

La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados

Y. Gómez–Ortiz & C. E. Moreno

Gómez–Ortiz, Y. & Moreno, C. E., 2017. La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40.2: 165–174.

Abstract

Functional diversity in animal communities: a review with emphasis on vertebrates.— Functional diversity is the variety of functional roles that species have in ecosystems. As its study in animal communities is still emerging, the aim of this review is to provide an informative reference on the basic concepts and advances in the quantification of functional diversity and its applications to vertebrates. The most studied groups to date are fish and birds, followed by mammals. Amphibians and reptiles have received less attention despite their high potential for the study of functional diversity. Protocols are available for the direct and standardized measure of functional traits in birds, amphibians and freshwater fish. No guides are yet available, however, for mammals and reptiles and functional traits are usually taken from the literature. To complement and to promote the measurement of functional traits in vertebrates, we provide a list of potential traits for the analysis of functional diversity in different subgroups of mammals and in reptiles.

Key words: Functional traits, Functional richness, Ecosystem functions, Mammals, Reptiles

Resumen

La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados.— La diversidad funcional es la variedad de funciones que desempeñan las especies en los ecosistemas. Su estudio en comunidades animales todavía es incipiente y, por ello, el objetivo de esta revisión es aportar información de referencia sobre los conceptos básicos relativos a la cuantificación de la diversidad funcional y sus aplicaciones en vertebrados, así como los avances realizados al respecto. Los peces y las aves, seguidos de los mamíferos, han sido los grupos más estudiados. Los anfibios y los reptiles han recibido menos atención, aun cuando tienen un alto potencial para el estudio de la diversidad funcional. Existen protocolos para la medición directa y estandarizada de los rasgos funcionales en aves, anfibios y peces dulceacuícolas. Con respecto a los mamíferos y los reptiles, no existen guías a seguir y los rasgos funcionales generalmente se toman de la literatura. Para complementar y promover la medición de rasgos funcionales en vertebrados, se presenta una lista de rasgos que se podrían utilizar para analizar la diversidad funcional en diferentes subgrupos de mamíferos y en reptiles.

Palabras clave: Rasgos funcionales, Riqueza funcional, Funciones del ecosistema, Mamíferos, Reptiles

Received: 25 XI 16; Conditional acceptance: 16 I 17; Final acceptance: 14 II 17

Yuriana Gómez–Ortiz & Claudia E. Moreno, Centro de Investigaciones Biológicas, Inst. de Ciencias Básicas e Ingeniería, Univ. Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad del Conocimiento, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.— Yuriana Gómez–Ortiz, División de Desarrollo Sustentable, Univ. Intercultural del Estado de México, Libramiento Francisco Villa s/n., 50640 San Felipe del Progreso, Estado de México, México.

Corresponding author: C. E. Moreno. E–mail: cmoreno@uaeh.edu.mx

Introducción

La biodiversidad ha sido un campo de análisis e investigación muy amplio y versátil en varias disciplinas (por ejemplo, en ecología, biología, genética y biogeografía). Tradicionalmente, su estudio se basa en índices que tratan a las especies con la misma importancia y que en ocasiones incorporan alguna medida de su abundancia relativa. No obstante, el análisis de la biodiversidad se puede abordar desde diferentes perspectivas —como la diversidad taxonómica, filogenética, genética, evolutiva, ecológica o funcional— que incorporan algún aspecto adicional a la identidad de las especies (Devictor et al., 2010; Mazel et al., 2014; Fergnani & Ruggiero, 2015).

La diversidad funcional es una faceta o dimensión de la biodiversidad que permite analizar los roles o funciones de las especies, ya que incorpora características que influyen en su desempeño y en los procesos y el funcionamiento del ecosistema (Violle et al., 2007). Aunque el concepto de diversidad funcional se describió ya hace varias décadas, su estudio se ha intensificado recientemente, al mismo tiempo que su aplicación, y se han diversificado los enfoques de su evaluación. Actualmente, el análisis de la diversidad funcional ofrece una perspectiva novedosa y útil en ecología de las comunidades (Chalmandrier et al., 2015; Laureto et al., 2015).

El estudio de la diversidad funcional está ampliamente desarrollado en ecología vegetal, pero ha sido poco aplicado en comunidades animales, en ambientes acuáticos o en sistemas de múltiples interacciones (Caliman et al., 2010; Vandewalle et al., 2010). En ecología animal se han llevado a cabo algunos estudios en este sentido en la última década (por ejemplo, Cornelissen et al., 2003; Safi et al., 2011), aunque las propuestas metodológicas para su evaluación no están totalmente definidas. Entre las limitaciones a su aplicación en comunidades animales y en particular en vertebrados se encuentran (1) la necesidad de invertir mucho esfuerzo de muestreo para tener comunidades bien representadas y (2) la dificultad en la medición directa de rasgos funcionales a nivel individual o de especie, debido a las conductas evasivas, los hábitos nocturnos y la escasa abundancia de algunas especies.

El objetivo de este trabajo es revisar los conceptos básicos relacionados con la cuantificación de la diversidad funcional, haciendo especial énfasis en su reciente aplicación en el estudio de comunidades de vertebrados. Con ello se pretende obtener información de referencia que motive la generación de estudios empíricos y revele posibles líneas de investigación para consolidar el estudio de esta faceta de la diversidad, en el ámbito de la teoría ecológica y la biología de la conservación.

