

# La diversidad funcional en la ecología de comunidades

F. Córdova-Tapia<sup>1\*</sup>, L. Zambrano<sup>1</sup>

(1) Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Distrito Federal, México, 04510.

\* Autor de correspondencia: F. Córdova [[fernando.cordova@st.ib.unam.mx](mailto:fernando.cordova@st.ib.unam.mx)]

> Recibido el 09 de mayo de 2015 - Aceptado el 15 de octubre de 2015

**Córdova-Tapia, F., Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24(3): 78-87. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.10**

Con el objetivo de brindar un panorama general del concepto de la diversidad funcional y su aplicación en el estudio de la ecología de comunidades, el presente estudio examina los conceptos de rasgo funcional, nicho funcional y redundancia funcional, y analiza los alcances de la clasificación de especies en grupos funcionales, la relación que existe entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional, y la aplicación de la diversidad funcional para poner a prueba reglas de ensamblaje. Cada vez existen más evidencias empíricas sobre como el estudio de la diversidad funcional tiene el potencial de esclarecer muchos de los patrones que se han observado en las comunidades y de ligarlos con los procesos involucrados. Sin embargo, uno de los principales retos consiste en determinar cuáles son los rasgos funcionales que mejor describen la función de los organismos en los ecosistemas. La diversidad funcional tiene cuatro componentes independientes: la riqueza funcional, la equitatividad funcional, la divergencia funcional y la especialización funcional. La relación entre la riqueza funcional y la riqueza de especies es la clave para entender el efecto que tiene el número de especies sobre los procesos ecosistémicos. A pesar de esta importancia, esta relación sigue sin ser clara en sistemas naturales. Una de las aplicaciones más importantes de la diversidad funcional en la teoría ecológica de comunidades consiste en poner a prueba las reglas de ensamblaje a diferentes escalas espaciales y temporales.

**Palabras clave:** ecología funcional; grupos funcionales; nicho funcional; redundancia funcional; reglas de ensamblaje

**Córdova-Tapia, F., Zambrano, L. 2015. Functional diversity in community ecology. *Ecosistemas* 24(3): 78-87. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.10**

With the aim of providing an overview of the concept of functional diversity and its application in the study of community ecology, this study examines the concepts of functional trait, functional niche and functional redundancy, and analyzes the classification of species into functional groups, the relationship between taxonomic diversity and functional diversity, and the usefulness of functional diversity to test assembly rules. There is increasing empirical evidence on how the study of functional diversity has the potential to clarify many of the patterns that have been observed in the communities and link them with the processes involved. However, one major challenge is to identify the functional traits that best describe the function of organisms in ecosystems. Functional diversity has four separate components: functional richness, functional evenness, functional divergence, and functional specialization. The relationship between functional richness and species richness is the key to understanding the effect of the number of species on ecosystem processes. Notwithstanding this importance, the relationship is still not clear in natural systems. One of the most important applications of functional diversity in ecological communities theory is to test assembly rules at different spatial and temporal scales.

**Key words:** assembly rules; functional ecology, functional groups; functional redundancy; functional niche

## Introducción

Una de las preguntas clave en la teoría ecológica es ¿cómo se relacionan la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas? (Duffy 2002; Scherer-Lorenzen 2005). En la actualidad, el interés por conocer los efectos que tiene la pérdida o la adición de especies en un ecosistema ha dejado de ser únicamente académico; se ha vuelto una pregunta cada vez más relevante debido a la acelerada tasa de extinción de especies a nivel mundial y a los efectos negativos de la introducción de especies exóticas (Chapin et al. 2000; Feld et al. 2009; Dirzo et al. 2014). Los estudios que han intentado establecer una relación entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas han sido limitados, produciendo en muchos casos, resultados poco claros y en ocasiones contradictorios (Tilman et al. 1997; Duffy 2002). Las aproximaciones clásicas para entender los cambios en la diversidad analizan la abundancia, la riqueza de especies y los índices de diversidad y equidad (Morin 2011). Así, el estudio de las comunidades se ha basado en el análisis de la diversidad taxonó-

mica de sus componentes. Esta aproximación supone una equivalencia ecológica entre las especies, lo que implica que todas tienen la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse (Chave 2004). Debido a esta limitante, en los últimos años surgió el estudio de la diversidad funcional con el objetivo de incorporar las características funcionales de cada una de las especies dentro de la dinámica de los ecosistemas (Tilman et al. 1997; Mouchet et al. 2010; Cadotte et al. 2011). La diversidad funcional ha sido propuesta como la clave para entender la relación entre la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman et al. 1997; Chapin et al. 2000; Díaz y Cabido 2001; Naeem y Wright 2003). Con el objetivo de brindar un panorama general del concepto de la diversidad funcional y su aplicación en el estudio de la ecología de comunidades, el presente estudio examina los conceptos de rasgo funcional, nicho funcional y redundancia funcional, y analiza los alcances de la clasificación de especies en grupos funcionales, la relación que existe entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional, y la aplicación de la diversidad funcional para poner a prueba reglas de ensamblaje.

## Rasgos funcionales, nicho funcional y redundancia funcional

La diversidad taxonómica tiene dos supuestos principales: (1) todas las especies son iguales y su abundancia relativa determina su importancia relativa en el ecosistema y (2) todos los individuos son iguales sin importar su talla y peso (Magurran 2005). Sin embargo, las especies no deben ser consideradas equivalentes, ya que la pérdida o adición de especies puede tener un impacto mayor o menor en los procesos ecosistémicos dependiendo de los rasgos funcionales (Tilman et al. 1997). Además, diferentes procesos pueden ser afectados por diferentes especies o grupos funcionales (Tilman et al. 1997). Desde el punto de vista ecológico, una especie es un conjunto de individuos con rasgos fenotípicos y de comportamiento que determinan cuándo y dónde sobreviven, y cómo interactúan con individuos de otras especies (McGill et al. 2006). Esta visión de las especies es la base de la diversidad funcional y está transformando el modo en el que los ecólogos miden la diversidad y analizan la coexistencia (Fukami et al. 2004). Cada vez hay más evidencia empírica de que la diversidad funcional y no la identidad taxonómica de las especies es la clave para entender la relación entre la diversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman et al. 1997; Hooper et al. 2005; McGill et al. 2006).

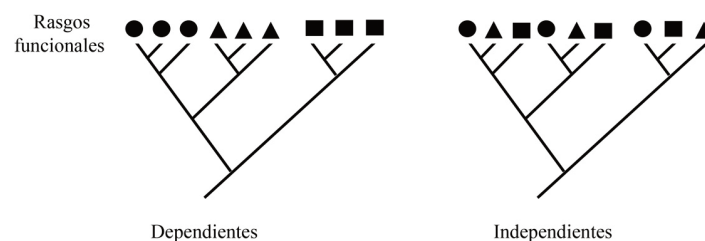
El primer paso para evaluar la diversidad funcional de una comunidad consiste en identificar los rasgos funcionales que se tomarán en cuenta para el análisis. Los rasgos funcionales son rasgos biológicos que influyen en el desempeño de los organismos y que pueden estar relacionados con los procesos ecosistémicos (flujo de materia y energía), la estabilidad de los ecosistemas (resistencia y resiliencia), las interacciones biológicas (intra e interespecíficas) y/o la modificación del hábitat (Hooper et al. 2005; Villéger et al. 2010). Cuando se clasifican especies con base en sus rasgos funcionales se pueden recapitular ciertos patrones observados con la diversidad taxonómica debido a que algunos rasgos pueden ser conservados, sin embargo, no todos los rasgos funcionales son dependientes de la filogenia (Cavender-Bares et al. 2004; Dumay et al. 2004) (Fig. 1).

