

ACTIVIDAD DE FORMÍCIDOS EN *Ferocactus latispinus* (CACTACEAE) EN UNA ZONA SEMIÁRIDA DEL CENTRO DE MÉXICO

Pedro Luna-De la Torre, Lizbeth Castro-Leal, Ricardo Contreras-Cerón y Ana Lucía Castillo-Meza✉

Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Blvd. Vasequillo y Av. San Claudio, Edificio 112-A, Ciudad Universitaria, Col Jardines de San Manuel. C. P. 72570, Puebla, México.

✉ Autor de correspondencia: analucia.castillo@correo.buap.mx

RESUMEN. Se compara la actividad forrajera de Formícidos asociados a *Ferocactus latispinus* (Cactaceae) en relación a la actividad de sus nectarios extraflorales (NEFs) en dos horarios (matutino-nocturno) en el valle semi árido de Zapotitlán, Puebla, México. Se registraron cinco especies de hormigas, cuya riqueza y abundancia cambia con respecto al horario (especies diurnas: *Camponotus rubrithorax*, *Pseudomyrmex major*) (especies nocturnas: *C. atriceps*, *C. festinatus*, *Crematogaster* sp). En las mañanas la abundancia de hormigas sobre los cactus fue mayor que en las noches. Sin embargo, la frecuencia con la que las hormigas visitan los nectarios extraflorales (NEF) es mayor en la noche. Encontramos que en ambos horarios el número de hormigas forrajeando, está relacionado al número de NEF activos (NEFA) de la cactácea. Esto sugiere que en las mañanas la superficie del cacto ofrece un sustrato para vivir bajo condiciones menos estresantes que las de la superficie del suelo. Una menor actividad diurna de hormigas, podría indicar una estrategia para evitar la alta radiación solar. Encontramos dependencia entre la abundancia de hormigas y la cantidad de NEFA, debido posiblemente a la cantidad calidad de recurso disponible. Independientemente de la calidad de néctar extrafloral, la variación observada entre la mañana y la noche, puede indicar que algunas especies de hormigas pueden ser dominantes respecto a otras ante el néctar extrafloral. Esto también indica que los cactus podrían estar requiriendo de mayor defensa contra herbívoros durante la noche. Este estudio revela que patrones temporales de los ecosistemas tienen influencia en la estructura de las interacciones hormiga-planta.

Palabras clave: Mirmecofauna, mutualismo, nectarios extraflorales, Valle de Zapotitlán Salinas.

Formicids activity on *Ferocactus latispinus* (Cactaceae) in a semiarid environment of central México

ABSTRACT We compared the foraging activity of Formicids associated to *Ferocactus latispinus* (Cactaceae) in relation to the activity of its extrafloral nectaries (EFNs) in a schedule divided in two times (morning-night) in the semi-arid valley of Zapotitlan, Puebla, México. We recorded five different species, whose diversity and abundance varied through time (diurnal species: *Camponotus rubrithorax*, *Pseudomyrmex major*) (nocturnal species: *C. atriceps*, *C. festinatus*, *Crematogaster* sp). The abundance of ants foraging on the cactus was higher during the morning than during nights. However during nights ants visited the extrafloral nectaries (EFNs) with more frequency. We found that in the two schedules the number of ants foraging on the cactus, is related to the number of active EFNs (NEFA). The abundance of ants may be higher in the morning because the surface of the cacti provides a substrate to live under less extreme conditions than the soil. Less diurnal activity of ants, could indicate a strategy to avoid solar radiation. We found dependence between the abundance of ants and the NEFA possibly due to quality and quantity of available resource. Regardless of the quality of extrafloral nectar, the observed variation of foraging activity between schedules might be because, some species of ants can be dominants with respect to the others and tend to monopolize this resource. This also indicates that this cacti require more defense against herbivores overnight. This study reveals that temporal patterns of ecosystems have influence in the structure of ant-plant interactions.

Keywords: Myrmecofauna, mutualism, extrafloral nectaries, Zapotitlán Salinas Valley.

INTRODUCCIÓN

Las relaciones mutualistas pueden estar influenciadas por factores abióticos que determinan la conducta, la fisiología e historia de vida de los organismos interactuantes (Magnuson *et al.*, 1979).

