

LA ECOLOGÍA FUNCIONAL COMO APROXIMACIÓN AL ESTUDIO, MANEJO Y CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD: PROTOCOLOS Y APLICACIONES

Beatriz **Salgado Negret**
EDITORIA



LA ECOLOGÍA FUNCIONAL COMO APROXIMACIÓN AL ESTUDIO, MANEJO Y CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD: PROTOCOLOS Y APLICACIONES

Beatriz **Salgado Negret**
EDITORIA



Documento preparado por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt en el marco del plan operativo anual 2014 con el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible y el proyecto Insumos Técnicos para la Delimitación de Ecosistemas Estratégicos: páramos y humedales.

EDICIÓN

Beatriz Salgado Negret

REVISIÓN CIENTÍFICA

Carolina Alcázar-Caicedo, Francesco de Bello, Ariel Fariás, Julio Mario Hoyos, Catherine Hulshof, René López, Carlos Navas, Saúl Prada-Pedreros, Alejandro Rico-Guevara, Donald C. Taphorn, Boris Tinoco.

CORRECCIÓN DE ESTILO

Ana María Rueda García

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN

Juan Carlos Martínez Anzola, César Gutiérrez

ILUSTRACIÓN

Juan Carlos Martínez Anzola, Carlos Cubillos

IMPRESIÓN:

JAVEGRAF-Fundación Cultural Javeriana de Artes Gráficas

ISBN obra impresa: 978-958-8889-67-2

ISBN obra digital: 978-958-8889-68-9

Esta publicación fue editada por la Editorial Alexander von Humboldt

Primera edición, 2016

1000 ejemplares

Impreso en Bogotá, D. C., Colombia

CITACIÓN SUGERIDA:

Salgado-Negret, B. (ed). 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. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.

Salgado-Negret, B., Paz, H. 2015. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. pp 12-35. En: Salgado-Negret, B. (ed). 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. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.

Palabras clave:

Ecología funcional, rasgos funcionales, protocolos, conservación y manejo de la biodiversidad



La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones / editado por Beatriz Salgado Negret, ilustraciones de Juan Carlos Martínez Anzola, Carlos Cubillos. -- Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2016.

236 p.; 22 x 24 cm.

Incluye referencias bibliográficas y tablas
ISBN obra impresa: 978-958-8889-67-2
ISBN obra digital: 978-958-8889-68-9

1. Ecología funcional 2. Rasgos funcionales 3. Protocolos
4. Conservación y manejo de la biodiversidad -- Colombia
I. Salgado Negret, Beatriz (Ed.) II. Martínez Anzola, Juan Carlos (II.)
III. Cubillos, Carlos (II.) IV. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

CDD: 333.95 Ed. 23

Número de contribución: 532

Registro en el catálogo Humboldt: 14971

Catalogación en la publicación –
Biblioteca Instituto Alexander von Humboldt -- Nohora Alvarado



Atribución – No comercial – Sin Derivar

FOTOGRAFÍAS

Capítulo 1
Serranía La Lindosa, Guaviare
Fernando Ayerbe Quiñones

Capítulo 2
Puya nitida
Juan Pablo López Ordoñez

Capítulo 3
Coeligena prunellei
Juan Pablo López Ordoñez

Capítulo 4
Dendropsophus mathiassoni
Nicolás Urbina Cardona

Capítulo 5
Aphyocharax alburnus
Edgar Herrera Collazos

Capítulo 6
Páramo de Guanacas, Cauca
Fernando Ayerbe Quiñones

Anatomía de Madera
Esperanza Nancy Pulido Rodríguez

Con el apoyo de:



CAPÍTULO

12**1** Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos.

Beatriz Salgado Negret, Horacio Paz

36**2** Protocolo para la medición de rasgos funcionales en plantas.

Beatriz Salgado Negret, Esperanza Nancy Pulido Rodríguez, Marian Cabrera, Catalina Ruiz Osorio, Horacio Paz

80**3** Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves.

Juan Pablo López Ordoñez, F. Gary Stiles, Juan Luis Parra Vergara

126**4** Protocolo para la medición de rasgos funcionales en anfibios.

Ángela María Cortes Gómez, Martha Patricia Ramírez Pinilla, Nicolás Urbina Cardona

180**5** Protocolo para la medición de rasgos funcionales en peces dulceacuícolas.

Jhon Edison Zamudio, Edgar Esteban Herrera Collazos, Javier Alejandro Maldonado Ocampo, Carlos DoNascimento

212**6** Ecología funcional: una herramienta para la generación de conocimiento científico frente a la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos.

Mailyn A. González, Beatriz Salgado Negret, María Piedad Baptiste, Ángela María Cortés Gómez, Catalina Ruiz Osorio, César Augusto Ruiz Agudelo, Nicolás Urbina Cardona, Hernando García

Angela María Cortés Gómez

cortesangela@javeriana.edu.co
amcortesbiol@gmail.com

Estudiante Doctorado. Doctorado en Estudios Ambientales y Rurales. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales.

[Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.](#)

Grupo Laboratorio Herpetología.

[Universidad del Valle. Santiago de Cali, Colombia.](#)

Beatriz Salgado Negret

bsalgado@humboldt.org.co

Programa Ciencias de la Biodiversidad.

[Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.](#)

Carlos DoNascimiento

cdonascimiento@humboldt.org.co

Programa Evaluación y Monitoreo de la Biodiversidad.

[Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Villa de Leyva, Colombia.](#)

Catalina Ruiz Osorio

caruoso@yahoo.com

Ingeniera Forestal independiente.

Cesar Augusto Ruiz Agudelo

cruiz@conservation.org

Gerente Socioeconómico de Conservación Internacional.

[Bogotá, Colombia.](#)

Programa de Maestría en Economía Social.

[Universidad La Gran Colombia. Bogotá, Colombia.](#)

Edgar Esteban Herrera Collazos

edgarestebanhc@gmail.com

Laboratorio de Ictiología. Departamento de Biología.
Facultad de Ciencias.

[Pontificia Universidad Javeriana. Unidad de Ecología y Sistemática \(UNESIS\). Bogotá, Colombia.](#)

Estudiante Maestría. Maestría en Ciencias Biológicas.
Facultad de Ciencias.

[Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.](#)

Esperanza Nancy Pulido Rodríguez

enpulidor@udistrital.edu.co

Laboratorio de Maderas. Facultad de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

[Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá, Colombia.](#)

Estudiante Maestría. Maestría en Conservación y Uso de Biodiversidad.

Facultad de Estudios Ambientales y Rurales.

[Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.](#)

F. Gary Stiles

fgstiles@unal.edu.co

Instituto de Ciencias Naturales.

[Universidad Nacional de Colombia.](#)

Bogotá, Colombia.

Hernando García

hgarcia@humboldt.org.co

Programa Ciencias de la Biodiversidad.

[Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.](#)

Horacio Paz

hpaz@cieco.unam.mx

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad.
Universidad Nacional Autónoma de México.
Morelia, México.

Javier Alejandro Maldonado Ocampo

maldonadoj@javeriana.edu.co

Laboratorio de Ictiología. Departamento de Biología.
Facultad de Ciencias.
Pontificia Universidad Javeriana. Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS). Bogotá, Colombia.

Jhon Edison Zamudio

jhoneisonzamudio@gmail.com

Laboratorio de Ictiología. Departamento de Biología.
Facultad de Ciencias.
Pontificia Universidad Javeriana. Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS). Bogotá, Colombia.

Estudiante Maestría. Maestría en Conservación y Uso de Biodiversidad.
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales.
Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.

Juan Luis Parra Vergara

juanl.parra@udea.edu.co

Grupo de Ecología y Evolución de Vertebrados.
Instituto de Biología.
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.

Juan Pablo López Ordoñez

juanpablolopezo@gmail.com

Biólogo independiente.

Mailyn A. González

magonzalez@humboldt.org.co

Programa Ciencias de la Biodiversidad.
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Maria Piedad Baptiste

mpbaptiste@humboldt.org.co

Programa Ciencias de la Biodiversidad.
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Marian Cabrera

M.J.CabreraPantoja@uva.nl; mariancp@gmail.com

Estudiante de Doctorado. Instituto para la Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas (IBED).
Universidad de Amsterdam. Amsterdam, Holanda.

Martha Patricia Ramírez Pinilla

mpramir@gmail.com

Grupo de Estudios en Biodiversidad.
Escuela de Biología.
Universidad Industrial de Santander.
Bucaramanga, Colombia.

Nicolás Urbina Cardona

urbina-j@javeriana.edu.co

Departamento de Ecología y Territorio.
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales.
Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.

Brigitte Baptiste

Directora General, Instituto de Investigación
de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

El término diversidad abarca múltiples niveles de organización biológica y aunque su definición ha sido asociada principalmente con el número de especies de una comunidad, paisaje o región, en la actualidad reconoce la variedad de roles que cumplen las especies en las comunidades y ecosistemas y las formas en que transforman el ambiente con su actividad, lo que se conoce como diversidad funcional. Diferentes estudios han demostrado que este componente de la diversidad entrega información complementaria a la diversidad taxonómica, debido a que permite entender el potencial de respuesta de las especies a la variación ambiental y su impacto sobre el funcionamiento de los ecosistemas, a través de su influencia en procesos ecosistémicos como la productividad primaria, el ciclaje de nutrientes o la resistencia a invasiones. Adicionalmente, hay evidencia científica que muestra la respuesta diferencial de la diversidad taxonómica y funcional a perturbaciones y motores de cambio global.

La generación de conocimiento científico relacionado con la diversidad funcional es una herramienta clave para la conservación y manejo integral de los servicios ecosistémicos. Diferentes áreas de las ciencias biológicas están incorporando este enfoque, por ejemplo, la ecología de la restauración, soportada por la ecología funcional, permite diseñar comunidades que recuperen no solo la cobertura forestal sino procesos y servicios ecosistémicos como la productividad del suelo o el ciclaje de nutrientes. Desde la ecología de invasiones, la incorporación del enfoque funcional ha permitido entender los mecanismos que promueven las invasiones biológicas, facilitando el diseño de estrategias para el manejo de ecosistemas como las sabanas de la Orinoquia, donde la introducción de pastos exóticos es considerada la principal fuente para el mantenimiento de la productividad ganadera. Disciplinas como la biología de la conservación están incorporando también este enfoque para la identificación de áreas prioritarias que garanticen la integridad de los ecosistemas y que protejan áreas clave por los **procesos y servicios ecosistémicos** que ofrecen en la actualidad o en un futuro bajo nuevos escenarios ambientales.

Reconociendo su importancia, en el año 2013 el Instituto Humboldt crea la línea de investigación en ecología funcional. Esta línea de investigación se ha enfocado en estudiar la diversidad funcional a través de gradientes altitudinales de ecosistemas altoandinos en aves, anfibios y plantas como insumo para la delimitación de los páramos en el país, las relaciones entre diversidad funcional con la productividad primaria y ciclaje de nutrientes en parcelas permanentes establecidas a lo largo de la distribución de uno de los ecosistemas más amenazados del país (bosque seco) y el impacto de las especies invasoras en diferentes ecosistemas. Todas estas investigaciones han sido realizadas en alianza con socios estratégicos distribuidos en las diferentes regiones del país y los siguientes años se espera fortalecer los estudios en otros ecosistemas estratégicos como bosques de niebla e incluir otros grupos taxonómicos.