La diversidad funcional es una medida de la diversidad de rasgos funcionales presentes en una comunidad con respecto a su presencia y/o abundancia (Rosenfeld 2002; Villéger et al. 2010). El campo de la diversidad funcional se encuentra en un rápido crecimiento y ha sido aplicado a diversos temas de la teoría ecológica como: la influencia de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas, las facetas de la biodiversidad que influyen en los procesos ecosistémicos y su relación con las condiciones ambientales, así como las reglas de ensamblaje en las comunidades y su relación con la diversidad funcional (Bellwood et al. 2006; Cadotte et al. 2009; Mouchet et al. 2010).

En el centro de la teoría de la diversidad funcional se encuentran los conceptos de nicho funcional y redundancia funcional. El nicho funcional es análogo al nicho ecológico y representa un hipervolumen de n-dimensiones en un espacio funcional, en donde los ejes representan funciones clave (obtención de alimento, generación de O<sub>2</sub>, tasa de descomposición, depredación, etc.) asociadas a distintos rasgos funcionales (Rosenfeld 2002). El nicho funcional establece el marco conceptual para entender la redundancia funcional, que se basa en la idea de que varias especies pueden desempeñar papeles similares en las comunidades y ecosistemas. Por lo tanto, la ausencia de alguna de las especies redundantes tendría un impacto bajo en los procesos ecosistémicos (Lawton y Brown 1993; Fonseca y Ganade 2001). Sin embargo, el nicho funcional de las especies no sólo depende de los procesos ecológicos relacionados con la morfología o la fisiología, sino que también es modificado por los atributos demográficos y las respuestas a los factores ambientales que modifican su desempeño ecológico (intervalo ambiental en donde se desarrolla de manera óptima una función clave) (Rosenfeld 2002; Violle et al. 2007) (Fig. 2). Además, las especies pueden tener las mismas características en una faceta del nicho funcional pero pueden diferir en otras, por lo que la redun-

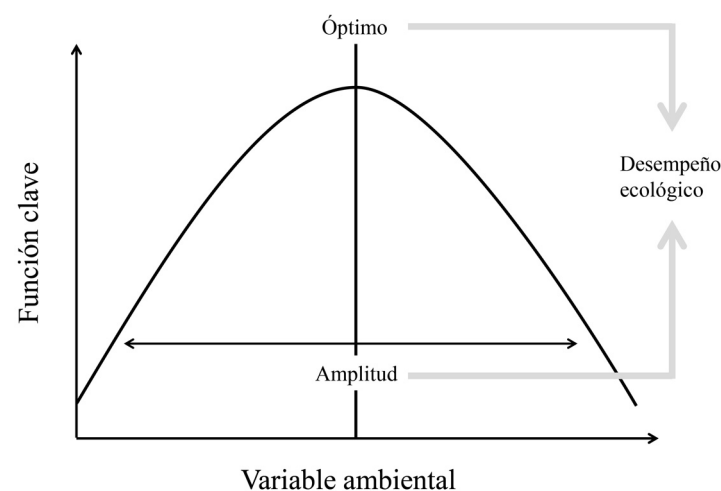
dancia de especies se reduce cuando se consideran diversas funciones simultáneamente (Gamfeldt et al. 2008). Por lo tanto, para que dos especies sean realmente redundantes tendrían que pertenecer al mismo grupo funcional, poder sustituir sus poblaciones y presentar los mismos intervalos de tolerancia a las condiciones ambientales (Rosenfeld 2002). Si consideramos que todas las especies son diferentes en alguna de sus características, entonces siempre será posible separarlas con la elección de un eje de nicho apropiado (Morin 2011). Sin embargo, una pregunta relevante sería ¿qué tan precisa debe ser la clasificación funcional de las especies?

Uno de los principales retos para estudiar la diversidad funcional consiste en determinar los rasgos funcionales adecuados que describan la función de los organismos en el ecosistema (Bellwood et al. 2002). Algunos autores consideran necesario hacer una separación entre los rasgos funcionales duros y los rasgos funcionales suaves (Hodgson et al. 1999). Los rasgos funcionales duros son aquellos que miden directamente la función de interés y generalmente están asociados a la fisiología de los organismos, por ejemplo, la tasa de asimilación y de desecho de los recursos alimenticios (Violle et al. 2007). Los rasgos funcionales suaves evalúan la función de manera indirecta y requieren métodos de medición sencillos y rápidos (Violle et al. 2007). En este sentido, las características morfológicas son rasgos suaves que pueden ser indicadores de la forma en la que los organismos hacen uso de los recursos (Ricklefs y Travis 1980). Es recomendable utilizar aquellas características morfológicas que ofrecen una compensación entre su relevancia funcional y su facilidad de medición (Dumay et al. 2004; Mouillot et al. 2007). Esta aproximación es la base para describir las funciones de las especies en los ecosistemas y ha sido aplicada exitosamente tanto en plantas como en animales (Violle et al. 2007).



**Figura 1.** Cladogramas hipotéticos que muestran que los rasgos funcionales pueden o no ser independientes de la filogenia (adaptado de Cavender-Bares et al. 2004).

**Figure 1.** Hypothetical cladograms showing that functional traits may or may not be independent from phylogeny (adapted from Cavender-Bares et al. 2004).



**Figura 2.** Definición gráfica del desempeño ecológico (adaptado de Violle et al. 2007).

**Figure 2.** Graphical definition of ecological performance (adapted from Violle et al. 2007).

De acuerdo con [Violle y colaboradores \(2007\)](#), el desempeño de un organismo, en el caso de las plantas, puede ser descrito por tres rasgos de desempeño: la biomasa vegetal, el potencial reproductivo y la supervivencia. La biomasa vegetal es el resultado acumulado de los procesos de crecimiento y de pérdida. El potencial reproductivo es una medida de la biomasa de las semillas, los accesorios reproductivos y el número de semillas producidas. La supervivencia es una variable binaria (vivo o muerto), o bien, un valor probabilístico. Estos tres rasgos de desempeño son influenciados por rasgos morfológicos, fisiológicos y fenológicos (M-F-F), que operan desde el nivel celular hasta el organismo. En los últimos años se han realizado grandes avances en el establecimiento de protocolos estandarizados que permiten medir y relacionar los rasgos M-F-F con los rasgos de desempeño, la función de los organismos en el ecosistema, la respuesta de las plantas a los factores ambientales, su efecto en otros niveles tróficos y su impacto en los procesos ecosistémicos (ver [Pérez-Harguindeguy et al. 2013](#)).

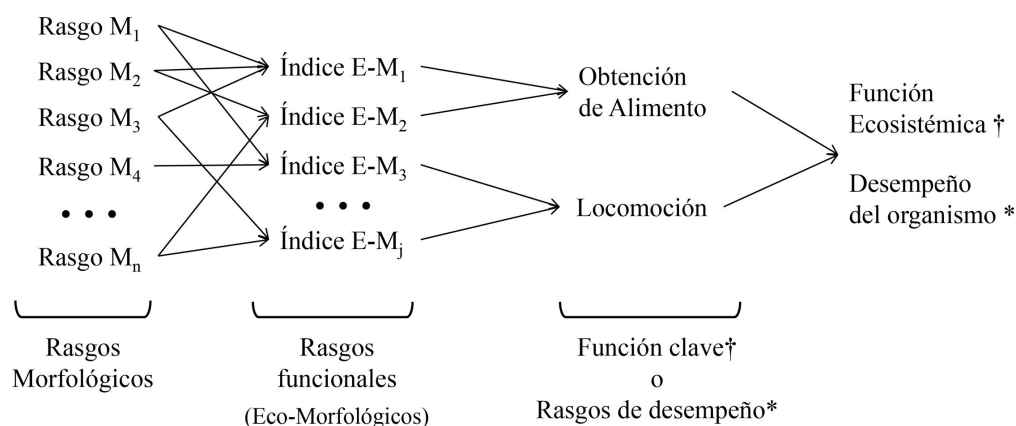
En el caso de los animales, la descripción funcional basada en rasgos eco-morfológicos toma en cuenta la relación entre la forma, el desempeño y la ecología de los organismos ([Arnold 1983](#); [Bellwood et al. 2002](#); [Dumay 2004](#)). El uso de estos rasgos ha permitido entender patrones de distribución en términos de selección de hábitat en peces ([Bellwood et al. 2002](#)), murciélagos ([Norberg 1994](#)) y reptiles ([Garland y Losos 1994](#)). Por ejemplo, en el caso específico de los peces se reconocen dos funciones clave: la obtención de alimento y la locomoción ([Villéger et al. 2010](#)). La obtención de alimento toma en cuenta el tamaño de las presas, el método de captura, la posición en la columna de agua, la habilidad de filtrar, el nivel trófico y la detección de las presas. La función de locomoción incluye varias características, entre ellas la posición en la columna de agua, el uso de las aletas pectorales, el uso de la aleta caudal, la velocidad de nado, la fuerza de arrastre y la maniobrabilidad. Ambas funciones clave pueden ser descritas por rasgos eco-morfológicos ([Fig. 3](#)). Por ejemplo, el largo del intestino y largo del cuerpo (rasgos morfológicos) se relacionan para generar un índice eco-morfológico (i.e. rasgo funcional, largo intestino/largo cuerpo) que es un indicador del nivel trófico de los peces. Este rasgo funcional es uno de los descriptores de la obtención de alimento (función clave). Una de las principales ventajas de esta aproximación es que puede ser utilizada homogéneamente en la mayoría de las especies de peces ([Villéger et al. 2010](#)).

