



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

Diferencias en rasgos vegetativos y
reproductivos de *Ribes ciliatum*
(Grossulariaceae) en un ambiente
extremo

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADA EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

VALERIA RODRÍGUEZ MARTÉN

DIRECTOR DE TESIS: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

Diferencias en rasgos vegetativos y
reproductivos de *Ribes ciliatum*
(Grossulariaceae) en un ambiente
extremo

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADA EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

VALERIA RODRÍGUEZ MARTÉN

DIRECTOR DE TESIS: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2022



ESCUELA
NACIONAL
DE ESTUDIOS
SUPERIORES
UNIDAD MORELIA

10
años
(2011-2021)

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
SECRETARÍA GENERAL
SERVICIOS ESCOLARES

MTRA. IVONNE RAMÍREZ WENCE

DIRECTORA

DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR

PRESENTE

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 09 del H. Consejo Técnico** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia celebrada el día **11 de mayo del 2022**, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional de la alumna **Valeria Rodríguez Martén** adscrita a la **Licenciatura en Ecología** con número de cuenta **417490225**, con el trabajo titulado: **"Diferencias en rasgos vegetativos y reproductivos de *Ribes ciliatum* (Grossulariaceae) en un ambiente extremo"**, bajo la dirección como **tutor** del Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño y como **co-tutor** el Dr. Edson Jacob Cristóbal Pérez.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

Presidente:	Dr. Jorge Cortés Flores
Vocal:	Dr. Eduardo Cuevas García
Secretario:	Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño
Suplente:	Dr. Hernando Alonso Rodríguez Correa
Suplente:	Dr. Armando Aguirre Jaimes

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Morelia, Michoacán a 14 de junio del 2022.

DRA. YUNUEN TAPIA TORRES
SECRETARIA GENERAL

CAMPUS MORELIA

Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)689.3500 y (55)56.23.73.00, Extensión Red UNAM: 80614
www.enesmorelia.unam.mx

Agradecimientos institucionales

Agradezco a la Licenciatura en Ecología, a la Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, a la Universidad Nacional Autónoma de México y al pueblo de México por darme la oportunidad de recibir una educación de calidad y formarme como profesional. También le agradezco a todos los profesores e investigadores que estuvieron involucrados en la creación de esta licenciatura y que me ayudaron a lo largo de mi carrera.

Agradezco a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la UNAM por financiar el proyecto que se convirtió en mi tesis de licenciatura (número de proyecto: PAPIIT IN224920).

Agradezco a mi director de tesis, el Dr. Mauricio Quesada, y a mi co-asesor, el Dr. Jacob Cristóbal-Pérez, por conseguir el financiamiento y los recursos necesarios para que mi tesis fuera posible. También le agradezco a ambos por su dedicación, sus enseñanzas y el acompañamiento que me brindaron en todo momento.

También quiero agradecer a todos los miembros de mi jurado de examen por sus comentarios y su retroalimentación, los cuales enriquecieron el presente trabajo: Dr. Jorge Cortés Flores, Dr. Eduardo Cuevas García, Dr. Hernando Rodríguez Correa y Dr. Armando Aguirre Jaimes. También les agradezco por sus enseñanzas y por todo el apoyo brindado, tanto en campo como en la elaboración de esta tesis.

Agradezco a todos mis compañeros y compañeras del Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica (LANASE) y del Laboratorio de Ecología Evolutiva de Plantas, ambos de la ENES Morelia, por ayudarme a realizar el trabajo de campo y por compartir sus conocimientos y experiencias conmigo. Es gracias al trabajo en equipo y a su actitud de colaboración que fue posible llevar a cabo mi tesis.

Por último, agradezco enormemente al Patronato del Nevado de Colima y Cuencas Adyacentes, A.C., al Biól. José Villa Castillo y a todos los miembros y trabajadores del Parque por permitirnos trabajar con ustedes, por facilitar nuestras estancias y por su eterna amabilidad y apoyo.

Agradecimientos personales

Tengo una infinidad de personas a quienes agradecer por tantas cosas, pero debido a la limitación de tiempo y espacio, seré lo más breve posible. No puedo empezar por agradecer a nadie más que a mi mamá, quien ha sido la persona que más me ha apoyado durante toda mi vida. Gracias por tu infinito cariño, tus consejos, tu apoyo y por creer en mí.

Le agradezco a mis dos hermanos, Arturo y Enrique, no solo por su apoyo incondicional, sino porque sin ellos no sería la mujer que hoy me siento orgullosa de ser. Gracias por ser mis compañeros durante los momentos más difíciles que hemos pasado, así como por compartir conmigo los momentos más hermosos que puedo recordar.

Gracias a mi papá por transmitirme su fascinación por la naturaleza y por apoyarme con mis estudios. Sé que te hubiera encantado verme concluir mi licenciatura, pero lastimosamente te perdimos de manera inesperada en el camino. Gracias por todo, siempre te llevaré conmigo.

También le quiero agradecer a mi tía Sil, quien ha sido una persona fundamental en mi vida y un ejemplo a seguir. Quiero que sepás que te quiero como a otra madre, y que estaré eternamente agradecida por todo lo que has hecho por mí.

Gracias a Migue por tu afecto, por caminar a mi lado y por acompañarme durante estos años. Me has ayudado a sobrellevar algunos de los momentos más difíciles que pasé durante la carrera, así como has creado y compartido conmigo muchísimos recuerdos bonitos que siempre guardaré con mucho cariño.

Por último, agradezco infinitamente a mis amigas que se convirtieron prácticamente en mis hermanas: Diana, María, Marilyn, Cinthya, Julia, Suki, Shura y Jovana. Gracias por hacer tan especial mi paso por esta universidad y por esta ciudad. Gracias por haberme apoyado siempre y por sus enseñanzas.

Índice

Agradecimientos institucionales	3
Agradecimientos personales	4
Resumen	6
Abstract	7
Introducción	8
Hipótesis y predicciones	11
Objetivo general	11
Objetivos específicos	11
Métodos	12
Sitio de estudio	12
Especie de estudio	12
Diseño experimental.....	13
Rasgos vegetativos	13
Rasgos reproductivos.....	14
Riqueza y tasa de visitas de visitantes florales	15
Análisis estadísticos.....	15
Resultados	16
Rasgos vegetativos	16
Rasgos reproductivos.....	17
Riqueza y tasa de visitas de visitantes florales	18
Discusión	19
Conclusión	22
Referencias	23