Un reto importante: la selección de los rasgos funcionales

La diversidad funcional describe la magnitud de las diferencias funcionales entre las especies de una comunidad a partir de "rasgos funcionales", que son

características biológicas (fisiológicas, morfológicas, anatómicas, bioquímicas o conductuales) de los individuos o de las especies, relacionadas directa o indirectamente con su desarrollo y adecuación o con la estructura y el funcionamiento del ecosistema (McGill et al., 2006; Weiher et al., 2011).

Considerando que todos los rasgos funcionales son rasgos biológicos, pero no todos los rasgos biológicos son funcionales (Mlambo, 2014), la selección de los rasgos adecuados y representativos de la función de las especies constituye un gran reto. La selección precisa de los rasgos funcionales permite evaluar de forma robusta la función de las especies en su ambiente (Wright et al., 2006). Al respecto se han propuesto algunas clasificaciones. Por un lado, los rasgos funcionales "duros" miden directamente la función de interés y se asocian con la fisiología de los individuos, mientras que los rasgos funcionales "suaves" evalúan indirectamente la función y, en consecuencia, resultan relativamente más fáciles de obtener y medir (por ejemplo, características morfológicas; Hodgson et al., 1999; Violle et al., 2007). Por otro lado, están los rasgos funcionales "de respuesta" que reflejan algún cambio funcional de las especies a lo largo de un gradiente de cambio ambiental (por ejemplo, cambios en la alimentación, la tasa reproductiva o la tolerancia a la temperatura), mientras que los rasgos funcionales "de efecto" determinan los efectos que las especies ejercen en los procesos y servicios del ecosistema (por ejemplo, cambios en la dispersión de semillas, en la regeneración de la vegetación o en la polinización; Luck et al., 2012).

Luck et al. (2012) propusieron un método sistemático para seleccionar los rasgos funcionales en fauna silvestre a partir de una lista que incluye todos los rasgos potenciales, para generar en última instancia una lista reducida de rasgos de respuesta y de efecto empíricamente evaluados. Sin embargo, el establecimiento de métodos estandarizados para seleccionar y medir los rasgos funcionales en animales continúa representando un desafío (Safi et al., 2011; Luck et al., 2012). Si bien la historia de vida (energía y reproducción) del grupo de interés y el objetivo de la investigación son importantes para elegir el número y el tipo de rasgos funcionales, también se buscan rasgos informativos desde el punto de vista ecológico y que sean fácilmente medibles, es decir, que no expresen directamente la función de las especies, pero que indiquen su papel ecológico en el ecosistema (Cornelissen et al., 2003; Fergnani & Ruggiero, 2015).

¿Qué pasa si no se eligen bien los rasgos funcionales? En la mayoría de los estudios sobre diversidad funcional se utiliza la información disponible sin una justificación de los rasgos seleccionados. Recientemente Tsianou & Kallimanis (2016) evaluaron la diversidad funcional de anfibios en Europa utilizando rasgos morfológicos, rasgos reproductivos, rasgos relacionados con el hábitat y el conjunto de rasgos de esas tres categorías. Sus resultados muestran distintos patrones espaciales derivados del uso de distintos tipos de rasgos funcionales. Algo similar podría ocurrir cuando se decide considerar cierto

rasgo, como el tamaño corporal, como una variable continua (longitud medida en centímetros) o como una variable categórica (clasificando a las especies como pequeñas o grandes). Aún queda mucho por explorar sobre las implicaciones de este tipo de decisiones en la selección de los rasgos funcionales en distintos grupos biológicos.

Evaluación de la diversidad funcional

Una forma de cuantificar la diversidad funcional es a través de la identificación de grupos funcionales o gremios, mediante la asignación de conjuntos de especies que comparten uno o varios rasgos funcionales (por ejemplo, la alimentación o la biomasa) y que pueden ejercer efectos similares en el ecosistema (Petchey & Gaston, 2006). Por otra parte, mediante el análisis de agrupamientos (como los dendrogramas) se pueden definir grupos funcionales de manera objetiva (Wright et al., 2006).

Otra forma de cuantificar la diversidad funcional es mediante índices de diversidad funcional. Aunque con este sistema surgen continuamente parámetros nuevos, la manera de calcular muchos de los propuestos es muy parecida a la de los parámetros disponibles, por lo que algunos resultan muy correlacionados y redundantes (Mouchet et al., 2010). Unos índices utilizan un único rasgo funcional, mientras que otros utilizan varios rasgos simultáneamente y pueden o no ponderar las especies según la abundancia relativa de las mismas. Algunos de los índices que utilizan un solo rasgo funcional (univariados) son: la media ponderada de la comunidad (CWM), que representa el valor esperado de un rasgo en una muestra; la divergencia funcional (FDvar), que cuantifica la varianza de los valores de un rasgo ponderados por la abundancia de las especies; y la regularidad funcional (FRO), que determina la medida en que la comunidad se diferencia de la máxima regularidad funcional, que se produciría si todas las especies fueran igualmente abundantes y tuvieran la misma distancia en el espacio funcional.