## Grupos funcionales

Uno de los principales métodos para el estudio de la diversidad funcional consiste en agrupar a las especies en conjuntos discretos

de acuerdo con la similitud de sus rasgos funcionales ([Tilman et al. 1997](#)). Este método tiene sus raíces en la clasificación de especies en gremios que está basada en la similitud de las características biológicas y ecológicas de las especies de una comunidad ([Gitay et al. 1996](#)). De acuerdo con [Fonseca y Ganade \(2001\)](#), la clasificación de especies en grupos funcionales requiere de cinco pasos fundamentales: (1) definir el criterio con el que serán clasificados los grupos funcionales, por ejemplo, un grupo de especies que tiene respuestas similares a los cambios ambientales o un grupo de especies con características ecológicas similares, (2) definir el tipo de comunidad biológica que se pretende estudiar, es decir establecer un criterio de inclusión de especies, (3) elegir las funciones clave que se van a evaluar, (4) elegir los rasgos funcionales que mejor describan la función de interés, y (5) construir una matriz especies-rasgos (E especies x R rasgos) y aplicar el método multivariado más adecuado para generar los grupos funcionales (p. ej. cluster). Cada una de las decisiones repercute en la predicción de los grupos funcionales ([Fonseca y Ganade 2001](#)). Por lo tanto, es necesario sustentar los grupos con información biológica adicional ([Dumay et al. 2004](#)).

La clasificación de especies en grupos funcionales tiene ciertas limitantes: depende de los rasgos funcionales que se hayan elegido, no puede detectar cambios ontogenéticos, no es sensible a los cambios en la ecología alimentaria o el uso del hábitat, parte del supuesto de que la variación interespecifica es mayor que la variación intraespecifica y supone una equivalencia funcional dentro de los grupos ([Rosenfeld 2002](#); [Hubbell 2005](#); [Hoeinghaus et al. 2007](#)). Esto es particularmente relevante, ya que bajo diferentes supuestos una especie puede estar agrupada en uno u otro grupo funcional, lo que podría modificar completamente las interpretaciones ecológicas ([Dumay et al. 2004](#)). Sin embargo, entre las ventajas de esta aproximación se encuentran: (1) es flexible más que arbitraria porque se pueden agregar exhaustivamente rasgos funcionales ([Rosenfeld 2002](#)), (2) la similitud taxonómica no es prerrequisito para que exista similitud funcional ([Morin 2011](#)), (3) el efecto que tienen los grupos funcionales sobre los procesos ecosistémicos es mayor que el de la riqueza de especies ([Tilman et al. 1997](#); [Scherer-Lorenzen 2005](#); [Srivastava y Vellend 2005](#); [Balvanera et al. 2006](#)), (4) puede ser utilizada para entender patrones de ensamblaje de comunidades ([Brown et al. 2000](#); [Bellwood et al. 2002](#); [Hoeinghaus et al. 2007](#)), (5) es un método rápido ([Fonseca y Ganade 2001](#)), y (6) puede ser utilizada para encontrar equivalencias funcionales entre diferentes especies y para identificar especies potencialmente claves para los ecosistemas ([Rosenfeld 2002](#)). A pesar de estas ventajas, los grupos funcionales son, desde el punto de vista teórico, una medición inferior a la evaluación de la diversidad funcional en una escala continua ([Fonseca y Ganade 2001](#)).



**Figura 3.** Marco conceptual propuesto por [Arnold \(1983\)](#) con la perspectiva de la ecología funcional de peces. (adaptado de [Violle et al. 2007](#)). † de acuerdo con [Villéger et al. 2010](#). \*de acuerdo con [Violle et al. 2007](#).

**Figure 3.** Conceptual framework proposed by [Arnold \(1983\)](#) with the perspective of fish ecology (adapted from [Violle et al. 2007](#)). † according to [Villéger et al. 2010](#). \* according to [Violle et al. 2007](#).

## Diversidad Funcional

Clasificar especies en grupos funcionales es un método común para aproximarse a la diversidad funcional. Sin embargo, en los últimos años se han realizado importantes esfuerzos con el objetivo de medir la diversidad funcional *per se* en una escala continua. Sin embargo, [Mason y colaboradores \(2005\)](#) argumentan que la diversidad funcional no puede ser resumida en un solo índice, sino que se deben estimar de manera independiente los componentes de la diversidad funcional. Se han reconocido cuatro componentes principales de la diversidad funcional: la riqueza funcional, la equitatividad funcional, la divergencia funcional y la especialización funcional. La idea de medir de manera independiente los cuatro componentes tiene la ventaja de proveer mayor detalle al examinar los mecanismos que relacionan la diversidad al funcionamiento de los ecosistemas ([Villéger et al. 2008](#); [Mouchet et al. 2010](#)). En los últimos años, se ha propuesto que una aproximación robusta para analizar la diversidad funcional consiste en evaluar la distribución de las especies y sus abundancias en un espacio funcional multidimensional. De esta forma se pueden incorporar varios rasgos de manera simultánea y la diversidad funcional se mantiene independiente de la riqueza de especies. A continuación se describen los cuatro componentes de la diversidad funcional y los índices para su medición ([Fig. 4](#)):

La riqueza funcional es la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad independientemente de sus abundancias (índice FRic) ([Villéger et al. 2010](#)). Una baja riqueza funcional indica que algunos de los recursos potencialmente disponibles (i.e. nicho alfa) no están siendo explotados y podría tener como consecuencia una reducción en la productividad de un ecosistema ([Mason et al. 2005](#)).