Resumen

En los ecosistemas de alta montaña se presentan condiciones ambientales limitantes para el establecimiento y la supervivencia de las plantas. Estas condiciones presentan una gran variación a lo largo de gradientes de elevación relativamente cortos en distancia, siendo la temperatura una de las variables más evidentes, lo cual favorece la presencia de diferentes tipos de bosque y variables ambientales asociadas. En el Nevado de Colima, se utilizó un arbusto de alta montaña, *Ribes ciliatum*, para evaluar la hipótesis de que la variación ambiental asociada a las diferencias en elevación influye sobre los rasgos vegetativos y reproductivos de las plantas, que a su vez afectan la atracción de los polinizadores. El objetivo de este estudio fue determinar el efecto de la elevación sobre los rasgos vegetativos y reproductivos de *R. ciliatum* y determinar su importancia como recurso alimenticio en la alta montaña. Se compararon poblaciones en el límite máximo y mínimo de su distribución altitudinal (3686 y 3100 m.s.n.m., respectivamente). Se cuantificaron diferencias en variables asociadas al tamaño y morfología de las plantas, así como rasgos florales que influyen sobre el despliegue floral. Además, se determinó si las interacciones planta-polinizador y el éxito reproductivo cambiaban entre las dos elevaciones. Se documentó que las variables asociadas al tamaño de las plantas, así como la longevidad floral y la longitud de las inflorescencias, fueron mayores en el bosque de menor elevación. El número de flores por inflorescencia, el tamaño floral y el peso de los frutos no mostraron diferencias entre las dos elevaciones. En contraste, la tasa de visitas y el éxito reproductivo aumentaron con la elevación. La comunidad de visitantes florales fue diversa pero los colibríes y los abejorros fueron los principales polinizadores en las dos elevaciones. Estos resultados sugieren que los cambios ambientales asociados a los cambios en elevación en estos ecosistemas influyen sobre la interacción entre las plantas y sus polinizadores y determinan las estrategias empleadas por las plantas para establecerse y reproducirse exitosamente. Por otro lado, se destaca la importancia de *R. ciliatum* como recurso alimenticio para sus polinizadores, así como para otras especies que se alimentan de sus frutos en estos ecosistemas extremos de alta montaña.

Abstract

High mountain ecosystems pose challenging environmental conditions for the establishment and survival of plants. These conditions exhibit great variation along relatively short-distance elevation gradients, with temperature being one of the most obvious variables, resulting in different forest types and associated environmental variables. In Nevado de Colima, we used a high mountain shrub, *Ribes ciliatum*, to test the hypothesis that environmental variation associated with differences in elevation influences plant vegetative and reproductive traits, which in turn affect pollinator attraction. The main objective of this study was to determine the effect of elevation on the vegetative and reproductive traits of *R. ciliatum* and to determine its importance as a food resource in high mountains. We compared plant traits of *R. ciliatum* populations at the high and low ends of its elevational distribution (3686 and 3100 m.a.s.l., respectively). We quantified changes in variables associated with plant size and morphology, as well as floral traits that influence floral display. We determined whether plant-pollinator interactions and reproductive success changed between the two elevations. We found that variables associated with plant size, as well as floral longevity and inflorescence length, were higher at lower elevations. The number of flowers per inflorescence, floral size and fruit weight did not differ between the two elevations. In contrast, floral visitation rate and reproductive success actually increased with elevation. The community of floral visitors was diverse but hummingbirds and bumblebees were the main pollinators at both elevations. These results suggest that environmental changes associated with elevational differences in these ecosystems influence the interaction between plants and their pollinators and determine the strategies used by plants to successfully establish and reproduce. On the other hand, we highlight the importance of *R. ciliatum* as a food resource for its pollinators as well as for other species that feed on its fruits in these extreme high mountain ecosystems.

Introducción

Las montañas cubren aproximadamente el 25% de la superficie terrestre y albergan al menos un tercio de la diversidad de plantas terrestres (Barthlott *et al.*, 1996). Poseen una gran biodiversidad, especialmente en zonas tropicales y subtropicales (Price, 1999); y cuentan con altos niveles de endemismo (Chaverri-Polini, 1998). Estos ecosistemas son fuente de importantes servicios ecosistémicos para el bienestar humano (Grêt-Regamey *et al.*, 2012). Por ejemplo, más de la mitad de la población humana sobrevive con el agua dulce que se obtiene de estas montañas (Viviroli *et al.*, 2003).

Los ecosistemas de alta montaña se caracterizan por presentar gradientes de elevación, a lo largo de los cuales se pueden observar cambios drásticos en el ambiente, como la temperatura, la presión atmosférica, la topografía, la humedad, la radiación solar, la composición, estructura y diversidad de las comunidades, entre otros (Abbott y Brennan, 2014). Estos gradientes han sido objeto de estudio desde el siglo XVIII cuando científicos como Alexander von Humboldt y Charles Darwin mostraron interés por describir y explicar la variación de hábitats observada a lo largo de estos gradientes de elevación. Sin embargo, durante las últimas décadas, el mayor interés se ha centrado en entender los patrones de la diversidad de especies a lo largo de estos gradientes, mayoritariamente en regiones templadas (revisado en Fischer *et al.*, 2011). Las revisiones de Rahbek (1995) y Fischer *et al.* (2011) analizan estudios que abarcan gradientes desde los 500 hasta más de 8000 m.s.n.m., y demuestran que, además de los cambios en la diversidad de especies, la composición de las comunidades cambia drásticamente con la elevación, donde se observa una disminución de la diversidad en la mayoría de los grupos taxonómicos a mayores elevaciones, mientras que unos pocos grupos se vuelven más diversos.

Por ejemplo, la distribución de los insectos a lo largo de los gradientes de elevación está limitada principalmente por las bajas temperaturas y se ha visto que tanto los insectos como los vertebrados se vuelven menos diversos con el aumento en elevación (Arroyo *et al.*, 1982). Sin embargo, ciertos grupos taxonómicos (como las moscas) son dominantes en zonas de mayor elevación (Lefebvre *et al.*, 2018). La variación en la abundancia de los diferentes grupos de insectos puede afectar negativamente el éxito reproductivo de las plantas que dependen de estos para su polinización. Ante este escenario, se ha estudiado cómo las plantas hacen frente a la escasez del servicio de polinización a mayores elevaciones. Por un lado, se propone que una reducida actividad de los polinizadores a

mayores elevaciones puede ocasionar que las plantas respondan modificando ciertos atributos florales (*e.g.*, mayor longevidad y despliegue floral) para incrementar la atracción de los polinizadores (Proctor *et al.*, 1996). Por otro lado, algunas especies de plantas cuentan con mecanismos de autopolinización como método de aseguramiento reproductivo ante la escasez de polinizadores (Holsinger, 1996).

Las condiciones ambientales presentan una gran variación a lo largo de estos gradientes de elevación, los cuales son relativamente cortos en distancia (Korpelainen *et al.*, 2012). Por ejemplo, la temperatura disminuye drásticamente a mayores elevaciones, lo cual influye sobre la humedad del ambiente. La presión atmosférica también disminuye con el aumento en elevación, mientras que la radiación solar aumenta (Körner, 2007). Estos cambios afectan ciertos rasgos funcionales de las plantas, lo cual puede influir sobre las interacciones planta-polinizador y, por lo tanto, sobre el éxito reproductivo de las plantas (Schöb *et al.*, 2013). El estudio del crecimiento y reproducción de las plantas a lo largo de estos gradientes de elevación permite evaluar las respuestas evolutivas y ecológicas de las especies ante diferentes presiones del ambiente (Körner, 2007).