Entre los índices que incluyen múltiples rasgos funcionales (multivariados) hay algunos que no comprenden medidas de la abundancia de las especies, como la diversidad funcional de atributos (FAD), que cuantifica la suma de todas las posibles distancias entre pares de especies de una comunidad; su variante modificada (MFAD, diversidad funcional de atributos modificada), que evita la dependencia directa de este índice con la riqueza de especies; o el *convex hull* (volumen de cierre convexo), que mide la amplitud funcional de una comunidad como la dispersión de la especie en un volumen definido por los rasgos. Sin embargo, los índices más comunes de este tipo son el índice de diversidad funcional (DF), que mide la longitud total de las ramas que unen a todas las especies en un dendrograma funcional de la comunidad (un análisis multivariado de clasificación basado en rasgos funcionales; Petchey & Gaston, 2006); y el índice de riqueza funcional (FRic), que considera a las especies con los valores más extremos en cada rasgo como vértices para medir el volumen

del espacio funcional de una comunidad, que es un espacio geométrico multidimensional definido por los rasgos (Villéger et al., 2008). De esta manera, la riqueza funcional representa la cantidad de espacio funcional ocupado por un ensamblaje de especies.

También hay índices que sí incluyen una medida de la abundancia de las especies (número de individuos, densidad, biomasa, volumen, etc.), como los de entropía cuadrática de Rao, la entropía cuadrática relativa (rRao) o los basados en dendrogramas (wFD). Los más usados de este tipo son los índices multirasgo y multidimensionales con abundancias, como la equidad funcional (FEve), la divergencia funcional (FDiv), la dispersión funcional (FDis) y la especialización funcional (FSpe), que incluyen un factor de ponderación y un valor por rasgo funcional y especie (Villéger et al., 2008). Estos índices miden distintas facetas de la diversidad funcional, por ejemplo, la equidad funcional evalúa qué tan regularmente se distribuye la abundancia de las especies en el espacio funcional, mientras que la divergencia y la dispersión funcional definen qué tanto se alejan las especies más abundantes del centro del espacio funcional.

La mayoría de estos índices se puede calcular en programas gratuitos como R (<http://www.r-project.org>) y FDiversity (Pla et al., 2011; Swenson, 2014). La evaluación y comparación de estos índices pueden consultarse en algunas guías y revisiones que ayudan a elegir los índices apropiados de acuerdo con los objetivos de la investigación, como en Petchey & Gaston (2006), Mouchet et al. (2010), Schleuter et al. (2010), Pla et al. (2011) y Weiher (2011).

Un inconveniente que debe tenerse en cuenta a la hora de cuantificar la diversidad funcional es que varios de los índices disponibles mantienen una relación lineal monótona con la riqueza de especies. Por lo tanto, para cuantificar la diversidad funcional como una medida que adiciona información al análisis tradicional de la biodiversidad, es recomendable que los valores de diversidad funcional calculados se comparen con los valores esperados, a fin de evaluar si los ensamblajes de especies muestran más o menos diversidad funcional de lo que cabría esperar teniendo en cuenta la riqueza, y si tales patrones de diversidad funcional son diferentes de los patrones aleatorios. Existen varios métodos que han tratado de resolver esto y de poner de relieve el aporte adicional propio de la diversidad funcional (como el análisis de residuos, el uso de parámetros independientes de la riqueza, las variables ortogonales o los modelos nulos), aunque se ha observado que presentan algunos sesgos estadísticos, como que la varianza disminuye con el incremento de la riqueza de las comunidades. En este sentido, los modelos nulos son muy recomendables, ya que permiten estimar una distribución esperada de la diversidad funcional dada la riqueza observada (Carvalho et al., 2010; Swenson, 2014).

La transformación de los índices de diversidad tradicionales en números efectivos de especies (números de Hill) también se ha aplicado a la cuantificación de la diversidad funcional (Chiu & Chao, 2014). Así, teniendo como base las mismas unidades (especies efectivas), se realizan comparaciones significativas

entre las diferentes facetas de la biodiversidad (como la diversidad funcional o la diversidad filogenética) o bien de una sola faceta entre diferentes comunidades (Mazel et al., 2014; Cisneros et al., 2015; Dreiss et al., 2015). Asimismo, cada faceta puede ser analizada en diferentes componentes que permiten conocer tanto la diversidad regional (γ) como su variación dentro de una comunidad (diversidad α) y entre comunidades (diversidad β ; Swenson, 2014; Chalmandrier et al., 2015).

En cualquier caso, el análisis de la diversidad funcional parte de una matriz de especies por sitio, una matriz de rasgos funcionales por especie y, en ocasiones, una matriz de variables ambientales por sitio, que permite relacionar la diversidad funcional con algún cambio en el ecosistema (por ejemplo, gradientes de perturbación, uso de suelo, variables abióticas, etc., véase la fig. 1). Por último, la variación de la diversidad funcional entre comunidades puede evaluarse con pruebas de estadística inferencial (ANOVAs o Kruskal-Wallis) y su relación con el ambiente se puede abordar con análisis multivariados que agrupan las matrices de especies, las de rasgos funcionales y las de variables ambientales (esto es, análisis de ordenación de tres tablas, RLQ), o bien a partir de análisis donde se identifica el efecto y la contribución única de cada grupo de variables ambientales a la diversidad funcional (el análisis de regresión parcial o la regresión múltiple; Safi et al., 2011; Luck et al., 2012; Munguía et al., 2016).

