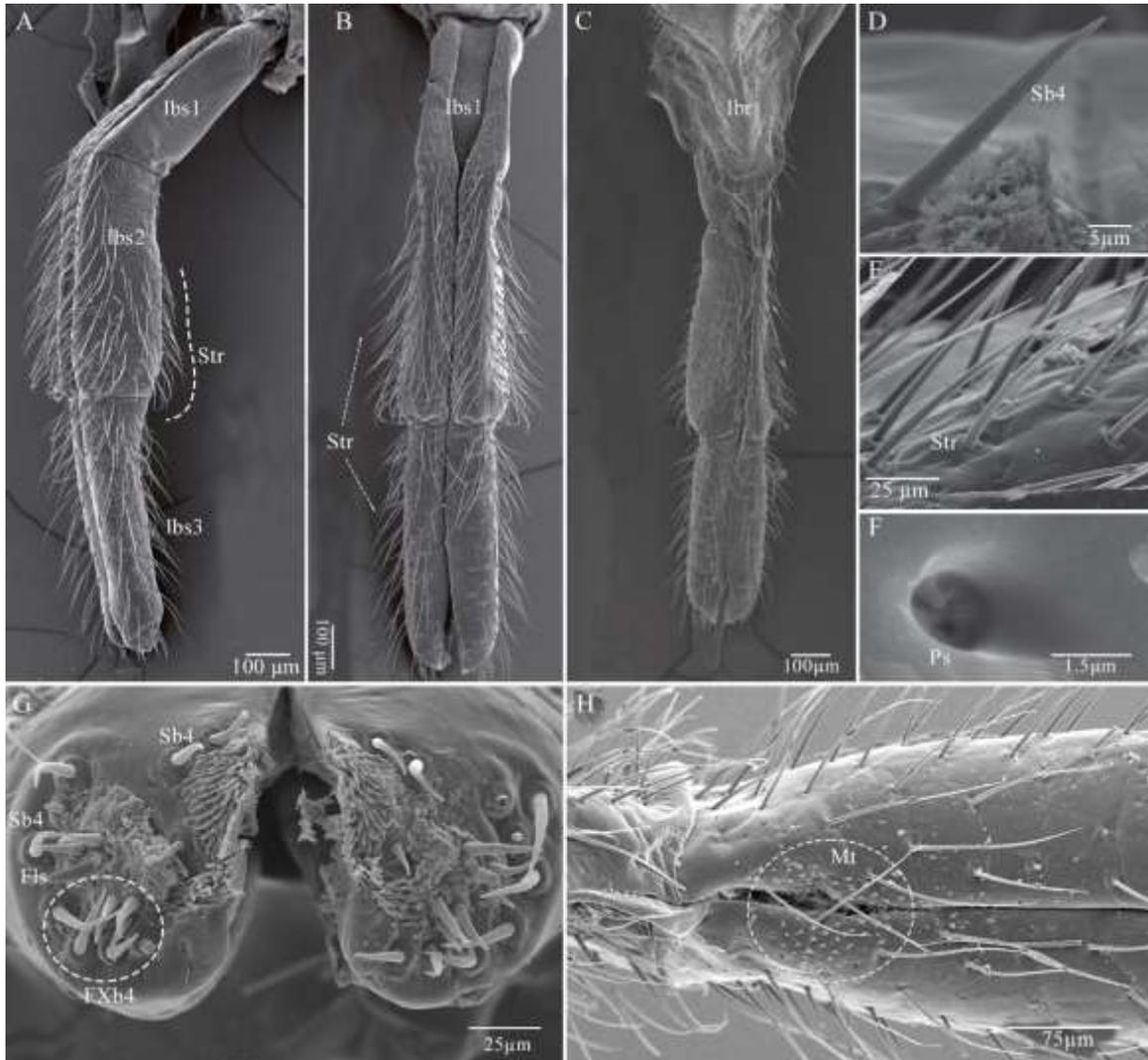


Figura 22. Morfología y caetotaxia del aparato bucal del *Ocoxo* adulto. (A) vista lateral del labio, (B) vista dorsal del labio, (C) vista ventral del labio, (D) sensila basiconica tipo cuatro, (E) sensila tricoidea, (F) Sensila poriforme, (G) vista frontal de la punta labial, (H) vista dorsal de la punta labial. Abreviaturas: lbr, labro; lbs1, segmento labial uno; lbs2, segmento labial dos; lbs3, segmento labial tres; Sb4, sensila basiconica tipo IV; Str, sensila tricoidea; Fls, sensila dactilar; Ps, sensila poriforme; Mt, Microtriquia.

Análisis estadísticos: Los caracteres morfométricos de las tres secciones (lbs1, lbs2 y lbs3) del labio se muestran en la Tabla 10, y en el diagrama de violín (Fig. 23) se puede observar cómo se distribuyen las longitudes y anchuras de cada segmento labial en cada estadio ninfal. El eje X representa los estadios ninfales, mientras que el eje Y representa las longitudes y anchuras anterior y posterior en micras. En general, a lo largo del desarrollo ninfal, tanto la longitud como la anchura aumentan hasta alcanzar un máximo y luego disminuyen hasta un tamaño intermedio. En el tercer y primer segmento labial, la longitud máxima se alcanza en el estadio NIII, mientras que la anchura máxima

se alcanza en el estadio NIII. En el segundo segmento labial, tanto la longitud como la anchura máxima se alcanzan en la fase NIII. En cuanto a la variación de las medidas, el estadio ninfal menos variable en términos de longitud para cada segmento es el NII, mientras que los estadios NIV y NV presentan una amplia variación. En cuanto a la anchura anterior y posterior, el estadio ninfal menos variable es NII, mientras que los estadios más variables son NIII, NIV y NV.

Tabla 10 Análisis estadísticos univariados de cada una de las secciones del labio.

Estadio	Segmento 1			Segmento 2			Segmento 3			Longitud total del labio
	Largo	Ancho anterior	Ancho posterior	Largo	Ancho anterior	Ancho posterior	Largo	Ancho anterior	Ancho posterior	
Ninfa I	0.154	0.128	0.163	0.268	0.157	0.141	0.269	0.138	0.076	0.691
Ninfa II	0.10 ± 0.01	0.24 ± 0.007	0.09 ± 0.007	0.15 ± 0.009	0.09 ± 0.002	0.084 ± 0.001	0.17 ± 0.006	0.076 ± 0.005	0.03 ± 0.002	0.44 ± 0.03
Ninfa III	0.32 ± 0.2	0.28 ± 0.02	0.34 ± 0.06	0.57 ± 0.04	0.32 ± 0.06	0.29 ± 0.03	0.59 ± 0.03	0.26 ± 0.05	0.16 ± 0.03	1.48 ± 0.07
Ninfa IV	0.38 ± 0.13	0.23 ± 0.06	0.26 ± 0.03	0.47 ± 0.09	0.26 ± 0.03	0.25 ± 0.04	0.50 ± 0.08	0.22 ± 0.04	0.12 ± 0.02	1.36 ± 0.15
Ninfa V	0.34 ± 0.06	0.18 ± 0.04	0.26 ± 0.05	0.47 ± 0.09	0.25 ± 0.05	0.21 ± 0.04	0.48 ± 0.08	0.20 ± 0.03	0.09 ± 0.02	1.30 ± 0.30
Adultos	0.26 ± 0.08	0.16 ± 0.01	0.18 ± 0.02	0.39 ± 0.05	0.19 ± 0.01	0.18 ± 0.01	0.43 ± 0.05	0.15 ± 0.02	0.11 ± 0.01	1.09 ± 0.11

