

Review

Nuevas perspectivas en la diversidad funcional de ambientes marinos

Vanessa Francisco¹ & Horacio de la Cueva²

¹Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Puerto Morelos, Quintana Roo, México

²Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada
Baja California, México

Corresponding author: Vanessa Francisco (vanewagen@gmail.com)

RESUMEN. Los ambientes marinos están sujetos a presiones antropogénicas que afectan su biodiversidad y diversidad funcional. Los estudios con enfoque funcional identifican el papel de las especies en el ecosistema mediante el análisis de sus atributos; esto representa una alternativa más robusta que los estudios clásicos de enfoque taxonómico. Tradicionalmente sólo los atributos tróficos han sido considerados en los análisis de diversidad funcional en ecosistemas marinos, cuando existe una infinidad de atributos no tróficos relacionados con la funcionalidad de las especies. Se analizaron algunos índices de estimación de la diversidad funcional, así como el proceso de selección de los atributos funcionales para entender críticamente su utilidad. El enfoque funcional podría ser fundamental para mejorar su comprensión y generar medidas efectivas de protección que permitan desacelerar y de ser posible, revertir el proceso de pérdida de la biodiversidad a escala global. Finalmente, se reformulan preguntas de investigación y propuestas de hacia dónde se debería enfocar esta área del conocimiento.

Palabras clave: diversidad funcional, atributos funcionales, riqueza funcional, divergencia funcional, arrecifes de coral, ecosistemas marinos.

Functional diversity on marine environments: new perspectives

ABSTRACT. Marine ecosystems are under anthropogenic pressures degrading both biodiversity and functional diversity. Functional diversity studies identify species functions through trait analysis, and are a robust alternative to the classical taxonomic approach. Although trophic traits are considered predominantly when analyzing functional diversity on marine ecosystem studies, there are other functional traits related to the species functions in the ecosystem. To critically understand the use of existing functional diversity indexes, we analyze them and their trait selection processes. The functional diversity approach improves our understanding of ecosystems and can help us slow and reduce the global-scale biodiversity loss by developing effective frameworks for monitoring and protection. We present some study questions and suggestions about how research should be oriented through functional analysis.

Keywords: functional diversity, functional traits, functional richness, functional divergence, coral reef, marine ecosystems.

INTRODUCCIÓN

Estimar la biodiversidad mediante el número de especies o sus funciones ecológicas no es un problema eminentemente académico, refleja la necesidad de la sociedad por saber cuáles áreas tienen más especies, cómo se distribuyen, sus abundancias y qué efectos generan los cambios antrópicos como la fragmentación de comunidades o la pesca (Halffter, 2000; Magurran, 2004). El estudio de la variación en la estructura de las comunidades se ha hecho tradicionalmente a través de

un enfoque taxonómico, cuáles y cuántas especies, abundancia relativa, etc. Otra manera de caracterizar las comunidades ecológicas es mediante la diversidad funcional, esta caracterización no es un enfoque nuevo pero ha experimentado una popularización reciente por ser considerada una forma más significativa de analizar la biodiversidad en comparación con el análisis taxonómico tradicional (Heino, 2008). Al analizar las funciones de los organismos en el ecosistema, se logra un mejor reflejo de su rol en el ecosistema. La diversidad funcional ha sido analizada con mayor inten-

sidad en la última década en grupos que incluyen insectos (Barragán *et al.*, 2011), macro-invertebrados (Heino, 2008), corales (Darling *et al.*, 2012), peces (Álvarez-Filip & Reyes-Bonilla, 2006; Gifford *et al.*, 2009; Dolbeth *et al.*, 2016) y mamíferos terrestres (Fedriani & Delibes, 2009). El mayor énfasis se ha realizado en estudios de plantas (Quétier *et al.*, 2007; Mokany *et al.*, 2008; Conti & Díaz, 2013).

El incremento en el análisis de la diversidad funcional en ecosistemas marinos y estuarios se refleja en el número de artículos publicados. Se utilizó la plataforma Scopus de Elsevier para identificar artículos publicados entre 2004 y 2016. Se utilizaron las palabras clave “Functional Diversity”, “Functional Traits”, “reef” y “marine”. Se identificaron 379 artículos. Se eliminaron los artículos previos a 2004 y aquellos que no consideraban ecosistemas marinos o costeros. Los 127 artículos que cumplen con estos criterios se graficaron por año de publicación (Fig. 1).

Los ambientes marinos están sujetos a presiones antropogénicas que afectan su biodiversidad y diversidad funcional. Sin embargo, sólo los atributos tróficos han sido considerados en la mayoría de los análisis tradicionales de diversidad funcional, donde se utilizan gremios como grupos funcionales (v.g., piscívoros vs planctívoros), limitando el análisis de la funcionalidad del hábitat. La biodiversidad en ambientes marinos como los arrecifes de coral está experimentando un claro declive a nivel global (Pandolfi *et al.*, 2003; Bellwood *et al.*, 2004). Debido a esta pérdida acelerada de la biodiversidad, es urgente entender los cambios en los patrones de diversidad y los procesos que impulsan estos cambios. Por lo tanto, un enfoque en la diversidad funcional podría ser fundamental para mejorar nuestra comprensión y generar medidas efectivas de manejo y protección que permitan frenar o desacelerar, y de ser posible, revertir el deterioro. El enfoque funcional presenta alternativas diferentes a las taxonómicas, a través del análisis de los atributos de una especie que definen su rol en el ecosistema. En ambientes marinos son escasos los estudios con la aproximación funcional comparados con otras formas de estudio más clásicas. Se considera que es urgente un uso más generalizado con este enfoque.

Se han diseñado nuevos programas (*i.e.*, R Development Core Team, 2005; Casanoves *et al.*, 2008) e índices para estimar la diversidad funcional (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté & Legendre, 2010) que facilitan el análisis y su interpretación. Se analiza y discute algunos de estos índices, así como el proceso de selección de los atributos funcionales para entender críticamente su utilidad. Finalmente, se formulan preguntas de investigación y propuestas sobre los pasos a seguir en esta área del conocimiento.

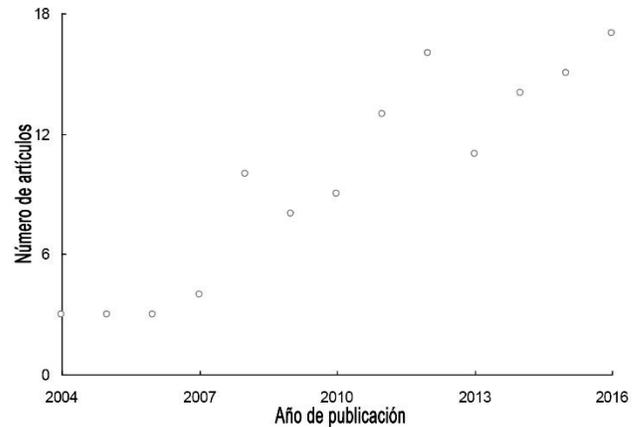


Figura 1. Número de artículos seleccionados y publicados durante el período 2004-2016.

Definición de diversidad funcional

A diferencia de la diversidad taxonómica, basada en el número y abundancia relativa de las especies en una comunidad, la diversidad funcional considera otros aspectos de la composición biológica, incluyendo el rol de las poblaciones en las comunidades (Magurran, 2004; Pla *et al.*, 2012). A pesar del incremento de estudios con este enfoque, la definición de diversidad funcional continúa siendo compleja y aún existen muchas preguntas y discusiones sobre cómo definirla y medirla (Petchey & Gaston, 2006). En muchos estudios que incluyen el término diversidad funcional en el título o como palabra clave, no es cuantificada y dicho término no es definido; los autores parecen confiar en una especie de comprensión intuitiva de su significado sin explicitar una definición (Petchey & Gaston, 2006).