Autores nacionales e internacionales, 19 en total, pertenecientes a más de 10 instituciones contribuyeron a este libro que realiza una descripción detallada de los principales conceptos y marcos conceptuales de la ecología funcional, describe con rigurosidad científica las metodologías y papel ecológico de los rasgos funcionales en cuatro grupos taxonómicos priorizados y termina con un análisis de las principales aplicaciones en el manejo y conservación de la biodiversidad desde un enfoque funcional. Por fuera de este libro quedaron grupos taxonómicos de vital importancia por su papel en el mantenimiento de los procesos y oferta de servicios de los ecosistemas, que esperamos sean incorporados en futuras publicaciones relacionadas. Esta publicación es una invitación para la comunidad científica y los tomadores de decisiones a adoptar otros enfoques de investigación orientados a la búsqueda de alternativas para el manejo sostenible y conservación de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos.

Esperamos que este trabajo se convierta en una herramienta de referencia en Colombia, y agradecemos a los 11 evaluadores externos que mejoraron notoriamente las discusiones de los diferentes capítulos y al Fondo Adaptación por apoyar esta publicación.



CAPÍTULO 1

ESCALANDO DE LOS RASGOS FUNCIONALES A PROCESOS POBLACIONALES, COMUNITARIOS Y ECOSISTÉMICOS

La diversidad biológica es un concepto central que une los objetos de estudio de las diferentes ramas de la ecología y la biología. El término diversidad es asociado principalmente al número de especies y sus abundancias relativas en una comunidad, paisaje o región determinadas. Sin embargo, en la actualidad se reconoce que la variedad de formas en que los organismos usan los recursos, así como las formas en que con su actividad estos transforman el ambiente, son componentes esenciales de la diversidad biológica. De hecho, se ha planteado que este componente funcional de la diversidad biológica puede ser clave para entender los mecanismos de ensamblaje de las comunidades y los procesos de los ecosistemas, así como los servicios que estos ofrecen. Adicionalmente, se ha demostrado que la diversidad funcional es más susceptible a cambios ambientales y motores de cambio global que la pérdida de especies (Petchey y Gaston 2002, Taylor et al. 2006). En este sentido, se hace urgente la incorporación de nuevas dimensiones de la diversidad, que complementen los enfoques tradicionales de investigación y que permitan resolver preguntas tan variadas como las siguientes: ¿cuál es la respuesta de las especies/poblaciones a los motores del cambio global?, ¿qué mecanismos explican los patrones de distribución de las especies?, ¿cuáles son los mecanismos que estructuran las comunidades biológicas?, ¿qué determina los procesos de los ecosistemas?, ¿cómo priorizar objetos o áreas para la conservación?, ¿cuáles componentes de la diversidad determinan la oferta de servicios ecosistémicos?

Beatriz Salgado Negret
Horacio Paz



Motivado por la necesidad de encontrar el eslabón entre las caracterizaciones tradicionales de comunidades y las de procesos ecológicos, surge la ecología basada en rasgos funcionales (Kattge et al. 2011). En este sentido, la diversidad funcional es una de las dimensiones de la diversidad, definida como el grado de diferencias de rasgos funcionales entre y dentro de las especies (Mason y de Bello 2013). Estos rasgos funcionales son las características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medidas a nivel individual, sin referencia al ambiente o cualquier otro nivel de organización, que impactan el éxito biológico a través de sus relaciones con el crecimiento, reclutamiento y mortalidad (Violle et al. 2007). En fauna, se enfatiza la necesidad de incluir rasgos conductuales y se reconoce que algunos están asociados con el ambiente –uso de hábitat– (Luck et al. 2012). Algunas características importantes de los rasgos funcionales son:

- Cada valor particular tomado por un rasgo en un espacio y tiempo determinado se denomina atributo (Lavorel et al. 1997). Los rasgos pueden mostrar diferentes atributos a través de gradientes espaciales –ambientales– o temporales. Por lo tanto, el atributo es generalmente valorado para una población y, en este sentido, es clave la medición de la información ambiental –precipitación, temperatura, humedad suelo, nutrientes, entre otros– donde fue tomado el rasgo para su posterior interpretación ecológica o evolutiva (Violle et al. 2007).
- Los rasgos pueden ser cualitativos o cuantitativos. Los datos cualitativos o categóricos se asocian a variables multiestado, por ejemplo el agente polinizador –aves, insectos, murciélagos, viento– o el tipo de alimentación en aves –frugívoro, granívoro, insectívoro, etc–; mientras que los datos cuantitativos o numéricos pueden ser obtenidos a partir de conteos –discretos– o mediciones que se expresan en unidades –continuas–, por ejemplo el peso de un individuo.

La clasificación de las especies de plantas y animales a través de sus atributos funcionales no es nueva, pero el desarrollo teórico del papel dual de los atributos en la respuesta de las especies al cambio ambiental y su impacto en los procesos del ecosistema no siempre estuvo acoplado en un único esquema conceptual. En plantas, las clasificaciones de las especies según sus características morfológicas o fisiológicas iniciaron en 1934 con Raunkiaer, quien propuso un sistema de clasificación de las formas de vida basado en la posición y grado de protección de las yemas, pero fue en 1977 que Grime propuso una clasificación de estrategias de las plantas en función a las condiciones ambientales de estrés ambiental y perturbaciones: competitivas –bajo estrés y perturbación–, tolerantes al estrés –alto estrés y baja perturbación– y ruderales –bajo estrés y alta perturbación–, cada estrategia con rasgos funcionales particulares. Suding y Goldstein (2008) reportaron que en 1941 Jenny exploró el impacto de los rasgos de las especies sobre los procesos del ecosistema en el libro titulado “Factors of soil formation”, pero fue solo hasta inicios del año 2000 que estos dos enfoques fueron consolidados en un único esquema, en el cual Chapin y colaboradores propusieron que los cambios en la composición de especies generados por variaciones ambientales se traducen en modificaciones de los procesos del ecosistema a través



de los cambios en la representación de los rasgos funcionales de las especies. La exploración de las relaciones funcionales generales en la economía de las hojas, tallos, raíces y su integración (Reich et al. 1999, Wright et al. 2004, Tjoelker et al. 2005, Withington et al. 2006, Chave et al. 2009, Baraloto et al. 2010, Reich 2014), sugiere que existen espectros funcionales o formas de vivir en las plantas que se repiten en cualquier bioma, producto de sus restricciones fisiológicas –ver introducción protocolo para la medición de rasgos funcionales en plantas-. Estas investigaciones han sido claves para identificar rasgos funcionales de fácil medición que sean indicadores de la respuesta de las plantas al ambiente, así como de su efecto potencial sobre el ecosistema, los cuales han sido el soporte teórico que ha permitido el desarrollo de la ecología funcional en plantas.

Sobre la ecología animal, Elton fue el primero en hacer referencia al papel funcional de las especies en su concepto de nicho en 1927 y Gauss (1934) implícitamente incorporó el papel funcional de las especies al discutir la importancia del nicho ecológico en la coexistencia de las mismas. Hutchinson (1959) reconoció que las especies pueden estar agregadas en grupos o niveles tróficos y asumió que el espaciamiento de los nichos de especies explotando los mismos recursos debería reflejarse en divergencias de los rasgos morfométricos importantes para la adquisición de esos recursos. La clasificación formal de las especies en grupos basados en sus rasgos inició probablemente con Salt (1953) y la continuó Root (1967), quienes asignaron diferentes especies de aves a grupos basados en comportamientos de forrajeo similares, lo que después se denominó gremios ecológicos o alimenticios. Estos gremios, definidos como grupos de especies que explotan el mismo recurso en una manera similar (Root 1967), implícitamente reconocen la importancia de los rasgos en los procesos del ecosistema (Luck et al. 2012). Cummins introdujo en 1974 el término “grupo funcional” trabajando con invertebrados acuáticos, cuyas clasificaciones estuvieron enfocadas en los recursos consumidos más que en las estrategias de adquisición de los mismos. En la actualidad hay confusión respecto al uso de ambos términos, pero estos conceptos difieren en que el enfoque de grupos funcionales no estudia las relaciones competitivas dentro de los grupos de especies, mientras que el enfoque de gremios no involucra su impacto en los procesos del ecosistema (Blondel 2003). A pesar de los avances en las clasificaciones animales utilizando rasgos funcionales, hace falta la identificación de rasgos que afecten tanto la adecuación biológica de los organismos como los procesos de los ecosistemas –criterios explícitos en la definición de rasgo funcional–, así como el desarrollo de protocolos estandarizados para su medición. De manera análoga a los estudios con plantas se ha propuesto la existencia de la dimensión funcional *fast-slow* en animales, haciendo referencia principalmente a las tasas metabólicas, tamaño del cuerpo, crecimiento, longevidad, esfuerzo reproductivo, entre otros (Stenberg y Kennard 2013).

La ecología basada en rasgos funcionales acopla en un único esquema conceptual la respuesta de las especies a la variación ambiental y su impacto en los procesos de los ecosistemas.

ESQUEMA CONCEPTUAL DE EFECTO-RESPUESTA

Un esquema diseñado para predecir simultáneamente la respuesta de las comunidades a los cambios ambientales y su impacto en los procesos del ecosistema a través de los rasgos funcionales es denominado esquema efecto-respuesta (Suding et al. 2008), que integra dos componentes: 1. Cómo las comunidades pueden responder a cambios ambientales a través de sus rasgos funcionales –denominados rasgos de respuesta–. 2. Cómo ese cambio en las comunidades y en sus rasgos puede afectar los procesos de los ecosistemas a través de rasgos llamados de efecto (Chapin et al. 2000, Lavorel y Garnier 2002, Suding et al. 2008) (Figura 1).

La respuesta de la comunidad a los cambios ambientales es mediada por los rasgos de respuesta modificando la composición comunitaria. Por ejemplo, la baja disponibilidad hídrica en ecosistemas secos favorece especies de plantas con maderas densas compuestas por delgados vasos xilemáticos, cuyas paredes reforzadas con alta asignación de carbono estructural y fibras favorecen la resistencia a embolismos en su sistema de transporte. En anfibios, la baja disponibilidad hídrica promueve la impermeabilización de la piel vía morfológica o vía producción de ceras de origen glandular cutáneo (Lillywhite et al. 1997, Navas et al. 2002). A nivel comunitario, tanto la dominancia de especies con maderas densas como la dominancia de especies con cuerpos cubiertos con películas hidrofóbicas disminuyen la velocidad de descomposición de materiales en el suelo, ya sea hojarasca o tejidos animales, impactando el ciclaje de nutrientes en el ecosistema.

La selección de los individuos con rasgos de respuesta apropiados para sobrevivir y reproducirse bajo esas condiciones ambientales determinará la composición y dominancia relativa de las especies en la comunidad y esta comunidad alterada impactará los procesos del ecosistema vía cambios en la representación de los rasgos de efecto (Figura 1). El efecto de los cambios ambientales sobre los procesos del ecosistema puede ser directo cuando los rasgos de respuesta seleccionados también impactan los procesos del ecosistema. Es el caso del efecto de la sequía en las maderas densas o en la impermeabilidad de los anfibios sobre la disminución en la tasa de descomposición de hojarasca. También puede ser indirecto, cuando los rasgos de efecto no son los rasgos directamente seleccionados por el cambio ambiental pero sí están correlacionados con rasgos de respuesta (Suding et al. 2008).