Identificación de especies funcionalmente importantes

Una perspectiva menos explorada y de gran utilidad en biología de la conservación es la evaluación de la contribución funcional de cada especie. Las especies pueden presentar una contribución aditiva, cuando su función es única en el ecosistema, o bien redundante, cuando existen varias especies que desempeñan la misma función, de manera que la pérdida de una especie puede ser cubierta funcionalmente por otra redundante (Petchey & Gaston, 2006; Flynn et al., 2009; Farias & Jaksic, 2011). La probabilidad de que las especies sean funcionalmente diferentes aumenta con el número de especies en el ecosistema, de tal forma que una relación asintótica entre la riqueza de especies y la diversidad funcional reflejaría la redundancia funcional de los ensamblajes (Flynn et al., 2009). Por el contrario, si pierden especies, se prevé que la diversidad funcional disminuya (Fonseca & Ganade, 2001; Petchey & Gaston, 2006; Farias & Jaksic, 2011). El concepto de la redundancia funcional de las especies ha sido un tema de gran debate en ecología, ya que proporciona una forma de cuantificar la resiliencia de los ecosistemas frente a perturbaciones ambientales. Por ello se han desarrollado varios métodos para cuantificarla (Walker, 1995; Naeem, 1998). A partir de la estructura de un dendrograma, las especies con una contribución única se ubicarían en las ramas más largas o más basales, mientras que las especies con una contribución redundante, con potencial para amortiguar la pérdida de especies

o las perturbaciones ambientales en el ecosistema, estarían representadas por ramas cortas o agrupadas, que muestran un solapamiento funcional (Fonseca & Ganade, 2001; Dalerum et al., 2012; Dalerum, 2013).

Avances y soluciones con respecto a la evaluación de la diversidad funcional en vertebrados

Las dificultades técnicas para seleccionar y medir directamente los rasgos funcionales, así como la escasez de información disponible sobre dichos rasgos en comunidades animales, han limitado el estudio de la diversidad funcional. Para conocer el número de publicaciones sobre diversidad funcional en vertebrados, se realizaron búsquedas en la base de datos de estudios científicos Scopus (<https://www.scopus.com/>, consultada el 23 XI 16). El mayor número de publicaciones corresponde a peces (213 artículos, como Villéger et al., 2010; Strecker et al., 2011; Sagouis et al., 2016) y a aves (134 artículos, como Devictor et al., 2010; Luck et al., 2012; Calba et al., 2014), probablemente porque la medición directa de sus rasgos funcionales es relativamente más sencilla que en otros vertebrados, son más abundantes, ocupan una gran variedad de nichos ecológicos y se han asociado a servicios ecosistémicos. Por el contrario, los anfibios y los reptiles han sido los menos estudiados (15 y 8 artículos, respectivamente), aun cuando representan grupos con gran potencial, ya que se han asociado con diferentes servicios ecosistémicos y son sensibles a cambios en el ambiente (Ernst et al., 2006; Valencia-Aguilar et al., 2013; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2015; Gallmetzer & Schulze, 2015; Tsianou & Kallimanis, 2016).

En el caso de los mamíferos (45 artículos), debido a las diferentes capacidades de dispersión y la gran diversidad de nichos ecológicos que presentan, los análisis de diversidad funcional se han evaluado en diferentes escalas y subgrupos de especies. Por ejemplo, la diversidad funcional de los mamíferos terrestres ha sido evaluada a escala mundial (Dalerum et al., 2009; Mazel et al., 2014; Safi et al., 2011; Oliveira et al., 2016), continental (Farias & Svensson, 2014; Fergani & Ruggiero, 2015) y regional (Farias & Svensson, 2014; González-Maya et al., 2016a; Munguía et al., 2016). Los subgrupos de mamíferos que suelen analizarse por separado son los mamíferos pequeños "terrestres" (Carvalho et al., 2010; Dreiss et al., 2015; González-Maya et al., 2016b), "voladores" (Cisneros et al., 2015; Aguirre et al., 2016; García-Morales et al., 2016) y los mamíferos "grandes" o "medianos" (Dalerum et al., 2009; Farias & Jaksic, 2011; Farias & Svensson, 2014; Gómez-Ortiz et al., en preparación).

Es importante tener en cuenta que la medición directa de los rasgos funcionales permite valorar con mayor precisión la relación de las comunidades con los cambios ambientales y el funcionamiento del ecosistema, lo que representa un reto más para los estudios de diversidad funcional en ecología animal. Actualmente, están disponibles las primeras propues-