La dinámica de las interacciones mutualistas cambia al entre individuos de la misma especie, ya sea por atributos individuales o por la eficiencia de los mismos para emplear la energía (Herrera y Pellmyr, 2002; Ness *et al.*, 2006). Las asociaciones mutualistas entre hormigas y plantas son una estrategia evolutiva anti-herbivoría donde las plantas pueden proporcionar refugio y recompensas nutricionales a colonias de hormigas (Janzen, 1966; Herrera y Pellmyr, 2002; Rico-Gray y Oliveira, 2007). Los nectarios extraflorales (NEF) se desarrollan en varios grupos de plantas y presentan una distribución global, con mayor incidencia en climas cálidos y tropicales (Herrera y Pellmyr 2002; Rico-Gray y Oliveira, 2007). Los NEF son órganos secretores de néctar que no están involucrados en la polinización (Rico-Gray, 1993), su importancia radica en ofrecer recursos nutritivos que atraen una amplia diversidad de insectos (Koptur, 1992), siendo las hormigas los principales visitantes (Oliveira y Brandão, 1991; Rico-Gray y Oliveira, 2007). La interacción entre hormigas y plantas con NEF ha sido muy estudiada, habiéndose propuesto que las hormigas exhiben un comportamiento agresivo contra insectos herbívoros e incluso algunos mamíferos, recibiendo como recompensa el néctar extrafloral (Janzen, 1966; Rico-Gray y Oliveira, 2007; González-Teuber y Heil, 2009). Las interacciones hormiga-planta raramente son neutrales y frecuentemente son benéficas para ambos participantes (Chamberlain y Holland, 2009).

Las zonas áridas y semi áridas presentan regímenes de temperatura muy elevadas y de humedad relativa baja, determinada por la alta incidencia de radiación solar, grandes fluctuaciones de temperatura y baja precipitación (Whitford, 2002). En estas zonas, recursos como el agua y los sitios para el establecimiento son limitados; el néctar extrafloral y las condiciones del microhábitat que las plantas con NEF ofrecen en estas zonas, pueden ser importantes en la dinámica de estas interacciones (Whitford, 2002; Holland *et al.*, 2010; Fitzpatrick *et al.*, 2014). Por lo anterior, la temperatura puede incidir sobre la actividad de las hormigas, debido al diferencial de la radiación solar en diferentes microhábitats, así como durante el día y la noche. Las hormigas que forrajean sobre las plantas experimentan un ambiente termal heterogéneo, esto sugiere que factores ambientales y temporales a los cuales las plantas están expuestas pueden determinar la actividad y la abundancia de las hormigas durante sus horarios de actividad (Holland *et al.*, 2010; Fitzpatrick *et al.*, 2014; Dáttilo *et al.*, 2015). Existe evidencia que indica que estas interacciones pueden estar mediadas por la actividad secretora de los nectarios extraflorales, es decir, por la producción de néctar extrafloral a diferentes horas del día (Petanidou y Smets, 1996; Holland *et al.*, 2010; Dáttilo *et al.*, 2015). A pesar de que se tiene un gran conocimiento de las interacciones entre hormigas y plantas con NEF, la mayoría de información es de ecosistemas con climas tropicales (Rico-Gray y Oliveira, 2007). Sin embargo, se sabe que el néctar extrafloral es un recurso importante para las hormigas en zonas semi áridas (Rico-Gray *et al.*, 1998). Las cactáceas son plantas que presentan NEF y las interacciones que tienen con hormigas son particulares (Pickett y Clark, 1979; Blom y Clark, 1980; Ruffner y Clark, 1986; Oliveira *et al.*, 1999, Holland *et al.*, 2010), pues estas plantas por lo general están presentes en zonas áridas y semi áridas del continente americano (Hernández y Godínez, 1994; Rzedowski, 2006). Se sabe que en estas zonas la dinámica de las interacciones hormiga-planta puede ser diferente a lo que ocurre en zonas con climas tropicales. Por ejemplo, a diferencia de lo que ocurre en este tipo de clima, en las zonas semiáridas las interacciones planta-hormiga, mediada por NEF, son más importantes entre mayo y agosto que en el resto del año (Rico-Gray *et al.*, 1998). Uno de los aspectos importantes que merece nuestra atención, es investigar la dinámica de la actividad de las hormigas que emplean los NEF durante el día y la noche, pues nos puede dar información acerca de cómo afectan las condiciones ambientales en las interacciones mutualistas, en este tipo de ambientes (Rico-Gray *et al.*, 1998; Rico-Gray y Oliveira, 2007; Dáttilo *et al.*, 2015).