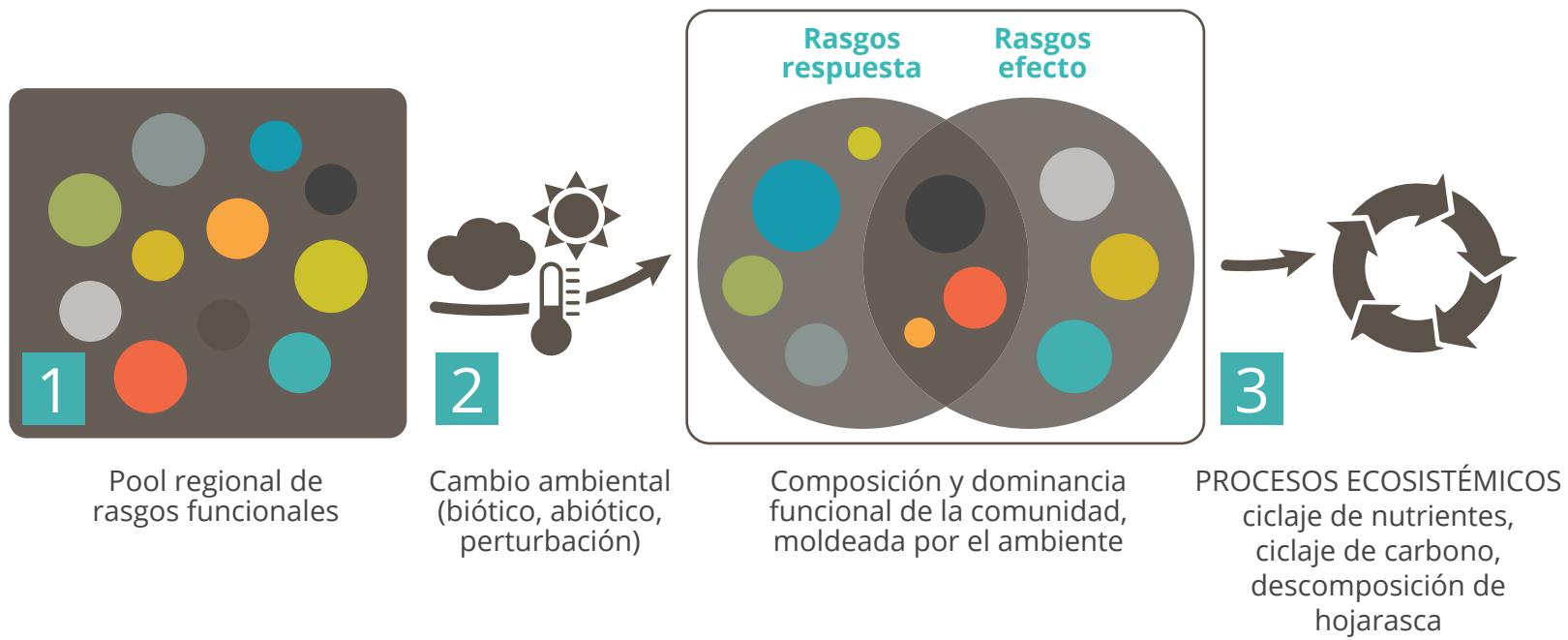


Figura 1. Esquema efecto–respuesta (Modificado de Lavorel y Garnier 2002, Suding et al. 2008).

1. A nivel regional existe un pool de especies cada una con atributos funcionales particulares. Por tanto, a nivel regional el conjunto de especies posee una composición funcional –representados por los diferentes colores– y una dominancia funcional –representada por los diferentes tamaños–.
2. En presencia de cambios ambientales, las especies responden a través de los rasgos funcionales de respuesta. Así, especies con valores de rasgos adaptados para responder a esa presión ambiental aumentarán su dominancia en la comunidad local –figuras grandes–, contrario de aquellas especies con rasgos menos adaptados para responder a esa presión ambiental que reducirán su proporción en la comunidad local –figuras pequeñas–.
3. El conjunto de los rasgos funcionales que determinan los procesos de los ecosistemas se conoce como rasgos de efecto. Un subconjunto de estos rasgos pueden ser también rasgos de respuesta –intersección de círculos– provocando que los cambios ambientales y sus efectos sobre la composición y dominancia funcional de la comunidad se traduzcan en cambios en los procesos del ecosistema. Dicho resultado puede ocurrir también cuando los rasgos de respuesta y efectos son distintos pero éstos se encuentran correlacionados entre sí. Es importante aclarar que los cambios ambientales también pueden afectar directamente los procesos de los ecosistemas a través de la modificación de otras características de los ecosistemas como la estructura del suelo, el clima, entre otros.

Aunque este esquema conceptual ha sido desarrollado principalmente en plantas, Luck et al. (2012) propusieron un esquema para seleccionar rasgos efecto y respuesta en aves y relacionarlos con cambios ambientales y la oferta de servicios ecosistémicos. A pesar de estas iniciativas, el estudio integrado de la respuesta de las especies a la variación ambiental y su impacto en el funcionamiento de los ecosistemas en fauna es aún incipiente.

Es importante mencionar que existen otros marcos conceptuales que han integrado la respuesta de las especies a la variabilidad ambiental y su impacto sobre los recursos. La teoría de nicho mecanicista (Chase y Leibold 2003) propuso que el nicho de las especies estaba compuesto por dos componentes: 1. Las isóclinas de crecimiento neto cero –ZNGI-, representando los requerimientos y tolerancias a las condiciones ambientales y recursos. 2. Los vectores de impacto de los organismos sobre esos recursos. Ambos componentes están determinados por los rasgos funcionales de las especies e implícitamente hacen referencia a los rasgos respuesta y efecto respectivamente.

VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA Y RESPUESTA A LA VARIACIÓN AMBIENTAL

Recientes trabajos han reconocido la importancia de los rasgos funcionales para explicar la respuesta de especies a gradientes y cambios ambientales (Engelbrecht et al. 2007, Cornwell y Ackerly 2009, Lebrija-Trejos et al. 2010, Paine et al. 2011, Sterck et al. 2011, Buisson et al. 2013, Lohbeck et al. 2013, Salgado-Negret et al. 2013), teniendo en cuenta incluso la señal filogenética en los rasgos (Alvarez-Añorve et. al. 2012, Umaña et al. 2012, Purschke et al. 2013). Sin embargo, la mayoría de los estudios se han enfocado en el nivel interespecífico, en el que únicamente el valor promedio de los rasgos ha sido considerado, ignorando la importancia de la variabilidad de los valores de los rasgos entre los individuos de una especie, es decir, la variabilidad intraespecífica (Albert et al. 2011, de Bello et al. 2011). Esto puede deberse a que los patrones de variación de los rasgos funcionales reportados en comunidades ricas en especies son principalmente el resultado del recambio de especies más que de la variación intraespecífica (Ackerly y Cornwell 2007, Cornwell y Ackerly 2009, Albert et al. 2010, Hulshof y Swenson 2010 pero ver Messier et al. 2010). A pesar de lo anterior, en la actualidad es creciente la evidencia del efecto significativo de la variabilidad intraespecífica sobre la respuesta de las especies a la variación ambiental, la estructuración comunitaria y los procesos de los ecosistemas (Lecerf y Chauvet 2008, Clark 2010, Cornwell y Ackerly 2009, Jung et al. 2010, Pearman et al. 2010, Benito-Garzón et al. 2011, Pruitt y Ferrari 2011, Schreiber et al. 2011, Fajardo y Piper 2012, Oney et al. 2013).



De acuerdo con Geber y Griffen (2003) y Violette et al. (2012), la variabilidad intraespecífica puede ser el resultado de dos mecanismos: 1. Adaptación local, que implica variación genética entre poblaciones como consecuencia de la evolución de las especies bajo aislamiento o de diferentes presiones de selección (Savolainen et al. 2007). 2. Plasticidad fenotípica, que hace referencia a los múltiples fenotipos que puede expresar un mismo genotipo en respuesta a la heterogeneidad ambiental (Bradshaw 1965) en el espacio y tiempo. Algunos estudios han mostrado que la riqueza de genotipos dentro de una población puede determinar la estructura comunitaria, los procesos de los ecosistemas (Crutsinger et al. 2006) y la resistencia a invasiones (Hughes y Stachowicz 2004). Se ha reportado que una mayor riqueza de genotipos afecta los procesos de los ecosistemas (Crutsinger et al. 2006), generando mayor productividad primaria a través de una mayor complementariedad de nicho –diferentes genotipos usan la totalidad de los recursos–, por efectos de facilitación entre genotipos (Hooper et al. 2005, Crutsinger et al. 2006) o por efectos de muestreo; así, ensambles aleatorios de genotipos tienen mayor probabilidad de tener genotipos altamente productivos (Loreau y Hector 2001). Adicionalmente, la riqueza de genotipos de plantas afecta niveles superiores en las redes tróficas incrementando la riqueza de herbívoros, lo que puede ser explicado por la variación en la susceptibilidad diferencial de los genotipos a la herbivoría y estos determinan la riqueza de depredadores (Crutsinger et al. 2006). Otros estudios han mostrado que diferentes genotipos pueden tener variabilidad en su resistencia a perturbaciones como el pastoreo, generando mayor resistencia ecosistémica (Hughes y Stachowicz 2004).

La plasticidad es en sí misma un rasgo sujeto a selección con valor funcional y ha sido propuesto como uno de los principales mecanismos que le permite a las especies persistir frente a cambios ambientales, debido al incremento en la probabilidad de tener fenotipos adecuados para las nuevas condiciones (Matesanz et al. 2010, Benito-Garzón et al. 2011). Diferentes estudios han evidenciado el papel de la adaptación local y plasticidad fenotípica en la respuesta de las especies al cambio climático. Utilizando modelos de distribución de especies se ha encontrado que la incorporación de la variabilidad intraespecífica en los modelos ha generado variaciones en las áreas de ocupación bajo escenarios de cambio climático, en comparación a los modelos clásicos de distribución de especies calibrados con datos de presencia-ausencia. Esto se ha reportado en aves de América del Norte, herpetos de Europa (Pearman et al. 2010) y en coníferas en Europa (Benito-Garzón et al. 2011) y Norte América (Oney et al. 2013). Estos resultados confirman la importancia de considerar la variabilidad intraespecífica de rasgos adaptativos cuando se pretende entender las respuestas de las especies a las variaciones ambientales.

La variabilidad intraespecífica se puede descomponer en tres principales componentes (Albert et al. 2011): 1. Variabilidad poblacional, que hace referencia a las diferencias en los valores de los rasgos entre poblaciones de una misma especie y puede ser generada por diferencias genotípicas –adaptación local– o por respuestas plásticas a las diferencias ambientales. 2. Variabilidad entre individuos, que es la variabilidad de rasgos en una población determinada, la cual puede ser generada por la coexistencia de diferentes genotipos y sus respuestas diferenciales al ambiente –perturbación, disponibilidad de recursos, interacciones bióticas–, así como en procesos

La variabilidad intraespecífica permite entender el potencial de respuesta de las especies al cambio climático, los mecanismos que determinan la estructuración de las comunidades biológicas y los procesos de los ecosistemas.

ontogenéticos o estadíos del desarrollo. 3. Variabilidad dentro del individuo, generada por la heterogeneidad espacial –hojas de sombra y sol– y temporal –fenología– en la disponibilidad de recursos o condiciones.