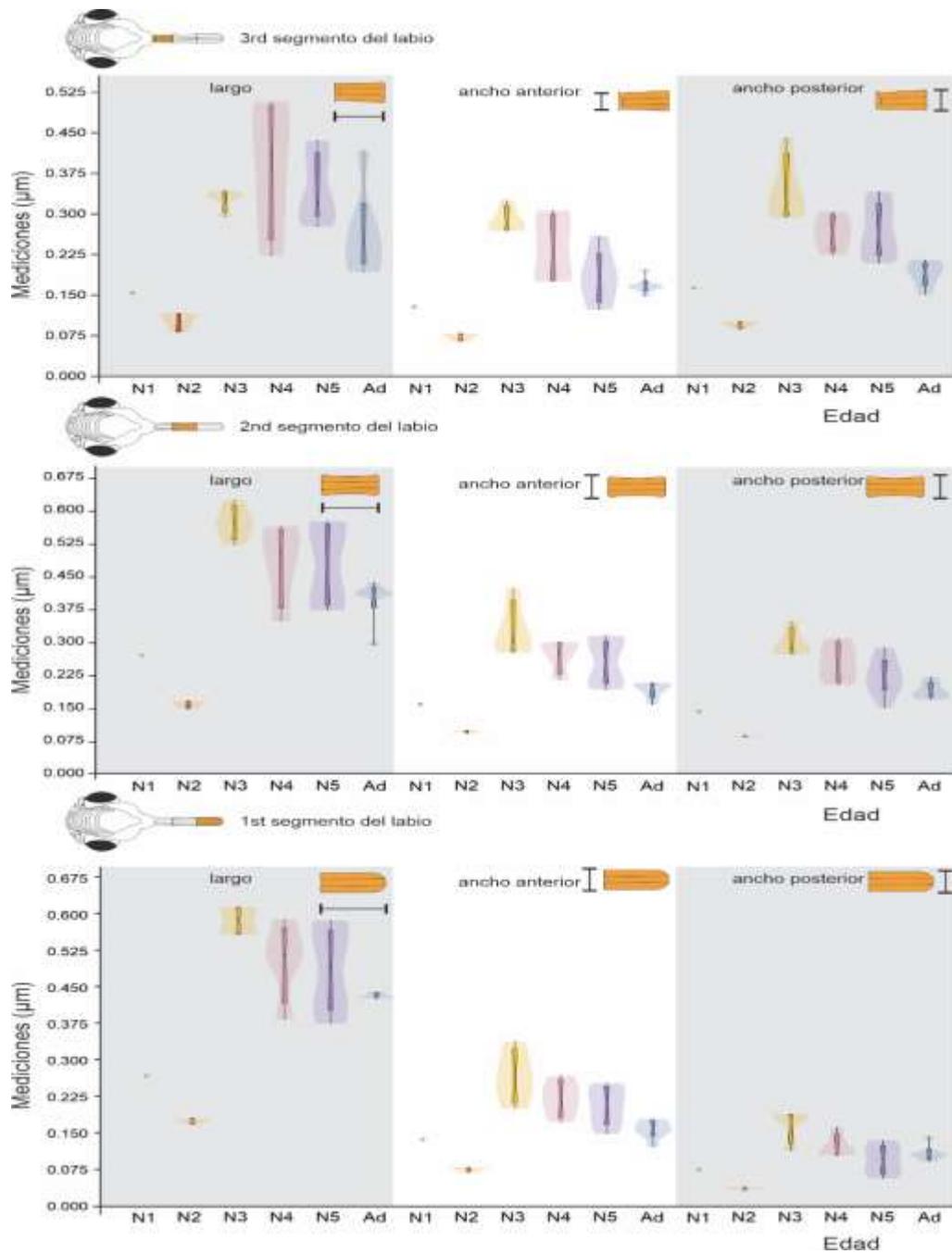


Figura 23. Medidas del largo y ancho de cada segmento del labio en cada estado de ninfal

Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis fueron estadísticamente significativos en todas las comparaciones ($H_{LS1}(5) = 12.03$, $p_{LS1} = 0.01$; $H_{ASS1}(5) = 15.94$, $p_{ASS1} = 0.003$; $H_{APS1}(5) = 18.61$, $p_{APS1} < 0.001$; $H_{LS2}(5) = 13.11$, $p_{LS2} = 0.01$; $H_{ASS2}(5) = 15.94$, $p_{ASS2} = 0.003$; $H_{APS2}(5) = 16.09$, $p_{APS2} = 0.002$; $H_{LS3}(5) = 13.67$, $p_{LS3} = 0.008$; $H_{ASS3}(5) = 15.9$, $p_{ASS3} = 0.004$; $H_{APS3}(5) = 13.89$, $p_{APS3} = 0.007$). Esto sugiere que los rangos medios de los estadios ninfales en todos los

caracteres evaluados no son iguales. Para investigar más a fondo las diferencias entre los estadios ninfales, se realizaron pruebas pareadas de Mann-Whitney. Con esta prueba, se mostró que para la longitud del primer segmento del labio (LS1) solo hay diferencias entre la NII y NV ($p = 0.018$), la NII y los adultos ($p = 0.028$) y la NV y los adultos ($p = 0.045$). En el caso del ancho anterior del segmento 1 (AAS1), hay diferencias entre la NII y NV ($p = 0.018$), la NII y los adultos ($p = 0.028$), la NIII y NV ($p = 0.008$), la NIII y los adultos ($p = 0.014$) y la NV y los adultos ($p = 0.041$). Para el ancho posterior del primer segmento (APS1) la NII es diferente de NIII ($p = 0.049$), de NIV ($p = 0.049$), de NV ($p = 0.018$) y de los adultos ($p = 0.027$); mientras que los adultos son diferentes de NIII ($p = 0.027$), NIII ($p = 0.014$), NIV ($p = 0.014$) y NV ($p = 0.003$). En la longitud del segundo segmento del labio (LS2) hay diferencias entre la NII y NIII ($p = 0.049$), la NII y NIV ($p = 0.049$), la NII y NV ($p = 0.018$), la NII y los adultos ($p = 0.027$) y la NIII y los adultos ($p = 0.014$). En el caso del ancho anterior del segmento 2 (AAS2), hay diferencias entre la NII y NV ($p = 0.018$), la NII y los adultos ($p = 0.028$), la NIII y los adultos ($p = 0.014$), la NIV y los adultos ($p = 0.014$) y la NV y los adultos ($p = 0.027$). Para el ancho posterior del segundo segmento (APS2) la NII es diferente de NIII ($p = 0.049$), de NIV ($p = 0.049$), de NV ($p = 0.018$) y de los adultos ($p = 0.027$), la NIII es diferente de la NV ($p = 0.026$); mientras que los adultos son diferentes de NIII ($p = 0.027$), NIII ($p = 0.014$) y NIV ($p = 0.042$). Finalmente, en la longitud del tercer segmento del labio (LS3) hay diferencias entre la NII y NIII ($p = 0.049$), la NII y NIV ($p = 0.049$), la NII y NV ($p = 0.018$), la NII y los adultos ($p = 0.026$) y la NIII y los adultos ($p = 0.013$). En el caso del ancho anterior del segmento 3 (AAS3), hay diferencias entre la NII y NV ($p = 0.018$), la NII y los adultos ($p = 0.028$), la NIII y los adultos ($p = 0.014$), la NIV y los adultos ($p = 0.042$) y la NV y los adultos ($p = 0.033$). Para el ancho posterior del tercer segmento (APS2) la NII es diferente de NV ($p = 0.018$) y de los adultos ($p = 0.027$), la NIII es diferente de la NV ($p = 0.021$) y la NIII es diferente a los adultos ($p = 0.024$).