Díaz & Cabido (2001) definen la diversidad funcional como “el número, tipo y distribución de funciones que realizan los organismos dentro de un ecosistema”; otra definición la fue propuesta por Tesfaye *et al* (2003) como “la multiplicidad funcional dentro de una comunidad”. Probablemente la definición más citada es la de Tilman (2001), quien la define como “el valor e intervalo de los atributos de los organismos que influyen en el funcionamiento de un ecosistema”. Otros autores introducen algunas modificaciones a la definición de Tilman (2001) y puntualizan a la diversidad funcional como “el valor, intervalo, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales de los organismos de una comunidad, que influyen en el funcionamiento del ecosistema” (Loreau & Hector, 2001; Hooper *et al.*, 2005). Esta última definición quizás sea la más completa y al igual que la de Tilman (2001) plantea que para medir la diversidad funcional hay que definir y medir los caracteres o atributos funcionales, que son parte del fenotipo de los organismos y tienen influencia en los procesos del ecosistema donde viven.

El estudio de la diversidad funcional implica la comprensión de las comunidades y ecosistemas basada en la función que los organismos cumplen en el ecosistema y no en su identidad como especie (Petchey & Gaston, 2006). El consenso va creciendo en torno a que el efecto de la diversidad sobre los procesos del ecosistema se debe atribuir a los caracteres funcionales (atributos en valor o en rango) de las especies y de su interacción (cómo compiten directa e indirectamente, y cómo modifican el ambiente biótico y abiótico de cada una), en vez del número de especies *per se* (Díaz & Cabido, 2001).

Además de emplear el término sin definirlo claramente, la diversidad funcional ha sido utilizada para describir aspectos muy diferentes de la estructura de las comunidades o de los ecosistemas, como son: 1) la variación de los caracteres funcionales de especies (Walker *et al.*, 1999; Petchey & Gaston, 2002; Mason *et al.*, 2003), 2) la complejidad de las tramas tróficas (Hulot *et al.*, 2000), y 3) el número de grupos funcionales presentes en una comunidad (Díaz & Cabido, 2001). En particular, éste último uso es el más común en los trabajos de ecología de comunidades, aunque no se relaciona directamente con las definición de Tilman (2001). Más aun, su uso puede ser problemático si la formación de los grupos funcionales se efectúa de manera subjetiva, e incluso cuando la agrupación se hace de manera estadística, por ejemplo usando dendrogramas, se puede incurrir en pérdida de información valiosa al generar los grupos (Mason *et al.*, 2005; Podani & Schmera, 2006) y el resultado puede variar drásticamente según donde se determine el punto de corte en el dendrograma.

Desde la década de 1990 surgen inquietudes en torno al tema. Los organismos que viven en un ecosistema controlan en cierta medida su funcionamiento (Lawton & Brown, 1993), pero no es claro cuánto de este control es producto de las identidades de las especies presentes (Chapin *et al.*, 1995), del número de especies presentes (Chapin *et al.*, 1995; Tilman *et al.*, 1997), de la cantidad de roles funcionales que estas especies representan (Lawton & Brown, 1993) o de cuáles roles funcionales están representados (Chapin *et al.*, 1995). El control puede ser dado por especies clave o por una contribución más general al ecosistema, como el flujo de energía o nutrientes.

En un intento por resolver algunas de estas preguntas, Tilman *et al.* (1997) encontraron que la diversidad funcional (vista como grupos funcionales), tuvo un mayor impacto en los procesos del ecosistema que la diversidad taxonómica y sugieren que el número de roles funcionales diferentes en un ecosistema puede ser en mayor medida un factor determinante de los procesos del ecosistema en comparación con el número

total de especies. Sin embargo, plantean que aunque la diversidad taxonómica y la diversidad funcional pueden estar correlacionadas, no todas las especies son iguales en sus contribuciones funcionales. La pérdida o ganancia de ciertas especies con determinados caracteres funcionales genera impactos diferentes sobre los procesos del ecosistema. Además, puede haber diferentes procesos que sean más o menos susceptibles a diferencias en sus resultados generados por distintas especies y grupos funcionales.

La correlación entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional depende parcialmente de los mecanismos de ensamblaje de la comunidad (Hooper *et al.*, 2002; Mouquet *et al.*, 2002). El nicho implica que las características funcionales de las especies que coexisten deben diferir. Por lo tanto, al incrementarse el número de especies se esperaría un incremento en la diversidad funcional (Díaz & Cabido, 2001; Schmid *et al.*, 2002). Por otra parte puede haber filtros ambientales como las condiciones climáticas, regímenes de perturbaciones e interacciones bióticas, que típicamente operan a diferentes escalas espaciales que limiten la composición de especies a un intervalo restringido de caracteres funcionales (Díaz & Cabido, 2001; Loreau *et al.*, 2001; Lavorel & Garnier, 2002), limitando entonces el grado en que la diversidad funcional pueda influir sobre los procesos del ecosistema. El aumento del número de especies conduce a una división aún más estrecha de espacio de nicho y no a un incremento en la diversidad funcional (Díaz & Cabido, 2001; Schmid *et al.*, 2002), aunque debe aumentar la redundancia en los procesos.

A pesar de toda esta polémica, a través de la diversidad funcional se pueden establecer principios y herramientas para entender las conexiones entre las características de las comunidades, las funciones, y los bienes y servicios que brindan los ecosistemas (Lavorel *et al.*, 2008; Pla *et al.*, 2012).

Las funciones del ecosistema están determinadas por el rol de cada una de las especies que a su vez mantienen los procesos. Por ende, los cambios en la composición de especies y en su abundancia relativa, tienen un impacto directo sobre la estructura del ecosistema en términos de dinámica de comunidades, que puede generar cambios en el funcionamiento de los ecosistemas (Pla *et al.*, 2012) y los bienes y servicios que prestan.

Los atributos funcionales

Un atributo o rasgo es una propiedad definida sin ambigüedad y medible de un organismo. Generalmente se mide a nivel individual y es usado para comparar especies. Un atributo funcional se relaciona estrechamente con el desempeño del organismo en la comunidad

(Lavorel & Garnier, 2002; Violle *et al.*, 2007). Los atributos funcionales pueden ser agrupados de diferentes maneras según como sean definidos.

En general, los atributos pueden estar relacionados con la morfología, hábitos alimentarios, comportamiento reproductivo, dispersión, etc. Pueden ser variables cuantitativas continuas como largo total o discretas como el tiempo de vida larvaria medido en días; también pueden ser variables de tipo cualitativas como muchos atributos relacionados con el comportamiento del tipo ordinal (*v.g.*, nivel trófico: 1, 2, 3) o nominal (*v.g.*, bentónica, ovovivípara, herbívora).

Los atributos de los organismos en un ecosistema influyen en las interacciones competitivas, mutualistas, tróficas y de ingeniería del ecosistema. Estas interacciones a su vez pueden modificar el valor, rango o abundancia de los atributos. Por ejemplo, las interacciones pueden determinar si los herbívoros incrementan o reducen la diversidad de productores primarios o si una especie invasora tiene o no cabida en un área (Díaz & Cabido, 2001), por lo que su selección es determinante en la estimación de la diversidad funcional.

Es necesario conocer cómo los organismos interactúan entre ellos, con su ambiente y cómo los atributos varían a lo largo de los gradientes ambientales para determinar cuáles atributos utilizar en un análisis. Este conocimiento puede provenir de diferentes fuentes como estudios observacionales o experimentales, y modelos teóricos de comunidades y ecosistemas (Petchey & Gaston, 2006).

Así, una comunidad puede ser funcionalmente más diversa si un número similar de individuos presenta distintos valores de un atributo, que si la mayoría de individuos exhibe el mismo valor del atributo (Mouillot *et al.*, 2005). Esto se sustenta en modelos teóricos y evidencia empírica que indican que la equidad y la riqueza funcional influyen de manera independiente a nivel de los procesos del ecosistema (Petchey & Gaston, 2006).