En plantas y animales es reconocida la variabilidad de algunos rasgos funcionales entre poblaciones a través de gradientes ambientales (Blank y Lamouroux 2007, Heib et al. 2005, Ackerly y Cornwell 2007, Pease et al. 2012), pero existen pocos estudios abordando la variabilidad entre individuos de una misma población y a nivel intra-individual. En plantas se ha reportado que la variabilidad intra-poblacional de los rasgos es idiosincrática respecto al tipo de rasgo, la especie y las condiciones ambientales (Albert et al. 2010). Sin embargo, algunos trabajos muestran que rasgos como el contenido foliar de materia seca tienen menor variabilidad intraespecífica que el área foliar específica (Reich et al. 1999, Garnier et al. 2001, Jung et al. 2010) y que rasgos reproductivos como la masa y el contenido de nitrógeno en las semillas tienen alta variabilidad intraespecífica (Violle et al. 2009).

Aunque los efectos de la variabilidad intraespecífica sobre los procesos de los ecosistemas son pobemente entendidos, Lecerf y Chauvet (2008) reportaron que la variabilidad de los rasgos de hojas de *Alnus glutinosa* afectó las tasas de descomposición en cinco regiones europeas, en tanto que Post et al. (2008) demostraron que la variabilidad intraespecífica en los rasgos morfológicos relacionados con la alimentación en un pez depredador puede modificar la estructura comunitaria y las relaciones tróficas en lagos en Connecticut –Estados Unidos-. Es esperable que la alta variabilidad intraespecífica de rasgos en una especie implique una mayor ocupación funcional, por lo tanto un mayor solapamiento funcional –redundancia– con otras especies y probablemente una mayor estabilidad de la comunidad ante la pérdida de especies. Todos estos son aspectos que deben ser mayormente explorados.

DE LOS RASGOS DEL INDIVIDUO A LA ESTRUCTURACIÓN COMUNITARIA

El análisis de la distribución de los rasgos funcionales en las comunidades es una herramienta útil para entender los mecanismos de estructuración comunitaria (McGill et al. 2006). Estos mecanismos son el resultado de las interacciones entre los rasgos de las especies, las condiciones abióticas y las interacciones bióticas, y pueden ser divididos en varias categorías: filtros ambientales o interacciones bióticas como competencia o mutualismo (Weiher y Keddy 1995, McGill et al. 2006, Cornwell y Ackerly 2009). Metodológicamente, la diferenciación entre los diferentes mecanismos utiliza el enfoque de modelos nulos (Gotelli y Graves 1996), en el que la distribución de los rasgos observados en campo se compara con la distribución de los rasgos en comunidades ensambladas aleatoriamente (de Bello et al. 2009). Si los rasgos presentan una distribución acorde al modelo nulo, el ensamblaje de la comunidad no difiere de lo esperado a partir de grupos aleatorios de especies o rasgos siguiendo la teoría neutral (Hubbell 2001).



Los filtros ambientales pueden restringir el rango de los valores de rasgos posibles en un sitio determinado (Díaz et al. 1998, Weiher y Keddy 1995, Petchey et al. 2007, Cornwell et al. 2006, Ding et al. 2013). Así, en sitios donde la sequía es extrema, especies vegetales que no tengan rasgos que les permita tolerarla o evadirla, como esclerofilia y caducifoliedad foliar, pequeños vasos conductores o raíces profundas serán excluidas generando una reducción en el rango de los rasgos de la comunidad en ese sitio. En este caso, una menor dispersión de los valores de los rasgos que lo esperado por azar según el modelo nulo, sugeriría que los filtros ambientales están estructurando la comunidad. Por el contrario, la teoría del nicho predice que la coexistencia de dos especies no es posible si el solapamiento de sus nichos es muy grande. La teoría mecanicista de nicho predice que la coexistencia de diferentes especies se verá favorecida cuando exista alta diferenciación en sus vectores de impacto –rasgos funcionales de efecto- y baja diferenciación en sus rasgos de respuesta porque las especies deben tolerar las mismas condiciones ambientales para coexistir (ZNGI, Chase y Leibold 2003). Por lo anterior, el principio de similitud límite sugiere que especies competidoras que logran coexistir en una comunidad deben exhibir mayor rango en la distribución de sus rasgos –efecto- que lo esperado por azar (Weiher y Keddy 1995). Esto implica que una sobredispersión de los valores de los rasgos funcionales sugeriría una estructuración por competencia o resultar de interacciones distintas a la competencia, como lo es la facilitación (Valiente-Banuet y Verdú 2007, 2013). Es importante mencionar que los mecanismos de ensamblaje de las comunidades dependerán de los rasgos e índices seleccionados, la escala de análisis, y del tipo de hábitat que está siendo estudiado (Weiher y Keddy 1995) y el pool regional de especies, y se debe resaltar que no son mecanismos excluyentes (Graham et al. 2012). Para profundizar en los índices funcionales y su uso en la identificación de procesos y mecanismos de ensamblaje de comunidades se recomienda revisar los artículos de Mouchet et al. (2010) y Mason et al. (2013).

Otras investigaciones han estudiado cómo a través de los patrones espaciales y temporales de diversidad funcional se puede explorar la redundancia en las comunidades y su sensibilidad a cambios ambientales. Se ha propuesto que hay redundancia funcional cuando cambios en la riqueza de especies tienen poco efecto sobre la diversidad funcional y puede resultar de la similitud funcional entre especies, de la que se espera que cambios aleatorios en la composición de especies generen poco impacto sobre la diversidad funcional –redundancia intrínseca-. También puede resultar de cambios composicionales no aleatorios, generando impactos no aleatorios sobre la diversidad funcional –redundancia extrínseca- (Petchey et al. 2007).

Sobre plantas se ha publicado un número importante de artículos explorando la importancia relativa de los mecanismos de estructuración comunitaria, basándose en el análisis de la similitud funcional y filogenética (Kraft et al. 2008, Alvarez-Añorve et al. 2012, Baraloto et al. 2012, Umaña et al. 2012, Purschke et al. 2013, Valiente-Banuet y Verdú 2013, Bhaskar et al. 2014). Por el contrario, en fauna la mayoría de estudios se han enfocado en predecir la respuesta de las especies y sus rasgos funcionales a diferentes gradientes (Hausner et al. 2003, Villéger et al. 2010, Azeria et al. 2011, Ding et al. 2013, Dolbeth et al. 2013, Luck et al. 2013) y existen pocos trabajos estudiando otros mecanismos de estructuración diferentes al filtrado ambiental (Graham et al. 2012, Dehling et al. 2014, Weinstein et

al. 2014). La mayoría de las investigaciones se han realizado en aves, dentro de las que se destacan las de Graham et al. (2012), quienes estudiaron la influencia de factores evolutivos sobre la distribución de tres rasgos funcionales en ensambles de colibríes a través de gradientes altitudinales y latitudinales en América del Sur. Estos autores encontraron que los ensambles en ambientes extremos estuvieron filogenéticamente agrupados y a pesar de que los rasgos fueron conservados filogenéticamente, las interacciones bióticas entre especies cercanas pudieron generar una distribución equitativa de los mismos. Weinstein et al. (2014) desarrollaron un esquema para predecir las relaciones entre distancias geográficas y ambientales y el recambio de la diversidad taxonómica, funcional y filogenética –beta diversidad–, en la que el alto recambio de diversidad en los ensambles de colibríes en el norte de los Andes fue el resultado de adaptaciones a diferentes ambientes entre ensambles aislados, y que ensambles de tierras bajas separados por los Andes presentaron alto recambio de especies pero bajo recambio filogenético y funcional. Finalmente, Dehling et al. (2014) encontraron que los ensambles de aves frugívoras en tierras bajas fueron menos similares funcional y filogenéticamente a lo esperado por azar contrario a lo reportado en zonas altas. En comunidades de peces se han observado resultados contrastantes pues algunas investigaciones no han reportado evidencia de filtros ambientales o competencia en la estructuración comunitaria (Villéger et al. 2012, 2013), lo que fue explicado por la similitud funcional de las especies generalistas que conforman el conjunto regional; mientras que otros estudios han identificado el aislamiento geográfico y los fuertes filtros ambientales como los mecanismos generadores de baja riqueza y divergencia funcional en cuencas europeas (Schleuter et al. 2012). Es importante mencionar que la detección de los mecanismos de ensamblaje comunitario es dependiente de los rasgos evaluados en cada grupo, los índices funcionales utilizados, la escala espacial y el pool regional de especies.

DE LOS RASGOS DEL INDIVIDUO A LOS PROCESOS DE LOS ECOSISTEMAS

Partir de los rasgos funcionales medidos a nivel de individuo y escalar a procesos que operan a mayores niveles de organización es uno de los principales retos de la ecología funcional (Violle et al. 2007). En la actualidad existe poca información sobre cuál de los componentes de la diversidad funcional –los valores de las especies más abundantes, la variedad –divergencia– de los valores de rasgos encontrados en la comunidad o el valor de los rasgos de especies particulares– tiene mayor influencia sobre los procesos ecosistémicos (Díaz et al. 2007). En este sentido, Díaz et al. (2007) propusieron un esquema metodológico que permite el estudio integral de los posibles mecanismos mediante los cuales la diversidad funcional afecta los procesos de los ecosistemas. Sin embargo, no se conoce ningún estudio que explore el impacto de los tres componentes de la diversidad sobre algún proceso del ecosistema.



Diferentes investigaciones han mostrado que los rasgos funcionales de las especies dominantes en una comunidad son los que determinan los procesos de los ecosistemas (Hobbie 1992, Herbert et al. 1999, Lavorel y Garnier 2002, Garnier et al. 2004, Vile et al. 2006, Conti y Díaz 2013, Finegan et al. 2015). Este criterio responde a la hipótesis de razón de biomasa -*biomass ratio hypothesis*- formulada por Grime (1998), la cual postula que los rasgos particulares de especies abundantes son los que determinan la tasa y magnitud de los procesos de los ecosistemas a escala local. La selección de las especies dominantes en una comunidad permite además tener una buena representación de la comunidad o ecosistema en estudio y proporciona suficiente información para escalar los valores de los rasgos del nivel individual al ecosistémico (Cornelissen et al. 2003). Los valores de los rasgos dominantes pueden ser estimados a través de la media ponderada de la comunidad -*community weighted mean, CWM*-, que es el valor de rasgo esperado de un individuo seleccionado aleatoriamente (Garnier et al. 2004).

