

Determinación de las características del hábitat, asociados a la presencia de ninfas de *Ocoaxo assimilis*

Determination of habitat characteristics associated with the presence of nymphs of *Ocoaxo assimilis*

Raquel Cid-Muñoz¹ , Montserrat Cervantes-Espinoza² , Francisco Armendáriz-Toledano³ ,
Mario Reyna-González¹ , Gerardo Cuéllar-Rodríguez^{1*} 

¹Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales, Kilómetro 145, Nacional 85, CP. 67700. Linares, Nuevo León, México.

²Laboratorio de Ecología, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Ciudad de México, México.

³Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cto. Zona Deportiva S/N, Ciudad Universitaria. CP. 04510. Ciudad de México, México.

*Autor de correspondencia: luis.cuellarrd@uanl.edu.mx

Artículo científico

Recibido: 12 de abril 2025

Aceptado: 30 de octubre 2025

RESUMEN. Este estudio examina la relación entre la composición florística, las características del hábitat y los factores edáficos asociados a la presencia de ninfas de *Ocoaxo assimilis* en bosques de Pino-Encino en Puebla, México. Mediante un enfoque multidimensional que integró muestreo sistemático en cuadrantes, análisis de regresión logística, pruebas no paramétricas (Mann-Whitney U y Kruskal-Wallis), y métodos de análisis de similitud (ANOSIM, NMDS), se identificaron variables clave que influyen en la distribución de las ninfas. Los modelos de regresión logística revelaron que las ninfas prefieren sitios de mayor altitud y con una mayor diversidad florística, particularmente aquellos con especies indicadoras arbóreas como *Quercus rugosa*, *Quercus mexicana*, y las herbáceas *Euphorbia sp.* y *Verbena sp.*, mientras que la ausencia de *Senegalia greggii* también fue un factor importante. Aunque los factores edáficos no mostraron diferencias significativas, se sugirió que el contenido de arcilla podría tener un papel indirecto en la preferencia de hábitat. Estos resultados proporcionan nuevos conocimientos sobre las interacciones ecológicas en estos ecosistemas y establecen una base para el desarrollo de estrategias de monitoreo y manejo orientadas a la integridad del bosque.

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

ABSTRACT. This study examines the relationship between floristic composition, habitat characteristics and edaphic factors associated with the presence of *Ocoaxo assimilis* nymphs in Pino-Encino forests in Puebla, Mexico. Using a multidimensional approach that integrated systematic quadrat sampling, logistic regression analysis, nonparametric tests (Mann-Whitney U and Kruskal-Wallis), and similarity analysis methods (ANOSIM, NMDS), key variables influencing nymph distribution were identified. Logistic regression models revealed that nymphs prefer sites at higher altitudes and with greater floristic diversity, particularly those with arboreal indicator species such as *Quercus rugosa* and *Quercus mexicana*, as well as the herbaceous *Euphorbia sp.* and *Verbena sp.* The absence of *Senegalia greggii* was also found to be an essential factor. Although edaphic factors did not show significant differences, it was suggested that clay content might have an indirect role in habitat preference. These results provide new insights into ecological interactions in these ecosystems and establish a basis for developing monitoring and management strategies aimed at forest integrity.

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

INTRODUCCIÓN

Los Cercopoideos son comúnmente conocidos como salivazos, debido a la masa espumosa de saliva que producen sus ninfas al alimentarse (Cryan y Svenson 2010, Castro-Valderrama *et al.* 2017). Se les considera un grupo de chupadores de savia de importancia a nivel mundial (Thompson 2004) con una distribución neotropical. Algunas especies de esta familia son plagas de importancia agrícola (SAGARPA 2017) y forestal (Martínez-Avalos *et al.* 2012, Fonseca-Cipagauta y Franco-Lara 2024). Las ninfas de la familia Cercopidae se alimentan exclusivamente de raíces; mientras que los adultos 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 interés debido a que presentan alimentación vestigial, causando graves daños en bosques de pino en el centro de México (Castro-Valderrama *et al.* 2017, Muñoz *et al.* 2019), a este complejo de especies se le ha nombrado “Complejo *Ocoaxo* de los Pinos”. La información sobre las especies de este Complejo es limitada y se restringe al conocimiento de los hábitos alimenticios, a la distribución actual y potencial de los adultos (Castro-Valderrama *et al.* 2017, Cid-Muñoz *et al.* 2022) para *O. assimilis* se conoce su ciclo biológico, su relación con el clima y el espectro trófico del que se alimentan las ninfas (Cid-Muñoz *et al.* 2020).

La caracterización del hábitat de una especie es de vital importancia para comprender los factores involucrados en su supervivencia y desarrollo (Chiavacci *et al.* 2014). Se ha identificado que ciertos grupos de organismos están asociados a determinadas variables 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).

En grupos de Auchenorrhyncha, los factores determinantes de su distribución son la humedad del suelo y la composición de la vegetación (Eyre *et al.* 2001). Algunas especies de ese grupo, por la especificidad en la selección de su hábitat, son clave para la conservación de tipos específicos de pastizales (Eyre *et al.* 2005). En Cicadas, las características del hábitat afectan aspectos ecológicos como: la ubicación de centros de elección de pareja (Oberdörster y Grant 2006), la selección del lugar de oviposición (Yang 2006), la supervivencia y desarrollo de huevos y ninfas (Smith *et al.* 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 nitrofijadoras (Alvarenga *et al.* 2019, Thompson 1994).

Las ninfas de *O. assimilis* comúnmente se encuentran en árboles de *Pinus pseudostrobus var. apulcensis* (Pinaceae) y *Quercus rugosa* (Fagaceae); en menor frecuencia, en arbustos, *Symporicarpos microphyllus* (Caprifoliaceae), y herbáceas, *Bidens odorata* (Asteraceae) y *Penstemon barbatus* (Plantaginaceae) (Cid-Muñoz *et al.* 2020), estos resultados sugieren que 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.* 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 ayuden en un correcto monitoreo. Además, con estos datos se evaluaron los factores ambientales y estructurales que influyen en la presencia de ninfas de *Ocoaxo assimilis*, mediante el análisis de su preferencia por hábitats específicos, la relación con las características edáficas y la estructura de la vegetación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el municipio de Nicolás Bravo, Puebla, México, donde *Ocoaxo assimilis* ha causado daños a pinares entre 2008 y 2023 (Castro-Valderrama *et al.* 2017). La región presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano y altitudes de 1 860–2 800 msnm, dominada por bosques de pino-encino (*Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* y *Quercus rugosa*) (INEGI 2010, Cid-Muñoz *et al.* 2020). El muestreo se llevó a cabo en el predio “Las Majaditas”, dentro de un polígono de 42.5 ha correspondiente a un brote reportado por CONAFOR (2017).