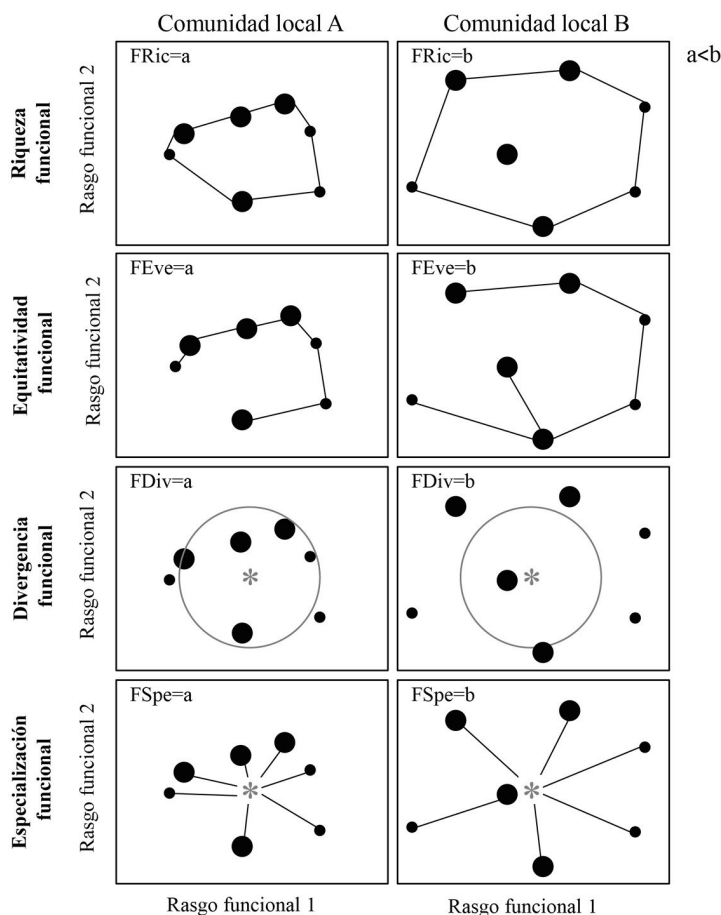
La equitatividad funcional es la homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad en un espacio funcional (índice FEve) ([Villéger et al. 2010](#)). Una baja equitatividad implicaría que algunas partes del nicho funcional están siendo ocupadas, pero subutilizadas. Esto podría reducir la productividad e incrementar la oportunidad de que posibles invasores se establezcan ([Mason et al. 2005](#)).

La divergencia funcional es una medida de similitud funcional entre las especies dominantes de una comunidad (índice FDiv) ([Villéger et al. 2010](#)). Una alta divergencia refleja un alto grado de diferenciación de nicho en las especies dominantes, lo que podría reducir la competencia e incrementar la magnitud de los procesos del ecosistema como resultado de un uso más eficiente de los recursos ([Mason et al. 2005](#)). La divergencia decrece conforme la proporción de biomasa se acerca más al centro de gravedad del espacio funcional de la comunidad ([Villéger et al. 2010](#)).

La especialización funcional es una medida de las diferencias generales entre las especies, independientemente de sus abundancias (índice FSpe) ([Bellwood et al. 2006](#)). Una especie es funcionalmente más especialista mientras más alejada se encuentre del centro de gravedad de la comunidad regional ([Villéger et al. 2010](#)).

Los cuatro componentes de la diversidad funcional y sus respectivos índices (FRic, FEve, FDiv y FSpe) proveen información complementaria sobre la diversidad funcional, son independientes entre ellos, y no dependen del número de especies, ni de la equitatividad, ni de la diversidad taxonómica. Una descripción más detallada de las propiedades y la forma de calcular estos índices puede ser consultada en [Bellwood et al. 2006](#), [Villéger et al. 2008](#) y [Villéger et al. 2010](#). Aun cuando se han logrado grandes avances en el análisis de la diversidad funcional, determinar cuál es el método más apropiado y bajo qué condiciones aplicarlo es un tema que sigue generando discusión ([Laliberté y Legendre 2010](#); [Ding et al. 2013](#); [Mason et al. 2013](#)).

El análisis de los componentes de la diversidad funcional puede ser utilizado para entender los patrones de las comunidades y cómo cambian con respecto a las variaciones ambientales ([Cadotte et al. 2011](#)). Por ejemplo, de acuerdo con [Fonseca y Ganade \(2001\)](#), la probabilidad de que un ecosistema pierda un grupo fun-



**Figura 4.** Representación geométrica de los índices de la diversidad funcional. La comunidad B presenta valores más altos para cada uno de los índices. El espacio funcional está representado por dos rasgos funcionales. Los círculos negros representan a cada una de las especies y su tamaño es proporcional a su abundancia (adaptado de [Villéger et al. 2010](#)) \* centro de gravedad

**Figure 4.** Geometric representation of the functional diversity indices. Index values in community B are higher for each component. The functional space is represented by two functional features. Black circles representing each of the species, its size is proportional to abundance (adapted from [Villéger et al. 2010](#)) \* center of gravity

cional aumenta conforme se incrementa el número de grupos funcionales (riqueza funcional) pero decrece con el aumento en la riqueza de especies y la equitatividad funcional. La diversidad funcional también puede ser utilizada para analizar por qué el aumento en el número de especies reduce la variabilidad de los procesos ecosistémicos frente a las perturbaciones y/o a las variaciones ambientales y por qué la susceptibilidad a la invasión de especies exóticas disminuye ([Hooper et al. 2005](#); [Loreau et al. 2001](#)). Un reto a futuro consiste en determinar cómo es que las condiciones ambientales influyen en los componentes de la diversidad funcional y cómo estos interactúan con los procesos ecosistémicos ([Mouchet et al. 2010](#); [Loreau et al. 2002](#)).

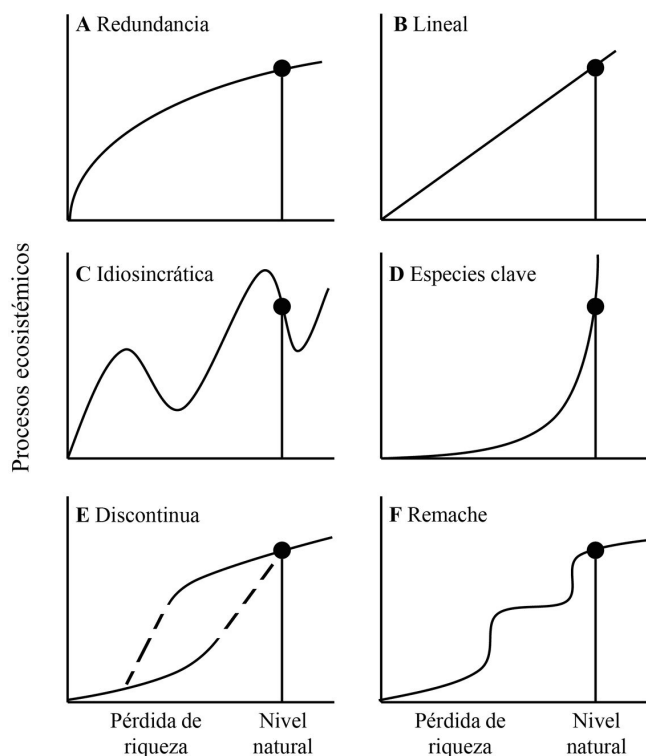
## Relación entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional

La relación entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas aún no es clara, sin embargo, el enfoque de la diversidad funcional puede ser utilizado para explicar esta relación ([Cadotte et al. 2011](#)). De acuerdo con [Scherer-Lorenzen \(2005\)](#), las hipótesis que relacionan la riqueza de especies con el funcionamiento de los ecosistemas ([Naeem 2002](#)) ([Fig. 5](#)) pueden ser explicadas bajo un enfoque funcional por tres mecanismos principales: las especies son principalmente redundantes, las especies son principalmente únicas y el efecto de las especies depende del contexto.

Bajo el supuesto de que las especies son principalmente redundantes, la pérdida de una especie puede ser compensada por otra especie con una función similar (Tilman et al. 1997; Hooper et al. 2005). Asimismo, la adición de especies tampoco resulta en una modificación al sistema (Fig. 5A). Por lo tanto, para el mantenimiento de los procesos ecosistémicos se necesita un número determinado de grupos funcionales, pero las especies dentro de esos grupos son parcialmente sustituibles (redundantes) (Schulze y Mooney 1993). De forma similar, la "hipótesis aseguradora" establece que cuando el número de especies es mayor, los procesos ecosistémicos son más estables en condiciones ambientales cambiantes (Jackson et al. 2001; Scherer-Lorenzen 2005; Hooper et al. 2005). Por lo tanto, las especies redundantes mantienen la estabilidad del sistema, pero si la pérdida de especies rebasa cierto umbral, los procesos ecosistémicos colapsan (Scherer-Lorenzen 2005) (Fig. 5E y F).