Este trabajo tiene como objetivo determinar si la actividad de las hormigas que interactúan con

Ferocactus latispinus (Cactaceae) cambia entre el día y la noche en relación a la cantidad de los nectarios extraflorales activos entre horarios. Por lo que establecimos una serie de objetivos para responder esta pregunta i) cuantificar el número de hormigas sobre los NEFA presentes en *Ferocactus latispinus* en el día y la noche; ii) cuantificar la actividad forrajera diurna y nocturna de las hormigas sobre *F. latispinus*; iii) explorar la relación entre la cantidad de NEF activos (NEFA) y la frecuencia de visitas de especies de hormigas en *F. latispinus* en ambos períodos del día.

MATERIALES Y MÉTODO

Área de estudio. El estudio se realizó en el Jardín botánico “Helia Bravo Hollis” localizado en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla (18° 19'54” N, 97° 27'21” O). La vegetación corresponde al matorral crasicaule (Rzedowski, 2006) y las plantas dominantes son arbustos espinosos *Mimosa luisana*, *Parkinsonia praecox*, *Prosopis laevigata* y *Acacia constricta*, además de las cactáceas *Neobuxbaumia tetetzo*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado, 1982). *Ferocactus latispinus* (Cactaceae) es una especie endémica de la zona semi árida que limita entre los estados de Puebla y Oaxaca, teniendo como distribución principal el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Es una planta simple de tallos globosos de 20 a 50 cm de alto y 34 a 45 cm de ancho. *F. latispinus* presenta NEF con coloración amarilla cuando están activos (Weller 2010). Toma de datos: El estudio se realizó en junio de 2015 en dos horarios; matutino (8:30 a 11:00 am) y nocturno (9:00 a 11:00 pm).

Diseño del muestreo. Se estableció un transecto de aproximadamente 500 m, para seleccionar 40 individuos de *F. latispinus* con una altura mínima de 20 cm y que tuvieran NEF activos. La abundancia de hormigas se registró en ambos horarios, mediante el conteo total de individuos por planta (ver Chamberlain *et al.*, 2010). Se cuantificó el número de nectarios extraflorales activos por planta en los dos periodos del día. Para determinar la frecuencia de visitas, del total de NEFA presentes, se eligieron seis nectarios por planta de manera aleatoria; en éstos se contó el número de visitas que recibía por parte de las hormigas durante 60 seg (ver Chamberlain *et al.*, 2010), tanto en el día como en la noche.

Análisis de datos. La comparación de la abundancia de hormigas entre la noche y el día se evaluó por medio de un diseño mixto, donde el período (día y noche) fue el factor fijo, los NEFA como covariable y la planta fue el factor aleatorio, pues los registros de la actividad de las hormigas se realizaron en el día y la noche en la misma planta. La variable de respuesta fue la abundancia de hormigas en cada planta y en cada período. Debido a que la variable de respuesta fueron conteos, se aplicó un modelo mixto generalizado con distribución de error Poisson. Para determinar si existió diferencia en la frecuencia de visitas a los NEFA de *F. latispinus* entre los dos horarios, se realizó una prueba de bondad de ajuste de χ^2 .