Se utilizó un mapa con árboles que mostraban manchas cloróticas, síntoma característico del daño por *O. assimilis* (Castro-Valderrama *et al.* 2017), sobre el cual se superpusieron 30 cuadrantes de 200 × 200 m (Figura 1). En cada cuadrante se seleccionó aleatoriamente un árbol de pino o encino (árbol principal) y se trazó un cuadrado de 9 × 9 m para la búsqueda de masas de saliva con ninfas en raíces de plantas aledañas. Las ninfas recolectadas se conservaron en alcohol absoluto y se identificaron morfológicamente siguiendo Cid-Muñoz *et al.* (2020). En total, se establecieron 44 unidades de muestreo, registrando coordenadas, altitud, pendiente y profundidad de hojarasca, clasificando los sitios positivos por la presencia de ninfas.

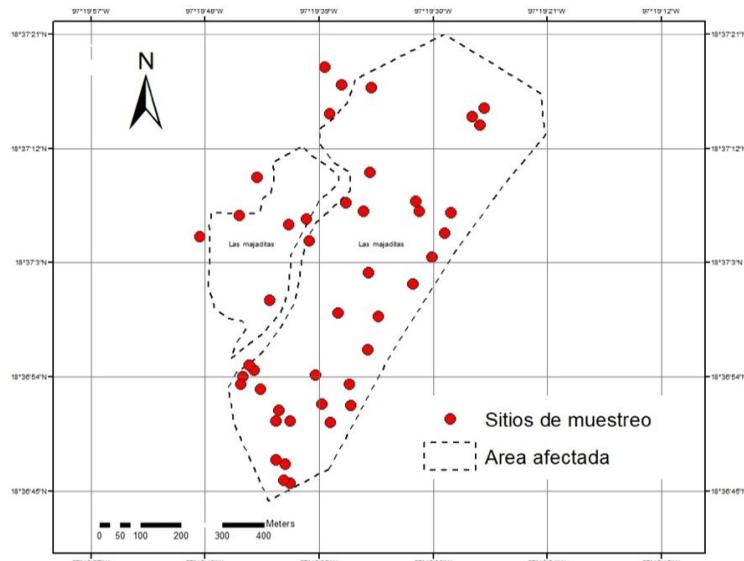


Figura 1. Localización de los sitios de muestreo en el predio “Las majaditas” del municipio de Nicolás Bravo, Puebla. Predio con reporte de daño por adultos de *O. assimilis*.

Características edáficas

Dado que las ninfas de *O. assimilis* presentan hábito fosorial (Cid-Muñoz *et al.* 2020) y que algunas propiedades del suelo influyen en la presencia de Cercopoideos (Aguiar *et al.* 2014, Alvarenga *et al.* 2019), se analizaron seis parámetros edáficos para evaluar su efecto sobre la presencia de ninfas. En cada árbol principal se tomó una muestra de 1 kg de suelo; en sitios con ninfas, la muestra se extrajo del lugar del hallazgo, y en sitios sin ninfas se obtuvo una mezcla de dos submuestras tomadas en la parte alta y baja del árbol. Cada muestra se dividió en dos partes de 500 g: una se envió al Laboratorio de Edafología de la FCF-UANL y otra al Laboratorio de Vegetación Acuática del IB-UNAM para su análisis.

Se determinaron pH, textura, porcentaje de materia orgánica (%MO), carbono orgánico (%CO), nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT), siguiendo los métodos AS-01, AS-03, AS-07 y AS-09 de la NOM-021 RECNAT-2000 (SEMARNAT 2002), el método gasovolumétrico de carbonatos totales y los métodos del Agronomy 5 (Bremner 1965).

Composición florística

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" (Gadow *et al.* 2012). En cada unidad de muestreo se eligieron cinco especies forestales, el árbol principal y sus cuatro vecinos más cercanos (Figura 2) (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.

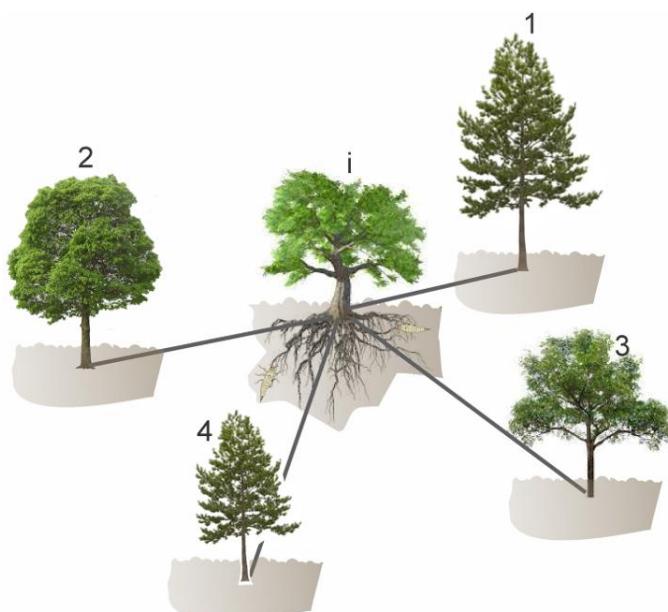


Figura 2. Imagen representativa de los sitios de muestreo conformadas por un árbol principal y sus cuatro vecinos cercanos (Adaptada de Zhang *et al.* 2018).

Para describir la estructura arbórea en sitios con presencia y ausencia de ninfas de *Ocoaxo assimilis*, se calcularon los indicadores ecológicos de abundancia (A), dominancia (D), frecuencia (F) e índice de valor forestal (IVF) (Mostacedo y Fredericksen 2000, Magurran 2004). Con los datos de composición forestal, se estimaron también los índices estructurales C, M, U y W (Gadow *et al.* 2012, Zhang *et al.* 2018), los cuales permiten caracterizar la distribución espacial, la mezcla de especies y la dominancia vertical del arbolado (Zhang *et al.* 2018).

El índice C evalúa la relación entre la copa del árbol de referencia y la de sus vecinos más próximos, reflejando la densidad y continuidad de la cobertura del dosel. El índice M mide la probabilidad de que el árbol de referencia comparta especie con sus vecinos inmediatos, indicando el grado de mezcla específica. El índice U representa la relación de altura entre el árbol de referencia y sus vecinos, siendo un indicador de dominancia vertical. Finalmente, el índice W describe el patrón espacial de los árboles, reflejando la transición de una disposición regular o aleatoria a una agregada conforme aumentan sus valores.