Existen varios estudios que analizan los efectos de la variación ambiental sobre diferentes rasgos vegetativos (*e.g.*, altura, área foliar, anatomía de hojas y madera) y reproductivos (*e.g.*, longevidad y despliegue floral, *fruit set*, sistema de apareamiento) en plantas de ecosistemas de alta montaña (Körner, 2003). Por ejemplo, las plantas que se encuentran a mayores elevaciones presentan una notable reducción en su altura, en el ancho de sus copas, en el área foliar y en el área foliar específica en comparación con las plantas de menores elevaciones (Körner *et al.*, 1989; Fabbro y Körner, 2004; Jiménez-Noriega *et al.*, 2015). Por el contrario, las plantas de mayores elevaciones presentan una mayor longevidad floral y mayores tasas de exocruzamiento (Primack, 1983; Primack, 1985; Körner, 1999; Bingham y Ranker, 2000). Sin embargo, el despliegue y el tamaño floral y la producción de frutos y semillas no muestran un patrón claro, ya que existen ejemplos contrastantes en la literatura (Blionis *et al.*, 2001; Baret *et al.*, 2004; Fabbro y Körner, 2004; Giménez-Benavides *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2011; Gulías y Traveset, 2012). Al analizar la relación entre estos cambios observados a nivel vegetativo y reproductivo, Fabbro y Körner (2004) proponen que las plantas invierten más en estructuras reproductivas a mayores elevaciones, ya que, a pesar de ser mucho más pequeñas, mantienen despliegues y tamaños florales similares a las plantas de menores elevaciones.

Aunque existen algunos estudios que analizan el efecto de la variación ambiental a lo largo de gradientes de elevación sobre los rasgos vegetativos o reproductivos de las plantas y la riqueza de insectos (Körner, 2003; Körner, 2007; Lefebvre *et al.*, 2018), existen muy pocos estudios en ambientes extremos de alta montaña donde se analice el efecto de la variación ambiental sobre las interacciones entre las plantas y sus polinizadores y las consecuencias sobre el éxito reproductivo de las plantas. Además, los estudios de gradientes de elevación se han llevado a cabo mayoritariamente en regiones extratropicales del planeta, mientras que los estudios en montañas tropicales son escasos (Fischer *et al.*, 2011). Esto cobra mayor importancia al considerar la hipótesis de Janzen (1967), quien argumenta que los gradientes de temperatura en las montañas tropicales son barreras más eficientes limitando el movimiento de algunos organismos en comparación con lo que ocurre en las montañas de las zonas templadas y boreales del planeta. Bajo esta hipótesis, se puede plantear que los organismos estén adaptados a condiciones abióticas particulares a lo largo del gradiente de elevación.

El Nevado de Colima es un volcán inactivo que alcanza los 4330 m.s.n.m. y se ubica en el Centro-Occidente de México. Se encuentra dentro de las 10 montañas más altas del Eje Neovolcánico Transmexicano. A lo largo del gradiente de elevación se pueden encontrar distintos tipos de vegetación, como bosques de coníferas, bosques de niebla, bosques de encino, bosques mixtos y zacatonales, presentando una gran variación en las condiciones ambientales (CONANP, 2008). *Ribes ciliatum* (Grossulariaceae) es una especie de arbusto que se distribuye en zonas montañosas desde el centro de México hasta el norte de Guatemala (Pérez-Cálix, 2005). En el Nevado de Colima, *R. ciliatum* se distribuye entre los 3100 y los 3700 m.s.n.m., por lo cual representa un buen modelo de estudio para entender los efectos de los cambios en elevación sobre los rasgos vegetativos y reproductivos de las plantas de alta montaña.

En el presente trabajo se determinó si existen diferencias en: (a) rasgos vegetativos, (b) rasgos reproductivos, y (c) la riqueza y la tasa de visitas de los polinizadores de *R. ciliatum* entre los dos límites de su distribución altitudinal en el Nevado de Colima.

Hipótesis y predicciones

(a) Las condiciones ambientales presentes a mayores elevaciones, como lo son la baja temperatura, la alta radiación solar y la poca humedad, limitan el crecimiento vegetativo de las plantas por medio del daño ocasionado a los meristemos de crecimiento y la ralentización de la formación de nuevas células. Por esta razón, se espera que los rasgos vegetativos muestren una reducción a mayores elevaciones.

(b) Las bajas temperaturas presentes a mayores elevaciones dificultan la capacidad de vuelo de los polinizadores y afectan su metabolismo, resultando en una menor actividad de forrajeo de los polinizadores a mayores elevaciones. Esto propicia la modificación de ciertos rasgos reproductivos de las plantas (*e.g.*, mayores despliegues florales) como estrategia de atracción de polinizadores o la presencia de mecanismos de autopolinización como método de aseguramiento reproductivo. Por esta razón, se espera que *R. ciliatum* presente un mayor despliegue floral y mayores tasas de autopolinización a mayores elevaciones.

(c) La actividad de forrajeo de los polinizadores será menor a mayores elevaciones. Por lo tanto, se espera que la riqueza y la tasa de visitas de los visitantes florales disminuyan con el aumento en elevación.

Objetivo general

Determinar el efecto de la elevación sobre la comunidad de visitantes florales y los rasgos vegetativos y reproductivos de *R. ciliatum*.

Objetivos específicos

1. Determinar el efecto de la elevación sobre los rasgos vegetativos de *R. ciliatum* en las dos elevaciones que limitan su distribución.
2. Determinar el efecto de la elevación sobre los rasgos reproductivos de *R. ciliatum* en las dos elevaciones que limitan su distribución.
3. Determinar el efecto de la elevación sobre la riqueza y la tasa de visitas de los visitantes florales de *R. ciliatum* en las dos elevaciones que limitan su distribución.

Métodos

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Volcán Nevado de Colima, ubicado en los estados de Colima y Jalisco, México. El Nevado de Colima tiene una extensión de 6554.75 ha y alcanza una elevación de 4330 m.s.n.m. en su cima, cuyo cráter está ocasionalmente cubierto de nieve (CONANP, 2008). Es un sitio estacional con una época seca que abarca los meses de octubre a mayo, y una época de lluvias que se extiende de junio a septiembre, concentrando los máximos de precipitación durante el mes de julio (CONANP, 2008). El área de estudio presenta cuatro tipos de vegetación distribuidos altitudinalmente. De menor a mayor elevación se encuentran: bosque de pino-encino de 2400 a 2600 m.s.n.m., bosque de *Abies colimensis* de 2800 a 3100 m.s.n.m., bosque subalpino de *A. colimensis* y *Pinus hartwegii* de 3400 a 3700 m.s.n.m. y zacatonal alpino a más de 3700 m.s.n.m. Este trabajo se desarrolló en el bosque de oyamel (3100 m.s.n.m.) y en el bosque subalpino (3686 m.s.n.m.) durante los meses de enero y marzo del 2021.

El bosque de oyamel y el bosque subalpino difieren en cuanto a la estructura de la vegetación y las condiciones ambientales presentes. El bosque de oyamel está compuesto principalmente por *Abies colimensis* y arbustos de los géneros *Salvia*, *Fuchsia*, y otras especies como *Lobelia laxiflora* y herbáceas de la familia Asteraceae. El bosque subalpino está compuesto principalmente por *Pinus hartwegii* y pastos del género *Muhlenbergia*, plantas herbáceas como *Bidens triplinervia* y arbustos como *R. ciliatum* y dos especies del género *Lupinus*. Debido a que se encuentra a una mayor elevación, en el bosque subalpino la temperatura es menor y la radiación solar es mayor en comparación con el bosque de oyamel. Los oyameles tienen una menor tolerancia a la sequía que los pinos, lo cual indica que los bosques de oyamel suelen ser más húmedos (Knapp y Smith, 1981). Las bajas temperaturas ralentizan las tasas de descomposición de la materia orgánica, propiciando suelos con menor contenido de carbono a mayores elevaciones (Tian *et al.*, 2013; Fan *et al.*, 2014).