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se encontraron cinco especies de hormigas forrajando en los NEFA de *F. latispinus*: *Camponotus atriceps*, *C. festinatus*, *C. rubrithorax* (Formicinae), *Crematogaster* sp. (Myrmecinae) y *Pseudomyrmex major* (Pseudomyrmecinae). En el horario matutino se observó principalmente a *C. rubrithorax* (97 % de las plantas muestreadas) y *Pseudomyrmex major* (3 %). En la noche *C. atriceps* (80 %); *C. festinatus* (5 %) y *Crematogaster* sp. (5 %), en el 10 % restante de plantas no se observaron hormigas. En ambos horarios se registró el forrajeo de una sola especie de hormigas en cada planta de *F. latispinus*, esto podría deberse a competencia interespecífica por recursos nutrimentales, es decir que el recurso es monopolizado por especies dominantes (Wilson y Hölldobler, 1990). Al respecto se menciona que las especies del género *Camponotus* pueden

presentar actividad diurna o nocturna de manera excluyente (Oliveira *et al.*, 1999). Por otra parte la abundancia promedio de hormigas presentes (Matutino= 4.009; Nocturno= 2.89) difirió entre horarios ($\chi^2= 28914$, $P < 0.0001$, Fig. 1a). Las frecuencias de visitas es diferente entre horarios ($\chi^2= 48.47$, $P < 0.00001$) siendo mayor en la noche (Nocturno_{Promedio}= 8.774) que en el día (Matutino_{Promedio}= 5.456) (Fig. 1b). Esto puede ser explicado por cambios en la secreción de néctar, debido a que disminuye su producción en bajas temperaturas (Petinidou y Smets, 1996), lo que podría explicar la menor abundancia de hormigas presentes durante la noche. Aspectos como las características de cada especie de hormigas, son factores que se deben tomar en cuenta, pues entre el día y la noche se presenta un recambio entre las especies interactuando con *F. latispinus*, por lo que las especies diurnas no son las mismas que las nocturnas. Sin embargo, los formícidos mantienen la interacción con los cactus las 24 horas del día (obs. personal P. Luna).

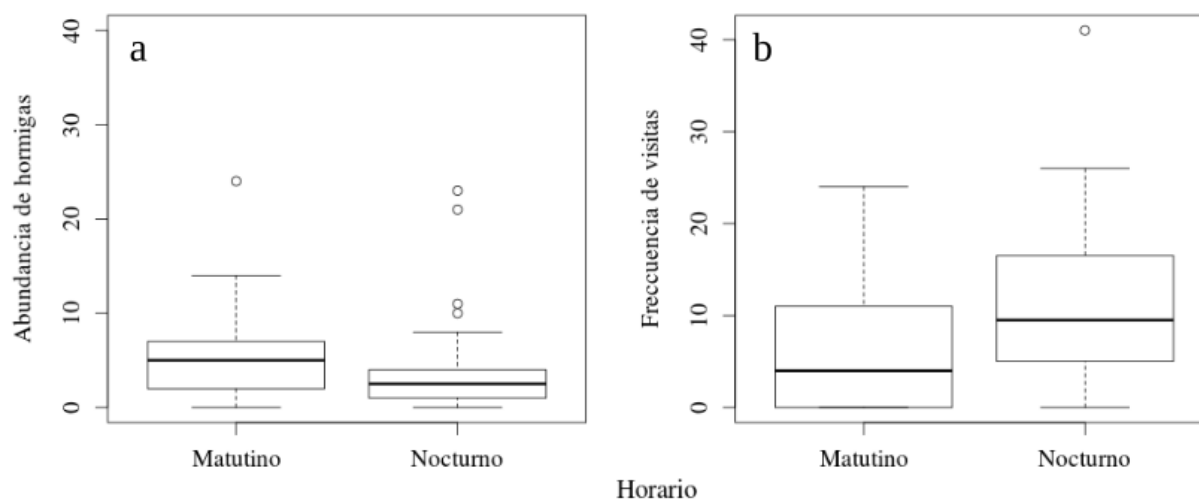


Figura 1. a) Abundancia de hormigas sobre *F. latispinus* en el horario matutino y nocturno, b) Frecuencia de visitas por hormigas a los NEFA en el horario matutino y nocturno. Los alambres representan el primero y cuarto cuartil, la caja representa el segundo y tercer cuartil, la línea al interior de la caja representa la mediana para cada grupo.

La especie más abundante en las mañanas es *C. rubrithorax*, la cual muestra una tendencia por anidar cerca de *F. latispinus* (Armella y Guzmán-Mendoza, 2004), lo que podría explicar una mayor abundancia de hormigas en este horario. Se ha encontrado que la presencia de especies como *Dorymyrmex* sp., pueden beneficiar a las plantas mediante los nutrientes acumulados en sus nidos (Wagner y Fleur-Nicklen, 2010).