Tabla 11. Pruebas p-valores emparejados, para determinar diferencias significativas entre las distintas fases ontogénicas. Las celdas marcadas muestran el nivel significancia de la prueba.

	Ninfa I	Ninfa II	Ninfa III	Ninfa IV	Ninfa V	Adultos
Ninfa I		0.247	0.1967	0.1986	0.1121	0.1435
Ninfa II	0.247		0.0278*	0.0282*	0.0067*	0.0134*
Ninfa III	0.1967	0.0278*		0.347	0.048*	0.0053*
Ninfa IV	0.1986	0.0282*	0.347		0.4269	0.0383*
Ninfa V	0.1121	0.0067*	0.048*	0.4269		0.083
Adultos	0.1435	0.0134*	0.0053*	0.0383*	0.083	

*valores de significancia <0.05

Al evaluar los modelos de regresión lineal con el método de entrada de mínimos cuadrados, para predecir el efecto de la longitud y anchura anterior y posterior de cada segmento del labio con respecto a la longitud total del labio, se

observó que la ecuación de regresión fue estadísticamente significativa para todas las combinaciones realizadas (Fig. 24). El valor R^2 osciló entre 0,49 y 0,95, siendo las relaciones entre la longitud de los tres segmentos las más ajustadas al modelo, mostrando R^2 de 0.82 a 0.85. En estos últimos casos, se indica que más del 80% del cambio en la longitud total del labio puede ser explicado por el modelo que contiene la longitud de cada uno de los segmentos del labio.

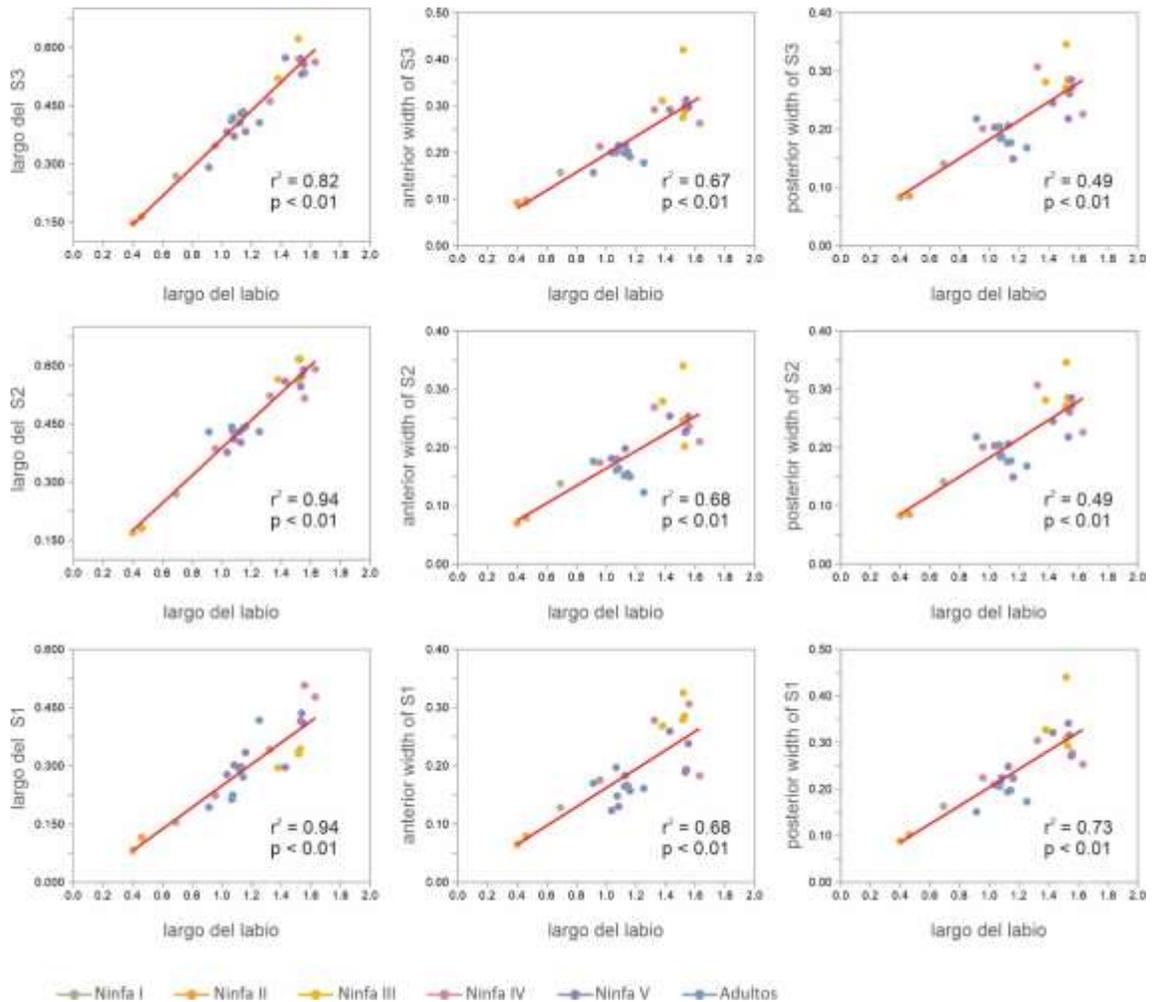


Figura 24. Regresiones lineales que relacionan el largo de cada uno de los segmentos con el ancho anterior y posterior del mismo, para cada estadio ninfal.

La media y la desviación estándar de la longitud y el diámetro basal de cada tipo de sensila en cada fase de desarrollo se enumeran en la Tabla 10. El análisis de varianza sólo se realizó en los tipos de sensila Sb1, Sb4, Str1 y Hs. Sin embargo, los tipos de sensilas Sb3 y Fls no se analizaron porque sólo se pudieron cuantificar dos sensilas y los tipos Ps y Mt sólo están presentes en los adultos.

En el caso de la longitud de la sensila Sb1, el análisis de la varianza mostró diferencias significativas ($SS= 0,004$, $F= 18,51$, $p<0,001$), mientras que las

pruebas pareadas mostraron que existen diferencias significativas entre todos los estadios excepto para la ninfa V y la ninfa II. En la anchura basal de la sensila Sb1 el análisis de varianza mostró diferencias significativas ($SS= 0,000$, $F= 9,18$, $p<0,001$); las pruebas pareadas mostraron que la ninfa I es diferente de las ninfas IV, V y de los adultos; las ninfas II y III son diferentes de las ninfas V y de los adultos y las ninfas IV son diferentes de los adultos. En el caso de la longitud de la sensila Sb4, el análisis de varianza mostró diferencias significativas ($SS= 0,009$, $F= 2,81$, $p= 0,02$), mientras que las pruebas pareadas mostraron que la ninfa I es diferente de las ninfas II, III, V y de los adultos. En la anchura basal de la sensila Sb4 el análisis de varianza mostró diferencias significativas ($SS= 0,000$, $F= 9,73$, $p<0,001$); las pruebas pareadas mostraron que la ninfa I es diferente de las ninfas II, IV, V y los adultos; las ninfas II son diferentes de las ninfas III y las ninfas III son diferentes de las ninfas IV, V y los adultos. En la longitud de la sensila Str1, el análisis de varianza mostró diferencias significativas ($SS= 0,08$, $F= 154,2$, $p<0,001$); las pruebas pareadas mostraron que la ninfa I es diferente de todos los estadios restantes; las ninfas II y III son diferentes de las ninfas IV y los adultos, las ninfas IV son diferentes de las ninfas V y los adultos y la ninfa V es diferente de los adultos. No se encontraron diferencias significativas en el diámetro basal de las sensilas de tipo Str1 ($SS= 0,001$, $F= 1,23$, $p= 0,27$). En el diámetro basal de las sensilas tipo Hs no se encontraron diferencias significativas ($SS= 0,000$, $F= 0,93$, $p= 0,46$).