Composición de las especies del estrato inferior

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

Con los datos de cada sitio de muestreo (pendiente, altitud y profundidad de hojarasca), los índices C, M, U y W de las especies forestales en vecindad con el árbol principal y los resultados de los análisis edáficos, se integró una base de datos (Tabla 1) para calcular los estadísticos básicos (media y desviación estándar).

Relación con características del sitio, especies arbóreas y parámetros del suelo

Con el objetivo de identificar relaciones funcionales entre la presencia de ninfas y las variables ambientales, se construyeron modelos de regresión logística (Hosmer y Lemeshow 2000) en RStudio (RStudio Team 2021). La variable dependiente fue la presencia o ausencia de ninfas, y las variables independientes correspondieron a los parámetros del sitio, los índices estructurales y los factores edáficos.

Relación con parámetros del suelo

Para determinar si las ninfas de *Ocoaxo assimilis* se asocian con ciertos tipos de suelo, se aplicaron pruebas no paramétricas en RStudio (RStudio Team 2021) comparando sitios con y sin presencia de ninfas. Las variables del sitio y los parámetros edáficos (pH, materia orgánica [%MO], nitrógeno total [NT], entre otros), así como los índices de vecindad, se evaluaron mediante pruebas de Mann-Whitney U, adecuadas para comparar dos grupos sin asumir distribución normal.

Tabla 1. 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	Ocoaños	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	6.7779	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	0.23537	510
QR2B	0	28	2646	4	0.25	0	0.75	0.5	6.95	15	80	5	18.1386	10.5192	0.11208	870
QR3B	0	39	2641	10	0	0.25	1	1	5.6	13	86	1	16.795	9.74	0.02522	735
QR4B	0	25	2617	16.5	0	0	0.75	1	6.9	13	86	1	17.0637	9.8958	0.06865	315
QR5B	0	25	2685	13	0	0.25	1	0.75	6.68	12.5	85	2.5	15.5858	9.0387	0.03082	180
QR6B	0	27	2671	14.5	0.25	0.25	1	0.75	7.36	9	87	4	2.1498	1.2467	0.18213	645
QR7B	0	35	2664	9	0	0.5	1	1	7.5	15	80	5	21.0945	12.2334	0.05604	195
QR8B	0	35	2716	16.25	0	0.5	0.25	0.75	6.76	15	82.5	2.5	14.2422	8.2595	0.02942	675
P1B	0	11	2647	5	0	0	0.75	0.75	6.96	13	86	1	14.914	8.6491	0.20875	300
P2B	0	26	2649	16	0.25	0	0	0.5	6.53	15	82.5	2.5	26.3346	15.2723	0.02802	210
P3B	0	35	2643	11	0.25	0.25	0.75	1	7.14	15	80	5	21.632	12.5451	0.04203	825
P4B	0	27	2626	20	0.5	0	1	1	6.94	12.5	85	2.5	20.0196	11.6101	0.23817	465
P5B	0	30	2631	15.5	0	0.25	0	1	6.94	12.5	85	2.5	10.8832	6.3115	0.07706	915
P6B	0	34	2681	22.5	0	0.5	0.25	0.5	6.79	1	98	1	2.2841	1.3246	0.07005	720
P7B	0	35	2691	20	0	0	0.25	1	5.65	1	98	1	5.5088	3.1947	0.07706	225
P8B	0	20	2723	4	0.25	0.5	0.75	1	6.49	15	82.5	2.5	5.42572	3.14716	0.06164	345
QC1B	0	26	2648	29.5	0	0.25	1	0.25	7.53	5	92.5	2.5	0.2687	0.1558	0.15131	735
QC2B	0	30	2688	13.5	0.25	0	0.75	0.75	7.5	12.5	85	2.5	22.035	12.7789	0.07355	690
QC3B	0	40	2667	6.5	0	0.25	0.5	0	7.34	15	80	5	18.9448	10.9867	0.07565	315



Evaluación del uso y selección del hábitat en *Ocoaxo assimilis*

Para analizar la preferencia de hábitat según su disponibilidad, se empleó el índice de electividad de Ivlev, basado en las variables edáficas. Este índice varía entre -1 y +1, donde valores negativos indican evitación, valores cercanos a 0 uso proporcional, y valores positivos preferencia. Se comparó la proporción de sitios con ninfas respecto al total de sitios muestreados por categoría de hábitat, calculando *P*Uso, *P*Disp y el índice de Ivlev para cada variable. Los resultados permitieron identificar los hábitats preferidos o evitados y los factores edáficos asociados al establecimiento de *O. assimilis*.

Modelado de selección de hábitat

Para modelar la selección de hábitat y evaluar las variables edáficas asociadas a la presencia de ninfas, se aplicaron tres enfoques de regresión logística: base (sin regularización), Ridge (penalización L2) y Lasso (penalización L1). El modelo base incluyó pendiente, altitud, profundidad de hojarasca, pH, %MO, %CO, NT y fósforo total (PT) como predictores. La multicolinealidad detectada en %MO y %CO (VIF elevado) llevó a su exclusión para mejorar la estabilidad del modelo. Los modelos de regularización se aplicaron con cv.glmnet (), de R (Rstudio team 2021) permitiendo controlar la colinealidad y estimar la relevancia de las variables. En Ridge ($\alpha = 0$), %MO y %CO mostraron coeficientes cercanos a cero, y el AIC indicó un equilibrio adecuado entre complejidad y ajuste. En Lasso ($\alpha = 1$), las variables con baja contribución (%CO, NT, PT, pendiente) fueron eliminadas, sugiriendo escasa relevancia predictiva. La comparación de AIC respaldó la selección de predictores más parsimoniosos y estables.

Evaluación del desempeño del modelo

El ajuste se evaluó mediante AIC y Pseudo-R², calculados para el modelo sin %MO y %CO, obteniendo un valor de 0.389, lo que indica un ajuste moderado. Las predicciones de Ridge y Lasso se validaron con el log-verosímil, confirmando adecuada correspondencia con los datos observados.

Análisis de composición y estructura de la vegetación

Para detectar diferencias florísticas entre unidades de muestreo, se aplicó ANOSIM (Legendre y Legendre 1998) basado en la similitud de Jaccard (Ellenberg 1956), ya que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad. Este análisis permitió evaluar diferencias estructurales entre sitios con y sin ninfas de *O. assimilis*. Adicionalmente, se utilizó NMDS para representar gráficamente la segregación de comunidades y visualizar los patrones de similitud entre sitios.