Aun cuando en las noches la abundancia de hormigas es menor, la frecuencia con que las hormigas visitan los NEFA es mayor, esto indica que este recurso tiene importancia en la dieta de las hormigas forrajeras nocturnas. La dominancia de estas especies (*Camponotus rubrithorax* y *C. atriceps*) puede explicar porque estas hormigas monopolizan las plantas en las que forrajean, generando un mosaico de hormigas (Wilson y Hölldobler, 1990; Dáttilo *et al.*, 2015). Esta variación entre la abundancia, la riqueza y la frecuencia de visitas por hormigas a los NEFA entre el día y la noche, sugiere que el papel que cada especie desempeña puede ser diferente, ya que se sabe que la actividad de los herbívoros en esta zona cambia entre el día y la noche (Dáttilo *et al.*, 2015). Otro aspecto a considerar son las características de historia de vida de las especies, como el tamaño de la colonia, así como los aspectos morfométricos; por ejemplo el tamaño (*Crematogaster* sp.), lo que puede determinar el número de individuos presentes en cada planta (Wilson y Hölldobler, 1990; Chamberlain *et al.*, 2010).

La actividad de las hormigas está relacionada con el número de NEFA en *F. latispinus*. (Fig. 2).

A mayor cantidad de NEFA se encuentra una mayor abundancia de hormigas (Cuadro 1). Sin embargo, el horario no tiene relación con la cantidad de NEFA. Sin embargo está la posibilidad de que la concentración y el volumen de néctar presente en ellos, difiera entre el día y la noche, debido a la pérdida de agua por evaporación a lo largo del día (Blom y Clark, 1980; Vesprini *et al.*, 1999; Holland *et al.*, 2010); determinando que sea un factor que influye en la cantidad de hormigas que obtienen el recurso. Dáttilo *et al.* (2015) encontraron que la actividad secretora de los NEFs de *Prosopis laevigata* aumenta durante la noche, debido a que en este horario aumenta la cantidad de hormigas y herbívoros activos. Las hormigas presentaron mayor actividad en la noche, esto sugiere que *C. atriceps* puede ser más efectiva para repeler potenciales herbívoros en este horario debido a que se esperaba la mayor actividad de éstos (Dáttilo *et al.*, 2015).

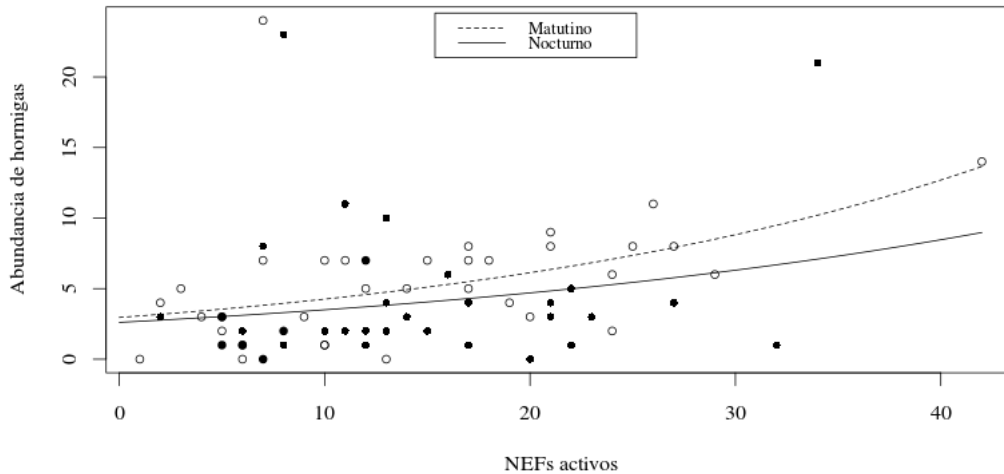


Figura 2. Relación entre la abundancia de hormigas sobre los cactus y el número de NEFA. Los puntos negros indican los datos nocturnos y los puntos sin relleno los datos matutinos.