De la misma manera, dos comunidades con igual número de especies podrían ser muy diferentes desde el enfoque de la diversidad funcional dependiendo de cuán disímiles sean los valores de los atributos de las especies que las componen. Esto conduce al concepto de la redundancia funcional, dos o más especies se consideran redundantes con respecto a un proceso en el ecosistema cuando la ausencia de una o más de estas especies, no afecta significativamente dicho proceso (Mouchet *et al.*, 2010). En ambientes marinos, la redundancia funcional ha sido estudiada por Nyström (2006) en relación a sus efectos sobre la diversidad ante cambios ambientales (*e.g.*, aumento en la temperatura). Bellwood *et al.* (2003) también evaluaron la redundancia

funcional pero observando el efecto indirecto de la pesca sobre la bioerosión generada por una especie de pez loro. Estos autores alertan sobre la necesidad de considerar los roles funcionales de las especies al formular estrategias de manejo de especies y ecosistemas.

La redundancia puede verse como una póliza contra la pérdida de la función en caso que se pierdan especies, mientras mayor sea la redundancia funcional de las especies en una comunidad, mayor es la probabilidad de que al menos una de estas especies sobreviva ante un cambio en el ambiente y las propiedades del ecosistema se mantengan (Díaz & Cabido, 2001). La redundancia funcional también puede ser considerada bajo hipótesis de resiliencia en el ecosistema. Un sistema con componentes redundantes tiende a ser más resiliente. Así la redundancia pudiera ser una forma indirecta de medir la resiliencia del sistema.

Selección de los atributos

Al momento de decidir cuáles atributos o caracteres funcionales son más o menos importantes para incorporar al análisis, se deben tomar decisiones con un grado de incertidumbre conocido; lo mejor es tratarlas como hipótesis que deben ser sometidas a prueba (Petchey & Gaston, 2006). No debe haber un límite predeterminado en cuanto al número de atributos, lo que es crucial es que estos sean funcionalmente importantes. Idealmente un buen conjunto de atributos es aquel que provee la información más completa y simultáneamente está compuesto por caracteres de fácil medición que se obtengan con bajo costo y poco esfuerzo de muestreo (Pla *et al.*, 2012). Es muy importante tener clara la función de interés relacionada con los atributos a incorporar en el análisis (Petchey & Gaston, 2006). De igual forma, los caracteres funcionales deben ser independientes entre sí y no covariar (Díaz & Cabido, 2001), ya que su correlación así como el peso relativo que se les asigne bajo ciertas circunstancias puede alterar el cálculo del nivel de la redundancia funcional que exhibe una comunidad (Petchey & Gaston, 2002).

Existen metodologías que manipulan experimentalmente la riqueza de especies para identificar las diferencias funcionalmente importantes entre organismos, para luego aplicarse en los ecosistemas. Como se verá posteriormente, no todos los índices utilizados para estimar la diversidad funcional admiten atributos cualitativos o semi-cualitativos (Pla *et al.*, 2012).

La literatura concerniente a los atributos funcionales de las plantas es amplia (Kattge *et al.*, 2011). En el caso de organismos marinos quizá los mejores esfuerzos están representados por FishBase (Froese & Pauly, 2011) y The Coral Trait Database (Madin *et al.*, 2016).

En muchos casos la observación en el uso de recursos, por ejemplo a través del comportamiento de forrajeo, de contenidos estomacales o incluso caracteres morfológicos es de gran ayuda en el establecimiento de los atributos funcionales (Petchey & Gaston, 2006; Villéger *et al.*, 2010).

Se ha planteado que el utilizar un mayor número de atributos tiende a generar menor redundancia funcional en la comunidad, esto induciría a pensar que la diversidad funcional es sensible a la riqueza de especies. Por otra parte, un número reducido de atributos genera la percepción de una comunidad menos redundante y en este caso la riqueza de especies tendría poco efecto sobre la diversidad funcional; pareciera entonces que la redundancia funcional es una propiedad subjetiva, pero sólo ocurre si los atributos empleados en el análisis no están bien justificados a través de preguntas ecológicas y conocimiento sobre la importancia funcional de dichos atributos respecto al ecosistema (Walker *et al.*, 1999). Quizás esto último sea lo más complicado del análisis de la diversidad funcional, hasta qué punto se puede estar seguro que los atributos que se seleccionan realmente son representativos de una determinada función. Esto permanece como uno de los principales cuestionamientos y retos del análisis.

Ventajas y desventajas del uso de grupos funcionales

Un tipo o grupo funcional es un conjunto de especies que tienen efectos similares sobre un proceso específico del ecosistema o respuestas similares ante una condición ambiental (Hooper *et al.*, 2005). Este concepto, cuando se refiere a procesos de alimentación, es semejante al de gremio de ecología de comunidades y al mismo tiempo se relaciona con el concepto de nicho (Hutchinson, 1957) al involucrar las funciones o roles funcionales de la especie dentro del ecosistema.

Muchos de los trabajos que destacan la importancia de la diversidad funcional en las funciones del ecosistema (Tilman *et al.*, 1997; Petchey *et al.*, 2004; Hooper *et al.*, 2005), la resiliencia a perturbaciones o invasiones (Dukes, 2001; Bellwood *et al.*, 2004; Nyström, 2006), o la regulación de flujos de energía en cadenas tróficas (Waldbusser *et al.*, 2004), se han realizado empleando la riqueza de grupos funcionales como una medida de la diversidad funcional.

Designar grupos funcionales puede ser difícil debido a que generalmente los efectos de los organismos sobre una propiedad del ecosistema se comportan como un gradiente donde designar grupos requiere decisiones arbitrarias; además los grupos funcionales identificados para una propiedad específica del ecosistema pueden no ser consistentes con otra propiedad (Fonseca & Ganade, 2001; Hooper *et al.*,

2005). Formar grupos funcionales empleando la dieta de los organismos, podría verse como una tarea sencilla, pero la mayoría de las veces aparece el dilema de no saber en qué grupo ubicar las especies, bien sea por escasa información acerca de sus hábitos alimentarios o porque estos varían espacialmente, o con la ontogenia.

Aun cuando se utilicen métodos estadísticos como dendrogramas para formar los grupos, es necesario tomar decisiones arbitrarias sobre dónde hacer el corte en el porcentaje de similitud, lo que determinará un mayor o menor número de grupos funcionales. En arrecifes coralinos la mayoría de los trabajos en diversidad funcional se basan en la creación de dendrogramas. Tal es el caso del estudio en arrecifes de Cabo Pulmo, México de Álvarez-Filip & Reyes-Bonilla (2006) quienes emplearon uno basado en una matriz de similitud con el índice de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1998). Obtuvieron seis grupos funcionales con 87% de similitud en el corte del dendrograma para las 47 especies empleadas en el análisis. De haber hecho el corte al 80% de similitud el número de grupos funcionales sería de dos mientras que con 90% sería de nueve.

Por otra parte, la mayoría de los estudios que emplean grupos funcionales no utilizan medidas de abundancia. Esto representa otro problema, puesto que algunas especies pueden tener un mayor impacto en el funcionamiento del ecosistema según su abundancia (Díaz & Cabido, 2001). Dependiendo del método de clasificación empleado para establecer los grupos funcionales (tanto *a priori* como *a posteriori*) se pueden obtener conclusiones diferentes sobre el funcionamiento del ecosistema (Wright *et al.*, 2006). Para resolver esto se han propuesto nuevas formas de estimar la diversidad funcional que no necesiten de la formación de grupos funcionales y que emplean directamente los valores de los *atributos* de las especies.

Riqueza, equidad y divergencia funcional

La diversidad funcional incluye tres componentes: riqueza, equidad y divergencia funcional (Mason *et al.*, 2005). Todos estos componentes describen la distribución y abundancia de las especies en el espacio funcional (Mouchet *et al.*, 2010). Este es el espacio determinado por tantas dimensiones como atributos se estén analizando. Cada especie se encuentra en un punto de este espacio según los valores de sus atributos, aunque un estudio particular puede no revelar todos los atributos o identificar todas las dimensiones.