La variedad de los rasgos funcionales de una comunidad también podría influenciar ciertos procesos de los ecosistemas a través de la hipótesis de complementariedad de nicho (Trenbath 1974). De acuerdo a esta hipótesis, una mayor variación en los valores de los rasgos funcionales de la comunidad conlleva a un mayor número de nichos distintos o con bajo solapamiento entre sí. Así, comunidades con valores divergentes de rasgos funcionales deberían generar la explotación más completa de los recursos. Por ejemplo, diferentes longitudes de raíces permitirán el uso y explotación de agua y nutrientes en diferentes horizontes del suelo (Sala et al. 1989). A su vez, un rango amplio de tamaños corporales de aves frugívoras podría favorecer la eficiencia del proceso de dispersión a nivel comunitario, dispersando plantas coexistentes con distintos tamaños de frutos. Esta hipótesis también fue desarrollada por ecólogos animales estudiando los efectos de la complementariedad entre diversos depredadores sobre el consumo de presas -hipótesis de múltiples depredadores- (Sih et al. 1998). La influencia de la variedad de los rasgos sobre los procesos puede ser estimada a través del índice de divergencia -FDvar-, el cual representa la varianza en los valores de un rasgo ponderado por las abundancia de cada especie en la comunidad (Mason et al. 2003) o a través del índice multifuncional -FDiv-, que cuantifica cómo las especies divergen en sus distancias, ponderado por sus abundancias relativas desde el centro de gravedad en un espacio multifuncional (Villéger et al. 2008). Para tener mayor detalle de los índices funcionales que se pueden utilizar en cada caso se recomienda la revisión de los artículos de Petchey et al. (2004), Schleuter et al. (2010) y Pla et al. (2012).

A pesar del reconocimiento de la importancia de los valores de rasgos de las especies dominantes o de la divergencia de los mismos en una comunidad, es necesario aclarar que ciertas especies con baja dominancia pueden tener gran importancia en los procesos de los ecosistemas (especies clave, Power et al. 1996). Algunos estudios han demostrado la importancia de las especies con baja dominancia para la resiliencia de los procesos

La diversidad funcional puede influenciar los procesos de los ecosistemas a través de sus diferentes componentes: los valores de las especies más abundantes, la variedad de los valores de rasgos encontrados en la comunidad o el valor de los rasgos de especies particulares.

del ecosistema después de disturbios como el pastoreo (Walker et al. 1999) o estocasticidad ambiental (Yachi y Loreau 1999), y para la resistencia a la sequía (Mariotte et al. 2013) e invasiones biológicas (Lyons y Schwartz 2001). En algunos casos, el reemplazo de especies dominantes por especies raras amortigua los procesos de los ecosistemas, en los que el mecanismo involucrado está relacionado con la reducción en la competitividad de las especies dominantes, lo que beneficia a las poco dominantes y les permite establecerse y mantener el funcionamiento de los ecosistemas bajo las nuevas condiciones. Aunque existe poca información sobre los rasgos funcionales de estas especies raras, recientemente Mouillot et al. (2013) estudiaron tres ecosistemas con alta diversidad: peces en arrecifes de coral, plantas alpinas y árboles tropicales y encontraron que las combinaciones más contrastantes de rasgos son soportadas principalmente por especies raras –en términos de su abundancia local y ocupación regional-. Adicionalmente, mostraron que aquellas especies con baja redundancia funcional –especies con rasgos particulares–, que probablemente mantienen procesos de los ecosistemas altamente vulnerables, fueron más raras de lo esperado por azar en los tres modelos de estudio, lo que tiene implicaciones no solo para el entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas sino en los diseños de planes de manejo y conservación (Mouillot et al. 2013).

La relación entre los rasgos funcionales y los procesos de los ecosistemas han sido poco explorados. En plantas se han realizado estudios en productividad primaria (Hooper et al. 2005, Conti y Díaz 2013), ciclaje de nutrientes (Garnier et al. 2004), descomposición de hojarasca (Pérez-Harguindeguy et al. 2000, Cornwell et al. 2008, Lecerf y Chauvet 2008) y resistencia a invasiones (Dukes 2001, Funk et al. 2008); en los grupos de fauna los estudios son más escasos. En anfibios se ha reportado que cambios en la biomasa de los individuos que habitan estanques causan el incremento de la biomasa de detritos y algas y ese declive genera una reducción en las tasas de recambio de nitrógeno y sedimentos orgánicos depositados en los estanques afectando la estructura en la comunidad de algas, la productividad primaria y la transferencia de energía entre estanques y coberturas riparias (Whiles et al. 2006, Connely et al. 2008).

Aunque es aceptado que la influencia de la diversidad funcional sobre los procesos ecosistémicos está mediada por las dinámicas comunitarias a través de los rasgos funcionales de respuesta (Figura 1), en la actualidad es reconocido que el entendimiento de los procesos de los ecosistemas requiere la integración de la diversidad entre niveles tróficos (Duffy et al. 2007). Esto se debe principalmente a tres razones: 1. El impacto que generan la longitud de las cadenas tróficas y grado de omnivoría –alimentación en más de un nivel trófico– en la regulación de la distribución de la biomasa y productividad entre niveles tróficos (p. ej. Leibold 1989, Polis y Holt 1992) 2. La reciente evidencia de que los motores de cambio global generan extinción preferencial de los depredadores tope (Dobson et al. 2006) con consecuencias *top-down* sobre el suministro de recursos (Borer et al. 2006). 3. La baja riqueza de depredadores tope genera que cualquier extinción tenga gran impacto sobre los procesos de los ecosistemas (Duffy et al. 2002, Borer et al. 2006). Las investigaciones en diversidad funcional que han incorporado redes tróficas son escasas, se destaca el trabajo realizado por Schmitz (2009) quien encontró que cambios en



la identidad y dominancia funcional de arañas tiene consecuencias que se propagan en las plantas a través de su efecto sobre los saltamontes, afectando procesos de los ecosistemas como la calidad de la hojarasca, el ciclaje de nutrientes y la productividad primaria. Otro ejemplo es el trabajo de Moretti et al. (2013), en el que se evidencia cómo el manejo de las pasturas en los Alpes franceses afectó los rasgos de saltamontes y plantas y que su interacción influenció la productividad primaria. Conscientes de la importancia de la ecología de redes en el funcionamiento de los ecosistemas y en la oferta de servicios ecosistémicos, Lavorel et al. (2013) propusieron un esquema que relaciona la diversidad funcional de plantas con otros niveles tróficos para la cuantificación de servicios ecosistémicos, basado en el esquema conceptual de efecto-respuesta.

SÍNTESIS

En síntesis, la ecología funcional propone, a través de la incorporación de rasgos funcionales de fácil medición y con aproximaciones costoeficientes, describir las diferentes estrategias de vida de las especies y escalar a otros niveles de organización biológica para predecir la respuesta de las especies a los cambios ambientales e inferir su posible impacto en la estructuración de las comunidades y en los procesos de los ecosistemas. En este sentido, es importante aclarar que nuestra capacidad para interpretar de manera apropiada las formas en las que diferentes especies usan y modifican su ambiente requiere de una investigación básica continua. Es decir, el descubrimiento de nuevos rasgos funcionales en cada ecosistema, el entendimiento de su efecto sobre la adecuación biológica –fitness– de los organismos y sus impactos en procesos ecosistémicos específicos son parte de una agenda de investigación que se debe implementar en cada ecosistema. La elección inadecuada de rasgos funcionales relevantes para hacer un escalamiento a nivel comunitario o ecosistémico puede resultar en un alcance explicativo bajo del proceso de interés en términos de los rasgos funcionales. Resulta claro que el poder del enfoque de la ecología funcional se nutre de la acumulación de información de los rasgos funcionales y sus efectos ecológicos para cada ecosistema y grupo de organismos. Dicha información, para ser útil, depende de la aplicación sistemática de protocolos de medición comparable y de su organización en grandes bases de datos de fácil manejo y acceso. La propuesta en este libro es cubrir la necesidad primaria de generar protocolos estandarizados para la obtención de rasgos funcionales de diferentes taxa animales y vegetales para explorar en un futuro las interacciones de diferentes grupos de fauna y flora y sus impactos sobre los procesos de los ecosistemas. Un paso adelante se encuentra la creación de bases de datos de la diversidad funcional para nuestro país.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D. D., y W. K. Cornwell. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within -and among- community components. *Ecology Letters* 10:135-145.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone, y S. Lavorel. 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98:604-613.
- Albert, C. H., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent, y C. Violette. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:217-225.
- Alvarez-Añorve, M. Y., M. Quesada, G. A. Sánchez-Azofeifa, L. D. Avila-Cabadilla, y J. A. Gamon. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99:816-826.
- Azeria, E. T., J. Ibarzabal, C. Hébert, J. Boucher, L. Imbeau, y J. P. L. Savard. 2011. Differential response of bird functional traits to post-fire salvage logging in a boreal forest ecosystem. *Acta Oecologica* 37:220-229.
- Baraloto, C., C. E. T. Paine, L. Poorter, J. Beauchene, D. Bonal, A. M. Domenach, B. Hérault, S. Patiño, J. C. Roggy, y J. Chave. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13:1338-1347.
- Baraloto, C., O. J. Hardy, C. E. T. Paine, K. G. Dexter, C. Cruaud, L. T. Dunning, M. A. González, J. F. Molino, D. Sabatier, V. Savolainen, et al. 2012. Using functional traits and phylogenetics tree to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology* 100:690-701.
- Benito-Garzón, M., R. Alía, T. M. Robson, y M. A. Zavala. 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20:766-778.
- Bhaskar, R., T. E. Dawson, y P. Balvanera. 2014. Community assembly and functional diversity along sucession post-management. *Functional Ecology* 28:1256-1265.
- Blanck, A. y N. Lamouroux. 2007. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography* 34:862-875.
- Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100:223-231.
- Borer, E. T., B. S. Halpern, y E. W. Seabloom. 2006. Asymmetry in community regulation: effects of predators and productivity. *Ecology* 87:2813-2820.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.



- Buisson, L., G. Grenouillet, S. Villeger, J. Canal, y P. Laffaille. 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19:387-400.
- Chapin, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Chase, J. M., y M. A. Leibold. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, y A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366.
- Clark, J. 2010. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* 327:1129-1132.
- Connelly, S., C. M. Pringle, R. J. Bixby, R. Brenes, M. R. Whiles, K. R. Lips, S. Kilham, y A. D. Huryn. 2008. Changes in stream primary producer communities resulting from large-scale catastrophic amphibian declines: can small-scale experiments predict effects of tadpole loss? *Ecosystems* 11:1262-1276.
- Conti, G., y S. Díaz. 2013. Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology* 101:18-28.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. D. Ter Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Cornwell, W. K., D. W. Schwilk, y D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87:1465-1471.
- Cornwell, W. K., J. H. C. Cornelissen, K. Amatengelo, E. Dorrepall, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N. Pérez-Harguindeguy, et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11:1065-1071.
- Cornwell, W. K., y D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.
- Crutsinger, G. M., M. D. Collins, J. A. Fordyce, Z. Gompert, C. C. Nice, y N. J. Sanders. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313:966-968.
- Cummins, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24:631-641.
- de Bello, F., W. Thuiller, J. Leps, P. Choler, J. C. Clément, P. Macek, M. T. Sebastia, y S. Lavorel. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20:475-486.