Cuadro 1. Se muestra la devianza del ANCOVA que determina el efecto de los NEFA en la abundancia de formícidos que forrajean en los diferentes horarios.

Término	gl	χ^2	P	%
NEF (E)	1	34.8	0.008	0.11
Hora (H)	1	5.08	0.309	0.017
E × H	1	0.34	0.791	0.00113
Error	76	265.14		
Total	79	305.38		

En el día *C. rubrithorax* puede presentar una mayor defensa a la planta, pero al haber una disminución actividad de los herbívoros esta hormiga es menos activa, usando la superficie del cacto como sustrato para sobrellevar las condiciones estresantes, debido a la radiación reflejada de la superficie del suelo. Las hormigas del genero *Pseudomyrmex* son conocidas por ser de hábitos arbóreos, pero es probable que sean desplazadas por géneros de hormigas dominantes (Janzen, 1966; Rico-Gray y Oliveira 2007).

Se ha encontrado que en la especie de cactácea *Pachycereus schottii*, restringe la producción de néctar extrafloral a horarios nocturnos como una estrategia para no sobre abastecer a las hormigas que le ofrecen protección, lo que podría explicar el haber encontrado mayor número de visitas en el horario nocturno (Holland *et al.*, 2010). Es probable que en los meses de mayor temperatura el néctar extrafloral de *Ferocactus acanthodes*, fuese una importante fuente de agua que influye en el aumento de la incidencia de hormigas. Por lo que el agua que ofrecen estas cactáceas a través del

néctar, resultaría en una influencia positiva en la actividad de las hormigas (Ruffner y Clark, 1986).

En zonas áridas y semi áridas, el recurso limitante es el agua, lo que puede explicar la frecuencia constante de visitas por las hormigas a los NEFA en busca de este recurso. Además de que nuestro estudio está realizado en el periodo en el cual las interacciones hormiga-planta presentan un gran incremento referido particularmente entre mayo y agosto (Rico-Gray *et al.*, 1998).

Las fluctuaciones en la temperatura del ambiente, pueden afectar directamente la capacidad de la hormiga para buscar y conseguir el alimento (Rico-Gray *et al.*, 1998), se sabe que algunas especies abandonan las plantas durante la fase más calurosa del día y después reanudan sus actividades cuando las condiciones son menos estresantes (Fitzpatrick *et al.*, 2014). Lo que incide directamente en la actividad de las hormigas y la frecuencia de visitas.

CONCLUSIÓN

La actividad de las especies de formícidos está representada de forma excluyente para otras especies en cada individuo de *F. latispinus*. La abundancia de hormigas en los cactus es mayor en el horario matutino, posiblemente por la actividad que presentan las especies diurnas (*Camponotus rubrithorax*, *Pseudomyrmex major*) y nocturnas (*Camponotus atriceps*, *C. festinatus* y *Crematogaster* sp.). Sin embargo, la mayor frecuencia de visitas a los NEFA se presenta en el horario nocturno. La presencia de las especies de hormigas es exclusiva en cada individuo de *F. latispinus*, lo que indicaría que las especies monopolizan el recurso. Por otra parte, la abundancia de hormigas depende positivamente con la cantidad de NEFA y representa una mayor actividad de los formícidos en cactus que cuentan con más recurso.

Agradecimientos

Agradecemos a Miguel Escobedo, Ernesto González y Jazmín González por su gran apoyo en campo. A las autoridades de Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis” por las facilidades para realizar esta investigación. A Juan H. García Chávez y dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios y excelente crítica que ayudaron a mejorar el manuscrito.