La riqueza funcional representa la cantidad de espacio funcional disponible ocupado por un ensamblaje de especies (Fig. 2). La equidad funcional corres-

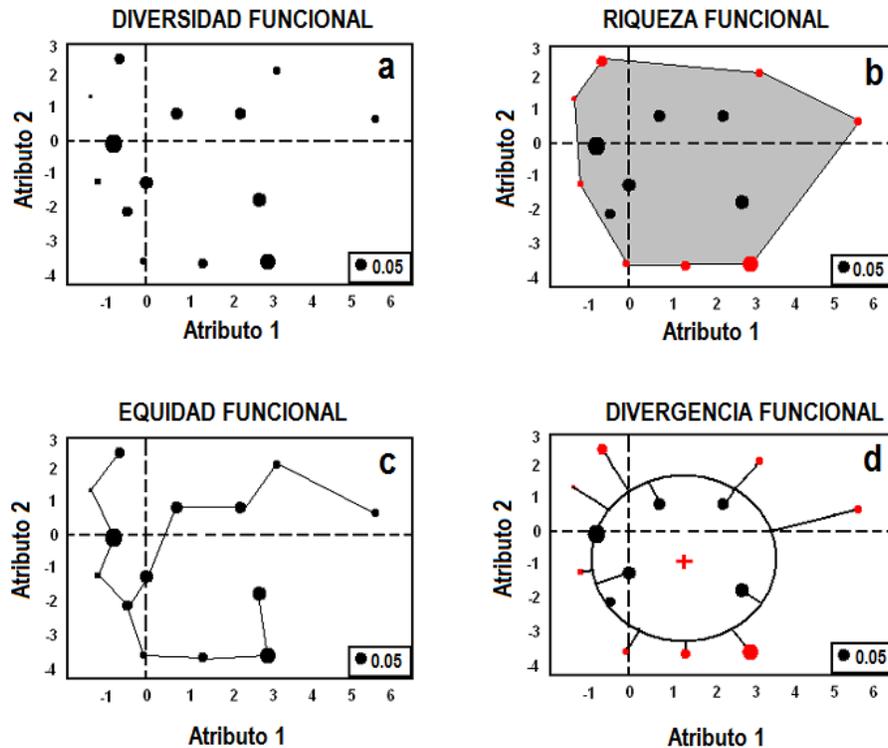


Figura 2. Componentes de la diversidad funcional en un espacio funcional de dos atributos. a) Los puntos representan especies y su diámetro está dado por la abundancia específica, b) el polígono en cuya área representa la riqueza funcional con sus vértices en color rojo. c) La equidad funcional como una medida de la cercanía entre las especies con un árbol de mínima expansión MST (por sus siglas en inglés), d) la divergencia funcional como la distancia de cada especie al promedio de distancia (circunferencia) con el centro de gravedad determinado por los vértices del polígono. Mientras mayores sean las abundancias altas respecto al promedio, mayor será la divergencia funcional (figura ficción para ilustrar explicación, modificada de Villéger *et al.*, 2008).

ponde a la manera en que las abundancias de las especies se distribuyen en el espacio funcional. Finalmente, la divergencia funcional se refiere a cuáles distribuciones en el espacio funcional maximizan la separación en caracteres funcionales dentro de una comunidad. En otras palabras, cuán lejanas se encuentran las especies abundantes del centro del espacio funcional (Mouchet *et al.*, 2010, Fig. 2). En la sección de Cuantificación de la diversidad funcional se presentan algunos índices para la estimación de estos tres parámetros.

La cuantificación de la riqueza funcional requiere conocer la distribución de la abundancia de cada especie a lo largo del espacio de nicho, pero se ha debatido si es necesario tener varias mediciones de atributos de varios individuos de cada especie para describir esta distribución (Mason *et al.*, 2005). La incorporación de la variación intraespecífica a las medidas de diversidad funcional no se ha estudiado completamente y permanecen como un desafío (Petchey & Gaston, 2006). Queda también por resolver

la contribución de la variabilidad específica y su abundancia como contribuyentes de la riqueza funcional.

La introducción de la abundancia de las especies es un segundo paso, de igual manera, tener varias mediciones de diferentes individuos puede ayudar a considerar la variación intraespecífica, pero no siempre se puede contar con estos datos. Se ha propuesto para eliminar la confusión en torno a la cuantificación y para homogeneizar la medida de la diversidad funcional, el uso de estos tres componentes (Mason *et al.*, 2005).

Por una parte, existe abundante literatura sobre la diversidad y funcionamiento de los ecosistemas y por otra, una serie de trabajos sobre sus atributos funcionales y procesos. Sin embargo, pocos trabajos, la mayoría en plantas, logran establecer vínculos entre estos cuatro temas (Díaz & Cabido, 2001). Se ha propuesto incluir los tres componentes, riqueza, equidad y divergencia, como una herramienta para ayudar a los ecólogos a examinar los mecanismos detrás de la relación ecosistema-diversidad-funcionamiento. Petchey & Gaston (2006) plantean que si se

incluye la equidad funcional, entonces se debería reevaluar la terminología para que sea coherente con las de la diversidad taxonómica. De forma que se utilice el término diversidad funcional cuando la medida tome en cuenta tanto la equidad como la riqueza. Sin embargo, ésta salvedad no ha sido considerada en la mayoría de los estudios posteriores.

Algunos trabajos con base en resultados experimentales en comunidades de gramíneas indican una relación positiva entre la diversidad taxonómica y los procesos del ecosistema, específicamente con respecto a la riqueza de especies y productividad primaria (Díaz & Cabido, 2001). Sólo una fracción pequeña de estudios ha intentado explicar el rol de algunos de los componentes funcionales de la diversidad como la riqueza funcional (Mason *et al.*, 2005); más escasos aún son los trabajos que incluyen los tres componentes. En general, los estudios que comparan los componentes de la diversidad funcional y la diversidad taxonómica destacan una mayor importancia de los componentes de la diversidad funcional en la influencia de los procesos del ecosistema (Díaz & Cabido, 2001).

En cuanto a la interpretación e implicaciones teóricas de las variaciones en estos tres componentes con relación a los procesos del ecosistema, se ha planteado por ejemplo que una alta divergencia funcional indicaría un nivel alto de diferenciación en el uso del espacio funcional y por ende bajo nivel de competencia por recursos. De esta manera las comunidades con alta divergencia funcional, teóricamente, mejoran el funcionamiento del ecosistema a través del uso más eficiente de los recursos (Mason *et al.*, 2005). En este sentido, Bellwood *et al.* (2003), encontraron que en los arrecifes coralinos del Indo-Pacífico a pesar de la altísima biodiversidad (más de 3000 especies de peces), sólo una especie de pez loro fue identificada como principal responsable de uno de los procesos más importantes del arrecife, la *bioerosión*, siendo su presencia fundamental para la *resiliencia* del ecosistema. En un trabajo similar Hoey & Bellwood (2009) con experimentos en campo señalan una sola especie de pez como responsable principal en la remoción de algas pardas (*Sargassum* spp.) en otro proceso fundamental como es la herbivoría; por lo tanto, la divergencia funcional parece ser muy marcada en estos sistemas; sin embargo son escasos los trabajos realizados como para establecer una conclusión definitiva. En ambientes marinos los elementos de riqueza, equidad y divergencia funcional han sido evaluados de manera conjunta en ambientes estuarinos por Villéger *et al.* (2010, 2011) y más recientemente por Dolbeth *et al.* (2016).

Cuantificación de la diversidad funcional

Se ha desarrollado una serie de métodos para cuantificar la diversidad funcional, la selección del

método va a depender de la información disponible y de los objetivos de la investigación (Pla *et al.*, 2012).