Bajo el supuesto de que las especies son principalmente únicas, la pérdida o adición de éstas causaría efectos directos en los procesos ecosistémicos (Scherer-Lorenzen 2005) (Fig. 5B). Algunos ejemplos de especies con características únicas son los ingenieros ecosistémicos y las especies clave (Fig. 5D). Bajo el supuesto de que el efecto de las especies sobre los procesos ecosistémicos depende del contexto, no existe una relación clara entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas debido a que las variaciones ambientales actúan diferencialmente entre las especies (Hooper et al. 2005; Scherer-Lorenzen 2005) (Fig. 5C).

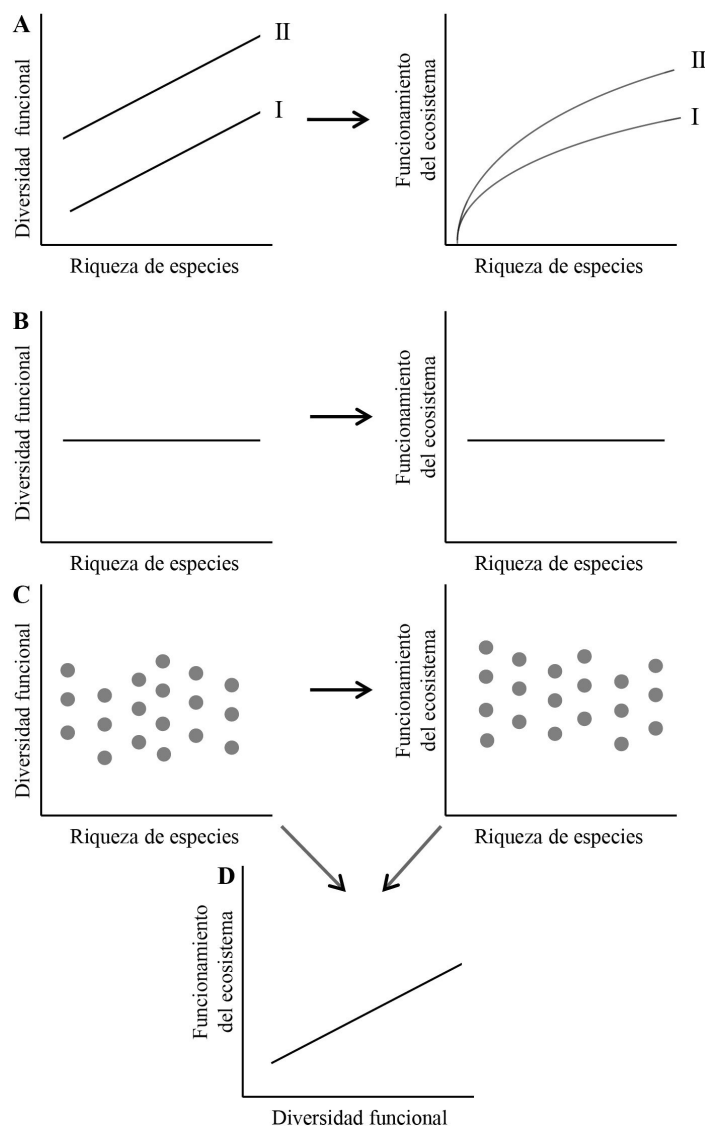
La correlación entre la riqueza de especies y la diversidad funcional determina la forma en la que se relacionan la riqueza y el funcionamiento de los ecosistemas. De acuerdo con Cadotte y colaboradores (2011), una relación positiva entre la riqueza de es-



**Figura 5.** Representación de las seis hipótesis que consideran la relación entre la riqueza de especies y los procesos ecosistémicos (adaptado de Naeem 2002; Scherer-Lorenzen 2005).

**Figure 5.** Representation of the six hypotheses regarding the relationship between species richness and ecosystem processes (adapted from Naeem 2002; Scherer-Lorenzen 2005).

pecies y la diversidad funcional resulta en una relación positiva entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas, pero su magnitud depende de la diversidad funcional (Fig. 6A). Por ejemplo, si las comunidades de un ecosistema tienen una mayor diversidad funcional que las comunidades de otro ecosistema, se podría esperar un mayor funcionamiento en el primer ecosistema aun cuando exista una estrecha relación entre la riqueza de especies y la diversidad funcional en ambos ecosistemas. En contraste, cuando el aumento de riqueza no afecta la diversidad funcional, se puede concluir que las especies son funcionalmente redundantes, por lo tanto la modificación de la riqueza no afectaría el funcionamiento de los ecosistemas (Fig. 6B). Por otro lado, la ausencia de relación entre la riqueza de especies y la diversidad funcional puede resultar en una relación variable entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas, pero esta relación dependería de que exista variación en la diversidad funcional (Fig. 6C). Aun cuando no exista una relación clara entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas, la diversidad funcional podría explicar las variaciones en dicho funcionamiento (Fig. 6D).



**Figura 6.** La relación entre la riqueza de especies y la diversidad funcional influye en la forma en la que la riqueza de especies se relaciona con el funcionamiento de los ecosistemas (adaptado de Cadotte et al. 2011).

**Figure 6.** The correlation between species richness and functional diversity influences the relationship between species richness and ecosystem functioning (adapted from Cadotte et al. 2011).

## La diversidad funcional en el estudio de las comunidades

El entendimiento de los factores, los mecanismos y los procesos que influyen en la estructura de las comunidades naturales es uno de los objetivos de mayor interés en la teoría ecológica (Hubbell 2001; Chave 2004; Tilman 2004; Chase 2007). Sin embargo, la mayoría de los estudios que relacionan la diversidad funcional con la diversidad taxonómica y la estructura de las comunidades se han llevado a cabo experimentalmente y utilizan como modelo principal a las comunidades vegetales o realizan pruebas a nivel de microcosmos (Srivastava y Vellend 2005; Feld et al. 2009; Fukami 2004). Aun cuando estos experimentos han logrado grandes avances en la comprensión de la estructura de las comunidades, sigue sin ser clara la relación entre la diversidad taxonómica, la diversidad funcional y la estructura de las comunidades en sistemas naturales (Loreau et al. 2001; Naeem y Wright 2003; Hooper et al. 2005). Para lograr un mejor entendimiento es necesario que los estudios incorporen más de un nivel trófico (Duffy 2002; Petchey et al. 2002; Raffaelli et al. 2002). Por ejemplo, los peces son un excelente modelo para estudiar comunidades con diferentes niveles tróficos en ambientes naturales. El estudio de la diversidad funcional en comunidades ícticas es reciente y los resultados que se han obtenido han permitido conocer de manera más detallada la estructura de las comunidades acuáticas (Mason et al. 2007; Villéger et al. 2010). Actualmente, el estudio de las comunidades ícticas cuenta con una aproximación sólida, tanto teórica como analíticamente, que permite analizar los atributos funcionales por medio de un enfoque eco-morfológico (Villéger et al. 2010). Sin embargo, para que el estudio de la estructura de las comunidades sea más robusto es recomendable complementar el análisis de la diversidad funcional con análisis de diversidad filogenética, patrones de co-ocurrencia y distribución de abundancias (Cadotte et al. 2009; Mouchet et al. 2010).