3.5 Discusión

Las diferencias generales en la morfología en los distintos estadios de desarrollo de varios grupos de hemípteros se han evaluado en numerosos trabajos (por ejemplo, Guidoti y Barcellos, 2013; Raigorodski et al., 2011; Rocha et al., 2005; Sites et al., 1996; Sites y Willig, 1994). Así como, las preferencias alimentarias y los efectos de la dieta en los estadios ninfales (Acebes-Doria et al., 2016; Casteel et al., 2006; Lamp et al., 2004). A pesar de que los estadios inmaduros se desarrollan a través de varias mudas, en las que las partes cuticulares de la sensilla existente son reemplazadas y pueden desarrollarse nuevas sensilas (Zacharuk y Shields, 1991), el único trabajo publicado hasta la fecha que documenta en detalle los cambios morfológicos y la caetotaxia de las piezas bucales, en diferentes estadios postembrionarios es el de la cícada *Meimuna mongolica* (Hao et al., 2016).

El presente trabajo proporciona la primera descripción detallada de las piezas bucales de todos los estadios postembrionarios de *O. assimilis*, así como de sus estructuras constituyentes y órganos sensoriales. La conformación general de las piezas bucales de *O. assimilis* es la misma que la de otros miembros de Auchenorrhyncha, que tienen los mismos hábitos alimentarios (Adams y Fyfe, 1970; Anderson et al., 2006; Boyd et al., 2002; Forbes, 1969; Gao et al., 2022; Garzo et al., 2012; Mora et al. 2001, Pollard 1973, Rani y

Madhavendra, 1995, 2005; Wiesenborn, 2004; Zhao et al., 2010), a pesar de ello, existen diferencias en la forma y la chaetotaxia del labro, la chaetotaxia del labio y la forma del fascículo del estilete de *O. assimilis* con respecto a otros Auchenorrhyncha. Las piezas bucales de esta especie consisten en un labro cónico, un labio largo y cilíndrico dividido en tres segmentos, y un fascículo formado por dos estiletes mandibulares dentados, dos estiletes maxilares con canal alimentario y canal salival. La chaetotaxia del labio está compuesta por sensilas basicónicas, tricoideas, hemiesféricas, poriformes y dactilares y dos procesos cuticulares: las estructuras escamosas y las microtriquias.

Las primeras diferencias aparentes entre *O. assimilis* con otros Auchenorrhynchos son la forma, la ausencia de sensilas y de procesos cuticulares en el labro. Algunos miembros de la superfamilia Fulgoroidea tienen labros cónicos, con o sin sensilas (Hao et al., 2016; Gao et al., 2022), sin embargo, algunos Membracoideos tienen un labro liso (Pan, 2013; Jiang et al., 2022) y en los Cicadidae, *M. mongolica*, las ninfas tienen un labro cuadrado, sin sensilas evidentes y con estrías en el margen terminal, pero en los adultos el labro es cónico con sensilas tricoideas tipo I y II, sensilas poriformes y procesos cuticulares (Hao et al., 2016). La segunda diferencia es el número de segmentos labiales y su tamaño, por ejemplo, *Lycorma delicatula* tiene cinco segmentos labiales de diferentes dimensiones y un surco labial que divide la cara dorsal del labio (Hao et al., 2016), *Alobaldia tobae*, *Maiestas dorsalis* y *Stirellus indrus* tiene tres segmentos labiales, pero los dos primeros segmentos son relativamente similares, mientras que en *S. indrus* el segmento distal es más largo (Zhang et al. 2020). Sin embargo, las especies de Cicadellidae y Cidoidea tienen tres segmentos labiales de diferentes tamaños cada uno (Emeljanov, 1987; Gao et al., 2022; Jiang et al., 2022; Whang et al., 2015), igual que *O. assimilis*, estas diferencias son a menudo útiles para la clasificación taxonómica, la identificación, y para la comprensión de la biología de estos insectos (Gullan y Cranston, 2005).

Como se observa en los resultados del desarrollo de los tres segmentos del labio, los estadios ninfales III, IV y V presentan la mayor variabilidad y alcanzan el mayor tamaño tanto en longitud como en anchura anterior y posterior. Es durante estos estadios cuando se produce un cambio significativo en la alimentación, ya que a partir del estadio NIII se produce una migración desde las raíces de herbáceas y/o arbustos a raíces de pino (Cid- Muñoz et al., 2020). A partir del estado adulto, *Ocoaxo assimilis* se alimenta exclusivamente de acículas de pino (Cid-Muñoz et al., 2020), lo que sugiere que ya no necesitan modificar el tamaño de sus piezas bucales. Un comportamiento similar se observa en *Empoasca fabae*, donde las ninfas prefieren asentarse sobre hojas de alfalfa, mientras que los adultos lo hacen sobre tallos (Lamp et al., 2004). Una hipótesis para este comportamiento es que la presencia de tricomas de secreción glandular en los tejidos jóvenes del tallo puede hacer que las chicharritas migren a tejidos más lignificados (Casteel et al., 2006). La discriminación de los instares ninfales

a través de los caracteres morfométricos del labio y sus segmentos fueron similares a los análisis previos realizados por Cid Muñoz et al. (2020) que discriminan el mismo número de instares con medidas morfométricas del cuerpo de *O. assimilis*; sin embargo, en el último estadio no se pudieron reconocer los subgrupos correspondientes a los estadios ninfales Va y Vb, debido a que no se analizaron caracteres discretos; lo que deja los estadios ninfales como cinco estrictamente; solo reconociendo el estadio ninfal Vb por la coloración, todas estas variaciones muestran cambios morfológicos (Hou et al., 2015).

La variación de los procesos cuticulares y de las sensilas presentes en el labio de los miembros de Auchenorrhyncha es grande (Backus, 1988; Hao et al., 2016; Jiang et al., 2022; Zhang et al., 2020); la variación entre las sensilas su posición y número suelen atribuirse a los muy diferentes microhábitats que utilizan en los diferentes estadios de vida (Hao et al., 2016; Zhang et al., 2020). Se ha observado que las sensilas rostrales pueden responder a diferentes estímulos, la mayoría de ellos son quimiorreceptores y mecanorreceptores, producidos por la planta huésped (Backus y McLean, 1982; Brözek y Bourgoïn, 2013; Foster et al., 1983; Rani y Madhavendra, 2005; Wang et al., 2015; Zhao et al., 2010), además de sondear y localizar los sitios de alimentación en la mayoría de los Hemípteros (Cobben, 1978; Gao et al. 2022; Hao et al. 2016; Jiang et al. 2022; Rani y Madhavendra 2005). La clasificación de las sensilas se basa principalmente en sus formas y tamaños (longitud), los nombres de los diferentes tipos morfológicos de sensilas son utilizados de forma variable e intercambiable por diferentes autores, pero actualmente en la categorización de las sensilas la longitud no es un criterio importante, debido a las discrepancias en las descripciones de las sensilas en las especies (Taszakowski et al., 2023).