Según Petchey & Gaston (2006) para cuantificar la diversidad funcional, se requiere idealmente cada uno de los siguientes elementos:

- 1) Información funcional adecuada (atributos) sobre los organismos que se incluirán en la cuantificación, así mismo, decidir lo más objetivamente posible qué información es irrelevante (atributos a considerar y a excluir del análisis),
- 2) atributos para ser ponderados según su importancia funcional relativa,
- 3) una medida estadística para la diversidad de atributos (v.g., discontinuos, continuos, cualitativos) que tenga las características matemáticas adecuadas para su análisis (Mason *et al.*, 2003; Botta-Dukát, 2005) y,
- 4) la medida debe poder explicar y predecir la variación a nivel de procesos en el ecosistema.

Cuando se usan atributos múltiples funcionales es importante que éstos no se encuentren correlacionados trivialmente entre sí (v.g., largo y ancho de un organismo), pues puede llevar a resultados espurios (Díaz *et al.*, 2004; Mason *et al.*, 2005), generalmente una sobre-estimación del atributo o su función.

Una vez seleccionados los atributos, es necesario estandarizarlos para aplicar los procedimientos correspondientes. Es importante estar familiarizado con atributos y su utilidad en estudios o ecosistemas similares al planificar, evaluar e implementar un estudio.

Al combinar atributos como tamaño de los organismos (unidades de longitud) con diferencias en la tasas de consumo (unidades de masa respecto al tiempo), se requiere un proceso de estandarización para evitar los efectos de escala y magnitud, para que la variación biológica de cada atributo sea igual de importante. Si esto no se hace, las variables de mayor escala tendrán un impacto mayor sobre las estimaciones e incrementarán la varianza, lo que conduciría a resultados incorrectos. Algunos programas de análisis tienen esta opción antes de incorporar los datos al análisis. Cuando se tienen atributos cuantitativos y cualitativos en el mismo análisis, se pueden transformar a variables tipo índice de cero y uno, de manera que se asigna cero al mínimo valor en la escala original y uno al máximo valor. La estandarización también puede ser útil cuando todos los atributos se expresan en las mismas unidades, porque algunos atributos pueden tener más varianza que otros (Pla *et al.*, 2012), darle peso a ciertos atributos de manera objetiva es mucho más complicado (Petchey & Gaston, 2006). La forma de estandarizar los atributos dependerá en gran medida

de cómo se distribuyen los valores o intervalos de los atributos seleccionados.

Desde 1999 se han publicado varios índices para cuantificar la diversidad funcional. Lavorel *et al.* (2008) efectuaron una revisión de algunas formas de estimación frecuentes para la época y concluyen que la metodología puede afectar la estimación de la diversidad funcional. Antes de la generación de nuevos índices, sólo sí se contaba con información cuantitativa de los atributos, se podía estimar la diversidad funcional sin la necesidad de establecer grupos funcionales (Petchey & Gaston, 2006).

Los índices para estimar la diversidad funcional se pueden clasificar según el número de atributos. Existen índices que permiten el uso de atributos múltiples mientras que otros sólo pueden utilizar uno a la vez; los índices basados en atributos múltiples, pueden o no considerar la abundancia específica (Pla *et al.*, 2012), (Tabla 1).

Petchey & Gaston (2002) sugieren el uso del índice FD (actualmente $FD_{\text{petchey-gaston}}$). Este índice es utilizado ampliamente y estima la diversidad funcional a través de la suma del largo de las ramas de un dendrograma construido a partir de las diferencias entre los atributos (Tabla 2). El índice tiene una correlación positiva fuerte con la riqueza de especies, tanto con valores reales como con datos simulados. Si el índice es la suma de la longitud de las ramas del dendrograma, entonces al introducir una nueva especie a la comunidad el número de ramas aumenta y consecuentemente, aumenta la estimación de la diversidad funcional (Petchey & Gaston, 2002). Este método tiene la desventaja de que no considera de manera directa la abundancia de especies (Botta-Dukát, 2005). Según Mason *et al.* (2003) las abundancias tienen un efecto importante sobre la estimación de la diversidad funcional. Además proponen el índice de diversidad funcional, FD_{var} . Este índice es la varianza de los valores de los atributos transformados logarítmicamente y estandarizados según la abundancia relativa. Lamentablemente, este índice fue diseñado para trabajar con sólo un atributo a la vez y con valores únicos para cada especie y no con distribuciones de frecuencia. Aun así, puede ser una buena herramienta para probar mecanismos que relacionen la diversidad con una función del ecosistema (Mason *et al.*, 2005).

Otro de los índices más usados es el $FRao$ (o Q), propuesto por Botta-Dukát (2005) basándose en Rao (1982). Este índice utiliza los atributos de cada especie para calcular valores de disimilitud entre especies, funciona de manera similar al índice de Simpson, como una probabilidad que al extraer dos especies al azar éstas sean diferentes (Tabla 2). Para la estimación de este índice se puede usar el programa F-Diversity

(Casanoves *et al.*, 2008). Una propiedad de este índice es que su valor disminuye cuando el número de especies incrementa. La explicación es que tanto la abundancia de las especies como las diferencias entre ellas tienen efecto sobre la diversidad funcional. La introducción de una especie nueva a la comunidad aumenta la abundancia específica y puede disminuir la disimilitud promedio de especies (Botta-Dukát, 2005).

Villéger *et al.* (2008) definen los índices FRic (riqueza funcional), FEve (equidad funcional) y FDiv (divergencia funcional) basados en atributos múltiples (Tabla 2). Para el caso de la riqueza funcional adaptaron un algoritmo para estimar el volumen del polígono en el espacio funcional (Fig. 2b). En este caso el número de especies debe ser mayor al número de atributos empleados. Para calcular la equidad funcional se ha sugerido el índice FRO (Mouillot *et al.*, 2005) cuando se utilice un atributo único, con el inconveniente que esto implica usar métodos de ordenación que generan la pérdida de información valiosa (Pla *et al.*, 2012). Cuando se usan atributos múltiples, un método incluye los árboles de mínima expansión MST (*minimum spanning tree*) que transforman el espacio multidimensional a una distribución en un solo eje. El árbol conecta todos los puntos (Fig. 2c). El total de ramas es igual $S-1$, S es el total de especies. La longitud de cada rama se divide entre la suma de las abundancias de las especies que conecta.

El índice varía de 0 a 1, donde 1 es la equidad perfecta. El valor del índice disminuye cuando la abundancia relativa de las especies no se distribuye de manera equitativa. Se necesita un mínimo de tres especies para definir el árbol sin importar el número de atributos (Villéger *et al.*, 2008). Este índice no se correlaciona con la riqueza de especies y es independiente de la forma del polígono (Pla *et al.*, 2012).

En cuanto a la divergencia funcional, el índice $FDiv$ permite cuantificar como los valores de los atributos se distribuyen en el espacio funcional y como las abundancias se distribuyen dentro del volumen del espacio funcional (Villéger *et al.*, 2008). El índice varía entre 0 y 1. El valor de 1 se alcanza cuando la distribución de las abundancias en el espacio funcional es totalmente equitativa.

Para su cálculo se necesita primero calcular el centro de gravedad, que depende de los vértices que definen el polígono (Fig. 2b), luego se calculan las distancias medias Euclídeas para cada especie desde ese punto, así como el promedio de estas distancias (círculo en la Fig. 2d). Las distancias se pueden calcular con base a la posición de cada especie incluyendo o no la abundancia específica (Villéger *et al.*, 2008). Se ha desarrollado el paquete FD para estos cálculos en R (R Development Core Team, 2005).

Tabla 1. Clasificación de índices y medidas de diversidad funcional (Modificada de Casanoves *et al.*, 2011). En la Tabla 2 se indica el significado de cada uno de los índices señalados.