Literatura Citada

- Armella, M. A. y R. Guzmán-Mendoza. 2004. Asociación entre *Camponotus rubrithorax* y *Ferocactus latispinus* var *spiralis* en el valle de Zapotitlán Salinas Pue. Pp. 119–123. In: Morales-Moreno, A., Ibarra-González, M., Rivera-González, M. del P. y S. Stanford-Camargo (Eds.). *Entomología mexicana*. Sociedad Mexicana de Entomología y Colegio de Postgraduados.
- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 8: 407–428.
- Blom, P. E. and W. H. Clark. 1980. Observations of ants (Hymenoptera: Formicidae) visiting extrafloral nectaries of the barrel cactus, *Ferocactus gracilis* Gates (Cactaceae), in Baja California, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 25(2): 181–195.
- Chamberlain, S. A. and J. N. Holland. 2009. Quantitative synthesis of context dependency in ant–plant protection mutualisms. *Ecology*, 90: 2384–2392.
- Chamberlain, S. A., Kilpatrick, J. R. and J. N. Holland. 2010. Do extrafloral nectar resources, species abundances and body sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks? *Oecologia*, 164: 741–750.
- Dáttilo, W., Aguirre, A., Flores-Flores, R. V., Fagundes, R., Lange, D., García-Chávez, J. and V. Rico-Gray. 2015. Secretory activity of extrafloral nectaries shaping multitrophic ant-plant-herbivore interactions in an arid environment. *Journal of Arid Environments*, 114: 104–109.
- Fitzpatrick, G., Lanan, M. C. and J. L. Bronstein. 2014. Thermal tolerance affects mutualist attendance in an ant–plant protection mutualism. *Oecologia*, 176(1): 129–138.

- González-Teuber, M. and M. Heil. 2009. Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. *Plant signaling and behavior*, 4(9): 809–813.
- Holland, J. N., Chamberlain, S. A. and K. C. Horn. 2010. Temporal variation in extrafloral nectar secretion by reproductive tissues of the senita cactus, *Pachycereus schottii* (Cactaceae), in the Sonoran Desert of Mexico. *Journal of arid environments*, 74(6): 712–714.
- Hernández, H. M. y A. H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, 26: 33–52.
- Herrera, C. M. and O. Pellmyr. 2002. Plant animal interactions: an evolutionary approach. John Wiley & Sons. 328 p.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20(3): 249–275.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. *Insect Plant Interactions*, 4: 81–129.
- Magnuson, J. J., Crowder, L. B. and P. A. Medvick. 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*, 19(1): 331–343.
- Ness, J. H., Morris, W. F. and J. L. Bronstein. 2006. Integrating quality and quantity of mutualistic service to contrast ant species protecting *Ferocactus wislizeni*. *Ecology*, 87(4): 912–921.
- Oliveira, P. S. and C. R. F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. Pp. 198–212. In: Huxley, C. R. and D. F. Cutler (Eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford UK.
- Oliveira, P. S., Rico-Gray, V. and C. Castillo-Guevara. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology*, 13(5): 623–631.
- Petanidou T. and E. Smets. 1996. Does temperature stress induce nectar secretion in Mediterranean plants?. *New Phytologist*, 133(3): 513–518.
- Pickett, C. H. and W. D. Clark. 1979. The function of extrafloral nectaries in *Opuntia acanthocarpa* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 66(6): 618–625.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of Plant-Derived Food Resources by Ants in the Dry Tropical Lowlands of Coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica*. 25(3): 301–315.
- Rico-Gray, V., Palacios-Rios, M., Garia-Franco, J. G. y P. Mackay-William. 1998. Richness and seasonal variation Ant-plant associations mediated by Plant-Derived resources in the semiarid Zapotitlan Valley, México. *The American Midland Naturalist*, 140(1): 21–26.
- Rico-Gray, V. and P. S. Oliveira. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press, Chicago, USA, 331 p.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ª. Ed. digital Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, D.F., México. 504 p.
- Ruffner G. A. and W. D. Clark. 1986. Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): Composition and its importance to ants. *American Journal of Botany*, 73(2): 185–189.
- Vesprini, J. L., Nepi, M. and E. Pacin. 1999. Nectary structure, nectar secretion patterns and nectar composition in two *Helleborus* species. *Plant Biology*, 1(5): 560–568.
- Wagner, D. and E. Fleur-Nicklen. 2010. Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition. *Journal of Ecology*, 98(3): 614–624.
- Weller, S. A. 2010. *Plantas de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. Vol. 1 Especies de Puebla*. United States Agency International Development, Peace Corps México. 373 p.
- Whitford, W. G. 2002. *Ecology of desert systems*. Academic Press. San Diego, California, USA. 343 p.
- Wilson, E. O. and B. Hölldobler. 1990. *The ants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA. 746 p.
- Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biótica*, 7: 99–120.