En la punta labial de *O. assimilis* se observan dos tipos de sensilas principalmente las Fls y Sb4, estas sensilas se encuentran distribuidas simétricamente en cada lóbulo de la lbt formando pares. Los pares de Sb4, aumentan con la edad, de 11 en NI a 18 en adultos y las Fls se mantienen en cada lóbulo, a diferencia de los adultos de *M. mongolica*, *S. shinshana* y *E. sipra* que no presentan sensilla Fls (Hao et al., 2016). El número de pares de Sb en la punta labial de los adultos es similar al de algunos Fulgoroidea (Brözek y Bourgoïn 2013). Las sensilas quimiorreceptoras suelen tener un poro en su parte apical (Altner y Prillinger, 1980; Chapman, 1998; Taszakowski et al., 2023, Wang et al., 2020), función que podrían cumplir las Fls de la punta labial de *O. assimilis*. La ubicación de las Sb de algunos Cicadellidae sugiere que no sólo son receptores olfativos y gustativos, sino que también pueden desempeñar un papel en la quimiorrecepción o mecanorrecepción, ya que también detectan la humedad (Backus y McLean, 1982, Cobben 1978; Rani y Madhavendra, 1995; Zhao et al., 2020; Walker y Gordh, 1989), en las especies mencionadas se encuentran en el tercer segmento labial, pero en *O. assimilis* se encuentran principalmente en la punta labial y en la parte ventral del segundo segmento.

Las Hs tienen un solo poro y son probablemente sensilas gustativas o quimiorreceptores de contacto (Hao et al., 2016) porque todos los tipos de sensilas uniporosas que responden a estímulos gustativos también pueden responder a olores fuertes (Zacharuk, 1980; Brožek y Zettel, 2014), en *O. assimilis* las Hs están presentes durante todo el desarrollo post embrionario solo en lbs3. Las Ps, son multiporosas, sugiriendo una función olfativa y termoreceptora (Brözek y Bourgoïn, 2013), este tipo de sensilas solo se presentan los adultos a lo largo del labio. La sensila más abundante en el labio de *O. assimilis* es la Str, una sensila no porosa que suele clasificarse como mecanosensila (Gao et al., 2022), las Str detectan cambios en la posición del labio y del fascículo estiletar, son los más abundantes en otros hemípteros (Hao et al., 2016; Leopold et al., 2003; Rani y Madhavendra, 1995; Zhang et al., 2020; Zhao et al., 2010), sin embargo, no hay unanimidad sobre la función de estos órganos sensoriales en los hemípteros (Cobben, 1878) y es posible asignar sensilas a grupos funcionales basándose en estructuras cuticulares externas, como la presencia de un poro, pero las diferencias en la forma no siempre concuerdan con las diferencias en las estructuras internas funcionalmente relevantes (Hao et al., 2016).

Al igual que otros Auchenorrhyncha, *O. assimilis* tiene un equipo sensorial diverso con una variación significativa en el tipo y la distribución de las sensilas (Brözek y Bourgoïn, 2013; Brözek y Zettel, 2014), En otros Hemíptera se ha demostrado que la variabilidad interespecífica y la similitud intraespecífica en la forma y el número de sensilas labiales tienen una utilidad potencial como caracteres taxonómicos/diagnósticos (Catalá, 1996; Brözek y Chłond 2010; Brözek y Bourgoïn, 2013; Brözek y Zettel, 2014) y este estudio proporciona una base para el estudio de la chaetotaxia de otras especies de *Ocoaxos*.

Los estiletes mandibulares de *M. mongolica* (Hao et al., 2016), los de varios leafhoppers, planthoppers (Brözek y Herczek 2001, Sogawa 1973) y los de *O. assimilis* son ligeramente más pequeños que los maxilares, el extremo afilado y las protuberancias del estilete mandibular estabilizan el movimiento de los estiletes maxilares durante la palpación (Hao et al., 2016). Las crestas (Sr) proporcionan un aspecto dentado y son las estructuras especializadas para perforar los tejidos vegetales (Garzo et al., 2012; Leopold et al., 2003; Liang et al., 2013; Rani y Madhavendra, 2005; Wang et al., 2015; Zhao et al., 2010), el número y el tamaño de las Sr en los estiletes varía entre los hemípteros (Dai et al., 2014; Hao et al., 2016; Zhao et al., 2010) y puede reflejar la variación en las propiedades del tejido de la planta huésped (Garzo et al., 2012). La limitada variación en los estiletes puede deberse a las fuertes limitaciones funcionales y al hábito fitófago que muestran las especies del grupo (Wang et al., 2015). Por lo general, los Auchenorrhyncha tienen de 2 a 5 dendritas en cada estilete maxilar y de 1 a 3 en cada estilete mandibular (Backus y McLean, 1982; Dai et al., 2014; Zhao et al., 2010), pero el fascículo estiletar de *Philagra albinotata* (Wang et

al.,2015), tiene un canal dendrítico en cada mandíbula y uno en cada maxilar y forma de medialuna en sección transversal, características también presentes en el fascículo estiletar de *O. assimilis*.

AGRADECIMIENTOS

M. en C. Berenit Mendoza Garfias, del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad y del Laboratorio Nacional de Biodiversidad (LANABIO) en la obtención de las imágenes de Microscopía Electrónica de Barrido. Este proyecto fue financiado por PAPIIT-UNAM IA201720 y CONACyT Fronteras de la Ciencia (139030) (F.A.-T.). R.M.C. (850020), M.C.E. (1107902) y J.G.R. (617368) fueron becarios CONACyT, F.A.T. y G.C.R. son miembros del Sistema Nacional de investigadores-CONACyT.

3.6 Literatura

Acebes-Doria, A. L., Leskey, T. C., & Bergh, J. C. Host Plant Effects on *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) Nymphal Development and Survivorship. *Environmental Entomology*. 2016: 45(3): 663–670.

Altner, H.; Prillinger, L. Ultrastructure of Invertebrate Chemo-, Thermo-, and Hygroreceptors and Its Functional Significance. *Int. Rev. Cytol.* 1980:67: 69–139.

Ammar, E.-D. & Hall, D. G. New and simple methods for studying hemipteran stylets, bacteriomes, and salivary sheaths in host plants. *Ann Entomol Soc Am.* 2012:105:731–739.

Anderson, W. G. et al. Chinch Bug (Hemiptera: Blissidae) Mouthpart morphology, probing frequencies, and locations on resistant and susceptible germplasm. *J Econ Entomol.* 2006:99:212–221

Backus, E.A., McLean, D.L., 1982. The sensory systems and feeding behavior of leafhoppers. I. The aster leafhopper, *Macrosteles fascifrons* Stål (Homoptera, Cicadellidae). *J. Morphol.* 172, 361-379

Boyd, D.W., Cohen, A.C., Alverson, D.R. Digestive enzymes and styletmorphology of *Deraeocoris nebulosus* (Hemiptera: Miridae), a predacious plantbug. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 2002: 95: 395-401

Boyd, D.W.; Cohen, A.C.; Alverson, D.R. Digestive enzymes and stylet morphology of *Deraeocoris nebulosus* (Hemiptera: Miridae), a predacious plant bug. *Ann. Entomol. Soc. Am.*2002:95: 395–401.

Brentassi, M.E.; de Remes Lenicov, A.M.M. Feeding behavior of the vector *Delphacodes kuscheli* (Hemiptera: Fulgoromorpha: Delphacidae) on maize and oat. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 2007:43:205–212.