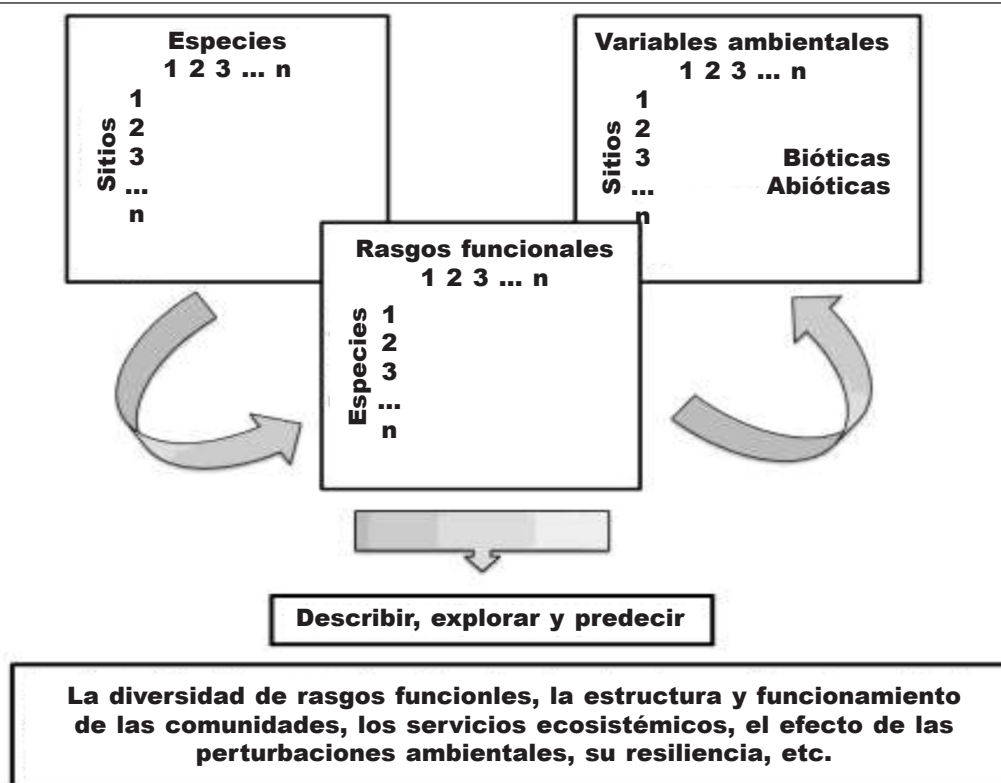


Fig. 1. Componentes del análisis de la diversidad funcional en las comunidades.

Fig. 1. Components for analysis of functional diversity in communities.

tas metodológicas para la medición estandarizada de los rasgos funcionales de aves (López et al., 2015), anfibios (Cortes et al., 2015) y peces dulceacuicolas (Zamudio et al., 2015). Estos protocolos incluyen rasgos funcionales útiles, medibles tanto en especímenes de colecciones biológicas como en individuos vivos capturados en el campo (Salgado–Negret, 2015).

En cambio, no existen protocolos estandarizados para medir los rasgos funcionales de mamíferos y reptiles, y son pocos los estudios donde se miden directamente los rasgos funcionales *in situ* (por ejemplo, García–Morales et al., 2016). En ambos grupos, los rasgos funcionales considerados en los análisis se toman generalmente de la información relativa a las especies disponible en bases de datos como PanTheria o en listas locales, museos, colecciones o publicaciones. Como una alternativa a la toma directa de rasgos funcionales, algunos estudios se han basado en rasgos biológicos medidos *in situ* en investigaciones previas (Farias & Jaksic, 2009, 2011). Asimismo, a escala de paisaje se ha retomado la abundancia *in situ* de las especies evaluada en estudios previos (Cisneros et al., 2015; Dreiss et al., 2015; Magioli et al., 2016), mientras que a escala regional o mundial, se han usado los mapas disponibles de la distribución potencial de las especies para cuantificar la cobertura espacial que ocupan las especies en las unidades de muestreo (como celdas o polígonos; Mazel et al., 2014).

En los estudios de diversidad funcional con mamíferos, los rasgos funcionales más usados son la biomasa, el tamaño corporal, algunas características reproductivas y del nicho trófico, así como la distribución espacial y temporal. Con menos frecuencia se ha incluido el tamaño de grupo (individuos solitarios frente a grupos de distinto número de individuos), el tamaño del dominio vital, el tipo de hábitat usado, el rango geográfico, la tasa metabólica, la densidad y los sitios de descanso o crianza. En mamíferos pequeños es relativamente más fácil medir los rasgos funcionales, ya que son más abundantes y tienen menor capacidad de dispersión. En el caso de los murciélagos, debido a que ocupan una gran variedad de nichos ecológicos (especialmente en el neotrópico) y sus relaciones ecomorfológicas han sido bien documentadas, presentan algunos rasgos funcionales exclusivos relacionados con la morfología del cráneo, la morfología alar, la estrategia de forrajeo, el estrato vertical usado y el tipo de percha (véase la tabla 1).

Con respecto a los reptiles, los rasgos funcionales usados hasta el momento guardan relación con la talla, la reproducción, la locomoción, la estrategia de captura de presas y el hábitat. Sin embargo, el tipo de forrajeo, así como otras características tróficas, temporales y espaciales, son rasgos funcionales que se pueden tomar en cuenta en estudios futuros (véase la tabla 1).

Tabla 1. Rasgos biológicos de mamíferos y reptiles que podrían estar relacionados con la adecuación de las especies o con la estructura y el funcionamiento del ecosistema que habitan y que, por lo tanto, podrían considerarse rasgos funcionales: A. Mamíferos medianos y grandes; B. Micromamíferos terrestres; C. Mamíferos voladores; D. Reptiles.

Table 1. Biological traits of mammals and reptiles that could be related to species fitness or to the structuring and functioning of the ecosystem they inhabit, and which could therefore be considered as functional traits: A. Medium and large mammals; B. Terrestrial micro-mammals; C. Flying mammals; D. Reptiles.