Especie de estudio

Ribes ciliatum Humb. & Bonpl. ex Roem & Schult. (Grossulariaceae) es una especie de arbusto que se distribuye en bosques de coníferas, de encinos y bosques mixtos,

desde el centro-occidente de México hasta el norte de Guatemala (Pérez-Cálix, 2005). Puede alcanzar hasta los 5 m de alto, tiene hojas alternas, pubescentes en ambas superficies y con margen irregularmente dentado (Jiménez-Noriega *et al.*, 2015) y su época de floración comprende los meses de noviembre a marzo. Las flores están dispuestas en inflorescencias de hasta 25 flores, en forma de racimos péndulos de 5 a 8 cm de largo. Las flores son pequeñas y acampanadas, de color blanco, hermafroditas, con 5 estambres ubicados alrededor del pistilo que se encuentra en el centro de la flor, bifurcado cerca del ápice, ovario glabro, baya globosa de unos 8 mm de diámetro, coronada con restos del perianto, glabra y de color negro (Pérez-Cálix, 2005). Las flores producen pequeñas cantidades de néctar. Hasta el momento, se desconoce el sistema de compatibilidad genética de la especie.

De acuerdo con los registros de ocurrencia a lo largo de su distribución, esta especie se puede encontrar entre los 1050 y los 4200 m.s.n.m. (GBIF, 2021). En el sitio de estudio se encuentra entre los 3100 y los 3686 m.s.n.m., lo cual nos indica que la estamos documentando cerca de su límite máximo de distribución, en un ambiente con condiciones extremas.

Diseño experimental

Se identificaron ambos extremos de la distribución altitudinal de esta especie en el Nevado de Colima, siendo el punto más bajo a 3100 m.s.n.m. (bosque de oyamel) y el más alto a 3686 m.s.n.m. (bosque subalpino), con una diferencia de c.a. 600 m entre ambos extremos de la distribución. En cada uno de estos extremos, de aquí en adelante bosque de oyamel y bosque subalpino, se seleccionaron 30 individuos ($N = 60$) aleatoriamente para realizar el muestreo de rasgos vegetativos, rasgos reproductivos e interacciones con polinizadores.

Rasgos vegetativos

Para determinar diferencias en el tamaño de los individuos entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino, en cada uno de los 60 individuos se registraron las siguientes medidas: la altura, el ancho de la copa y el número de tallos basales. Para determinar diferencias en el área foliar de *R. ciliatum* entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino, se recolectaron 20 hojas aleatoriamente de cada uno de los 60 individuos, las cuales fueron

fotografiadas sobre papel milimétrico para calcular su área con el programa ImageJ (Rasband, W.S., ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA).

Rasgos reproductivos

Para determinar diferencias en la longevidad floral de *R. ciliatum* entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino, en cada individuo se embolsaron 10 botones florales. Se realizaron revisiones diarias para registrar la longevidad de las flores, desde el día en que abrieron los botones y hasta su senescencia. Las flores se consideraron vivas cuando el perianto y las estructuras reproductivas tenían una apariencia fresca y funcional. Cuando la corola se encontraba descolorida o marchita, las flores se consideraron senescentes.

Para determinar diferencias en el despliegue floral de *R. ciliatum* entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino, se consideraron los siguientes rasgos florales: longitud de las inflorescencias, número de flores por inflorescencia y tamaño de las flores. Se midió la longitud de 10 inflorescencias seleccionadas al azar en cada uno de los 60 individuos. Se contó el número de flores de 10 inflorescencias seleccionadas al azar en cada uno de los 60 individuos. Para calcular el tamaño floral, se colectaron 10 flores de apariencia fresca y funcional de cada uno de los 60 individuos y se midió la longitud total de la corola (LC), el ancho o diámetro de la corola (AC), la longitud del tubo floral (LTF), el ancho del tubo floral o garganta (ATF), la longitud de un estambre (LE) y la longitud del pistilo (LP).

Para determinar el sistema de compatibilidad genética de *R. ciliatum*, se realizaron dos tratamientos: autopolinización y polinización abierta en 24 individuos, 12 individuos del bosque de oyamel y 12 del bosque subalpino. Para el tratamiento de autopolinización, se embolsaron 10 botones en cada individuo para evaluar si las plantas eran capaces de autopolinizarse. Para el tratamiento de polinización abierta, en cada individuo se marcaron 3 inflorescencias con flores abiertas de apariencia fresca y funcional, para posteriormente evaluar la capacidad de las plantas de producir frutos en condiciones naturales.

Para determinar diferencias en el *fruit set* de *R. ciliatum* entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino, en cada uno de los 60 individuos se seleccionaron 10 inflorescencias al azar donde se contabilizó el número de flores y el número de frutos. Posteriormente, se calculó el *fruit set*, medido como la relación entre el número de flores por inflorescencia y el número de frutos.

Para determinar diferencias en el peso de los frutos de *R. ciliatum* entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino, se colectaron entre 20 y 25 frutos maduros por individuo y posteriormente se pesaron en una balanza analítica (Ohaus PA224C).

Riqueza y tasa de visitas de visitantes florales

Para determinar diferencias en la riqueza y en la tasa de visitas de los visitantes florales de *R. ciliatum* entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino, se realizaron 63 horas de observaciones focales (OF) de 1 hora cada una. Las OF se realizaron entre las 07:00 hrs y 15:00 hrs en parches de individuos en floración. Registramos hora de la observación, número de individuos y número de flores observadas, especie del visitante floral, número de visitas y si hubo o no contacto con los órganos reproductivos de la flor. Para determinar la identidad de los insectos, estos fueron capturados con redes entomológicas y preservados en alcohol al 70% para su posterior identificación. Para determinar la identidad de los colibríes, se utilizaron guías de campo. La tasa de visitas fue calculada como el número total de visitas por flor por hora.

Análisis estadísticos

Utilizamos modelos lineales generalizados de efectos mixtos para determinar diferencias en los rasgos vegetativos, los rasgos reproductivos y la tasa de visitas entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino. En los modelos, el número de tallos basales, la longevidad floral, el número de flores por inflorescencia y el *fruit set* fueron incluidas como variables dependientes, la elevación fue incluida como variable independiente y el individuo como efecto aleatorio con una distribución Poisson y una función de enlace log. En otros modelos, la altura, el ancho de la copa, el área foliar, la longitud de las inflorescencias, el tamaño floral y el peso de los frutos fueron incluidas como variables dependientes, la elevación fue incluida como variable independiente y el individuo como efecto aleatorio con una distribución Gaussiana y una función de enlace log. Por último, en otro modelo se utilizó el número de visitas como variable dependiente, la elevación y el número de flores observadas como variables independientes y el individuo como efecto aleatorio con una distribución Poisson y una función de enlace log. Todos los análisis se llevaron a cabo en SAS 9.4 (SAS Institute, Cary NC).

Resultados

Rasgos vegetativos

Los individuos del bosque subalpino presentaron una menor altura ($F_1 = 23.71$, $P < 0.001$), menor ancho de la copa ($F_1 = 31.18$, $P < 0.001$) y menor área foliar ($F_1 = 174.18$, $P < 0.001$) en comparación con los del bosque de oyamel (Fig. 1). En el caso del número de tallos basales, no existen diferencias estadísticas significativas entre las dos elevaciones ($F_1 = 1.98$, $P = 0.165$).