Análisis de asociación entre especies vegetales y la presencia de ninfas

Para evaluar la relación entre la presencia de ninfas de *O. assimilis* y las especies arbóreas, se calcularon los índices de Jaccard y Phi (ϕ) basados en datos de presencia/ausencia. El índice de Jaccard mide la similitud entre conjuntos como la proporción de coincidencias, mientras que el índice Phi evalúa la fuerza de asociación entre dos variables binarias en tablas 2×2, con valores entre -1 (asociación negativa) y +1 (positiva). Se consideraron asociaciones fuertes aquellas con valores > 0.5 en ambos índices, lo que sugiere un vínculo ecológico relevante entre la especie

arbórea y la presencia de ninfas. Los análisis se realizaron en RStudio, empleando las funciones correspondientes para estimar los índices y determinar asociaciones significativas.

RESULTADOS

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 2). 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 2).

Tabla 2. 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 <i>O. assimilis</i>	Sin <i>O. assimilis</i>
Pendiente	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 (Ángulos)	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

Los modelos de regresión logística mostraron que la presencia de ninfas de *O. assimilis* se explica de forma significativa por las variables de sitio y los índices de las especies forestales ($\chi^2 = 27.214$, $R^2 = 0.577$), mientras que los modelos con variables de sitio y parámetros edáficos ($\chi^2 = 22.436$, $R^2 = 0.475$) o con índices de especies y parámetros edáficos ($\chi^2 = 22.465$, $R^2 = 0.476$) fueron menos ajustados. Esto indica que más del 57% de la variación en la presencia de ninfas puede explicarse por la combinación de pendiente, altitud, profundidad de hojarasca y los índices estructurales C, W, M y

U. El modelo de regresión logística mostró que la presencia de *O. assimilis* se asocia positivamente con la altitud ($\beta = 0.146$, $p = 0.017$) y con el índice M de vecindad arbórea ($\beta = 9.384$, $p = 0.047$), mientras que la pendiente presentó un efecto marginal ($\beta = 0.211$, $p = 0.091$). Las demás variables, incluyendo profundidad de hojarasca y los índices estructurales C, W y U, no mostraron efectos significativos ($p > 0.05$). Estos hallazgos indican que la elevación y la composición específica del vecindario arbóreo son factores clave para la presencia de la especie, mientras que la pendiente y la estructura local del dosel tienen un papel secundario.

Las pruebas de Mann-Whitney para evaluar las diferencias en las variables edáficas entre los sitios con y sin presencia de *O. assimilis* no mostraron diferencias significativas para la mayoría de las variables (pH: $p = 0.145$, %MO: $p = 0.370$, %CO: $p = 0.378$, NT: $p = 0.509$, PT: $p = 0.149$, limo: $p = 0.572$ y arena: $p = 0.543$). Sin embargo, el contenido de arcilla presentó diferencias marginales entre los grupos ($p = 0.046$), lo que sugiere una posible influencia en la selección de hábitat.

El índice de Ivlev reveló patrones diferenciados en el uso de variables edáficas por *Ocoaxo assimilis*. La pendiente mostró mayor uso en inclinaciones de 16.7° a 28.3° (Ivlev = 0.5), mientras que la altitud fue preferida en intervalos altos (2 700–2 740 m; Ivlev = 0.299) y evitada en los más bajos (2 620–2 660 m). La hojarasca se utilizó de manera equilibrada, con mayor uso en los intervalos más profundos (2.97–11.8 cm; Ivlev ≈ 0), y el pH mostró uso relativamente uniforme, con ligera preferencia hacia valores alcalinos (6.86–7.64). El contenido de arcilla fue preferido en rangos intermedios (9–17%; Ivlev = 0.5), mientras que limo alto (76–87%) fue usado más que valores bajos, y la arena mostró uso moderado en intervalos altos (0.986–5.67%; Ivlev = 0.073). El porcentaje de materia orgánica (%MO) y carbono orgánico (%CO) presentó preferencia ligera en intervalos intermedios (%MO 8.96–17.6%, %CO 5.19–10.2%; Ivlev positivos). Nitrógeno total (0.025–0.096%) y fósforo total (156–8,170 mg/kg) mostraron mayor uso en valores altos, aunque con preferencias moderadas (Ivlev bajos) (Tabla 3).

El modelo logístico base, tras eliminar las variables colineales (%MO y %CO), explicó aproximadamente el 39% de la variabilidad en la selección de hábitat de *Ocoaxo assimilis* (Pseudo-R² = 0.389), mostrando capacidad predictiva moderada. Las variables restantes —pendiente, altitud, profundidad de hojarasca, pH y fósforo total— resultaron significativas para determinar la presencia de la especie. El modelo Ridge (AIC = 45.911) redujo la multicolinealidad, pero no mejoró sustancialmente el ajuste. El modelo Lasso (AIC = 41.239), que eliminó variables (pendiente, %CO, NT y PT), mostró ligera mejora respecto a Ridge, pero no superó al modelo base. En conjunto, el modelo más eficaz fue el logístico sin %MO y %CO (AIC = 40.819; Pseudo-R² = 0.389), resaltando que la combinación de pendiente, altitud, profundidad de hojarasca, pH y PT predice de manera óptima la selección de hábitat, y que la eliminación de colinealidad y simplificación del modelo mejora la interpretación de los factores ambientales que determinan la distribución de la especie.

En los sitios con ninfas de *O. assimilis*, *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* fue la especie más relevante, con un Índice de Valor Forestal (IVF) de 53.78%, abundancia relativa del 58% y dominancia relativa del 61.68%, presente en todos los sitios con ninfas. *Quercus rugosa* tuvo menor importancia (IVF 29.78%, abundancia 32%, dominancia 19.83%), presente en nueve de diez unidades de muestreo. *Q. mexicana* y *Yucca* sp. contribuyeron de manera limitada (IVF 11.38% y

5.07%, respectivamente), indicando que la estructura forestal dominada por *P. pseudostrobus* se asocia con la presencia de ninfas.

Tabla 3. Uso y disponibilidad de las variables ambientales y edáficas en el hábitat de *Ocoaxo assimilis*.