Rasgos funcionales

	A	B	C	D	Significado funcional
Morfológicos/morfométricos					
Biomasa (g)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos, gasto energético y flujo de energía entre niveles tróficos
Talla (categórica o longitud total en mm)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos, gasto energético, flujo de energía entre niveles tróficos y tamaño del dominio vital
Morfometría del cráneo o cabeza (longitudes en mm)	x	x	x	x	Uso de recursos alimentarios
Morfometría del ala (índices de carga alar, forma de la punta, proporción de aspecto, etc.)			x		Velocidad de vuelo y capacidad de maniobra, uso de recursos alimentarios, uso del hábitat y locomoción
Presencia (con o sin) y morfometría de las patas (longitudes en mm)	x	x		x	Locomoción, tamaño del dominio vital, área de distribución, estrategias depredatorias (eficiencia de caza) y antidepredatorias
Morfometría de la cola (longitudes en mm)	x	x	x	x	Locomoción, reservorio de energía (en reptiles)
Aspecto físico (color, crípsis, mimetismo, aposematismo y patrón disruptivo)				x	Estrategias depredatorias y antidepredatorias
Reproductivos y de estrategia de vida					
Tamaño y número de camadas o nidadas	x	x	x	x	Éxito reproductivo, disponibilidad y demanda de recursos tróficos y espaciales
Periodo de gestación o incubación	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de las crías
Reproducción (ovíparo o vivíparo)				x	Protección de las crías
Madurez sexual (años o talla)	x	x	x	x	Éxito reproductivo y demanda de recursos tróficos y espaciales
Conducta reproductiva y cuidado parental	x	x	x	x	Éxito reproductivo y protección de las crías
Longevidad (años)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos y espaciales
Fisiológicos					
Tipo de termorregulación (heliotermia o tigmotermia)				x	Demanda de recursos tróficos, espaciales y temporales
Tasa metabólica (kcal/día)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos y gasto energético

Tabla 1. (Cont.)

Rasgos funcionales

	A	B	C	D	Significado funcional
Conductuales					
Migración, hibernación, torpor y aletargamiento (meses o estaciones)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos, espaciales y temporales, segregación temporal
Conducta social (parejas, manadas, solitarios o grupos de caza)	x	x	x		Demanda de recursos tróficos y espaciales, éxito reproductivo, protección de las crías
Estrategia de forrajeo (aérea, espiguelo, flotante; activo o pasivo)		x	x		Uso de recursos alimentarios
Hábito (terrestre, acuático, arborícola, fosorial o saxícola)	x	x		x	Uso de recursos alimentarios y espaciales
Estrategia de captura (venenoso, constrictor o emboscador)				x	Estrategias depredatorias (eficiencia de caza) y antidepredatorias
Nicho trófico					
Nivel trófico (consumidor primario, secundario, etc.)	x	x	x	x	Uso de recursos alimentarios y flujo de energía entre niveles tróficos
Alimentación (tipos de alimentos, frecuencia de consumo, gremios tróficos, amplitud trófica, etc.)	x	x	x	x	Uso de recursos alimentarios, control de poblaciones y plagas, polinización, dispersión de semillas y frutos y plasticidad trófica
Nicho temporal					
Patrón de actividad (nocturno, diurno, crepuscular o catemeral)	x	x	x	x	Estrategias depredatorias y antidepredatorias y segregación temporal
Nicho espacial					
Tamaño del dominio vital (km ²)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de las crías, estrategias depredatorias y antidepredatorias y territorialidad
Estrato vertical usado (dosel, sub-dosel o sotobosque)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de las crías, estrategias depredatorias y antidepredatorias
Hábitat (tipo de vegetación, especialista o generalista)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de crías, estrategias depredatorias y antidepredatorias
Micro-hábitat (en actividades de forrajeo, crianza, descanso o sitio de percha)	x	x	x	x	Demanda de recursos tróficos y espaciales, protección de crías, estrategias depredatorias y antidepredatorias

El análisis de la diversidad funcional en vertebrados ha demostrado tener múltiples aplicaciones. A escala regional y mundial se han abordado temáticas como la vulnerabilidad funcional de ensamblajes, la identificación de especies cruciales en el mantenimiento de la calidad de los ecosistemas, la representatividad y efectividad de las áreas naturales protegidas y la

evaluación de la equivalencia entre puntos calientes identificados con análisis tradicionales (Loyola et al., 2008; Carvalho et al., 2010; Safi et al., 2011; Farias & Svensson, 2014; Mazel et al., 2014). Por otra parte, a escala de paisaje se ha evaluado el efecto de las especies en los servicios ecosistémicos (es decir, los vertebrados como controladores de plagas,

polinizadores, dispersores de semillas, etc.; Luck et al., 2012), la resiliencia de los ecosistemas y la respuesta de las especies a los cambios ambientales causados por el reemplazo de especies nativas y a los cambios en el uso del suelo en relación con la deforestación, la fragmentación y la degradación del hábitat (Blackburn et al., 2005; Flynn et al., 2009; Villéger et al., 2010; Farias & Jaksic, 2011; Trimble & van Aarde, 2014; Magioli et al., 2016). Por último, a escala local los patrones de diversidad funcional se han usado para analizar procesos de coexistencia y reglas de ensamblaje de las comunidades, y discernir entre mecanismos de filtrado de nicho, exclusión competitiva (similitud limitante) y procesos neutrales (Mouchet et al., 2010). Sin embargo, a pesar de que el conocimiento acerca de los patrones mundiales, regionales y locales de diversidad funcional, así como de los factores ambientales asociados a ella, aún es limitado, constituye un tema en auge y se puede considerar más complejo que el análisis de los patrones de riqueza de especies (Tsianou & Kallimanis, 2016).