La diversidad funcional en las comunidades no tiene una relación directa con la diversidad taxonómica. Por ejemplo, Villéger y colaboradores (2010) estudiaron la diversidad taxonómica y funcional de una comunidad de peces en una laguna sujeta a perturbación humana con el objetivo de entender su dinámica y la relación con los cambios en el ambiente en un periodo de 10 años. El estudio muestra que hubo cambios en la diversidad taxonómica en algunos sitios, pero estos no tuvieron influencia en la estructura funcional de la comunidad. En los sitios en donde la perturbación humana había generado un cambio de estado en el ecosistema, la diversidad taxonómica y la diversidad funcional tuvieron cambios significativos, cambios que podían ser explicados por la relación entre los rasgos funcionales y el ambiente. De manera similar, Bellwood y colaboradores (2002) estudiaron comunidades de peces de arrecife en tres regiones biogeográficas distintas. Sus resultados muestran que aunque estas regiones tienen comunidades taxonómicas muy diferentes, comparten una estructura ecológica similar en términos del uso de hábitat y los grupos funcionales. Por otra parte, Fonseca y Ganade (2001) estimaron que una comunidad de plantas podría perder al azar hasta un 75 % de las especies antes de que la riqueza de grupos funcionales se redujera.

Estos ejemplos muestran la diferencia entre los enfoques funcional y taxonómico de las comunidades. Esta diferencia es particularmente importante en términos de conservación de la biodiversidad porque los impactos humanos ocurren tanto en especies particulares, como en grupos funcionales y niveles tróficos. Por lo tanto, el análisis de la identidad funcional de las especies es clave para entender cómo podrían afectar las extinciones al funcionamiento de los ecosistemas (Rosenfeld 2002). El estudio de la diversidad funcional puede proporcionar las bases para predecir el impacto de diferentes escenarios de manejo en el funcionamiento de los ecosistemas (Rosenfeld 2002). De acuerdo con Devictor y colaboradores (2010), la diversidad funcional en las áreas naturales protegidas puede estar sub-representada en comparación con la diversidad taxonómica. Así, el entendimiento de las relaciones funcionales entre las especies es una herramienta fundamental para

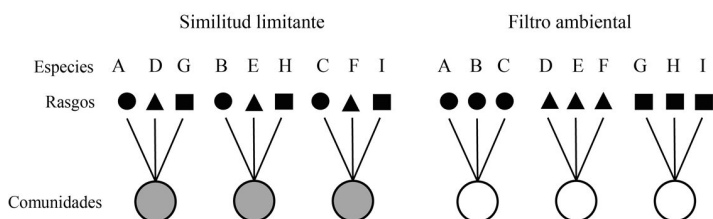
priorizar las decisiones de conservación, puesto que la diversidad de rasgos funcionales, la riqueza de especies y la dominancia de especies son necesarias para sostener los procesos ecosistémicos, y por ello se debe adoptar una aproximación integral para la conservación de la biodiversidad (Srivastava y Vellend 2005; Villéger et al. 2010; Devictor et al. 2010).

## Reglas de ensamblaje de las comunidades

La comprensión de los mecanismos que estructuran las comunidades es la clave para explicar el funcionamiento de los ecosistemas (al determinar los niveles de complementariedad o redundancia) y el mantenimiento de la biodiversidad (por medio de los patrones de coexistencia) (Nyström 2006; Mason et al. 2008). Por lo tanto, una de las aplicaciones más importantes de la diversidad funcional consiste en poner a prueba las reglas de ensamblaje de las comunidades (Balvanera et al. 2006; Moullot et al. 2007). Cuando una combinación de especies tomadas al azar de una comunidad regional no puede coexistir a nivel local, se puede inferir que alguna regla de ensamblaje está actuando sobre la comunidad local (Drake 1990), es decir, que los patrones no aleatorios en la composición de especies sugieren algún proceso de ensamblaje (Morin 2011). Sin embargo, determinar el modo en el que las reglas de ensamblaje estructuran las comunidades en un gradiente ambiental y a diferentes escalas sigue siendo un gran reto en la teoría ecológica (Mouchete et al. 2013). Existen dos hipótesis principales sobre los procesos deterministas que pueden estructurar a las comunidades: la similitud limitante y los filtros ambientales. Ambas hipótesis han sido apoyadas por estudios empíricos (Morin 2011), por lo que la pregunta no es si estos mecanismos existen, sino cuál de los dos tienen una mayor influencia en la estructura de las comunidades a diferentes escalas espaciales y temporales (Moullot et al. 2007).

La similitud limitante establece que existen límites máximos entre la similitud de los nichos de las especies que coexisten (MacArthur y Levins 1967) (Fig. 7). Además, bajo el supuesto de que la disponibilidad de recursos es homogénea, las especies con un alto traslape de nicho tendrían abundancias menores que las especies con un menor traslape (Loreau 2000; Mason et al. 2008). Las especies con un traslape de nicho bajo pueden favorecer la complementariedad de nicho, puesto que éstas forman conjuntos ecológicamente compatibles de utilización eficiente de recursos (Tilman 1982; Stubbs y Wilson 2004; Mason et al. 2007). La complementariedad de nicho puede prevenir la competencia y así permitir la coexistencia de las especies (MacArthur y Levins 1967). Estas asociaciones de especies pueden generar un aumento en la productividad y en la retención de los nutrientes en los ecosistemas (Frost et al. 1995; Hooper et al. 2005; Scherer-Lorenzen 2005).

La hipótesis del filtro ambiental establece que las especies que coexisten son más similares entre ellas de lo que se esperaría por el azar, debido a que las condiciones ambientales actúan como un filtro permitiendo que solamente algunos rasgos persistan (Zobel 1997) (Fig. 7). Los filtros ambientales restringen tanto la presencia



**Figura 7.** Similitud de rasgos funcionales en comunidades estructuradas por similitud limitante y por filtros ambientales (adaptado de Cavender-Bares et al. 2004).

**Figure 7.** Functional trait similarity in communities structured by limiting similarity and environmental filters (adapted Cavender-Bares et al. 2004).

como la abundancia de las especies (Hooper et al. 2005; Mouillot et al. 2007; Mason et al. 2008). Por lo tanto, si los filtros ambientales son los responsables de la estructura de una comunidad, se podría esperar que las especies más abundantes tengan nichos similares, que les permiten tolerar las condiciones que el filtro impone (Zobel 1997; Mason et al. 2008).

Las reglas de ensamblaje de las comunidades pueden actuar de manera distinta de acuerdo con la escala espacial. La principal hipótesis de la relación entre las reglas de ensamblaje y la escala espacial establece que los procesos biogeográficos y las restricciones evolutivas determinan los patrones de la biodiversidad a una escala continental, las condiciones ambientales y las características del hábitat lo hacen a escala regional, y las interacciones entre las especies predominan a nivel local (Brown et al. 2000; Silvertown et al. 2006; Mason et al. 2007).

Una comunidad puede tener cambios en la diversidad taxonómica y mantenerse estable en cuanto a la diversidad funcional (Villéger et al. 2010). Esto sugiere que las reglas de ensamblaje podrían estar actuando a nivel funcional, por lo que su detección a nivel taxonómico sería poco probable. Consecuentemente, el análisis de la estructura funcional de las comunidades puede ser utilizado para poner a prueba las reglas de ensamblaje (Nyström 2006). Por ejemplo, cuando el filtro ambiental predomina sobre la similitud limitante se espera un aumento en la redundancia funcional y por lo tanto un incremento menor de la diversidad funcional con respecto a la riqueza de especies (Fig. 8). En contraste, cuando la similitud limitante es mayor, se espera que la diversidad funcional aumente de manera proporcional a la riqueza de especies (Mouillot et al. 2007).

Existen diversas aproximaciones que utilizan la diversidad funcional para poner a prueba las reglas de ensamblaje en las comunidades. Mouchete y colaboradores (2013) utilizan la relación entre la similitud funcional y los patrones de co-ocurrencia para poner a prueba la similitud limitante en una escala local y regional (Fig. 9). Su hipótesis se basa en que si las especies funcionalmente similares presentan patrones más bajos de co-ocurrencia que lo esperado por el azar, se puede inferir un proceso de similitud limitante. Por el contrario, si especies funcionalmente similares tienden a co-ocurrir más de lo esperado por el azar, se puede inferir un proceso de filtro ambiental. Los resultados muestran una relación positiva entre la similitud funcional y el índice de co-ocurrencia

rencia a escala local y regional. Por lo tanto, en el estudio, el filtro ambiental tiene una mayor influencia que la similitud limitante en la estructuración de las comunidades independientemente de la escala.