Número de atributos	Dimensión	Se requiere abundancia	Valores por atributo	Índices o medidas
Un atributo	-	Si	Un valor/atributo y especies	<i>CWM, FDvar, FRO</i>
Atributos múltiples	Multidimensional	Si	Un valor por atributo y especie	<i>FRic, FEve, FDiv, FDis</i>
	Unidimensional	No	Un valor por atributo y especie	<i>FD, FAD1, FAD2, MFAD.</i>
			Varios valores por atributo y especie	<i>FRic (convex hull), FDC</i>
		Si	Un valor por atributo y especie	<i>FRao ó Q, rRao, wFD, wFDc</i>

Recientemente, Laliberté & Legendre (2010) proponen el índice *FDis* (Tabla 2), que considera los atributos de diferentes tipos (cuantitativos, cualitativos y semi-cuantitativos), pudiendo emplearse datos de presencia-ausencia de especies. El índice *FDis* se interpreta como una medida de dispersión en el espacio multidimensional de atributos de una especie individual respecto al centroide de todas las especies (Laliberté & Legendre, 2010). Para la estimación de este índice se puede emplear el paquete FD generado por Laliberté & Legendre (2010) en R (R Development Core Team, 2005).

Es importante señalar que no existe una medida simple única, completamente satisfactoria o estandarizada de la diversidad funcional (Díaz & Cabido, 2001; Tilman, 2001). Cada índice tiene ventajas y desventajas, aquí sólo se mencionan algunos de los muchos que se han desarrollado. La reciente revisión de Pla *et al.* (2012) constituye una excelente guía para seleccionar el índice más adecuado según los objetivos y atributos a considerar en el análisis.

La diversidad funcional en ambientes marinos

En ambientes acuáticos la mayor cantidad de trabajos relacionados con la diversidad funcional se ha desarrollado en macro-invertebrados riparios (Heino, 2005, 2008; Heino *et al.*, 2007 con el enfoque hacia el análisis de los atributos funcionales), así como en zonas costeras de sustrato rocoso (Crowe & Russel, 2009; Clemente *et al.*, 2010), fondos blandos (Pacheco *et al.*, 2011) y estuarios (Villéger *et al.*, 2008, 2010; McLenaghan *et al.*, 2011).

La diversidad funcional se ha empleado además, para la evaluación de reservas marinas (Micheli & Halpern, 2005; Raymundo *et al.*, 2009). Micheli & Halpern (2005) analizaron el rol de la redundancia funcional de peces en bosques de *Macrocystis* sp. (*kelp*) de California observando que el incremento de la diversidad funcional de peces coincidió con la recuperación de la diversidad de especies consecuencia de la implementación de una reserva marina. Advierten entonces sobre los efectos que puede generar la pesca en zonas costeras que presentan una redundancia

funcional muy baja y que no están protegidas. Esto se relaciona con los resultados de Raymundo *et al.* (2009) quienes observaron que los arrecifes en reservas marinas presentaron mayor diversidad taxonómica de peces y menor incidencia de enfermedades en corales.

En arrecifes coralinos hay una línea de investigación que estudia el funcionamiento del ecosistema y su relación con la biodiversidad (Bellwood & Choat, 1990; Arias-González *et al.*, 2009; Pratchett *et al.*, 2011); en ninguno de estos casos se cuantifica la diversidad funcional.

La mayoría de los trabajos sobre diversidad funcional presentan el enfoque ya mencionado sobre la complejidad de las tramas tróficas (Cole *et al.*, 2008; O’Gorman *et al.*, 2010) o la formación de grupos funcionales (Álvarez-Filip & Reyes-Bonilla, 2006; Halpern & Floeter, 2008). Un ejemplo de este enfoque lo constituye el estudio de Darling *et al.* (2012) quienes realizan una comparación entre el Caribe y el Indo-Pacífico evaluando una serie de atributos relacionados con la dinámica poblacional en 143 especies de coral y su relación con caracteres de historia de vida. Indican que la metodología empleada puede ser de utilidad para predecir los impactos antropogénicos en otros grupos de especies.

Dentro del enfoque de la formación de grupos funcionales, Halpern & Floeter (2008) evaluaron diferentes medidas de diversidad funcional con respecto a la diversidad taxonómica de especies de peces arrecifales del Atlántico. Encontraron que la forma como se definen los grupos funcionales influye sobre la relación entre la riqueza específica y la diversidad funcional, y que el adicionar nuevas especies no generaba grupos funcionales nuevos, sino que estas especies se adicionaban a ciertos grupos funcionales ya existentes.

La mayoría de los trabajos que se basan en grupos funcionales se refieren a gremios y estudian cómo un grupo en particular (*v.g.*, herbívoros), interviene en el funcionamiento del ecosistema (Bellwood *et al.*, 2003; Burkepile & Hay, 2008; Hoey & Bellwood, 2009). Sin embargo, en este tipo de estudios no se cuantifica la diversidad funcional.

Tabla 2. Índices de diversidad funcional recomendados, descripción, ecuaciones y propiedades en las que se basan.

Estimación	Índice	Descripción	Ecuación	En qué se basa	Se requiere abundancias	Referencia
Entropía cuadrática	Q ó $FRao$	Suma de distancias pareadas entre especies ponderadas por abundancia relativa	$F_{Rao} = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j$	Matriz de distancia	Si	Rao (1982), Butta-Dukát (2005)
Diversidad de atributos funcionales	$FAD2$	Suma de distancias pareadas entre especies	$FAD2 = \sum_{i=1}^s \sum_{j>1}^s DE_{ij}$	Matriz de distancia	No	Walker <i>et al.</i> (1999)
Diversidad funcional	FD	Suma del largo de las ramas de la clasificación funcional	$FD = f \cdot h2$	Clasificación jerárquica	No	Petchey & Gaston (2002)
Riqueza funcional	$FRic$	Área del polígono o volumen del poliedro dependiendo del número de atributos	Depende del número de atributos (área o volumen)	Valores de los atributos	Si	Villéger <i>et al.</i> (2008)
Equidad funcional	$FEve$	Sumatoria del largo de las ramas en el MST ponderado por abundancias relativas	$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{s-1} \min(pEW_i, \frac{1}{s-1}) - \frac{1}{s-1}}{1 - \frac{1}{s-1}}$	Valores de los atributos	Si	Villéger <i>et al.</i> (2008)
Divergencia funcional	$FDiv$	Divergencia de la abundancia de las especies del centro del espacio funcional	$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta d + \overline{dG}}$	Valores de los atributos	Si	Villéger <i>et al.</i> (2008)
Diversidad funcional	$FDis$	Medida de dispersión en el espacio funcional de una especie respecto al centroide del resto de especies	$FDis = \sum a_j Z_j / \sum a_j$	Matriz de distancia	Si/No	Laliberté & Legendre (2010)

Son escasos los trabajos que estudian la diversidad funcional a través del tercer enfoque, correspondiente a la variación en los caracteres funcionales. Entre ellos destacan el estudio de Bellwood *et al.* (2006) donde relacionan diez atributos morfológicos de la boca de 120 especies de peces arrecifales con la dieta. Por su parte, Bell (2007) estudia la composición funcional de ensamblajes de esponjas arrecifales y Rachello-Dolmen & Cleary (2007) relacionan los atributos funcionales de las colonias de coral con variables ambientales como salinidad, oxígeno disuelto y concentración de metales pesados. Es importante destacar que en ninguno de estos trabajos se realizaron estimaciones directas de la diversidad funcional. De igual manera Díaz & Madin (2011) relacionan atributos funcionales de especies de coral en Australia (forma de crecimiento, tamaño del pólipo, modo reproductivo, profundidad, entre otros) con la presencia de enfermedades y el número de especies que las depredan. Encontraron que las especies de coral ramificadas y las de pólipos grandes son más propensas a contraer enfermedades. Además, determinaron una correlación importante entre el número total de depredadores y la potencialidad de contraer enfermedades.

Recientemente, Schmitz & Wainwright (2011) analizaron 43 familias de peces arrecifales, evaluando una serie atributos morfológicos relacionados a la visión con los que explican la baja diversidad de peces arrecifales nocturnos.

Actualmente, la tendencia global es relacionar la diversidad funcional con las funciones ecológicas, los procesos, y los bienes y servicios ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2006). En ambientes marinos ya se han publicado algunos estudios que involucran los servicios ecosistémicos (Morberg & Folke, 1999) y su relación con el funcionamiento (Mumby *et al.*, 2008), sin embargo esta es un área poco explorada.