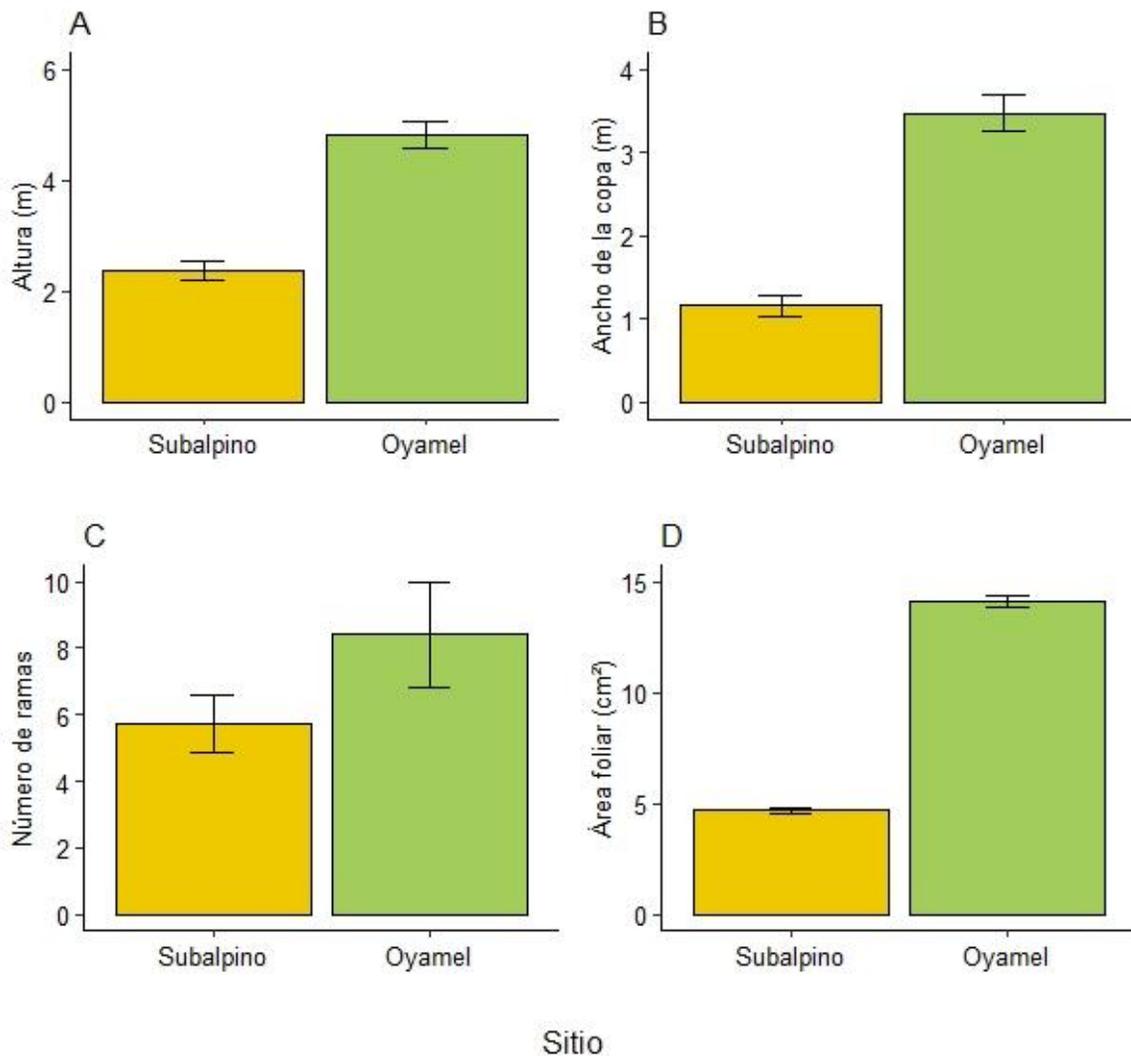


Figura 1. Rasgos vegetativos de *R. ciliatum* en dos bosques (Subalpino y Oyamel) a distintas elevaciones en el Nevado de Colima. A) Altura; B) Ancho de la copa; C) Número de ramas; y D) Área foliar. Las líneas sobre las barras representan los errores estándar.

Rasgos reproductivos

Con el tratamiento de autopolinización no se formó ningún fruto en ninguna de las dos elevaciones, lo cual aporta evidencia de que *R. ciliatum* no es capaz de autopolinizarse y depende exclusivamente de la fecundación cruzada para la producción de frutos. La longevidad floral y la longitud de las inflorescencias fueron significativamente menores en el bosque subalpino ($F_1 = 11.99, P < 0.01$ y $F_1 = 112.33, P < 0.001$, respectivamente) (Fig. 2). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en el número de flores por inflorescencia ($F_1 = 0, P = 0.947$) ni en ninguna de las mediciones del tamaño floral (longitud de la corola: $F_1 = 1.38, P = 0.245$; ancho de la corola: $F_1 = 0.13, P = 0.716$; longitud del tubo floral: $F_1 = 0.49, P = 0.488$; ancho del tubo floral: $F_1 = 2.89, P = 0.095$; longitud de un estambre: $F_1 = 0, P = 0.955$; longitud del pistilo: $F_1 = 1.75, P = 0.192$) entre las dos elevaciones. El *fruit set* fue significativamente mayor en el bosque subalpino ($F_1 = 6.61, P < 0.05$) en comparación con el bosque de oyamel (Fig. 2C). No se encontraron diferencias significativas en el peso de los frutos de *R. ciliatum* entre las dos elevaciones ($F_1 = 0.76, P = 0.388$).