Variable	Categoría	Total	Uso	P_Uso	P_Disp	Ivlev
Pendiente	(4.96,16.7)	4	1	0.1	909	476
	(16.7,28.3)	21	5	0.5	4.773	233
	(28.3,40)	19	4	0.4	4.318	-383
Altitud	(2620,2660)	12	0	0	2.727	-1
	(2660,2700)	13	2	0.2	2.955	-1.927
	(2700,2740)	19	8	0.8	4.318	2.989
Pro_Hojarasca	(2.97,11.8)	30	7	0.7	6.818	132
	(11.8,20.7)	10	1	0.1	2.273	-3.889
	(20.7,29.5)	4	2	0.2	909	375
C	(-0.001,0.333)	39	9	0.9	8.864	76
	(0.333,0.667)	2	0	0	455	-1
	(0.667,1)	3	1	0.1	682	1.892
W	(-0.0005,0.167)	23	5	0.5	5.227	-222
	(0.167,0.333)	16	4	0.4	3.636	476
	(0.333,0.5)	5	1	0.1	1.136	-638
M	(-0.001,0.333)	12	0	0	2.727	-1
	(0.333,0.667)	6	2	0.2	1.364	1.892
	(0.667,1)	26	8	0.8	5.909	1.503
U	(-0.001,0.333)	8	5	0.5	1.818	4.667
	(0.333,0.667)	5	0	0	1.136	-1
	(0.667,1)	31	5	0.5	7.045	-1.698
pH	(5.29,6.07)	7	4	0.4	1.591	4.309
	(6.07,6.86)	15	2	0.2	3.409	-2.605
	(6.86,7.64)	22	4	0.4	0.5	-1.111
Arcilla	(0.976,9)	14	5	0.5	3.182	2.222
	(9,17)	28	5	0.5	6.364	-0.12
	(17,25)	2	0	0	455	-1
Limo	(65,76)	3	0	0	682	-1
	(76,87)	31	6	0.6	7.045	-801
	(87,98)	10	4	0.4	2.273	2.754
Arena	(0.986,5.67)	38	10	1	8.636	732
	(5.67,10.3)	5	0	0	1.136	-1
	(10.3,15)	1	0	0	227	-1
%MO	(0.243,8.96)	8	1	0.1	1.818	-2.903
	(8.96,17.6)	24	6	0.6	5.455	476
	(17.6,26.4)	12	3	0.3	2.727	476
%CO	(0.141,5.19)	8	1	0.1	1.818	-2.903
	(5.19,10.2)	24	6	0.6	5.455	476
	(10.2,15.3)	12	3	0.3	2.727	476
NT	(0.025,0.0962)	36	8	0.8	8.182	-112
	(0.0962,0.167)	4	2	0.2	909	375
	(0.167,0.238)	4	0	0	909	-1
PT	(156,8170)	39	8	0.8	8.864	-512
	(8170,16200)	4	1	0.1	909	476
	(16200,242009)	1	1	0.1	227	6.296

La categoría representa los intervalos de cada variable. El uso indica el número de observaciones donde se encontró la especie en cada categoría. El valor p_uso es la proporción de uso en cada categoría, mientras que p_disp es la proporción de disponibilidad de la categoría en el ambiente. El índice de Ivlev (Ivlev) mide la selectividad de hábitat, donde valores positivos indican preferencia por la categoría y valores negativos indican evitación.

En los sitios sin presencia de *O. assimilis*, *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* fue la especie forestal dominante, con un IVF de 56.14%, abundancia relativa del 62.94% y dominancia relativa del 58.89%, presente en todas las unidades de muestreo, lo que sugiere que su estructura poblacional está bien establecida independientemente de la presencia de *O. assimilis*. *Quercus rugosa* fue la segunda especie más importante (IVF 34.19%, abundancia 29.41%, dominancia 34.81%), presente en la mayoría de los sitios (28 de 34). *Yucca* sp., *Rubus* sp. y *Agave salmiana* tuvieron valores de IVF inferiores al 6%, indicando una baja contribución a la estructura forestal.

En los sitios con presencia de ninfas de *O. assimilis*, se identificaron 16 familias, 21 géneros y 21 morfoespecies vegetales. Las familias con mayor riqueza de morfoespecies fueron Asteraceae (4) y Poaceae (2). En contraste, en los sitios sin ninfas se identificaron 21 familias, 28 géneros y 28 morfoespecies, destacando también Asteraceae (3) y Poaceae (3) como las familias más diversas. La prueba de similitud (ANOSIM) basada en el índice de Jaccard reveló una diferencia significativa en la composición vegetal entre los sitios con y sin presencia de *O. assimilis* ($R = 0.1286$, $p = 0.03385$), sugiriendo que la presencia de este hemíptero está asociada con cambios en la composición vegetal.

La prueba de normalidad de Shapiro-Wilk indicó que los datos del estrato inferior no siguen una distribución normal, justificando el uso de métodos no paramétricos para evaluar diferencias en la composición vegetal. La mayoría de las especies presentó valores bajos de Shapiro-Wilk (0.137–0.326), incluyendo *Rhus aromatica* var. *schmidelioides*, *Yucca* sp., *Roldana* sp., *Silybum marianum*, *Tagetes lucida*, *Lepidium virginicum*, *Helianthemum glomeratum*, *Dalea minutifolia*, *Quercus rugosa*, *Penstemon barbatus*, *Melacomeles denticulata* y *Ptelea trifoliata*. Valores intermedios (0.369–0.469) correspondieron a especies como *Muhlenbergia* sp., *Bouvardia ternifolia*, *Bidens odorata*, *Geranium seemannii*, *Verbena* sp. y *Physalis* sp. Finalmente, algunas especies mostraron valores relativamente altos (0.518–0.630), incluyendo *Symporicarpos microphyllus*, *Senegalia greggii*, *Quercus berberidifolia*, *Polygonum* sp., *Pinus pseudostrobus* y *Aristida* sp. Estos resultados confirman que la distribución de la mayoría de las especies se desvíe de la normalidad, validando la aplicación de análisis no paramétricos para posteriores comparaciones.

El ANOSIM mostró diferencias significativas en la composición florística entre sitios con y sin *O. assimilis* ($R = 0.1732$, $p = 0.036$), indicando una separación moderada entre grupos y una variación consistente asociada a la presencia de la especie. El NMDS reflejó una adecuada representación de las relaciones de similitud (estrés = 0.17) y una separación clara entre ambos tipos de sitios. El análisis de disimilitud mostró una mayor heterogeneidad entre los sitios con ninfas (mediana = 694.5; rango = 13–943) frente a los sitios sin ninfas (mediana = 398.0; rango = 3–933), cuya composición resultó más homogénea. La distancia promedio entre grupos fue de 549.5 (rango = 3–946) (Figura 3).

El modelo de regresión logística explicó el 36.7% de la variabilidad en la presencia de ninfas de *Ocoaxo assimilis* (Pseudo-R² de McFadden = 0.367). *Pinus pseudostrobus* fue excluida por singularidad, indicando colinealidad o falta de variación. La prueba de Chi-cuadrado mostró una asociación significativa entre la presencia de ninfas y la dominancia forestal ($p = 0.0002967$), sugiriendo que los sitios dominados por pinos o encinos tienen mayor probabilidad de albergar ninfas. En el estrato inferior, *Euphorbia* sp. (Jaccard = 0.3; $\Phi = 0.4988$) y *Verbena* sp. (Jaccard = 0.31; Φ

= 0.3572) presentaron alta co-ocurrencia con ninfas, mientras que *Rhus aromatica* var. *schmidelioides* (Jaccard = 0; Φ = - 0.082 7) y *Rhodana* sp. (Jaccard = 0; Φ = - 0.082 7) mostraron valores próximos a cero, reflejando baja o nula asociación con *O. assimilis*.