Mouillot y colaboradores (2007) presentan una aproximación que se basa en calcular la similitud funcional de una comunidad y contrastarla con la similitud funcional de comunidades generadas al azar (Fig. 10). Este estudio considera la presencia-ausencia de las especies en las comunidades y calcula un único valor de similitud para toda la comunidad. De acuerdo con su hipótesis, una comunidad estructurada por los filtros ambientales tendrá una similitud funcional mayor que la de comunidades generadas al azar. Una comunidad con una similitud menor que la de comunidades generadas al azar estaría sujeta a la similitud limitante. Sus resultados apoyan la hipótesis del filtro ambiental al mostrar que las especies dentro de las comunidades tienen una similitud mayor que la esperada por el azar.

Los ejemplos anteriores ponen a prueba las reglas de ensamblaje utilizando patrones de co-ocurrencia (presencia-ausencia) (Gotelli 2000) y encuentran que el efecto de los filtros ambientales es mayor que el de la similitud limitante. Sin embargo, la similitud

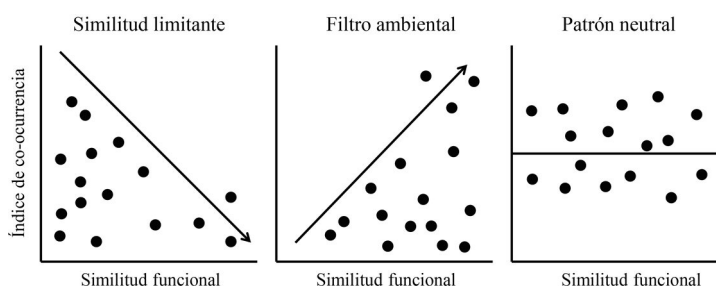


Figura 9. La relación entre la similitud funcional y el índice de co-ocurrencia provee una herramienta para poner a prueba las reglas de ensamblaje de las comunidades (adaptado de Mouchete et al. 2013).

Figure 9. The relationship between functional similarity and co-occurrence can be used to test assembly rules in communities (adapted from Mouchete et al. 2013).

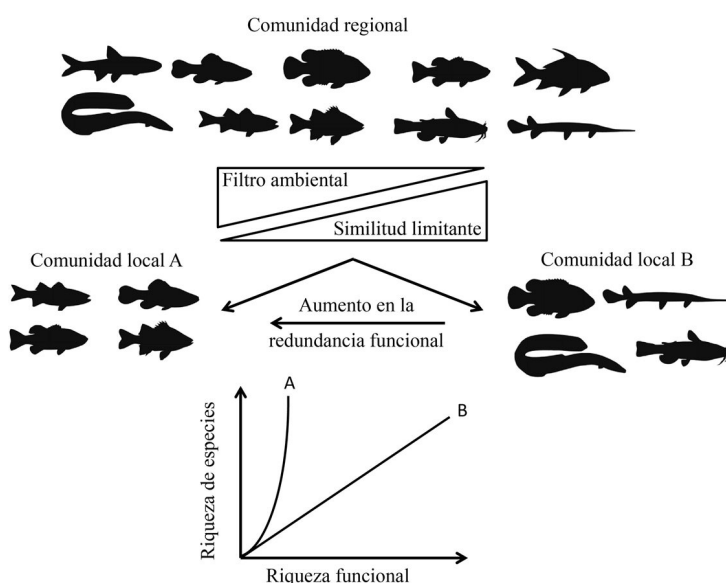


Figura 8. Marco conceptual de las reglas de ensamblaje con respecto a la relación entre la riqueza de especies y la riqueza funcional (adaptado de Mouillot et al. 2007).

Figure 8. Assembly rules framework regarding the relationship between species richness and functional richness (adapted from Mouillot et al. 2007).

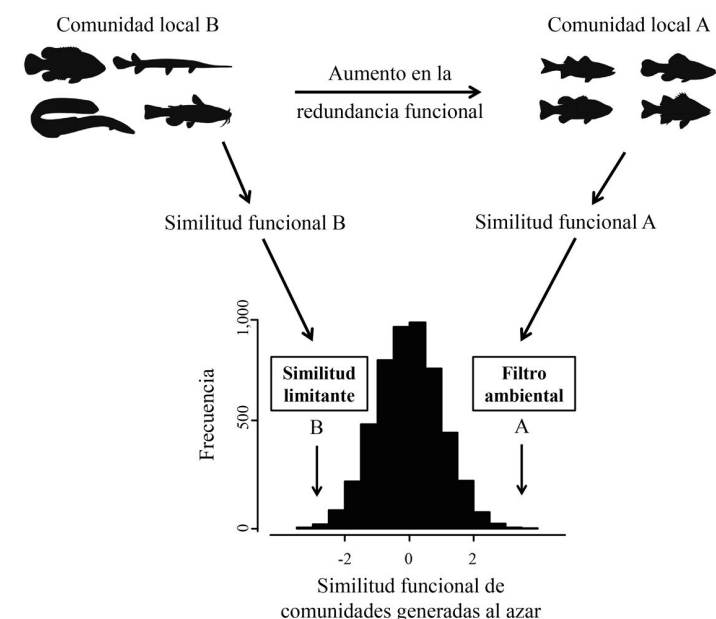
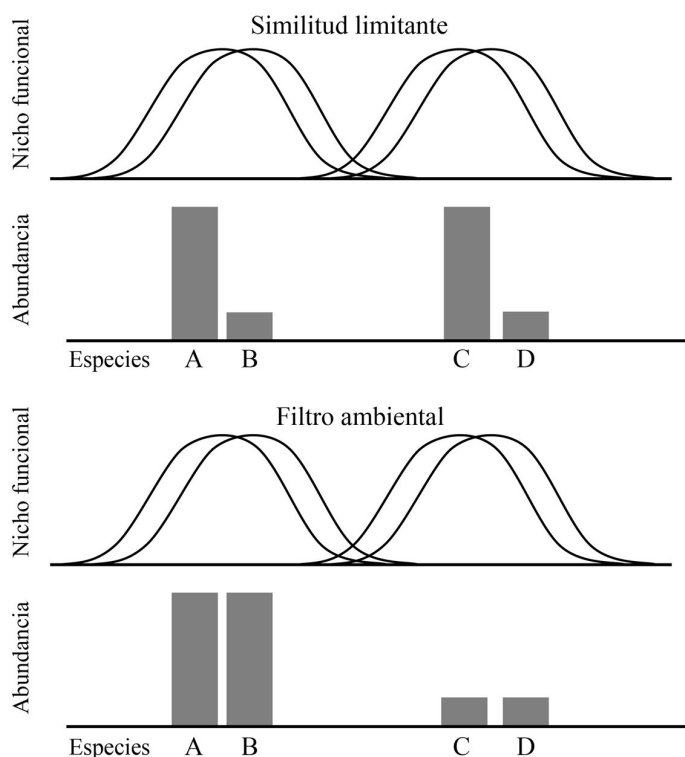


Figura 10. Marco conceptual para poner a prueba las reglas de ensamblaje utilizando rasgos funcionales y un modelo nulo (basado en el estudio de Mouillot et al. 2007).

Figure 10. Conceptual framework to test assembly rules using functional traits and null models (based on the study of Mouillot et al. 2007).

limitante puede ser difícil de detectar por medio de estos patrones debido a que: (i) la exclusión competitiva entre los pares de especies con nichos similares puede haber ocurrido en el pasado y (ii) es posible que dos especies muy similares puedan coexistir, ya sea que una especie tenga abundancia alta mientras que la otra especie tenga abundancia baja o bien, que ambas especies tengan abundancias bajas (Mason et al. 2008).