En conclusión, el análisis de la diversidad funcional es un campo de investigación versátil y en crecimiento que, junto con la supervisión continua de la fauna silvestre a escala local y el acceso a la información, disponible en bases de datos digitales, sobre registros de ocurrencia y rasgos biológicos de las especies, podría utilizarse en la ecología de comunidades, la biogeografía funcional y la planificación sistemática de la conservación.

Agradecimientos

Y. Gómez-Ortiz agradece la beca posdoctoral del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) en apoyo al posgrado en Biodiversidad y Conservación de la UAEH. La redacción de este trabajo contó con el respaldo del proyecto SEP-CONACYT Ciencia Básica 222632 "Evaluación de la diversidad de especies mediante el análisis e integración de elementos ecológicos, funcionales y evolutivos".

Referencias

- Aguirre, L. F., Montaña-Centellas, F. A., Gavilánez, M. M. & Stevens, R. D., 2016. Taxonomic and phylogenetic determinants of functional composition of Bolivian bat assemblages. *PLoS ONE*, 11: e0158170.
- Blackburn, T. M., Petchey, O. L., Cassey, P. & Gaston, K. J., 2005. Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology*, 86: 2916–2923.
- Calba, S., Maris, V. & Devictor, V., 2014. Measuring and explaining large-scale distribution of functional and phylogenetic diversity in birds: separating ecological drivers from methodological choice. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 669–678.
- Caliman, A., Pires, A. F., Esteves, F. A., Bozelli, R. L. & Farjalla, V. F., 2010. The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation*, 19: 651–664.
- Carvajal-Cogollo, J. E. & Urbina-Cardona, N., 2015. Ecological grouping and edge effects in tropical dry forest: reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity and Conservation*, 24: 1109.
- Carvalho, R. A., Cianciaruso, M. V., Trindade-Filho, J. & Sagnori, M. D., 2010. Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. *Natureza & Conservação*, 8: 171–176.
- Chalmandrier, L., Münkemüller, T., Devictor, V., Lavergne, S. & Thuiller, W., 2015. Decomposing changes in phylogenetic and functional diversity over space and time. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 109–118.
- Chiu, C.-H. & Chao, A., 2014. Distance-based functional diversity measures and their decomposition: a framework based on Hill numbers. *PLoS ONE* 9: e100014.
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E. & Willig, M. R., 2015. Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Biodiversity and Distributions*, 21: 523–533.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. & Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botanic*, 51: 335–380.
- Cortés, A. M., Ramírez, M. P. & Urbina, N., 2015. Protocolo para medición de rasgos funcionales en anfibios. En: *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*: 126–179 (B. Salgado-Negret, Ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Dalerum, F., 2013. Phylogenetic and functional diversity in large carnivore assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 280: 20130049.
- Dalerum, F., Cameron, E. Z., Kunkel, K. & Somers, M. J., 2009. Diversity and depletions in continental carnivore guilds: implications for prioritizing global carnivore conservation. *Biology Letters*, 5: 35–38.
- 2012. Interactive effects of species richness and species traits on functional diversity and redundancy. *Theoretical Ecology*, 5: 129–139.
- 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.
- Dreiss, L. M., Burgio, K. R., Cisneros, L. M., Klingbeil, B. T., Patterson, B. D., Presley, S. J. & Willig, M. R., 2015. Taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of rodent biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Ecography*, 38: 1–13.
- Ernst, R., Linsenmair, K. E. & Ródel, M.-O., 2006. Diversity erosion beyond the species level: Dramatic

- loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133: 143–155.
- Farias, A. A. & Jaksic, F. M., 2009. Hierarchical determinants of the functional richness, evenness and divergence of a vertebrate predator assemblage. *Oikos*, 118: 591–603.
- 2011. Low functional richness and redundancy of a predator assemblage in native forest fragments of Chiloe Island, Chile. *Journal of Animal Ecology*, 80: 809–817.
- Farias, A. A. & Svensson, G. L., 2014. Ecoregional vulnerability assessment for the functional richness of South American carnivores (Mammalia: Carnivora). *Journal of Mammal Evolution*, 21: 437–450.
- Fernani, P. N. & Ruggiero, A., 2015. Ecological diversity in South American mammals: their geographical distribution shows variable associations with phylogenetic diversity and does not follow the latitudinal richness gradient. *PLoS ONE*, 10: e0128264.
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurant, M., Nogueira, T., Molinari, N., Trautman, B., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M. & DeClerk, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12: 22–33.
- Fonseca, C. R. & Ganade, G., 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89: 118–125.
- Gallmetzer, N. & Schulze, C.H., 2015. Impact of oil palm agriculture on understory amphibians and reptiles: A Mesoamerican perspective. *Global Ecology and Conservation*, 4: 95–109.
- García-Morales, R., Moreno, C. E., Badano, E. I., Zuria, I., Galindo-González, J., Rojas-Martínez, A. E. & Ávila-Gómez, E. S., 2016. Deforestation impacts on bat functional diversity in tropical landscapes. *PLoS ONE*, 11: e0166765.
- González-Maya, J. F., Arias-Alzate, A., Granados-Peña, R., Mancera-Rodríguez, N. J. & Ceballos, G., 2016a. Environmental determinants and spatial mismatch of mammal diversity measures in Colombia. *Animal Biodiversity and Conservation*, 39.1: 77–87.
- González-Maya, J. F., Viquez-R, L. R., Arias-Alzate, A., Belant, J. L. & Ceballos, G., 2016b. Spatial patterns of species richness and functional diversity in Costa Rican terrestrial mammals: implications for conservation. *Diversity and Distributions*, 22: 43–56.
- 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.
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V. & Samia, D. S. M., 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Naturaleza & Conservação*, 13: 112–116.
- López, J. P., Stiles, F. G. & Parra, J. L., 2015. Protocolo para medición de rasgos funcionales en aves. En: *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*: 80–125 (B. Salgado-Negret, Ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.
- Loyola, R. D., de Oliveira, G., Diniz-Filho, J. A. F. & Lewinsohn, T. M., 2008. Conservation of Neotropical carnivores under different prioritization scenarios: mapping species traits to minimize conservation conflicts. *Diversity and Distributions*, 14: 949–960.
- Luck, G. W., Lavorel, S., McIntyre, S. & Lumb, K., 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81: 1065–1076.
- Magioli, M., de Barros, K. M. P. M., Setz, E. Z. F., Percequillo, A. R., Santos, M. V. S., Kuhnén, V. V., da Silva, M. C., Almeida, K. E., Zukeran, C., de Lima, G., Alves, H., Ferreira, M. K., Ribeiro, M. C., Schmidt, P. M., Lehmann, L. & Gonçalves, M., 2016. Connectivity maintains mammal assemblages functional diversity within agricultural and fragmented landscapes. *European Journal of Wildlife Research*, 62: 431–446.
- Mazel, F., Guilhaumon, F., Mouquet, N., Devictor, V., Gravel, D., Renaud, J., Cianciaruso, M. V., Loyola, R., Diniz-Filho, J. A. F., Moullot, D. & Thuiller, W., 2014. Multifaceted diversity–area relationships reveal global hotspots of mammalian species, trait and lineage diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 836–847.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178–184.
- Mlambo, M., 2014. Not all traits are ‘functional’: insights from taxonomy and biodiversity–ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation*, 23: 781–790.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H. & Moullot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24: 867–876.
- Munguía, M., González-Salazar, C. & Pérez-Maqueo, O., 2016. Human impact gradient on mammalian biodiversity. *Global Ecology and Conservation*, 6: 79–92.
- Naeem, S., 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 12: 39–45.
- Oliveira, B. F., Machac, A., Costa, G. C., Brooks, T. M., Davidson, A. D., Rondinini, C. & Graham, C. H., 2016. Species and functional diversity accumulate differently in mammals. *Global Ecology and Biogeography*, 25: 1119–1130.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741–758.
- Pla, L., Casanoves, F. & Di Rienzo, J., 2011. *Quantifying functional biodiversity*. Springer Science & Business Media, London.
- Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R. D., Brito, D., Armour-Marshall, K. & Diniz-Filho, J. A. F., 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 2536–2544.

- Sagouis, A., Jabot, F. & Argillier, C., 2016. Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? *Ecology of Freshwater Fish*, DOI: 10.1111/eff.12306.
- Salgado-Negret, B., 2015. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. & Argillier, C., 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80: 469–484.
- Strecker, A. L., Olden, J. D., Whittier, J. B. & Paukert, C. P., 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, 21: 3002–3013.
- Swenson, N. G., 2014. *Functional and phylogenetic ecology* en R. Springer, Nueva York.
- Tsianou, M. A. & Kallimanis, A. S., 2016. Different species traits produce diverse spatial functional diversity patterns of amphibians. *Biodiversity and Conservation*, 25: 117–132.
- Trimble, M. J. & van Aarde, R. J., 2014. Amphibian and reptile communities and functional groups over a land-use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemism. *Animal Conservation*, 17: 441–453.
- Valencia-Aguilar, A., Cortés-Gómez, A. M. & Ruiz-Agudelo, C. A., 2013. Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in Neotropical ecosystems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Service Management*, 9: 257–272.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., da Silva, P. M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J. & Woodcock, B. A., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2921–2947.
- 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.
- Walker, B. H., 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 9: 747–752.
- Weiherr, E., 2011. A primer of trait and functional diversity. En: *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*: 175–193 (A. E. Magurran & B. J. McGill, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Weiherr, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S., 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 2403–2413.
- Wright, J. P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P. B., Schmid, B. & Tilman, D., 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 9: 111–120.
- Zamudio, J. E., Herrera, E. E., Maldonado, J. A. & DoNascimento, C., 2015. Protocolo para medición de rasgos funcionales en peces dulceacuícolas. En: *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*: 180–211 (B. Salgado-Negret, Ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.