Brözek J, Bourgoïn T, Szwedó J. The interlocking mechanism of maxillae and mandibles in Fulgoroidea (Insecta: Hemiptera: Fulgoromorpha). *Polskie Pismo Ent.* 2006: 75:239–253.

Brözek, J. & Herczek, A. Internal structure of the mouthparts of true bugs (Hemiptera: Heteroptera). *Pol J Entomol.* 2004:73:2.

Brözek, J. & Herczek, A. Modification in the mouthparts structure in selected species of Cicadellidae (Hemiptera: Cicadomorpha). *Acta Entomol Siles* .2001:7, 8.

Brözek, J. & Bourgoïn, T. Morphology and distribution of the external labial sensilla in Fulgoromorpha (Insecta: Hemiptera). *Zoomorphology.* 2013:132: 33–65.

Brözek, J. & Zettel, H. A comparison of the external morphology and functions of labial tip sensilla in semiaquatic bugs (Hemiptera:Heteroptera: Gerromorpha). *Eur. J. Entomol.* 2014:111: 275–297.

Brözek, J. & Chłond, D. Morphology, arrangement and classification of sensilla on the apical segment of labium in Peiratinae (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). *Zootaxa.* 2010:2476: 39–52.

Catalá, S. Sensilla associated with the labium of eight species of Triatominae. *J. Morphol.* 1996: 228: 195–201.

Carvalho, G. S. y Webb, M. D. Cercopid Spittle Bugs of the New World (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cercopidae). *Pensoft Series Faunistica.* 2005.

Casteel, C. L., Ranger, C. M., Backus, E. A., Ellersieck, M. R., & Johnson, D. W. Influence of plant ontogeny and abiotic factors on resistance of glandular-haired alfalfa to potato leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae). *Journal of Economic Entomology.* 2006: 99(2): 537–543.

Castro-Valderrama, U., Romero-Nápoles, J., Peck, D. C., Valdez-Carrasco, J. M., Llanderal-Cázares, C., Bravo-Mojica, H., Hernández-Rosas, F., y Cibrián-Llanderal, V. D. First report of spittlebug species (Hemiptera: Cercopidae) associated with Pinus species (Pinaceae) in Mexico. *Florida Entomologist.* 2017: 100: 206–208.

Chapman, R.F. Mechanoreception. Chemoreception. Mouthparts and feeding. In *The Insects, Structure and Function*; Chapman, R.F., Ed.; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 1998; pp. 610–652.

Cid-Muñoz, R., Cibrián-Tovar, D., Valadez-Moctezuma, E., Estrada-Martínez, E. y Armendáriz-Toledano, F. Biology and life stages of pine spittle bug *Ocoaxo assimilis* Walker (Hemiptera: Cercopidae). *Insects.* 2020: 11(2): 96.

Cobben R.H. Evolutionary trends in heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies. Wageningen, Mededlingen Landbouwhoge School. 1978: 407.

Cryan, J. R. Molecular phylogeny of Cicadomorpha (Insecta: Hemiptera: Cicadoidea, Cercopoidea and Membracoidea): adding evidence to the controversy. *Syst Entomol.* 2005:3:563–574.

Dai, W., Pan, L., Lu, Y., Jin, L. & Zhang, C. External morphology of the mouthparts of the whitebacked planthopper *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae), with special reference to the sensilla. *Micron.* 2014:56:8–16.

Eilers, E. J., Talarico, G., Hansson, B. S., Hilker, M. & Reinecke, A. Sensing the underground—ultrastructure and function of sensory organs in root-feeding *Melolontha melolontha* (Coleoptera: Scarabaeinae) larvae. *Plos One.* 2012:7: e41357.

Emeljanov, A. F. The phylogeny of Cicadina (Homoptera, Cicadina) based on comparative morphological data. *T All-Union Entomol Soc.* 1987: 69:19–108.

Forbes, A. R. The stylets of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Can Entomol.* 1969:101: 31–41

Foster, S.; Goodman, L.J.; Duckett, J.G. Ultrastructure of sensory receptors on the labium of the rice brown planthopper. *CellTissue Res.*1983:230:353–366.

Garzo, E.; Bonani, J.P.; Lopes, J.R.S.; Fereres, A. Morphological description of the mouthparts of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae). *Arthropod Struct. Dev.* 2012:41: 79–86.

Giglio, A.; Ferrero, E.A.; Perrotta, E.; Tripepi, S.; Brandmayr, T.Z. Ultrastructure and comparative morphology of mouthpartsensilla in ground beetle Larvae (Insecta, Coleoptera, Carabidae). *Zool. Anz.*2003:242: 277–292.

Goldsmith, A., Dey, S., Kalita, J. & Choudhury, R. Ontogeny of mouthpart sensilla of *Muga silkworm*: A scanning electron microscopic study. *Micro Res Tech.* 2014:77: 120–132.

Guidoti, M., & Barcellos, A. On the nymphs of lantana lace bug *Teleonemia scrupulosa* Stål (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae: Tinginae): Ontogenetic features of integumentary structures highlighted. *Zootaxa.* 2013: 3613(3).

Hao, Y., Dietrich, C. H., & Dai, W. Development of mouthparts in the cicada *Meimuna mongolica* (Distant): Successive morphological patterning and sensilla differentiation from nymph to adult. *Scientific Reports.* 2016: 6.

Jiang, L. & Hua, B. Z. Functional morphology of the larval mouthparts of Panorpididae compared with Bittacidae and Panorpidae (Insecta: Mecoptera). *Org Divers Evol.* 2015:15: 671–679.

Jiang, J., Dietrich, C. H., Li, C., & Song, Y. Comparative morphology of part of the integumental fine structure of two Erythroneurine species: *Singaporea shinshana* (Matsumura, 1932) and *Empoasca sipra* Dworakowska, 1980 (Hemiptera, Cicadellidae, Typhlocybinae). *ZooKeys.* 2022: 1103: 1–23.

Labandiera C.C. Insect mouthparts: Ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1997:28:153-193.

Lamp, W. O., Nielsen, G. R., Fuentes, C. B., & Quebedeaux, B. Feeding site preference of potato leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) on alfalfa and its effect on photosynthesis. *J. Agric. Urban Entomol.* 2004: 21(1): 25–38.

Leopold, R.A.; Freeman, T.P.; Buckner, J.S.; Nelson, D.R. Mouthpart morphology and stylet penetration of host plants by the glassy-winged sharpshooter, *Homalodisca coagulata* (Homoptera: Cicadellidae). *Arthropod Struct. Dev.* 2003:32:189–199.

Liang, A. Occurrence of the latero-subapical labial sensillum in *Borysthenes maculata* and *Andes marmorata* (Hemiptera: Fulgoromorpha: Cixiidae). *J Entomol Sci.* 2005:40:428–437.

Liang, X., Zhang, C., Li, Z., Xu, L. & Dai, W. Fine structure and sensory apparatus of the mouthparts of the pear psyllid, *Cacopsylla chinensis* (Yang et Li) (Hemiptera: Psyllidae). *Arthropod Struct Dev.* 2013:42: 495–506.

Liu, Z., Hua, B. Z. & Liu, L. Ultrastructure of the sensilla on larval antennae and mouthparts in the peach fruit moth, *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae). *Micron.* 2011:42: 478–483.

Mora, R.; Retana, A.; Espinoza, A.M. External morphology of *Tagosodes orizicolus* (Homoptera: Delphacidae) revealed by scanning electron microscopy. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 2001:94: 438–448.

Paladini, A., Takiya, D. M., Urban, J. M. y Cryan, J. R. New World spittlebugs (Hemiptera: Cercopidae: Ischnorhininae): Dated molecular phylogeny, classification, and evolution of aposematic coloration. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 2018: 120: 321–334.