Otra alternativa a los patrones de co-ocurrencia es analizar el traslape en los nichos funcionales y relacionarlo con la abundancia relativa de las especies. De esta forma, la competencia podría verse reflejada en las abundancias de las especies y se evita el supuesto de que existe una exclusión competitiva. Mason y colaboradores (2008) utilizan esta aproximación calculando el traslape de los nichos funcionales entre los pares de especies coexistentes y ponderándolo con las abundancias relativas de las especies. Posteriormente contrastan el traslape funcional observado contra el traslape de comunidades con abundancias relativas generadas al azar. Su hipótesis se basa en que en una comunidad en la cual la similitud limitante es la principal regla de ensamblaje, las especies más abundantes tendrán poco traslape de nicho funcional, mientras que si los filtros ambientales son más importantes, las especies más abundantes tendrán un traslape de nicho mayor (Fig. 11). Los resultados de este estudio muestran que las especies más abundantes tienen menores traslapes de nicho, mientras que las especies raras tienen un traslape mayor con las especies abundantes. Esto sugiere que la complementariedad de nicho es el factor determinante para la estructura de estas comunidades y que la competencia limita la abundancia de las especies con nichos funcionales similares. De acuerdo con estos resultados, el uso de abundancias y no de patrones de co-ocurrencia podría ser la clave para detectar el efecto de la similitud limitante en la estructuración de las comunidades.



**Figura 11.** La relación entre la abundancia, el traslape de nicho funcional y las reglas de ensamblaje de las comunidades. Las curvas representan la densidad de la población en el espacio funcional. Las barras indican la abundancia (adaptado de Mason et al. 2008).

**Figure 11.** Relationship between abundance, functional niche overlap and community assembly rules. Curves represent population density in a functional space. Bars indicate abundance (adapted from Mason et al. 2008).

## Consideraciones para esfuerzos futuros

El estudio de la diversidad funcional ha tenido un gran crecimiento en los últimos años. Sin embargo, consideramos que existen ciertas cuestiones que pueden ayudarnos a ampliar nuestro conocimiento sobre la relación entre la biodiversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas. Por ejemplo, consideramos que es necesario seguir investigando cuáles son los rasgos que mejor describen la función de un organismo en un ecosistema. En este sentido, se tienen avances importantes en la homogenización de criterios en el estudio de plantas, por lo que debe ponerse particular atención a otros grupos taxonómicos. Consideramos necesario enfocar esfuerzos en realizar experimentos en ambientes naturales con el objetivo de poner a prueba los alcances de la diversidad funcional. Asimismo, creemos importante analizar cómo se podría estudiar la función de los organismos que pertenecen a diferentes grupos taxonómicos pero que coexisten en un mismo ecosistema.

## Agradecimientos

El financiamiento de esta investigación fue proporcionado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPPIT- IN206114) y el Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología (CONACYT) mediante el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. Agradecemos a Karen Levy, Alfonso Valiente y Jorge Meave por sus valiosas contribuciones al desarrollo de este trabajo.

## Referencias

- Arnold, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist* 23: 347-361.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J., Hoey, A. 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* 16: 557-562.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J., Hoey, A. S. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society* 273: 101-107.
- Brown, J.H., Fox, B.J., Kelt, D.A. 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *The American Naturalist* 156: 314-321.
- Cadotte, M.W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., Oakley, T.H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *Plos One* 4: e5695.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D. A., Bazzaz, F.A. 2004. Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist* 163: 823-843.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L. et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chase, J.M. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 17430-17434.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241-253.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030-1040.
- Díaz, S., Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.



- Ding, Z., Feeley, K.J., Wang, Y., Pakeman, R.J., Ding, P. 2013. Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology* 82: 781-790.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345: 401-406.
- Drake, J.A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 5: 159-164.
- Duffy, J.E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99: 201-219.
- Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A., Mouillot D. 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64: 970-983.
- Feld, C.K., da Silva, P.M., Sousa, J.P., Bello, de F., Bugter, R., Grandin, U. et al. 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* 118: 1862-1871.
- Fonseca, C.R., Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.
- Frost, T.M., Carpenter, S.R., Ives A.R., Timothy, K.K. 1995. Species compensation and complementarity in ecosystem function. En: Jones, C.G., Lawton, J.H. (eds.), *Linking Species and Ecosystems*, pp. 224-239. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.
- Fukami, T. 2004. Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology* 85: 3234-3242.
- Gamfeldt, L., Hillebrand, H., Jonsson, P.R. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89: 1223-1231.
- Garland, T.J., Losos, J.B. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. *Ecological Morphology*. En: Wainwright, P.C., Reilly, S.M. (eds.), *Integrative Organismal Biology*, pp. 240-302. University of Chicago Press, Estados Unidos.
- Gitay, H., Bastow-Wilson, J., Lee, W.G. 1996. Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology* 84: 121-124.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., Thompson K. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282-294.
- Hoeninghaus, D.J., Winemiller, K.O., Birnbaum J.S. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblages structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* 34: 324-338.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Estados Unidos.
- Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166-172.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J. et al. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-637.
- Lawton, J.H., Brown, V.K. 1993. Redundancy in ecosystems. En: Schulze, E. D., Mooney, H. A. (eds.), *Biodiversity and ecosystem function*, pp 255-270. Springer Science and Business Media, Alemania.
- Laliberté, E., Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A. et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. 2002. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- MacArthur, R., Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- Magurran, A. 2005. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Estados Unidos.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Argillier, C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153: 441-452.
- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Wilson, J.B., Argillier, C. 2008. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology* 77: 661-669.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., Dray, S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24: 794-806.
- Morin, P.J. 2011. *Community ecology*. Wiley Blackwell, Estados Unidos.
- Mouillot, D., Dumay, O., Tomasini, J. A. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in brackish lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443-456.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867-876.
- Mouchet, M.A., Burns, M.D.M., Garcia, A.M., Vieira, J.P., Mouillot, D. 2013. Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos* 122: 247-257.
- Naeem, S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology* 83: 1537-1552.
- Naeem, S., Wright, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567-579.
- Norberg, U.M. 1994. Wing design, flight performance, and habitat use in bats. En: Wainwright, P. C., Reilly S. M. (eds.), *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, pp. 205-239. University of Chicago Press, Estados Unidos.
- Nyström, M. 2006. Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs. *Ambio* 35: 30-35.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jau-reguiberry, P. et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- Petchey, O., Morin, P.J., Hulot, F.D., Loreau, M., McGrady-Steed, J., Naeem, S. 2002. Contributions of aquatic model systems to our understanding of biodiversity and ecosystem functioning. En: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti P. (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*, pp. 127-138. Oxford University Press, Reino Unido.
- Raffaelli, D., van der Putten, W.H., Persson, L., Wardle, D.A., Petchey, O., Koricheva, J. et al. 2002. Multi-trophic dynamics and ecosystem processes. En: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti P. (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*, pp. 147-154. Oxford University Press, Reino Unido.
- Ricklefs, R.E., Travis, J. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk* 97: 321-338.
- Rosenfeld, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156-162.
- Scherer-Lornzen, M. 2005. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. En: Barthlott, W., Linsenmair E., Porembski S. (eds.), *Biodiversity: Structure and Function*. Eolss Publishers, Oxford, Reino Unido.
- Schulze, E.D., Mooney, H.A. 1993. Biodiversity and ecosystem function. *Ecological Studies* 99. Springer Science and Business Media, Alemania.
- Silvertown, J., Dodd, M., Gowing, D., Lawson, C., McConway, K. 2006. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology* 87: 39-49.
- Srivastava, D.S., Vellend, M. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:267-294.

- Stubbs, W.J., Wilson, J.B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557–567.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Estados Unidos.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854-10861.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Moullot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Moullot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512-1522.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12:266-269.