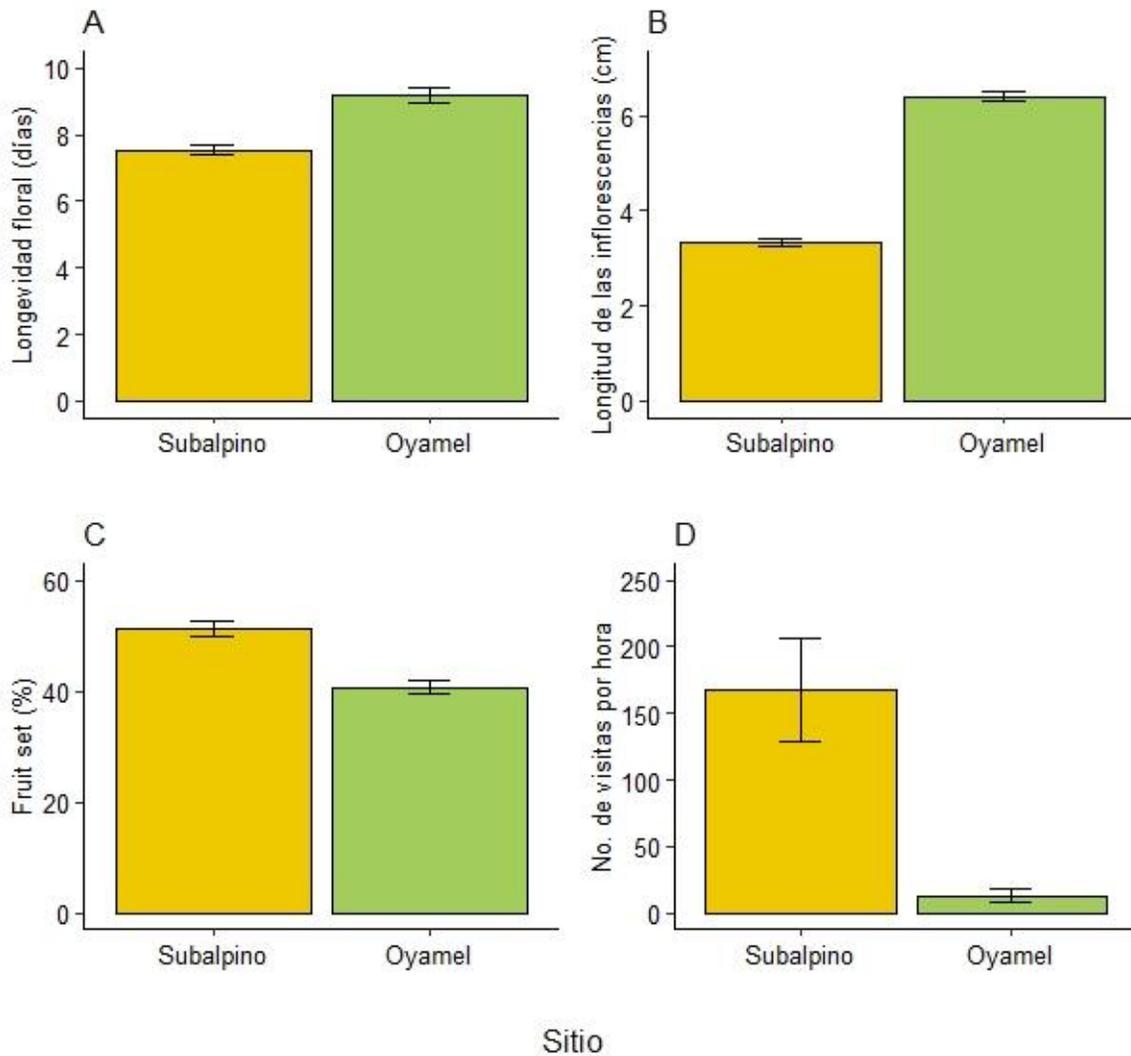


Figura 2. Rasgos reproductivos de *R. ciliatum* en dos bosques (Subalpino y Oyamel) a distintas elevaciones en el Nevado de Colima. A) Longevidad floral; B) Longitud de las inflorescencias; C) *Fruit set*; y D) Tasa de visitas de los visitantes florales. Las líneas sobre las barras representan los errores estándar.

Riqueza y tasa de visitas de visitantes florales

Observamos un total de diez especies de visitantes florales, que incluyen ocho especies de colibríes, una especie de abejorro y una especie de ave. Aparte de los visitantes florales, se encontró una gran diversidad de insectos asociados a las flores, entre ellos: Diptera (4 morfoespecies), Coleoptera (1 morfoespecie), Lepidoptera (1 morfoespecie), Hemiptera (1 morfoespecie), Thysanoptera (2 morfoespecies) e Hymenoptera (3 morfoespecies). Estos grupos no se observaron realizando visitas legítimas, sino que se encontraban habitando dentro de las flores o consumiendo néctar sin hacer contacto con los

órganos reproductivos de las flores, por lo cual no fueron considerados como visitantes florales.

La riqueza de visitantes florales fue de nueve especies en el bosque subalpino y siete especies en el bosque de oyamel. En el bosque subalpino se observaron siete especies de colibríes y en el bosque de oyamel se observaron cinco, de las cuales cuatro especies se comparten entre ambas elevaciones, mientras que tres especies son exclusivas del bosque subalpino (*Archilochus colubris*, *Eugenes fulgens* y *Selasphorus calliope*) y una especie es exclusiva del bosque de oyamel (*Selasphorus* sp.). *Bombus ephippiatus* fue la única especie de abejorro observada y se encontró en ambas elevaciones, al igual que el ave *Oreothlypis celata*.

La tasa de visitas fue mayor en el bosque subalpino, donde se obtuvo un promedio de 167 visitas por hora frente a 13 visitas por hora en el bosque de oyamel ($F_1 = 12.64$, $P < 0.05$) (Fig. 2D).

Discusión

Los organismos que habitan en montañas de gran altura enfrentan desafíos ambientales particulares que se vuelven más intensos con el aumento en elevación (Cavieres y Piper, 2004). En el presente estudio, una de las predicciones fue que las condiciones ambientales más estables, así como una mayor cantidad de recursos en el bosque de oyamel de menor elevación, darían como resultado plantas más grandes y con un mayor despliegue floral, lo cual se reflejaría en una mayor frecuencia de interacciones con los visitantes florales y un mayor éxito reproductivo en comparación con el bosque subalpino de mayor elevación. Sin embargo, se encontró que las comunidades de visitantes florales de *R. ciliatum* difieren entre el bosque de oyamel y el bosque subalpino, y la tasa de visitas fue mayor en el bosque subalpino (Fig. 2). Los individuos de *R. ciliatum* son más pequeños en el bosque subalpino (menor altura, menor ancho de sus copas y menor área foliar) en comparación con los del bosque de oyamel (Fig. 1). Nuestros resultados demuestran que *R. ciliatum* es autoincompatible y aunque los individuos del bosque subalpino produjeron flores menos longevas e inflorescencias más pequeñas, produjeron una mayor cantidad de frutos en comparación con el bosque de oyamel (Fig. 2).

En cuanto a los rasgos vegetativos, los resultados coincidieron con nuestras predicciones, ya que los individuos del bosque subalpino resultaron ser más pequeños que los del bosque de oyamel (menor altura, menor ancho de sus copas y menor área foliar) (Fig. 1). La reducción en el tamaño es una de las alteraciones estructurales de las plantas más conspicuas en los gradientes de elevación, lo cual se puede deber a las restricciones de crecimiento impuestas por el clima (Körner *et al.*, 1989). En el bosque de oyamel predominan los árboles de *Abies colimensis* que alcanzan un gran tamaño, formando un dosel cerrado que impide que se filtre mucha radiación solar hacia el sotobosque, propiciando una mayor humedad del suelo y una mayor competencia por el recurso de luz solar, lo cual podría explicar un mayor tamaño de las plantas y de las hojas (Craine y Dybzinski, 2013). Por el contrario, el bosque subalpino se encuentra a una mayor elevación, por lo cual la radiación solar es más intensa y puede ocasionar daños a las células de las plantas, afectando así su crecimiento (Klein, 1978; Hollósy, 2002; Dukowic-Schulze *et al.*, 2021).

Existen dos tendencias globales con relación a las diferencias en rasgos reproductivos en gradientes de elevación: las tasas de polinización disminuyen a mayores elevaciones mientras que la longevidad floral aumenta (Pacheco *et al.*, 2016). Se piensa que ambas tendencias están funcionalmente relacionadas, ya que una mayor longevidad floral puede compensar las menores tasas de polinización a mayores elevaciones. Sin embargo, en este estudio se encontró lo opuesto: en el bosque subalpino la tasa de visitas y el *fruit set* fueron mayores, mientras que la longevidad floral fue menor. A pesar de que las condiciones ambientales presentes en el bosque subalpino son menos favorables para la actividad de forrajeo de los polinizadores, es probable que la tasa de visitas fue mayor debido a la baja disponibilidad de otros recursos florales para los polinizadores en este bosque. Dado que *R. ciliatum* es una de las pocas especies en floración durante esta época en el bosque subalpino y que además florece de manera abundante, estas flores representan un recurso importante para los colibríes y abejorros presentes.