Pollard, D. G. Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera, Aphidoidea): a review. *Bull Entomol Res.* 1973:62:631–714.

Rani P.U, Madhavendra S.S. Morphology and distribution of antennal sense organs and diversity of mouthpart structures in *Odontopus nigricornis* (Stål) and *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera). *Int J Insect Morphol.* 1995: 24:119–132.

Rani, P.U.; Madhavendra, S.S. External morphology of antennal and rostral sensillae in four hemipteran insects and their possible role in host plant selection. *Int. J. Trop. Insect Sci.* 2005:25: 198–207.

Razaq, A., Kashiwazaki, T., Mohammad, P. & Shiraishi, M. SEM Observations on the citrus green aphid *Aphis citricola* van der Goot (Homoptera: Aphididae). *Pak J Biol Sci.* 2000:3: 949–952.

Rodríguez, Ch. J., Castro, V. U., Morales, R. A. y Peck, D. C. Biología del salivazo *Prosapia simulans* (Homoptera: Cercopidae), nueva plaga de gramíneas cultivadas en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología.* 2003: 29: 149–155.

Sogawa, K. Feeding of the rice plant- and leafhoppers. *Rev Plant Prot Res.* 1973:6:31–43

Taszakowski, A.; Masłowski, A.; Brözek, J. Labial Sensory Organs of Two Leptoglossus Species (Hemiptera: Coreidae): Their Morphology and Supposed Function. *Insects.* 2023: 14: 30.

Walker, G. P. & Gordh, G. The occurrence of apical labial sensilla in the Aleyrodidae and evidence for a contact chemosensory function. *Entomol Exp Appl.* 1989:51:215–224.

Wang, T.; Pan, L.; Zhang, Y. y Dai W. Morphology of the mouthparts of the spittlebug *Philagra albinotata* Uhler (Hemiptera: Cercopoidea: Aphrophoridae). *Arthropod Structure & Development.* 2015: 44:121-130.

Wang, Y.; Brözek, J.; Dai, W. Morphological Disparity of the Mouthparts in Polyphagous Species of Largidae (Heteroptera: Pentatomomorpha: Pyrrhocoroidea) Reveals Feeding Specialization. *Insects.* 2020,11, 145.

Weirauch C., Schuh R.T. Systematics and evolution of Heteroptera: 25 years of Progress. *Annu Rev Entomol.* 2011:56:487.

White, J. & Strehl, C. E. Xylem feeding by periodical cicada nymphs on tree roots. *Ecol Entomol.* 1978:3:323–327.

Wiesenborn, W.D. Mouth Parts and Alimentary Canal of *Opsius stactogalus* Fieber (Homoptera: Cicadellidae). *J. Kansas Entomol.Soc.*2004:77:152–155

Zhao, L., Dai, W., Zhang, C. & Zhang, Y. Morphological characterization of the mouthparts of the vector leafhopper *Psammotettix striatus* (L.) (Hemiptera: Cicadellidae). *Micron.* 2010:41:754–759.

Zhu, H. H., He, H. & Wei, C. Oviposition and control of *Cryptotympana atrata* (Fabricius) in apple orchards of Weibei Region, Shaanxi, China. Forest Pest & Disease. 2012:6:8–12.

Tabla 12. Distribución y datos morfométricos de varias sensilas en diferentes estadios de *Ocoaxo assimilis*. Los datos son valores medios \pm SE obtenidos mediante microscopía electrónica de barrido. N1-N5, primer a quinto estadio ninfal; N = número de muestras; Str, sensila tricodea; Sb1, 3-4, sensila basiconica I, III-IV; Hs, sensila hemisférica; Ps, sensila poriforme; Fls, sensila dactilar; Scs, estructuras escamosas; Mt, microtriquia; Lbs 1, 2, 3, primer, segundo y tercer segmentos labiales; lbt, punta labial

Tipo de sensila	N1				NII				NIII				NIV				NVa				NVb				Adulto			
	Distribución	N	Longitud (µm)	Diametro basal (µm)	Distribución	N	Longitud (µm)	Diametro basal (µm)	Distribución	N	Longitud (µm)	Diametro basal (µm)	Distribución	N	Longitud (µm)	Diametro basal (µm)	Distribución	N	Longitud (µm)	Diametro basal (µm)	Distribución	N	Longitud (µm)	Diametro basal (µm)	Distribución	N	Longitud (µm)	Diametro basal (µm)
Sb1	lbs2	6	0.012 \pm 0.00068	0.00216 \pm 0.00016	lbs1-2	7	0.01971 \pm 0.00071	0.002428 \pm 0.000202	lbs1-2	9	0.017666 \pm 0.00044	0.002555 \pm 0.000175	lbs1-2	7	0.023857 \pm 0.001033	0.003142 \pm 0.00026	lbs1-2	8	0.018125 \pm 0.00074	0.003 \pm 0.000188	lbs1-2	8	0.030625 \pm 0.00098	0.0045 \pm 0.00018	lbs1-2	10	0.0364 \pm 0.00268	0.0041 \pm 0.00017
Sb3	lbs2	2	0.0075 \pm 0.0005	0.0015 \pm 0.0005	lbs2	2	0.009 \pm 0	0.002 \pm 0	lbs2	4	0.0125 \pm 0.00064	0.00225 \pm 0.00025	lbs2	2	0.014 \pm 0.002	0.003 \pm 0	lbs2	2	0.0145 \pm 0.0005	0.0035 \pm 0.0005	lbs2	2	0.0145 \pm 0.0005	0.0035 \pm 0.0005				
Sb4	lbt	8	0.01337 \pm 0.00319	0.00212 \pm 0.00035	lbt	7	0.028428 \pm 0.00481	0.004142 \pm 0.00026	lbt	9	0.0024 \pm 0.001986	0.003 \pm 0.000288	lbt	7	0.020571 \pm 0.002505	0.00428 \pm 0.000285	lbt	7	0.020571 \pm 0.002505	0.004285 \pm 0.0002857	lbt	9	0.028444 \pm 0.004419	0.004555 \pm 0.000376	lbt	11	0.027454 \pm 0.00364	0.004818 \pm 0.000295
Str	lbs1-3	8	0.0195 \pm 0.00183	0.00187 \pm 0.000125	lbs1-3	12	0.03466 \pm 0.00333	0.00233 \pm 0.000142	lbs1-3	12	0.03866 \pm 0.00206	0.005833 \pm 0.000329	lbs1-3	12	0.04875 \pm 0.003188	0.00325 \pm 0.00025	lbs1-3	12	0.040833 \pm 0.00334	0.00266 \pm 0.000142	lbs1-3	12	0.0385 \pm 0.00244	0.002916 \pm 0.000193	lbs1-3	13	0.12053 \pm 0.003422	0.0041538 \pm 0.000153
Fls	lbt	2	0.02 \pm 0.001	0.005 \pm 0	lbt	2	0.0255 \pm 0.0005	0.007 \pm 0	lbt	2	0.0215 \pm 0.0015	0.0065 \pm 0.0005	lbt	3	0.033 \pm 0.000577	0.007 \pm 0	lbt	2	0.0265 \pm 0.0005	0.007 \pm 0	lbt	2	0.0265 \pm 0.0005	0.007 \pm 0	lbt	2	0.023 \pm 0.004	0.0075 \pm 0.0005
Hs	lbs3	6		0.0045 \pm 0.000223	lbs3	8		0.00487 \pm 0.00029	lbs3	10		0.0048 \pm 0.0001333	lbs3	8		0.00537 \pm 0.000595	lbs3	8		0.00512 \pm 0.00035	lbs3	8		0.00512 \pm 0.00035	lbs3	6		0.004333 \pm 0.000557
Ps																									lbs1-3	13		0.000192 \pm 0.000017
Mt																									lbs3	10		0.037 \pm 0.0003

CONCLUSIONES GENERALES

Las tres especies que componen el complejo *Ocoaxo* de los Pinos se encuentran principalmente en las siguientes provincias: Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur.