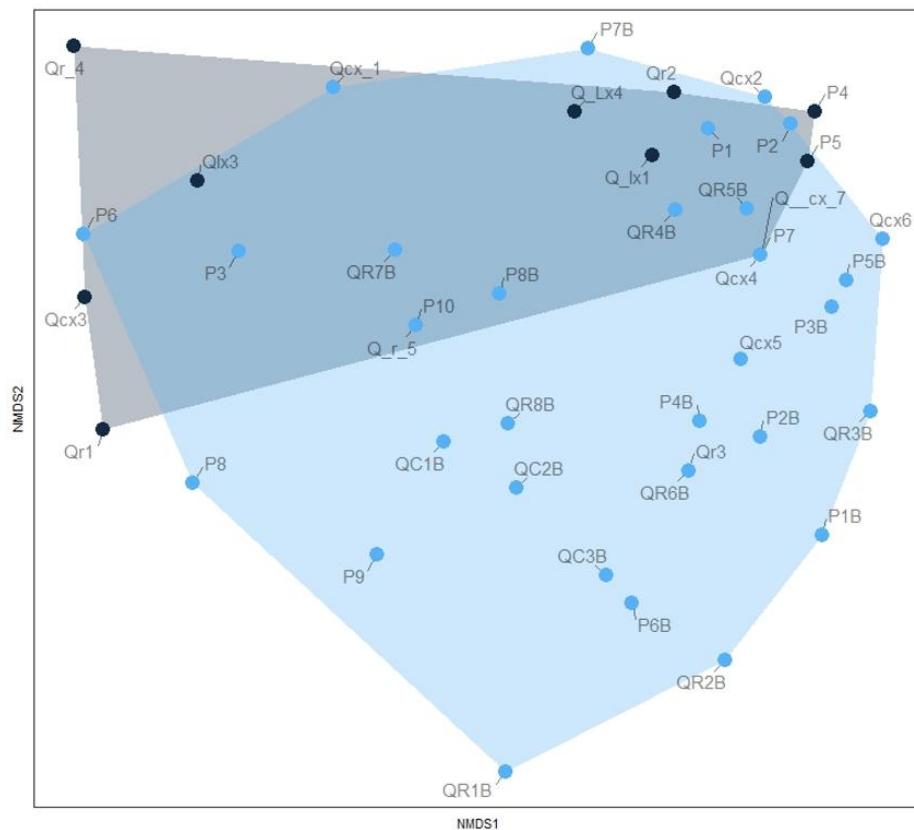


Figura 3. Dispersión NMDS que representa la configuración de las comunidades vegetales en los sitios de muestreo. Cada punto corresponde a un sitio, identificado mediante códigos, los polígonos encierran agrupamientos de sitios con composiciones florísticas similares. La segregación observada en el gráfico, sustentada por los análisis de ANOSIM, permite inferir diferencias estructurales en la comunidad, lo que resulta clave para valorar el hábitat asociado a la presencia de *Ocoaxo assimilis*.

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que *Ocoaxo assimilis*, al igual que las Cíadas (Hemíptera: Cicadidae) tiene lugares de preferencia, en los cuales se presenta abundancia de ninfas (Oberdörster 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, con una marcada preferencia por lugares 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). Pero en cicadas periódicas como *Cicadetta calliope* y *Tibicen aurifera*, se ha observado una emergencia significativa mayor en las praderas de tierras altas debido a que los lugares más altos son menos propensos a inundaciones, debido a que presentan menor cantidad de arcilla (De-Jonge *et al.* 1996, Ransom *et*

al. 1998), lo que convierte a estos lugares en sitios óptimos para varias especies de cercopidos, incluyendo a *O. assimilis*, debido a que las lluvias abundantes incrementan la prevalencia de huevos infértilles y aumentan la mortalidad por ahogamiento de ninfas (Hewitt y Nilakhe 1986).

Aunque existe una escasa relación entre la diversidad de plantas y la diversidad de especies animales del suelo, en Auchenorrhyncha la abundancia y la composición de especies vegetales tienen gran influencia en la dinámica poblacional (Bennett y O'Grady 2012); prefiriendo las ninfas *O. assimilis* lugares con mayor diversidad de especies forestales. Al igual que en las cigarras y algunos miembros de la familia Cicadellidae, las ninfas son alimentadores generalistas en determinada etapa de su vida (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 (Wang *et al.* 2021, Lőrincz *et al.* 2025).

Con respecto a la composición horizontal de especies forestales, se ha demostrado relación entre la presencia de ninfas de la cigarra periódica *Magicicada* spp., y miembros de las familias Cicadellidae, Aphrophoridae y Membracidae, estos dos últimos solo en estado ninfal, con la presencia de árboles del género *Quercus* spp. (Koenig *et al.* 2022, Fonseca-Cipagauta y Franco-Lara 2024). También se ha reportado que 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 influye en la preferencia de hábitat de *Ocoaxo*. Esta preferencia de hábitat puede estar relacionada también con la cobertura de dosel que los árboles del género *Quercus* ofrecen a los *Ocoaxos*, como ocurre en *Tibicen dealbatus* (cicada); en la que los álamos son el recurso más importante para mantener su emergencia (Smith *et al.* 2006). Debido a que la cobertura del 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 del dosel 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 fotoperíodo ejerce sobre los huevos (Pires *et al.* 2000).

En cíadas y algunos otros insectos con hábito fosorial, se ha observado que la estructura del suelo está íntimamente relacionada con la profundidad del enterramiento (Zheng *et al.* 2011); debido a que un enterramiento más profundo proporciona mayor protección contra los depredadores y las condiciones abióticas del suelo. Pero un enterramiento más profundo también representa una desventaja en suelos arcillosos (Torres-Muros *et al.* 2017), las ninfas de *O. assimilis* prefieren suelos con menor porcentaje de arcilla, ya que esta variable se relaciona con la retención de agua (De-Jonge *et al.* 1996, Ransom *et al.* 1998) y ésta a su vez con la reducción de la temperatura del suelo, lo que acelera la terminación de la diapausa (Pires *et al.* 2000, Sujii *et al.* 2001), retrasa la emergencia de las ninfas y la supervivencia de las crías (Smith *et al.* 2006, Torres-Muros *et al.* 2017) en Cicadas y otros Cercopidos.