La longevidad floral puede ser influenciada por presiones ambientales como la temperatura y la disponibilidad de agua (Pacheco *et al.*, 2016). Se ha demostrado que las altas temperaturas (Teixido y Valladares, 2014) y la sequía (Jorgensen y Arathi, 2013) pueden incrementar los costos fisiológicos del mantenimiento de las flores, y por lo tanto también disminuir las posibilidades de tener un mayor éxito reproductivo debido a la limitación de recursos para la producción de frutos y semillas (Arceo-Gómez y Ashman,

2014). De esta manera, se puede explicar que las flores del bosque subalpino sean menos longevas, ya que es un ambiente mucho más seco y con una alta exposición a la radiación solar durante el día.

La longitud de las inflorescencias también fue menor en el bosque subalpino (Fig. 2). Sin embargo, no hubo diferencias en cuanto al número de flores por inflorescencia y el tamaño floral. Este resultado sugiere que estos rasgos podrían estar determinados genéticamente, es decir, que no estuvieran sujetos a las presiones del ambiente. Por ejemplo, si las flores de *R. ciliatum* en el bosque subalpino también sufrieran una reducción en su tamaño debido a las condiciones ambientales menos favorables, esto podría ocasionar interferencia sexual entre los órganos reproductivos de las flores, ocasionando así una disminución del *fitness* tanto femenino como masculino (Routley y Husband, 2006). Esto es particularmente importante en este caso, dado que descubrimos que *R. ciliatum* no se autopoliniza, y, por lo tanto, esta interferencia sexual impediría la reproducción. Otro escenario posible es que el tamaño de las flores sea el indicado para poder establecer un contacto adecuado entre los órganos reproductivos y los polinizadores, por lo cual una disminución en el tamaño de las flores podría perjudicar este acople y prevenir una polinización efectiva (Ishii y Harder, 2006). Por último, si las flores fueran más pequeñas podrían producir menos néctar, y esto podría afectar las visitas por parte de los polinizadores al haber una menor recompensa (Irwin *et al.*, 2004).

La atracción de visitantes florales depende de ciertos rasgos reproductivos como el despliegue floral, la duración de la floración, la diversidad de recompensas florales, entre otros (Morgan *et al.*, 2006). Como se mencionó anteriormente, en el presente estudio la tasa de visitas fue más alta en el bosque subalpino en comparación con el bosque de oyamel (Fig. 2D), a pesar de que los rasgos reproductivos (longevidad y despliegue floral) fueron menores. Esto podría explicarse por la diferencia en la disponibilidad de recursos florales entre las dos elevaciones (Tachiki *et al.*, 2010). Por ejemplo, en el bosque subalpino sólo tres especies (*Lupinus angustifolius*, *L. reflexus* y *Bidens triplinervia*) traslapan su floración con la de *R. ciliatum*, mientras que en el bosque de oyamel *R. ciliatum* florece en el mismo periodo que al menos trece especies más, que incluyen: siete especies del género *Salvia* (Lamiaceae), cinco especies de la familia Asteraceae (*Gnaphalium* sp., *Verbesina* sp., *Senecio callosus*, *Ageratina glabrata* y *B. triplinervia*) y *Lobelia laxiflora* (Campanulaceae) (Sentíes-Aguilar *et al.*, in prep.). De esta forma, *R. ciliatum*, al ser uno de los pocos

recursos disponibles en el bosque subalpino, recibe hasta trece veces más visitas en comparación con el bosque de oyamel.

Se encontró una amplia variedad de visitantes asociados a las flores de *R. ciliatum*, incluyendo colibríes, abejorros, moscas, escarabajos, polillas, hemípteros, trips y braconidos. Los colibríes realizaron el 98.7% del total de visitas observadas en ambas elevaciones, y junto con los abejorros representan el 99.5% del total de visitas. Estos dos grupos fueron observados realizando contacto con los órganos reproductivos de las flores, lo cual nos indica que podrían ser los principales polinizadores. *Oreothlypis celata* fue el único passeriforme observado realizando visitas, pero su frecuencia fue muy baja (0.41% del total de visitas observadas). Las moscas, escarabajos, hemípteros, trips y braconidos no se observaron en contacto con los órganos reproductivos de las flores, sino que habitan dentro de ellas o las utilizan como lugares de alimentación y/o reproducción sin tener contacto con los órganos reproductivos.

Por ejemplo, algunas especies de trips son parásitos de flores donde se alimentan del polen y depositan sus huevos (Reitz *et al.*, 2020). De la misma manera, se ha visto que algunos escarabajos de la familia Curculionidae utilizan las flores para alimentarse, reproducirse y depositar sus huevos (Franz, 2007), aunque en algunos casos son los principales polinizadores de plantas con las que mantienen asociaciones específicas (Downie y Williams, 2009; Apriyanto y Tambunan, 2020). En el caso de los hemípteros, estos pueden utilizar las flores como una ruta hacia los recursos alimenticios presentes en el floema o en el mesófilo (Kitching *et al.*, 2007). Las moscas y los braconidos podrían ser polinizadores, pero en este caso no se observaron realizando visitas legítimas.

Conclusión

Los cambios ambientales asociados con la elevación en los ecosistemas de montaña influyen en las interacciones planta-polinizador y determinan las estrategias utilizadas por las plantas para establecerse y reproducirse. Por otro lado, el presente estudio destaca la importancia de *R. ciliatum* como recurso alimenticio para sus polinizadores y para otras especies que se alimentan de sus frutos en estos ecosistemas estacionales de extrema alta montaña.

Referencias

Abbott, R.J., & Brennan, A.C. (2014). Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1648), 20130346.

Apriyanto, A., & Tambunan, V.B. (2020). The complete mitochondrial genome of oil palm pollinating weevil, *Elaeidobius kamerunicus* Faust. (Coleoptera: Curculionidae). *Mitochondrial DNA Part B*, 5(3), 3432-3434.

Arceo-Gómez, G., & Ashman, T.L. (2014). Coflowering community context influences female fitness and alters the adaptive value of flower longevity in *Mimulus guttatus*. *The American Naturalist*, 183(2), E50-E63.

Arredondo-Amezcuca, L., Martén-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Gutiérrez-Chávez, C., Ramírez-Aguirre, E., Sáyago-Lorenzana, R., Arizmendi, M.C., & Quesada, M. (2018). Hummingbirds in high alpine habitats of the tropical Mexican mountains: new elevational records and ecological considerations. *Avian Conservation and Ecology*, 13(1).

Arroyo, M.T.K., Primack, R., & Armesto, J. (1982). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, 69(1), 82-97.

Baret, S., Maurice, S., Le Bourgeois, T., & Strasberg, D. (2004). Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poiret (Rosaceae), on Réunion island. *Plant Ecology*, 172(2), 265-273.

Barthlott, W., Lauer, W., & Placke, A. (1996). Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a world map of phytodiversity. *Erdkunde*, 50, 317-327.

Bingham, R.A., & Ranker, T.A. (2000). Genetic diversity in alpine and foothill populations of *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 161(3), 403-411.

Blionis, G.J., Halley, J.M., & Vokou, D. (2001). Flowering phenology of *Campanula* on Mt. Olympos, Greece. *Ecography*, 24(6), 696-706.

Cavieres, L.A., & Piper, F.I. (2004). Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. *Fisiología ecológica en plantas*, 231-234.