En suelos de tipo leptosol y en Bosque de Pino- Encino y Bosque de Encino, se registró la existencia de las especies del complejo *Ocoaxo*.

El espectro alimenticio de los adultos de *O. assimilis* y *O. cardonai* fue muy similar entre sí ya que ambos se alimentan de *Pinus patula* y *Pinus pseudostrobus*.

Al igual que *O. assimilis* las otras dos especies que conforman el complejo son univoltinas.

Las especies del complejo *Ocoaxo* de los pinos presentan una marcada estacionalidad, sincronizada con la época de lluvias.

Las precipitaciones y la temperatura son factores cruciales en el inicio del desarrollo postembrionario de las especies del complejo.

Las especies de *Ocoaxo* tienen una amplia gama de tolerancia a la temperatura, pero las variaciones mínimas en los patrones de comportamiento estacional pueden tener un impacto en la distribución y el tamaño de la población de estos insectos.

Los mapas de distribución potencial muestran que la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental y los Altos de Chiapas son las áreas más amplias y continuas con mejor idoneidad ambiental para las tres especies.

La presencia de ninfas de *O. assimilis* está determinada por lugares con mayor elevación altitudinal.

Una mayor diversidad de especies forestales favorece la presencia de ninfas.

Los sitios con presencia de ninfas presentan una menor diversidad de especies en la vegetación de cobertura del estrato inferior.

La presencia de *Senegalia greggi* es un indicador de la ausencia de ninfas de *O. assimilis*.

La forma y la chaetotaxia del labro, la chaetotaxia del labio y la forma del fascículo del estilete, son características que diferencian a *O. assimilis* de otros Auchenorrhyncha.

La distribución y presencia de los diferentes tipos de sensilas a lo largo del labio en *O. assimilis*, demuestran la especificidad de estos órganos sensoriales en la búsqueda y selección del lugar de alimentación y la planta huésped.

El estudio de la chaetotaxia de *O. assimilis* es útil para comprender el proceso de selección de los sitios de alimentación y huéspedes. Además, de que la presencia de *O. assimilis* está determinada por factores correspondientes a la comunidad vegetal y el suelo. Todo esto aunado al conocimiento de las condiciones bioclimáticas óptimas para su distribución, nos brinda bases para plantear un buen programa de Manejo Integral que se puede extrapolar a las demás especies que conforman el complejo de los Ocoaxos de los pinos.

BIBLIOGRAFÍA

Carvalho, G. S., & Webb, M. D. (2005). *Cercopid Spittle Bugs of the New World (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cercopidae)* (Primera). Pensoft Series Faunistica.

Castro, U., Morales, A., & 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(3), 459–470. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000300015>

Castro-Valderrama, U., Carvalho, G. S., Peck, D. C., Valdez-Carrasco, J. M., & Romero Nápoles, J. (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., Hernández-Rosas, F., & Cibrián-Llanderal, V. D. (2017). First Report of Spittlebug Species (Hemiptera: Cercopidae) Associated with *Pinus* Species (Pinaceae) in Mexico. *Florida Entomologist*, 100(1), 206–208. <https://doi.org/10.1653/024.100.0136>

Cibrián Tovar, D., & Macías Sámano, J. E. (2021). Marco Conceptual y Desarrollo del Manejo Integrado de Plagas Forestales (MIPF). In D. Cibrián Tovar (Ed.), *Fundamentos para el Manejo Integrado de Plagas Forestales (MIPF)* (Primera, pp. 4–12). Universidad Autónoma Chapingo.

Cid-Muñoz, R., Cibrián-Tovar, D., Valadez-Moctezuma, E., Estrada-Martínez, E., & Armendáriz-Toledano, F. (2020). Biology and life stages of pine spittle bug *ocoaxo assimilis walker* (Hemiptera: Cercopidae). *Insects*, 11(2). <https://doi.org/10.3390/insects11020096>

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-enbosques-de-puebla>

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-enbosques-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.

Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayters, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, C. J., Simberloff, D., Swanson, F. J., Stocks, B. J., & Michael Wotton, B. (2001). Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience*, 51(9), 723. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:ccafd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:ccafd]2.0.co;2)

De la Cruz Zapata, G., García López, E., Sánchez Soto, S., Bautista Martínez, N., Ortiz Díaz, J. J., & Osorio Osorio, R. (2016). Identidad de Mosca Pinta (Hemiptera : Cercopidae) y sus Hospederas en Cañaverales en Cárdenas , Tabasco , México. *Southwestern Entomologist*, 41(1), 145–151.

Ewan, H. G. (1961). *The Saratoga Spittlebug: A destructive pest in red pine plantations* (Issue 1250).

Galindo, M. M. G. y Contreras, S. C. (2017). *La sanidad vegetal en México memoria historica*. San Luis Potosí: Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

Hamilton Andrew, K. G. (1982). The Insects and arachnids of Canada. In *The Spittlebugs of Canada (Homoptera: Cercopidae)* (p. 102). Biosystematics Research Institute Ottawa, Ontario.

- Klepzig, K. D., Adams, A. S., Handelsman, J., & Raffa, A. K. F. (2009). Symbioses: A Key Driver of Insect Physiological Processes, Ecological Interactions, Evolutionary Diversification, and Impacts on Humans*. *Environmental Entomology*, 38(1), 67–77. <https://academic.oup.com/ee/article/38/1/67/490091>
- Martínez Ávalos, J. G., Lara, M., Gaona, G., & Sánchez Ramos, G. (2012). Primer registro de *Clastoptera* sp (Hemiptera: Cercopidae) en *Harpalyce arborescens* (Fabaceae) del bosque tropical decido de Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4), 1233–1236. <https://doi.org/10.7550/rmb.26239>
- Nast, J. (1950). A revision of the genus *Sphenorhina* Am et. Serv. (Homoptera, Cercopidae). *Bulletin Entomologique de la Pologne*, 19, 114–148.
- Notario, A., Catresana, L., & Baragaño, J. R. (1981). Nota sobre un cercopido, *Haematoloma dorsatum* (Arhens), que ataca a los pinos. *Bol. Sr. Plagas*, 7(January 1981), 157–160.
- Peck, D. C. (1998). 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(4), 435–444.
- Pichardo Segura, L. A., Pérez Miranda, R., Ramírez Huerta, L., Arriola Padilla, V. J., & Ramírez García, A. G. (2017). Caracterización de zonas afectadas por el agente causal d la caída foliar de Pino en Puebla, México. *Agroproductividad*, 10(8), 35–41.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1st ed. México City, México.
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). (2017). *Memoria y prospectiva de las secretarías de estado*. Ciudad de México: Biblioteca Constitucional.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2018). Ley General de Desarrollo Forestal sustentable. Publicada el 5 de junio de 2018 en el Diario Oficial de la Federación. México.

Wilson, L. F. (1991). Pine spittlebug-Its Ecology and Management. In *United States Department of Agriculture Forest Service* (Agriculture Handbook, Vol. 695, Issue Agriculture Handbook 695). United States Department of Agriculture Forest Service.