Se corroboró que la heterogeneidad en la vegetación de dosel inferior favorece la presencia de ninfas de *Ocoaxo assimilis* como sucede en otras especies de Auchenorrhyncha (Bennett y O'Grady 2012, Dominguez y Murillo 2021), difiriendo de lo que sucede en los pastizales extensivos, que entre menor diversidad de especies del dosel inferior, mayor probabilidad de encontrar ninfas (Huusela-Veistola y Vasarainen 2000, Eyre 2005). 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 salivazos (Sujii *et al.* 2002), desconociéndose si en la interacción *Senegalia*-hormiga, se liberan compuestos químicos que ahuyenten a *O. assimilis* como ocurre en los olivares (Smargiassi *et al.* 2025). 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.* 2006, Torres-Muros *et al.* 2017).

Muchos cercópidos presentan una fuerte asociación con plantas fijadoras de nitrógeno. En la mayoría de los casos estos huéspedes son miembros de categorías bien reconocidas de plantas nitrofijadoras, como las leguminosas (Fabaceae), las plantas actinorhizales (Thompson 2011) 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, 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.

CONCLUSIONES

La presencia y distribución de las ninfas de *O. assimilis* están influenciadas por la estructura y composición del hábitat forestal. Sitios elevados con poca cantidad de arcilla, mayor diversidad de especies forestales alrededor del árbol principal y la presencia de árboles del género *Quercus* favorecen la presencia de las ninfas, mientras que la existencia de *Senegalia greggii* alrededor del árbol principal actúa como un factor limitante. Estos resultados sugieren que tanto la heterogeneidad del estrato inferior como la composición arbórea son determinantes para la ecología de esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el apoyo otorgado mediante el Programa Nacional de Becas de Doctorado (CVU: 850020), al C. Moisés Contreras Hernández por las facilidades brindadas para realizar los muestreos de esta investigación en su predio, al Ing. Elio Trujillo Vázquez, a las M. en C. Valeria Guzmán Robles, Alice Fernández Campos y a la Dra. Jazmín García Román, por su apoyo en la toma de datos de campo, a la M. en C. Araceli de Jesús Vicente y a los Drs. Eduardo Estrada Castillón (FCF UANL) y Enrique Guízar Nolasco (DICIFO UACH), por la revisión de los materiales de herbario, al Dr.

Agustín de Jesús Quiroz Flores (IB UNAM) y a la Dra. María Inés Yáñez Díaz (FCF UANL) por su apoyo en los análisis de suelo. R.M.C., F.A.T. y G.C.R. son miembros del Sistema Nacional de investigadores-CONACyT.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses en la publicación de este artículo.

LITERATURA CITADA

- Aguiar D de M, Auad AM, Fonseca Md, Leite MV (2014) *Brachiaria ruziziensis* Responses to different fertilization doses and to the attack of *Mahanarva spectabilis* (Hemiptera: Cercopidae) nymphs and adults. *The Scientific World Journal* 543813. <https://doi.org/10.1155/2014/543813>.
- Alvarenga R, Auad AM, Moraes JC, da-Silva SEB, Rodrigues BS (2019) Tolerance to nymphs and adults of *Mahanarva spectabilis* (Hemiptera: Cercopidae) by forage plants in fertilized soils. *Pest Management Science* 75: 2242-2250. <https://doi.org/10.1002/ps.5361>
- Bennett GM, O'Grady PM (2012) Host-plants shape insect diversity: Phylogeny, origin, and species diversity of native Hawaiian leafhoppers (Cicadellidae: Nesophrosyne). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 705-717. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.07.024>
- Bremner JM (1965) Total nitrogen. In: Norman AG (ed) *Methods of soils analysis Vol. 2. Agronomy Monographs*. ASA. USA. pp. 1149–1178. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr9.2>.
- Castro-Valderrama U, Romero-Nápoles J, Peck DC, Valdez-Carrasco JM, Llanderal-Cázares C, Bravo-Mojica H, Hernández-Rosas F, Cibrián-Llanderal VD (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>.
- Chiavacci S, Bednarz, J, Mckay T (2014) The emergence densities of annual Cicadas (Hemiptera: Cicadidae) increase with sapling density and are greater near edges in a Bottomland Hardwood Forest. *Environmental Entomology* 43. <https://doi.org/10.1603/EN13338>.
- Cid-Muñoz R, Cervantes-Espinoza M, Castro-Valderrama U, Cuellar-Rodríguez G, Cibrián-Tovar D, Armendáriz-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: e9341302. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.4130>
- 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 (2017) Reporte de *Ocoaxo assimilis* en el Municipio de Nicolás Bravo; Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales: México City, Mexico. 166p.
- Cryan JR, Svenson GJ (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>.
- De-Jonge L, Moldrup P, Jacobsen O, Rolston D (1996) Relations between specific surface area and soil physical and chemical properties. *Soil Science* 161: 9-21. <https://doi.org/10.1097/00010694-199601000-00003>

- Didham R, Kapos V, Ewers R (2012) Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121: 161-170. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20273.x>
- Dietrich CH (2009) Auchenorrhyncha: (Cicadas, Spittlebugs, Leafhoppers, Treehoppers, and Planthoppers). In: Vincent H, Resh R, Cardé T (eds) Encyclopedia of Insects. Elsevier Inc. pp. 56–64. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00015-1>
- Dominguez E, Murillo V (2021) Leafhopper food plants in a Neotropical forest in Panama (Hemiptera: Cicadellidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 93: 1-12. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120190171>.
- Ellenberg H (1956) Grundlagen der Vegetationsgliederung. In: Walter H (ed) Part 1: Aufgaben und methoden der vegetationskunde. Einführung in die Phytosozialologie. Eugen Ulmer. Stuttgart. 136p.
- Eyre MD (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>
- Eyre M, Woodward JC, Luff M (2001) The distribution of grassland *Auchenorrhyncha assemblages* (Homoptera: Cercopidae, Cicadellidae, Delphacidae) in Northern England and Scotland. *Journal of Insect Conservation* 5: 37-45. <https://doi.org/10.1023/A:1011330624531>.
- Fonseca-Cipagauta L, Franco-Lara L (2024) Caracterización preliminar de Auchenorrhyncha (Hemiptera) asociados a robledales en la Reserva ProAves Reinita Cielo Azul, Santander, Colombia. *Revista Conservación Colombiana* 29(1): 31-47. <https://doi.org/10.54588/cc.2024v29n1a4>.
- Gadow KV, Zhang CY, Wehenkel C, Pommerening A, Corral-Rivas J, Korol M, Myklush S, Hui GY, Kiviste A, Zhao XH (2012) Forest structure and diversity. In: Pukkala T, Gadow KV (eds) Continuous cover forestry, managing forest ecosystems. Vol. 24. Springer. Heidelberg, Germany. pp. 29-83.
- Hewitt GB, Nilakhe SS (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.
- Hosmer D, Lemeshow S (2000) Applied logistic regression. Wiley. New York. 375p. <https://doi.org/10.1002/0471722146>.
- Huusela-Veistola E, Vasarainen A (2000) Plant succession in perennial grass strips and effects on the diversity of leafhoppers (Homoptera, Auchenorrhyncha). *Agriculture Ecosystems & Environment* 80: 101–112. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00143-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00143-2).
- INEGI (2010) Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos Nicolás Bravo, Puebla. Instituto Nacional De Estadística y Geografía. Ciudad de México, México. 10p. https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/21/21103.pdf. Fecha de consulta: 25 de enero de 2025.
- Koenig W, Liebhold A, LaMontagne J, Pearse I (2022) Periodical cicada emergences affect masting behavior of oaks. *The American Naturalist* 201. <https://doi.org/10.1086/723735>
- Legendre P, Legendre (1998) Numerical ecology: Developments in environmental modelling. Elsevier. Amsterdam. 853p.
- Lőrincz A, Frei K, Hábenczyus A, Ratkai B, Lőrinczi G, Kelemen A, Tölgyesi C, Bátori Z, Maák I (2025) Contrasting trait-based assembly mechanisms on different trophic levels: ants and plants on wood-pastures. *Oecologia* 207: 166. <https://doi.org/10.1007/s00442-025-05802-4>.
- Magurran AE (2004) Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. Oxford, UK. 256p.
- Martínez-Ávalos JG, Lara M, Gaona G, Sánchez-Ramos G (2012) Primer registro de *Clastoptera* sp. (Hemiptera: Cercopidae) en *Harpalyce arborescens* (Fabaceae) del bosque tropical deciduo de Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(4): 1233-1236. <https://doi.org/10.7550/rmb.26239>.