CONCLUSIONES Y PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Actualmente el análisis tiene un enfoque diferente al estudiar la diversidad no sólo a través de la riqueza de especies, la equidad o los niveles tróficos, sino también a través del conjunto de atributos que aporta cada especie de la comunidad que se está evaluando. Este enfoque genera información que permite entender la relación entre la estructura de comunidades y el funcionamiento del ecosistema. Por lo tanto, se necesita desarrollar experimentos con especies cuya diversidad funcional sea tanto rara como muy común para entender la importancia relativa de las diferencias funcionales y la abundancia relativa de cada especie (Petchey & Gaston, 2006).

Los estudios en arrecifes coralinos que estimen la diversidad funcional a través del enfoque de la variación de atributos sin conformar grupos funcionales son escasos. Se requiere mayor esfuerzo de investigación para contestar muchas preguntas relativas a la influencia de los gradientes latitudinales (Pianka, 1966) sobre la diversidad funcional, la influencia de los procesos a nivel del ecosistema o cuáles son los factores a escala ecológica que generan cambios en la diversidad funcional.

Las formas de estimar la diversidad funcional son variadas y no existe una medida única que satisfaga todos los requisitos de un estudio de diversidad funcional. La elección de los atributos es fundamental y de esto también dependerá la forma de estimarla. Recientemente, se han planteado nuevas formas de estimación, éstas seguirán surgiendo y será necesario contrastarlas con las formas ya existentes.

Se ha observado que la pérdida de complejidad estructural en ambientes marinos como los arrecifes coralinos, genera pérdidas en la diversidad y abundancia de especies de peces. Sin embargo, es poco lo que se sabe sobre la pérdida de la diversidad funcional en las comunidades de peces, o cómo esta pérdida afecta la resiliencia del sistema o su recuperación subsecuente.

El efecto de las escalas espaciales sobre la diversidad funcional también requiere ser evaluado. La relación entre la diversidad funcional local y regional con respecto a los factores que las generan continúa siendo un área relativamente inexplorada. Las comunidades locales pueden interpretarse como el resultado de sucesivos filtros que típicamente operan a diferentes escalas espaciales; la diversidad local podría ser una muestra de la diversidad funcional a una escala espacial mayor. Se ha sugerido que en una determinada localidad, la riqueza de especies está limitada por el *pool* de especies regionales, mientras que la diversidad funcional está limitada por la disponibilidad local de nichos o por las condiciones del ambiente (Díaz & Cabido, 2001). Este punto se debe considerar al seleccionar la escala espacial de trabajo.

La metodología de muestreo, la selección de los atributos así como la relación de éstos con una función, son puntos clave que pueden afectar de manera importante la forma de analizar la diversidad funcional y las conclusiones que se obtengan en un estudio. Es necesario tener clara la función de interés relacionada a los atributos.

La diversidad funcional permite relacionar las especies con el ecosistema a través de mecanismos como: a) la complementariedad en el uso de recursos, es decir que las especies usen diferentes recursos o los usen de diferente manera, lo cual reduce la competencia

y b) la facilitación, donde la presencia de una especie modifica el ambiente permitiendo que otra pueda coexistir.

Finalmente, la aproximación funcional a través de la variación de los atributos de las especies provee herramientas para identificar, monitorear y predecir las consecuencias del cambio global así como otros cambios antrópicos. Esta aproximación permite pasar de un plano meramente descriptivo, para convertirse en una herramienta de relativamente fácil aplicación que permita entender los procesos en el ecosistema de estudio.

REFERENCIAS

- Álvarez-Filip, L. & H. Reyes-Bonilla. 2006. Comparison of community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, western Mexico between 1987 and 2003. *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium*, pp. 216-225.
- Arias-González, J.E., L.G. Abarca, J. Alcocer-Durán, J.L. Cabrera, L.E. Caderón-Aguilera, X. Chiappa-Carrara, V. Christensen, A. Cupul-Magaña, *et al.* 2009. Relationship between biodiversity and ecosystem functioning in Mexican aquatic systems. In: M.D.L. Palomares, L. Morissette, A. Cisneros-Montemayor, D. Varkey, M. Coll & C. Piroddi (eds.). *Ecopath 25 Years Conference Proceedings: extended abstracts*. Fisheries Centre Research Reports. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 17(3): 76-78.
- Barragán, F., C.E. Moreno, F. Escobar, G. Halffter & D. Navarrete. 2011. Negative impacts of human land use on Dung beetle functional diversity. *PLoS ONE* 6(3): 7976 pp. doi:10.1371/journal.pone.0017976.
- Bell, J. 2007. Contrasting patterns of species and functional composition of coral reef sponge assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 339: 73-81.
- Bellwood, D.R. & J.H. Choat. 1990. A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environ. Biol. Fish.*, 28: 189-214.
- Bellwood, D.R., A.S. Hoey & J.H. Choat. 2003. Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecol. Lett.*, 6: 281-285.
- Bellwood, D.R., T.P. Hughes, C. Folke & M. Nyström. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429: 827-833.
- Bellwood, D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton & A.S. Hoey. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proc. R. Soc. Lond B*, 273: 101-107.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J. Veg. Sci.*, 16: 533-540.
- Burkpile, D.E. & M.E. Hay. 2008. Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 105: 16201-16206.
- Casanoves, F., J.A. Di Rienzo & L. Pla. 2008. User manual F-Diversity: statistical software for the analysis of functional diversity. Argentina, 52 pp.
- Chapin, F.S. III., J. Lubchenco & H.L. Reynolds. 1995. Biodiversity effects on patterns and processes of community ecosystems In: V.H. Heywood (ed.). *Global biodiversity assessment*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 289-301.
- Clemente, S., J.C. Hernández, A. Rodríguez & A. Brito. 2010. Identifying keystone predators and the importance of preserving functional diversity in sublittoral rocky-bottom areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 413: 55-67.
- Cole, A.J., M.S. Prachett & G.P. Jones. 2008. Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish Fish.*, 9: 286-307.
- Conti, G. & S. Díaz. 2013. Plant functional diversity and carbon storage- an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *J. Ecol.*, 101: 18-28.
- Crowe, T.P. & R. Russell. 2009. Functional and taxonomic perspectives of marine biodiversity: relevance to ecosystem processes. In: M. Wahl (ed.). *Marine hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, change*. Elsevier, Amsterdam, pp. 375-390.
- Darling, E.S., L. Álvarez-Filip, T.A. Oliver, T.R. McClanahan & I.M. Côté. 2012. Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecol. Lett.*, 15:1378-1386. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x
- Díaz, M. & J. Madin. 2011. Macroecological relationship between coral species' traits and disease potential. *Coral Reefs*, 30: 73-84.
- Díaz, S. & M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.*, 16: 646-655.
- Díaz, S., J.-Fargione, F.S. III Chapin & D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS ONE*, 4: 1300-1305.
- Díaz, S., J.G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J.H.C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, *et al.* 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *J. Veg. Sci.*, 15: 295-304.
- Dolbeth, M., A.L. Vendel, A. Pessanha & J. Patrício. 2016. Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance. *Mar. Pollut. Bull.*, 112: 244-254. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.08.011>.