Chaverri-Polini, A. (1998). Mountains, biodiversity and conservation. *UNASYLVA-FAO*, 47-54.

CONANP. (2008). Estudio técnico del Área Natural Protegida Parque Estatal Bosques Mesófilos Nevado de Colima. Periódico Oficial del Estado de Jalisco, Número 2, Sección IV.

Craine, J.M., & Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 27(4), 833-840.

Downie, D.A., & Williams, J.G. (2009). Population structure of *Porthetes hispidus* (Coleoptera: Curculionidae), a pollinator of the African cycad *Encephalartos friderici-guilielmi*. *Annals of the Entomological Society of America*, 102(6), 1126-1134.

Dukowic-Schulze, S., Harvey, A., Garcia, N., Chen, C., & Gardner, G. (2021). UV-B Irradiation Results in Changes in Elongation, Cell Cycle, and Decreased Endoreduplication Mediated by miR5642. *Photochemistry and Photobiology*.

Fabbro, T., & Körner, C. (2004). Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(1), 70-81.

Fan, J., Zhang, X., Lu, X., Yan, Y., & Wang, X. (2014). Leaf Litter Decomposition in Three Subalpine Forests along an Elevation Gradient in Tibet. *Polish Journal of Environmental Studies*, 23(4).

Fischer, A., Blaschke, M., & Bässler, C. (2011). Altitudinal gradients in biodiversity research: the state of the art and future perspectives under climate change aspects. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*, 11, 35-47.

Franz, N.M. (2007). Reproductive trade-offs in a specialized plant/pollinator system involving *Asplundia uncinata* Harling (Cyclanthaceae) and a derelomine flower weevil (Coleoptera: Curculionidae). *Plant Systematics and Evolution*, 269(3), 183-201.

GBIF.org (16 December 2021) GBIF Occurrence Download
<https://doi.org/10.15468/dl.vs5ps2>

Giménez-Benavides, L., Escudero, A., & Iriondo, J.M. (2006). Reproductive limits of a late-flowering high-mountain Mediterranean plant along an elevational climate gradient. *New Phytologist*, 173(2), 367-382.

Grêt-Regamey, A., Brunner, S.H., & Kienast, F. (2012). Mountain ecosystem services: who cares? *Mountain Research and Development*, 32(S1).

Gulías, J., & Traveset, A. (2012). Altitudinal variation in the reproductive performance of the Mediterranean shrub *Rhamnus lycioides* L. *Journal of Plant Ecology*, 5(3), 330-336.

Hollósy, F. (2002). Effects of ultraviolet radiation on plant cells. *Micron*, 33(2), 179-197.

Holsinger, K.E. (1996). Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. *Evolutionary Biology* 29: 107–149.

Irwin, R.E., Adler, L.S., & Brody, A.K. (2004). The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense. *Ecology*, 85(6), 1503-1511.

Ishii, H.S., & Harder, L.D. (2006). The size of individual *Delphinium* flowers and the opportunity for geitonogamous pollination. *Functional Ecology*, 20(6), 1115-1123.

Janzen, D.H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249.

Jiménez-Noriega, M.S., Terrazas, T., & López-Mata, L. (2015). Variación morfo-anatómica de *Ribes ciliatum* a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de la Sierra Nevada, México. *Botanical Sciences*, 93(1), 23-32.

Jorgensen, R., & Arathi, H.S. (2013). Floral longevity and autonomous selfing are altered by pollination and water availability in *Collinsia heterophylla*. *Annals of botany*, 112(5), 821-828.

Kitching, R.L., Boulter, S.L., Howlett, B.G., & Goodall, K. (2007). Visitor assemblages at flowers in a tropical rainforest canopy. *Austral Ecology*, 32(1), 29-42.

Klein, R.M. (1978). Plants and near-ultraviolet radiation. *The Botanical Review*, 44(1), 1-127.

Knapp, A.K., & Smith, W.K. (1981). Water relations and succession in subalpine conifers in southeastern Wyoming. *Botanical Gazette*, 142(4), 502-511.

Körner, C., Neumayer, M., Menendez-Riedl, S.P., & Smeets-Scheel, A. (1989). Functional morphology of mountain plants. *Flora*, 182(5-6), 353-383.

Körner, C. (1999). *Alpine Plant Life*. Springer, Berlin.

Körner, C. (2003). The alpine life zone. In *Alpine Plant Life* (pp. 9-20). Springer, Berlin, Heidelberg.

Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569-574.

Korpelainen, H., Jägerbrand, A., & von Cräutlein, M. (2012). Genetic structure of mosses *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. and *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. along altitude gradients in Hokkaido, Japan. *Journal of Bryology*, 34(4), 309-312.

Lefebvre, V., Villemant, C., Fontaine, C., & Daugeron, C. (2018). Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower visitors in Alpine communities. *Scientific reports*, 8(1), 1-12.

Morgan, M.T., Harder, L.D., & Barrett, S.C.H. (2006). Selection on reproductive characters: conceptual foundations and their extension to pollinator interactions. *Ecology and Evolution of Flowers*, 25-40.

Pacheco, D.A., Dudley, L.S., Cabezas, J., Cavieres, L.A., & Arroyo, M.T. (2016). Plastic responses contribute to explaining altitudinal and temporal variation in potential flower longevity in high Andean *Rhodolirion montanum*. *Plos One*, 11(11), e0166350.

Pérez-Calix, E. (2005). Grossulariaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*, 138, 1-15.

Phillips, N.C., Drost, D.T., Varga, W.A., & Shultz, L.M. (2011). Demography, reproduction, and dormancy along altitudinal gradients in three intermountain *Allium* species with contrasting abundance and distribution. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(2), 164-171.

Price, M.F. (Ed.). (1999). *Global change in the mountains*. Taylor & Francis.

Primack, R.B. (1983). Insect pollination in the New Zealand mountain flora. *New Zealand Journal of Botany*, 21(3), 317-333.

Primack, R.B. (1985). Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15-37.

Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. (1996). *The natural history of pollination*. HarperCollins Publishers.

Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 200-205.

Rasband, W.S., ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2018.

Reitz, S.R., Gao, Y., Kirk, W.D., Hoddle, M.S., Leiss, K.A., & Funderburk, J.E. (2020). Invasion biology, ecology, and management of western flower thrips. *Annual review of entomology*, 65, 17-37.

Routley, M.B., & Husband, B.C. (2006). Sexual interference within flowers of *Chamerion angustifolium*. *Evolutionary Ecology*, 20(4), 331-343.

SAS Institute Inc. 2015. SAS/IML® 14.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.

Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I., & Pugnaire, F.I. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, 101(3), 753-762.

Tachiki, Y., Iwasa, Y., & Satake, A. (2010). Pollinator coupling can induce synchronized flowering in different plant species. *Journal of theoretical biology*, 267(2), 153-163.

Teixido, A.L., & Valladares, F. (2014). Large flowers tend to be short-lived in Mediterranean ecosystems: insights from three *Cistus* species. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 148(6), 1211-1220.

Tian, Q.X., He, H.B., & Zhang, X.D. (2013). Study on Environmental Materials with the Influence of Soil Carbon of Temperate Forests along an Altitude Gradient. In *Advanced Materials Research* (Vol. 676, pp. 89-92). Trans Tech Publications Ltd.

Viviroli, D., Weingartner, R., & Messerli, B. (2003). Assessing the hydrological significance of the world's mountains. *Mountain Research and Development*, 23(1), 32-40.