- de Bello, F., S. Lavorel, C. Albert, W. Thuiller, K. Grigulis, J. Dolezal, S. Janecek, y J. Leps. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2:163-174.
- Dehling, D. M., S. A. Fritz, T. Töpfer, M. Päckert, P. Estler, K. Böhning Gaese, y M. Schleuning. 2014. Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography* 37:1047-1055.
- Díaz, S., M. Cabido, y F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113-122.
- Díaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quétier, K. Grigulis, y M. Robson. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:20684-20689.
- Ding, Z., K. J. Feeley, Y. Wang, R. J. Pakeman, y P. Ding. 2013. Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology* 82:781-790.
- Dobson, A., D. Lodge, J. Alder, G. S. Cumming, J. Keymer, J. McGlade, H. Mooney, J. A. Rusak, O. Sala, V. Wolters, et al. 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* 87:1915-1924.
- Dolbeth, M., P. Cardoso, T. Grilo, D. Raffaelli, y M. A. Pardal. 2013. Drivers of estuarine benthic species distribution patterns following a restoration of a seagrass bed: a functional trait analyses. *Marine Pollution Bulletin* 72:47-54.
- Duffy, J. E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99:201-219.
- Duffy, J. E., B. J. Cardinale, K. E. France, P. B. McItyre, E. Thébaud, y M. Loreau. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10:522-538.
- Dukes, J. S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* 126:563-568.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- Engelbrecht, B. M. J., L. S. Comita, R. Condit, T. A. Kursar, M. T. Tyree, B. L. Turner, y S. P. Hubbell. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447:80-83.
- Fajardo, A., y F. I. Piper. 2011. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist* 189:259-271.
- Finegan, B., M. Peña-Claros, A. de Oliveira, N. Ascarrunz, M. S. Bret-Harte, G. Carreño-Rocabado, F. Casanoves, S. Díaz, P. Eguiguren Velepucha, F. Fernández, et al. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypothesis. *Journal of Ecology* 103:191-201.



- Funk, J. L., E. E. Cleland, K. N. Suding, y E. S. Zavaleta. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23:695-703.
- Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berthelier, B. Ducout, C. Roumet, y M. L. Navas. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152:69-83.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billes, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630-2637.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore, MD. Williams y Wilkins.
- Geber, M. A., y L. R. Griffen. 2003. Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences* 164:S21-S42 .
- Gotelli, N. J., y G. R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution, Washington
- Graham, C. H., J. L. Parra, B. A. Tinoco, F. G. Stiles, y J. A. McGuire. 2012. Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology* 93:S99-S111.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111:1169-1194.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- Hausner, V., N. G. Yoccoz, y R. A. Ims. 2003. Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: birds in northern coastal birch forests. *Ecological Applications* 13:999-1012.
- Heibo, E., C. Magnhagen, y L. A. Vollestad. 2005. Latitudinal variation in life-history traits in Eurasian Perch. *Ecology* 86:3377-3386.
- Herbert, D. A., J. H. Fownes, y P. M. Vitousek. 1999. Hurricane damage to a Hawaiian forest: nutrient supply rate affects resistance and resilience. *Ecology* 80:908-920.
- Hobbie, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7:336-339.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin III, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

- Hughes, A. R., y J. J. Stachowicz. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 101:8998–9002.
- Hulshof, C. M., y N. G. Swenson. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24:217-223.
- Hutchinson, G. E. y R. H. MacArthur. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *American Naturalist* 93:117-136.
- Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann, y S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134-1140.
- Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönsch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, et al. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905-2935.
- Kraft, N. J. B., R. Valencia, y D. D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche based-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322:580-582.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, y T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474-478.
- Lavorel, S., y E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Lavorel, S., J. Storkey, R. D. Bardgett, F. de Bello, M. P. Berg, X. Le Roux, M. Moretti, C. Mulder, R. J. Pakeman, S. Díaz, et al. 2013. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science* 24:942-948.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez García, J. A. Meave, F. Bongers, y L. Poorter. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386-398.
- Lecerf, A., y E. Chauvet. 2008. Intraspecific variability in leaf traits strongly affects Alder leaf decomposition in a stream. *Basic and Applied Ecology* 9:598-605.
- Leibold, M. A. 1989. Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *American Naturalist* 134:922-949.
- Lillywhite, H. B., A. K. Mittal, T. K. Garg, y N. Agrawal. 1997. Wiping behavior and its ecophysiological significance in the Indian tree fog *Polypedates maculatus*. *Copeia* 1997:88-100.
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, E. A. Pérez-García, E. Romero-Pérez, A. Tauro, y F. Bongers. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211-1216.



- Loreau, M., y A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76.
- Luck, G. W., S. Lavorel, S. McIntyre, y K. Lumb. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81:1065-1076.
- Luck, G. W., A. Carter, y L. Smallbone. 2013. Changes in bird functional diversity across multiple land uses: interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *PLoS ONE* 8:e63671.
- Lyons, K. G., y M. W. Schwartz. 2001. Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance. *Ecology Letters* 4:358-365.
- Mariotte, P., C. Vandenbershe, P. Kardol, F. Hagedorn, y A. Buttler. 2013. Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands. *Journal of Ecology* 101:763-773.
- Mason, N. W. H., K. MacGillivray, J. B. Steel, y J. B. Wilson. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.
- Mason, W. H., y F. de Bello. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science* 24:777-780.
- Mason, N. W. H., F. de Bello, D. Mouillot, S. Pavoine, y S. Dray. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* 24:794-806.
- Matesanz, S., E. Gianoli, y F. Valladares. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1206:35-55.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, y M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178-185.
- Messier, J., B. J. McGill, y M. J. Lechowicz. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13:838-848.
- Moretti, M., F. de Bello, S. Ibanez, S. Fontana, G. B. Pezzatti, F. Dziack, C. Rixen, y S. Lavorel. 2013. Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use change. *Journal of Vegetation Science* 24:949-962.
- Mouquet, M. A., S. Villeger, N. W. H. Mason, y D. Mouillot. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24:867-876.
- Mouillot, D., D. R. Bellwood, C. Baraloto, J. Chave, R. Galzin, M. Harmelin-Vivien, M. Kulbicki, S. Lavergne, S. Lavorel, N. Mouquet, et al. 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *Plos Biology* 11:e1001569.

- Navas, C., C. Jared, y M. Antoniazzi. 2002. Water economy in the casqued-headed tree-fog *Corythomantis greeningi* (Hylidae): role of behavior, skin, and skull skin co-ossification. *Journal of Zoology* 257:525-532.
- Oney, B., B. Reineking, G. O'Neill, y J. Kreyling. 2013. Intraspecific variation buffers projected climate change impacts on *Pinus contorta*. *Ecology and Evolution* 3:437-449.
- Paine, C. E. T., C. Baraloto, J. Chave, y B. Hérault. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120:720-727.
- Pearman, P. B., M. Dámen, C. H. Graham, W. Thuiller, y N. E. Zimmermann. 2010. Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography* 33:990-1003.
- Pease, A. A., A. A. González Díaz, R. Rodiles Hernández, y K. O. Winemiller. 2012. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology* 57:1060-1075.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, F. Vendramini, M. Cabido, y A. Castellanos. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21-30.
- Petchey, O. L., y K. J. Gaston. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269:1721-1727.
- Petchey, O. L., A. Hector, y K. J. Gaston. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85:847-857.
- Petchey, O. L., K. L. Evans, I. S. Fishburn, y K. J. Gaston. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76:977-985.
- Pla, L., J. Di Rienzo, y F. Casanoves. 2012. Quantifying functional biodiversity. Springer. 298 p.
- Polis, G. A., y R. D. Holt. 1992. Intraguild predation – the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7:151-154.
- Post, D. M., E. P. Palkovacs, E. G. Schielke, y S. I. Dodson. 2008. Intraspecific variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology* 89:2019-2032.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, B. L. S. Milss, G. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco, y R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for kestones. *BioScience* 46:609-620.
- Pruitt, J., y M. Ferrari. 2011. Intraspecific trait variants determine the nature of interspecific interactions in a habitat forming species. *Ecology* 92:1902-1908.



- Puschke, O., B. C. Schmid, M. T. Sykes, P. Poschlod, S. G. Michalski, W. Durka, I. Kühn, M. Winter, y H. C. Prentice. 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology* 101:857-866.
- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical geography. Clarendon, Oxford.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. Vose, C. Gresham, J. Volin, y W. Bowman. 1999. Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- Reich, P. B. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275-301.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Sala, O. E., R. A. Golluscio, W. K. Lauenroth, y A. Soriano. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81:501-505.
- Salgado-Negret, B., F. Pérez, L. Markesteijn, M. Jimenez-Castillo, y J. J. Armesto. 2013. Diverging drought-tolerance strategies explain tree species distribution along a fog-dependent moisture gradient in a temperate rain forest. *Oecologia* 173:625-635.
- Salt, G. W. 1953. An ecological analysis of three California avifaunas. *Condor* 55:258-273.
- Savolainen, O., T. Pyhäjärvi, y T. Knürr. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:595-619.
- Schleuter, D., M. Daufresne, F. Massol, y C. Argillier. 2010. A user’s guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80:469-484.
- Schleuter, D., M. Daufresne, J. Veslot, N. W. H. Mason, C. Lanoiselée, S. Brosse, O. Beauchard, y C. Argillier. 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography* 21:1083-1095.
- Schmitz, O. J. 2009. Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. *Ecology* 90:2339-2345.
- Schreiber S, R. Bürger, y D. I. Bolnick. 2011. The community effects of phenotypic and genetic variation within a predator population. *Ecology* 92:1582-1593.
- Sih, A., G. Englund, y D. Wooster. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13:350-355.
- Stenberg, D., y M. J. Kennard. 2013. Phylogenetic effects on functional traits and life history strategies of Australian freshwater fish. *Ecography* 36:001-011.

- Sterck, F., L. Marksteijn, F. Schieving, y L. Poorter. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:20627-20632.
- Suding, K. N., S. Lavorel, F. S. Chapin, J. H. C. Cornelissen, S. Díaz, E. Garnier, D. Goldbergs, D. U. Hooper, S. T. Jackson, y M. L. Navas. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14:1125-1140.
- Suding, K. N., y L. J. Goldstein. 2008. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist* 180:559-562.
- Taylor, B. W., A. S. Flecker, y R. O. Hall Jr. 2006. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science* 313:833-836.
- Tjoelker, M. G., J. M. Craine, D. Wedin, P. B. Reich, y D. Tilman. 2005. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* 167:493-508.
- Trenbath, B. R. 1974. Biomass productivity of mixtures. *Advances in Agronomy* 26:177-210.
- Umaña, M. N., N. Norden, A. Cano, y P. R. Stevenson. 2012. Determinants of plant community assembly in a mosaic of landscape units in central Amazonia: ecological and phylogenetic perspectives. *PLoS ONE* 7:e45199.
- Valiente-Banuet, A., y M. Verdú. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10:1029-1036.
- Valiente-Banuet, A., y M. Verdú. 2013. Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 44:347-366.
- Vile, D., B. Shipley, y E. Garnier. 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters* 9:1061-1067.
- Villéger, S., N. W. H. Mason, y D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-2301.
- Villéger, S., J. Ramos Miranda, D. Flores Hernández, y D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Monographs* 20:1512-1522.
- Villéger, S., J. Ramos Miranda, D. Flores Hernández, y D. Mouillot. 2012. Low functional B-diversity despite high taxonomic B-diversity among tropical estuarine fish communities. *PLoS ONE* 7:e40679.
- Villéger, S., G. Grenouillet, y S. Brosse. 2013. Decomposing functional B-diversity reveals that low functional B-diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22:671-681.



- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.
- Violle, C., H. Castro, J. Richarte, y M. L. Navas. 2009. Intraspecific seed trait variations and competition: passive or adaptive response? *Functional Ecology* 23:612-620.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, y J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27:244-252.
- Walker, B., A. Kinzig, y J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Weiher, E., y P. A. Keddy. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74:159-164.
- Weinstein, B. G., B. Tinoco, J. L. Parra, L. M. Brown, J. A. McGuire, F. G. Stiles, y C. H. Graham. 2014. Taxonomic, phylogenetic, and trait beta diversity in South American hummingbirds. *The American Naturalist* 184:211-224.
- Whiles, M. R., K. R. Lips, C. M. Pringle, S. S. Kilham, R. J. Bixby, R. Brenes, S. Connelly, J. C. Colon-Gaud, M. Hunte-Brown, A. D. Huryn, et al. 2006. The effects of amphibian population decline on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment* 4:27-34.
- Withington, J. M., P. B. Reich, J. Oleksyn, y D. M. Eissenstat. 2006. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs* 76:381-397.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- Yachi, S., y M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States* 96:1463-1468.



CAPÍTULO 2

PROTOCOLO PARA LA MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES EN PLANTAS

Beatriz **Salgado Negret**
Esperanza Nancy **Pulido Rodríguez**
Marian **Cabrera**
Catalina **Ruiz Osorio**
Horacio **Paz**

INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos de la ecología funcional es entender cómo los rasgos funcionales varían entre y dentro de las especies y cuál es su valor ecológico y adaptativo. En este sentido, escalar los patrones de variación funcional de los individuos o las especies a nivel de comunidad y ecosistema es clave para entender los mecanismos de estructuración comunitaria, la coexistencia de especies, y los procesos de los ecosistemas –ver capítulo escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos–.

En la literatura científica se han identificado algunos rasgos clave por su importancia para el desempeño de las plantas y porque están relacionados con sus estrategias ecológicas (Westoby et al. 2002). Entre esos rasgos se encuentran: 1. Rasgos de las hojas como el área foliar específica –AFE– y longevidad foliar –Lf–, que informan sobre las tasas de ganancia de carbono y crecimiento del individuo. 2. Rasgos de madera, importantes por su relación con el transporte de agua y nutrientes y soporte de los individuos, su resistencia a la sequía y daño por enemigos naturales. 3. Rasgos radiculares, relacionados con el transporte y almacenamiento de sustancias y el soporte mecánico de los individuos. 4. Rasgos regenerativos, que pueden ser vegetativos –como la clonalidad– o sexuales –como la masa y producción de semillas–. Ambos aportan información sobre el potencial de dispersión y establecimiento. 5. Rasgos morfológicos de las plantas como forma de crecimiento y altura máxima, que determina la posición de los individuos en el estrato vertical y por lo tanto, su acceso a la luz y su tasa potencial de crecimiento.



Un patrón de correlación entre rasgos funcionales es lo que se conoce como espectro funcional (Reich et al. 2003). En las hojas, las estrategias de inversión y retorno de recursos están organizadas a lo largo de un único espectro foliar, con los mismos patrones de correlación de rasgos a escala global y en especies agrupadas por forma de crecimiento, bioma o clima siendo independientes de la afinidad taxonómica y ubicación geográfica (Reich et al. 1997, 1999, Díaz et al. 2004, Wright et al. 2004). Este espectro o continuo de variación foliar tiene dos extremos, en un lado se ubican las especies adquisitivas, con altos valores de -AFE- y contenidos de nutrientes foliares -nitrógeno y fósforo-, lo que genera elevadas tasas de respiración y fotosíntesis (Wright et al. 2004, Poorter y Bongers 2006), y baja inversión estructural relacionada con la defensa física de las plantas contra la herbivoría -contenido foliar de materia seca -CFMS- y fuerza tensil foliar -FTF-. Esta combinación de rasgos foliares genera hojas atractivas nutricionalmente y por lo tanto sujetas a mayor herbivoría (Coley et al. 1985) y descomposición (Pérez-Harguindeguy et al. 2000). Al otro extremo del espectro se encuentran las especies conservativas, con bajos AFE y concentraciones de nutrientes foliares, con alta inversión de carbono en estructuras resistentes físicamente lo que disminuye la herbivoría e incrementa la longevidad foliar (Coley et al. 1985, Westoby 1998, Reich et al. 1999).

El segundo espectro identificado está relacionado con los rasgos de la madera. Tiene un papel central en el desempeño de las plantas debido a su importancia para el soporte mecánico, transporte y reservorio de agua y nutrientes de los individuos (Jacobsen et al. 2008, Sperry et al. 2008, Chave et al. 2009), influenciando

• **Un espectro funcional es el patrón de correlación entre rasgos que tienen una determinada función. En plantas están claramente identificados el espectro foliar, de madera y radicular y menos explorado el espectro de regeneración.**

• la historia de vida de las especies debido a sus estrechas relaciones con las tasas de reclutamiento, crecimiento y mortalidad (Poorter et al. 2008, 2010, Wright et al. 2010). A nivel hidráulico, especies con baja densidad de madera presentan alta conductividad hidráulica en el xilema y por lo tanto un alto suministro hídrico a las hojas, pero con poca resistencia a la cavitación debido a que sus vasos tienden a ser de mayor diámetro y a tener paredes más delgadas, contrario a las especies con alta densidad de madera, que tienen restricciones para el transporte de agua pero una mayor seguridad hidráulica (Meinzer et al. 2008, Marksteijn et al. 2011, McCulloh et al. 2011, Méndez-Alonso et al. 2012). La densidad de la corteza, asociada principalmente con la protección contra fuegos, patógenos y herbívoros

(Romero et al. 2009, Lawes et al. 2011) también ha mostrado relaciones con otros rasgos, evidenciando disyuntivas entre la mecánica y el almacenamiento pues altas densidades de corteza generan alta rigidez pero con menor capacidad para el almacenamiento de agua (Rosell et al. 2014). Adicionalmente, se han reportado relaciones entre el grosor de la corteza, el tamaño de los vasos conductores y la conductividad hidráulica (Gleason et al. 2012, Rosell et al. 2014). Aún se desconocen muchas de las relaciones e importancia funcional de algunos de los rasgos de la madera y se ha reportado que la naturaleza de esas asociaciones puede variar entre comunidades (Jacobsen et al. 2008).



Se han reportado correlaciones entre rasgos foliares y de madera en los bosques tropicales, que se deben principalmente a que las diferencias en la estructura xilemática tienen el potencial de afectar el estatus hídrico de las hojas y por lo tanto limitar la fotosíntesis y el crecimiento de las especies (Brodribb y Feild 2000, Sperry 2000, Santiago et al. 2004, Méndez-Alonso et al. 2012). Sin embargo, Baraloto et al. (2010a) reportaron desacoplamiento entre estas dos dimensiones estratégicas, los cuales se mantuvieron entre sitios con diferente composición florística y características ambientales. Es probable que la ausencia de correlaciones reportada por Baraloto et al. (2010a) responda a que los rasgos del espectro de madera evaluados estuvieron más relacionados con el soporte mecánico que con el balance hídrico de las especies, pero aún faltan estudios que corroboren estas relaciones.

Menos explorada ha sido la dimensión radicular, a pesar de su papel en el transporte y almacenamiento de agua y nutrientes, la respiración y el soporte de los individuos (Wells y Eissenstat 2003, Guo et al. 2008). Uno de los rasgos mejor estudiados es la longitud radicular específica –longitud alcanzada por unidad de biomasa invertida–, la cual es análoga al área foliar específica y depende del diámetro de las raíces y la densidad de los tejidos (Nicotra et al. 2002, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Raíces con alta longitud específica tienen menor resistencia al flujo radial de agua, lo que implica incremento en la conductividad hidráulica (Huang y Eissenstat 2000), mayor superficie de absorción por unidad de tejido invertida (Paz 2003) y mayores tasas de absorción de nitrógeno (Reich et al. 1998) y fósforo (Comas et al. 2002). Estos rasgos han sido asociados a especies con estrategias adquisitivas de rápido crecimiento (Comas et al. 2002). A nivel radicular también se han reportado las mismas relaciones que en la dimensión foliar: raíces con bajas concentraciones de nitrógeno tienen generalmente altas concentraciones de lignina y mayor longevidad que las especies con rasgos contrarios (Craine et al. 2005). Los rasgos funcionales radiculares también están vinculados con la capacidad de las especies de rebotar, los cuales se asocian a un mayor almacenamiento de carbono y una mayor penetración de las raíces en el suelo (Paula y Pausas 2011). Adicionalmente, se han reportado algunas relaciones entre rasgos foliares y radiculares, en los que especies con bajas concentraciones de nitrógeno foliar presentan bajas concentraciones de nitrógeno radicular (Ryser y Lambers 1995) y especies con hojas engrosadas presentan también tejidos radiculares gruesos (Kembel y Cahill 2011).

Los rasgos regenerativos están relacionados con la capacidad de los individuos para explotar y colonizar diferentes ambientes y de esta manera producir nuevos individuos (Grime 2006). Esta capacidad está influenciada por procesos evolutivos y determina los rangos actuales de distribución de las especies, también las respuestas ecológicas de los organismos ante los cambios ambientales (Ackerly y Reich 1999, Cornwell y Ackerly 2009). Entre las diferentes estrategias reproductivas de las plantas se encuentran aquellas que presentan la capacidad de dispersarse vegetativamente –clonalidad– (Kahmen 2004) y aquellas que involucran la reproducción sexual –producción de semillas–. El crecimiento clonal resulta en la producción de nuevos descendientes genéticamente idénticos con el potencial de ser independientes del organismo

parental (Klimes et al. 1997). Estos órganos vegetativos pueden ser clasificados según: 1. Origen –tallo, raíz, otros-. 2. Posición sobre o bajo el suelo, rasgo importante por su influencia en la respuesta a perturbaciones. 3. Grosor del órgano, rasgo relacionado con el almacenamiento de agua y sustancias de carbono. 4. Longitud y longevidad de la separación entre ramets, importante para determinar la distancia de dispersión (Klimes et al. 1997). El almacenamiento de sustancias de carbono en estos órganos ayuda al mantenimiento de la planta parental (Klimesová y Klimes 2007), la respiración, crecimiento estacional, floración y fructificación (Suzuki y Stuefer 1999). Dentro de los rasgos regenerativos, uno de los más importantes es la masa de la semilla debido a su influencia en la dispersión, establecimiento y sobrevivencia de las plántulas (Westoby et al. 1996, Leishman et al. 2000). Especies con semillas pequeñas pueden producir mayor cantidad de estas por una cantidad determinada de energía, mientras que especies de grandes semillas producen pocas pero con plántulas capaces de tolerar condiciones adversas en la etapa de establecimiento (Leishman et al. 2000). Adicionalmente, la masa de la semilla está relacionada con el síndrome de dispersión, la longevidad foliar y la habilidad para persistir en el banco de semillas (Leishman y Westoby 1994, Moles et al. 2004).