- Dukes, J.S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 126: 563-568.
- Fedriani, J.M. & M. Delibes. 2009. Functional diversity in fruit-frugivore interactions: a field experiment with Mediterranean mammals. *Ecography*, 32: 983-992.
- Fonseca, C.R. & G. Ganade. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J. Ecol.*, 89: 118-125.
- Froese, R. & D. Pauly. 2011. FishBase. [<http://www.fishbase.org>]. Revisado: 10 diciembre 2015.
- Gifford, D.J., J.S. Collie & J.H. Steele. 2009. Functional diversity in a marine fish community. *ICES J. Mar. Sci.*, 66: 91-796.
- Halfpiter, G. 2000. Presentación: medir la biodiversidad. In: F. Martín Piera, J.J. Morrones & A. Melic (eds.). Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica. PrIBES 2000. m3m-Monografías del tercer milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, pp. 11-18.
- Halpern, B.S. & S.R. Floeter. 2008. Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 364: 147-156.
- Heino, J. 2005. Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biol.*, 50: 1578-1587.
- Heino, J. 2008. Patterns of functional biodiversity and function–environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnol. Oceanogr.*, 53(4): 1446-1455.
- Heino, J., H. Mykrä, J. Kotanen & T. Muotka. 2007. Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? *Ecography*, 30: 217-230.
- Hoey, A.S. & D.R. Bellwood. 2009. Limited functional redundancy in a high diversity system: single species dominates key ecological process on coral reefs. *Ecosystems*, 12: 1316-1328.
- Hooper, D.U., M. Solan, A. Symstad, S. Díaz, M.O. Gessner, N. Buchmann, V. Degrange, P. Grime, F. Hulot, F. Mermillod-Blondin, J. Roy, E. Spehn & L. van Peer. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.). *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 195-208.
- Hooper, D.U., F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A.J. Symstad, J. Vandermeer & D.A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.*, 75(1): 3-35.
- Hulot, F.D., G. Lacroix, F. Lescher-Moutoué & M. Loreau. 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 405: 340-344.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Biology*, 22: 415-427.
- Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I.C. Prentice, P. Leadley, G. Bönsch. 2011. TRY-a global database of plant traits. *Glob. Change Biol.*, 17: 2905-2935.
- Laliberté, E. & P. Legendre. 2010. A distance-base framework for measuring functional diversity from multiples traits. *Ecology*, 91: 299-305.
- Lavorel, S. & E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, 16: 545-556.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N.S.G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quéfier, A. Thébault & A. Bonis. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters. *Funct. Ecol.*, 16: 134-147.
- Lawton, J.H. & V.K. Brown. 1993. Redundancy in ecosystems. In: E.D. Schulze & H.A. Mooney (eds.). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 255 -270.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science BV, Amsterdam, 852 pp.
- Loreau, M. & A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412: 72-76.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J.P. Grime, A. Hector, D.U. Hooper, M.A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman & D.A. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804-808.
- Madin, J.S., K.D. Anderson, M.H. Andreasen, T.C.L. Bridge, S.D. Cairns, S.R. Connolly & A.H. Baird. 2016. The coral trait database, a curated database of trait information for coral species from the global oceans. *Scientific Data*, 3, 160017. <http://doi.org/10.1038/sdata.2016.17>.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Malden, 215 pp.
- Mason, N.W.H., K. MacGillivray, J.B. Steel & W.J. Bastow. 2003. An index of functional diversity. *J. Veg. Sci.*, 14: 571-578.
- Mason, N.W.H., D. Mouillot, W.G. Lee & J.B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111: 112-118.
- McLenaghan, N.A., A.C. Tyler, U.H. Mahl, R.W. Howarth & R.M. Marino. 2011. Benthic macroinver-

- tebrate functional diversity regulates nutrient and algal dynamics in shallow estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 426: 171-184.
- Micheli, F. & B.S. Halpern. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecol. Lett.*, 8: 391-400.
- Mokany, K., J. Ash & S. Roxburgh. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *J. Ecol.*, 96: 884-893.
- Morberg, F. & C. Folke. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecol. Econ.*, 29: 215-233.
- Mouchet, M.A., S. Villéger, N.W.H. Mason & D. Mouillot. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.*, 24: 867-876.
- Mouillot, D., N.W.H. Mason, O. Dumay & J.B. Wilson. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142: 353-359.
- Mouquet, N., J.L. Moore & M. Loreau. 2002. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecol. Lett.*, 5: 56-65.
- Mumby, P.J., K. Broad, D.R. Brumbaugh, C.P. Dahlgren, A.R. Harbone, A. Hastings, K.E. Holmes, C.V. Kappel, F. Micheli & J.N. Sanchirico. 2008. Coral reef habitats as surrogates of species, ecological functioning and ecosystem services. *Conserv. Biol.*, 22: 941-951.
- Nyström, M. 2006. Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs. *Ambio*, 35: 30-35.
- O'Gorman, E.J., U. Jacob, T. Jonsson & M.C. Emmerson. 2010. Interaction strength, food web topology and the relative importance of species in food webs. *J. Anim. Ecol.*, 79: 682-692.
- Pacheco, A.S., M.T. González, J. Bremner, M. Oliva, O. Heilmayer, J. Laudien & J.M. Riascos. 2011. Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Mar. Res.*, 65: 413-424.
- Pandolfi, J.M., R.H. Bradbury, E. Sala, T.P. Hughes, K.A. Bjorndal, R.G. Cooke, D. McArdle, L. McClenachan, M.J.H. Newman, G. Paredes, R.R. Warner & J.B.C. Jackson. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301: 955-958.
- Petchey, O.L. & K.J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.*, 5: 402-411.
- Petchey, O.L. & K.J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.*, 9: 741-758.
- Petchey, O.L., A. Hector & K.J. Gaston. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85: 847-857.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am. Nat.*, 100(910): 33-46.
- Pla, L., F. Casanoves & J. Di Rienzo. 2012. Quantifying functional biodiversity, Springer Briefs in Environmental Science. Springer, Nueva York, 95 pp.
- Podani, J. & D. Schmera. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, 115: 179-185.
- Pratchett, M.S., A.S. Hoey, S.K. Wilson, V. Messmer & N.A.J. Graham. 2011. Changes in biodiversity and functioning of reef fish assemblages following coral bleaching and coral loss. *Diversity*, 3: 424-452.
- Quétier, F., A. Thébaud & S. Lavorel. 2007. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecol. Monogr.*, 77: 33-52.
- R Development Core Team. 2005. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. [<http://www.R-project.org/>].
- Rachello-Dolmen, P. & D. Cleary. 2007. Relating coral species traits to environmental conditions in the Jakarta Bay/Pulau Seribu reef system, Indonesia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 73: 816-826.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor. Popul. Biol.*, 21: 24-43.
- Raymundo, L.J., A.R. Halford, A.P. Maypa & A.M. Kerr. 2009. Functionally diverse reef-fish communities ameliorate coral disease. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 106: 17067-17070.
- Schmid, B., J. Joshi & F. Schläpfer. 2002. Empirical evidence for biodiversity-ecosystem functioning relationships. In: A.P. Kinzig, S.W. Pacala & D. Tilman (eds.). *Functional consequences of biodiversity: empiric progress and theoretical extensions*. Princeton University Press, Princeton, 365 pp.
- Schmitz, L. & P.C. Wainwright. 2011. Nocturnality constrains morphological and functional diversity in the eyes of reef fishes. *BMC Evol. Biol.*, 11: 338.
- Tesfaye, M., N.S. Dufault, M.R. Dornbusch, D.L. Allan, C.P. Vance & D.A. Samac. 2003. Influence of enhanced malate dehydrogenase expression by alfalfa on diversity of rhizobacteria and soil nutrient availability. *Soil Biol. Biochem.*, 35: 1103-1113.

- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In: S.A. Levin (ed.). *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, San Diego, pp. 109-120.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.
- Villéger, S., N.W.H. Mason & D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89: 2290-2301.
- Villéger, S., P.M. Novack-Gottshall & D. Mouillot. 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecol. Lett.*, 14: 561-568.
- Villéger, S., J. Ramos-Miranda, D. Flores-Hernández & D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation *Ecol. Appl.*, 20: 1512-1522.
- Violle, C., M.N. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.
- Waldbusser, G.G., R.L. Marinelli, R.B. Whitlatch & P.T. Visscher. 2004. The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 49: 1482-1492.
- Walker, B., A. Kinzig & J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2: 95-113.
- Wright, J.P., S. Naeem, A. Hector, C. Lehman, P.B. Reich, B. Schmid & D. Tilman. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecol. Lett.*, 9: 111-120.

Received: 13 April 2016; Accepted: 18 January 2017