- Mostacedo B, Fredericksen TS (2000) Manual de métodos básicos de muestreo y Análisis en ecología vegetal. BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia. 87p.
- Muñoz BSN, Arriola PVJ, Pérez MR, Reséndiz MJF, Romero-Sánchez ME (2019) Caracterización y control de la caída foliar en pinos de Puebla. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 10(56): 174-195. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v10i56.616>
- Oberdörster U, Grant P (2006) Predicting emergence, chorusing, and oviposition of periodical cicadas. Ecology 87: 409-18. <https://doi.org/10.1890/05-0547>
- Palmer TM, Brody AK (2007) Mutualism as reciprocal exploitation: African plant-ants defend foliar but not reproductive structures. Ecology 88(12): 3004–3011. <https://doi.org/10.1890/07-0133.1>
- Pires C, Sujii E, Fontes E, Tauber C, Tauber M (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>.
- Ransom MD, Rice CW, Todd TC, Wehmiller WA (1998) Soils and soil biota. In: Knapp AK, Briggs JM, Hartnett DC, Collins SC (eds) Grassland dynamics: Long-term ecological research in tallgrass prairie. Oxford University Press. New York. pp. 48–66
- RStudio Team (2021) RStudio: Integrated development for R. RStudio. Versión 4.1.2 [software] PBC, Boston, MA <http://www.rstudio.com/>. Fecha de consulta: 5 de febrero de 2025.
- Rzedowski J (2006) Vegetación de México. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504p. <https://www.biodiversidad.gob.mx/VegetacionMxPort>. Fecha de consulta: 5 de febrero de 2025.
- SAGARPA (2017) Memoria y prospectiva de las secretarías de estado. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Ciudad de México: Biblioteca Constitucional. <https://inehrm.gob.mx/SAGARPA>. Fecha de consulta: 9 de marzo de 2023.
- SEMARNAT (2002) Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000, Que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Ciudad de México, México. <https://www.ordenjuridico.gob.mx/wo69255>. Fecha de consulta: 9 de marzo de 2023.
- Smargiassi S, Masoni A, Cappa F, Rossi-Stacconi V, Chisci F, Balzani P, Frizzi F, Benelli G, Palchetti E, Canale A, Santini G (2025) Ants' semiochemicals deters *Philaenus spumarius* (Hemiptera: Aphrophoridae) activity on olive trees. Journal of Economic Entomology. <https://doi.org/10.1093/jee/toaf250>
- Smith DM, Kelly JF, Finch DM (2006) Cicada emergence in Southwestern riparian forest: Influences of wildfire and vegetation composition. Ecological Applications 16: 1608-1618. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1608:CEISRF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1608:CEISRF]2.0.CO;2)
- Sujii E, Garcia A, Fontes E, O'neil J (2002) Predation as a mortality factor in populations of the spittlebug, *Deois flavopicta* Stål (Homoptera: Cercopidae). Neotropical Entomology 31. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2002000400010>.
- Sujii E, Garcia M, Fontes E, Silva S, Meyer JF (2001) Soil temperature and diapause maintenance in eggs of the spittlebug, *Deois flavopicta* (Hemiptera: Cercopidae). Brazilian Journal of Biology 61(4): 605-613. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842001000400009>
- Thompson V (1994) Spittlebug indicators of nitrogen-fixing plants. Ecological Entomology 19 (4):391–398. <https://doi:10.1111/j.1365-2311.1994.tb00257.x>
- 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. <https://doi.org/10.1079/ber2004293>
- Thompson V (2011) Spittlebugs associated with actinorhizal host plants. Canadian Journal of Botany 77: 1387-1390. <https://doi.org/10.1139/b99-058>

- Thompson V (2013) Spittlebugs in the genus *Sphenorhina* (Hemiptera: Cercopidae) associated with weedy composite host plants (Asteraceae) that may represent unusual cases of nitrogen fixation. Entomotaxonomia 35: 101–105.
- Torres-Muros L, Hódar JA, 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>.
- Wang Z, Luo YQ, Shi J, Gao RH, Wang GM (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>.
- Wang Z, Zhao L, Liu J, Yang Y, Shi J, Wen J, 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>
- Warren M, Hill JK, Thomas J, Asher JA, Fox R, Huntley B, Roy DB, Telfer M, Jeffcoate SHP, Harding P, Jeffcoate G, Willis S, Greatorex-Davies J, Moss D, Thomas C (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. Nature 414: 65–9. <https://doi.org/10.1038/35102054>
- Yang L (2006) Periodical cicadas use light for oviposition selection. Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society 273: 2993–3000. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3676>
- Zhang L, Hui G, Hu Y, Zhao Z (2018) Spatial structural characteristics of forests dominated by *Pinus tabulaeformis* Carr. PLoS ONE 13(4): e0194710. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194710>.
- Zheng X L, Cong XP, Wang XP, Lei CL (2011) Pupation behaviour, depth, and site of *Spodoptera exigua*. Bulletin of Insectology 64(2): 209–214.