Por definición, los rasgos funcionales impactan la adecuación de los individuos vía sus efectos en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia (Violle et al. 2007). Entre los rasgos más relacionados con las estrategias de historia de vida y las tasas demográficas de las especies se encuentra la densidad de madera. Bajas densidades de madera están asociadas a rápido crecimiento debido a los bajos costos de construcción, mientras que las maderas densas están asociadas a mayor seguridad mecánica e hidráulica (Hacke et al. 2001, Sterck et al. 2006) y resistencia contra daños físicos y patógenos, generando altas tasas de sobrevivencia y mayor longevidad (Augspurger y Kelly 1984, van Gelder et al. 2006, Poorter et al. 2010), dando como resultado la expresión de una disyuntiva funcional entre crecimiento y sobrevivencia (Kitajima 1994). El efecto de los rasgos funcionales sobre las tasas vitales de los individuos varía con el estado de desarrollo de los mismos. Por ejemplo, los rasgos del espectro de la economía foliar han mostrado correlaciones débiles con las tasas demográficas en los árboles adultos (Poorter et al. 2008, Wright et al. 2010, pero ver Easdale y Healey 2009) pero son muy importantes al nivel de plántulas, en las que especies con alta área foliar específica tienen rápidas tasas de crecimiento y sobrevivencia (Kitajima 1994, Poorter y Bongers 2006). Este desacoplamiento en las correlaciones entre estados ontogenéticos probablemente se debe a que la intercepción de luz y tasas de fotosíntesis en adultos pueden estar más influenciados por la arquitectura y ramificación de los individuos que por los rasgos foliares (Sterck y Bongers 2001). La altura máxima, uno de los rasgos más importantes que define las estrategias de historia de vida de las plantas (Turner 2001, Poorter et al. 2006), está relacionado positivamente con las tasas de crecimiento (Thomas 1996, King et al. 2006, Poorter et al. 2008, Chazdon et al. 2010): las especies más altas presentan estrategias adquisitivas y por lo tanto rápidas tasas de crecimiento (Poorter et al. 2008). Por otra parte, rasgos regenerativos clave como el tamaño de las semillas son, a su vez, componentes importantes de la historia de vida de las plantas ya que media una disyuntiva funcional



entre la capacidad de dispersión y colonización de los individuos a nuevos ambientes –la cual es mayor entre más semillas pequeñas se producen–, y la capacidad de supervivencia de los mismos en ambientes limitantes, la cual aumenta con el tamaño de las semillas (Walters y Reich 2000, Muller-Landau 2010).

En plantas, las relaciones entre los rasgos funcionales y los procesos del ecosistema han sido bien estudiadas, especialmente procesos como la descomposición de hojarasca y la productividad primaria. La variación en la estructura y química de la hojarasca tiene un efecto de gran magnitud en las tasas de descomposición (Cornwell et al. 2008). Las diferencias interespecíficas en los rasgos de la hojarasca son consecuencia de las estrategias de uso y adquisición de recursos de las plantas (Aerts 1997, Reich et al. 1997, Díaz et al. 2004, Wright et al. 2004) y de la translocación de nutrientes. Así, especies con estrategias adquisitivas de recursos tendrán rasgos foliares que promueven la rápida captura de carbono, como baja longevidad foliar, bajas concentraciones de defensas estructurales –lignina y celulosa–, y altas concentraciones de nutrientes. Estas especies producirán hojarasca que se descompondrá rápido mientras que especies con estrategias conservativas producirán hojarasca con menores tasas de descomposición (Kazakou et al. 2006, 2009). La translocación de recursos es otro rasgo clave en la descomposición de la hojarasca debido a que algunas especies pueden llegar a suplir cerca del 80 % de la demanda de nitrógeno a través de este proceso (Silla y Escudero 2003), lo que confiere una ventaja a las especies en ecosistemas pobres en recursos (Chapin 1980, Aerts 1990). Las relaciones de los rasgos foliares con el almacenamiento de carbono son menos claras, y los mejores predictores del carbono aéreo son la altura máxima (Chave et al. 2005, Ruíz-Jaen y Potvin 2011, Conti y Díaz 2013) y la densidad de madera (Baker et al. 2004, Chave et al. 2005, 2009). Se espera que grandes plantas también influencien el almacenamiento de carbono bajo el suelo debido a que pierden más biomasa en forma de hojas y ramas por unidad de área de suelo contribuyendo a la mayor acumulación de hojarasca (Garnier et al. 2004, Lavorel y Grigulis 2012). El reemplazo de las estrategias de uso y adquisición de recursos y particularmente de los rasgos foliares a través de gradientes sucesionales también ha mostrado influenciar procesos ecosistémicos como la productividad primaria y descomposición de hojarasca en pasturas europeas (Garnier et al. 2004). Estos estudios muestran que algunos rasgos de las plantas de fácil medición pueden ser indicadores clave de algunos procesos del ecosistema.

CONSIDERACIONES PARA LA TOMA DE DATOS

SELECCIÓN DE INDIVIDUOS

El presente protocolo tiene por objeto describir una serie de rasgos morfométricos y de historia de vida de las plantas, relacionados con la respuesta de las especies a las variaciones ambientales y que tienen un impacto sobre los procesos de los ecosistemas. Los rasgos funcionales deben ser medidos en campo pues en herbarios la medición de rasgos queda restringida a dimensiones y áreas. El paso más importante en los estudios de ecología funcional es la selección de los rasgos funcionales, los cuales dependerán de la pregunta de investigación y del tipo de ecosistema donde se llevará a cabo el estudio. Los rasgos deben ser seleccionados en función a su relación con los procesos o gradientes ambientales de interés.

La selección de las especies es un punto importante en los estudios de ecología funcional, especialmente en ecosistemas con alta diversidad. Baraloto et al. (2010b) y Paine et al. (2015) hicieron simulaciones para evaluar la exactitud y sesgos de los métodos de muestreo más utilizados, entre los que se destacan: 1. Métodos que seleccionan especies según su densidad regional o local –parcela–, los cuales requieren de inventarios florísticos. 2. Métodos que seleccionan las especies según su área basal regional o local, los cuales requieren de inventarios florísticos y mediciones estructurales –área basal o DAP–. 3. Métodos libres de identificación de especies o *taxón-free* que no requieren identificaciones botánicas ni medición de variables estructurales. 4. Métodos que incluyen la medición de al menos un individuo de todas las especies, los cuales requieren inventarios florísticos detallados. Los autores encontraron que los métodos libres de identificación de especies pueden caracterizar de manera más exacta la distribución de los rasgos funcionales a nivel comunitario que los demás métodos evaluados para una misma intensidad de muestreo, y también que los muestreos basados en abundancia caracterizan pobremente la diversidad funcional en ecosistemas diversos, en los que las especies comunes están representadas por pocos individuos (Paine et al. 2015) o por especies raras con fenotipos particulares que influencian la media y la varianza de los rasgos funcionales de la comunidad (Baraloto et al. 2010b). Es importante mencionar que la estrategia de muestreo es dependiente de la disponibilidad de recursos en términos de personal, equipos y acceso.



Los rasgos deben ser medidos en individuos bien desarrollados, expuestos a la luz del sol, sanos y sin huellas de ataques por herbívoros o patógenos (Cornelissen et al. 2003), lo que permitirá tener una descripción adecuada de cada especie y facilitar su comparación. Estas mismas recomendaciones aplican a los estudios realizados en plántulas. Sin embargo, estas recomendaciones pueden variar si la pregunta de investigación está relacionada con herbivoría o respuesta de las especies a la variabilidad lumínica, entre otros.

El número de individuos a muestrear dependerá de lo siguiente: 1. Variabilidad de cada rasgo, rasgos foliares tienen mayor coeficiente de variación que los rasgos de madera. 2. La pregunta de investigación, si es comunitaria se pueden medir mínimo cinco individuos por especie, mientras que si está relacionada con variabilidad intraespecífica se debe incluir el máximo número de individuos en cada población evaluada –para mayor detalle sobre la variabilidad de diferentes rasgos funcionales se recomienda revisar el material suplementario de Pérez-Harguindeguy et al. 2013–.

TOMA DE DATOS EN CAMPO

El registro de los rasgos funcionales se debe realizar teniendo en cuenta las siguientes recomendaciones:

- Se deben tomar todos los datos de campo, especialmente los relacionados con la localidad específica –departamento, municipio, vereda, coordenadas geográficas y elevación–.
- Es importante incluir los datos de abundancia relativa de cada especie evaluada. Grime (1998) propuso la hipótesis de razón de biomasa –*biomass ratio hypothesis*–, que afirma que los rasgos particulares de especies abundantes determinan la tasa y magnitud de los procesos ecosistémicos a escala local. Sin embargo, se desconoce el papel de las especies poco abundantes en los procesos de los ecosistemas y su papel de respuesta a la variabilidad ambiental.
- Las mediciones de los atributos foliares, de tallo y raíces deben hacerse idealmente en el momento de mayor productividad del sistema, es decir, al final de la estación de crecimiento cuando las plantas son reconocibles y tienen hojas. Los atributos reproductivos y fenológicos tienen que ser medidos en las épocas donde ocurren los picos fenológicos.

EQUIPO Y MATERIALES

A continuación se describen los principales equipos y materiales para la medición de rasgos funcionales en plantas. Los valores reportados para cada medida dependen de la precisión del equipo utilizado. Es recomendable utilizar equipos que permitan una precisión de al menos dos números decimales para cada medida.

- **Ácido acético glacial y peróxido de hidrógeno:** facilitan el desfibrado del tejido de la madera para la estimación de los rasgos anatómicos.
- **Bajarramas o desjarretadora:** se utilizan para la colecta de material botánico y muestras foliares.
- **Balanza semianalítica o analítica (0,001 o 0,0001 g):** permite medir pesos y volumen por desplazamiento de agua para la estimación de la densidad de madera, masa foliar y masa de semillas.
- **Bálsamo de Canadá y Eukit –solución de montaje de tejido de rápido endurecimiento–:** se utilizan para el montaje y fijación de tejidos de la madera para la estimación de los rasgos anatómicos.
- **Barreno para troncos:** permite la obtención de muestra de madera para la estimación de la densidad de madera y los rasgos anatómicos.
- **Bisturí o escarpelo:** permiten el corte de material botánico y de madera.
- **Bolsas plásticas grandes:** se utilizan para el almacenamiento material botánico y de madera en campo.
- **Bolsas de papel:** se utilizan para el almacenamiento y secado del material botánico y de madera.
- **Cinta de enmascarar:** facilita la marcación de muestras botánicas y de madera.
- **Escáner:** se utilizan para la estimación de áreas foliares y longitud de raíces finas.
- **Formol:** permite el almacenamiento de muestras de madera para evitar la proliferación de hongos.



- **Fuscina básica (1 %) y ácido pícrico (1 %):** permite la tinción y fijación del color en tejidos de la madera.
- **Glicerina, alcohol metílico y ácido fluorhídrico:** son útiles para el procesamiento de las maderas densas.
- **Horno de secado:** se utiliza para el secado de hojas, madera y semillas para la estimación de pesos secos.
- **Microscopio:** permite la estimación de los rasgos anatómicos de madera.
- **Micrótomo:** equipo para realizar cortes de tejido xilemático a escala de micras.
- **Marcadores indelebles:** facilitan la marcación de material y bolsas de colecta.
- **Pitillos:** son útiles para almacenar muestras de madera.
- **Porta y cubre objetos:** se utilizan para el montaje muestras de madera.
- **Recipiente de vidrio (25 x 20 x 2 cm):** permite la separación de raíces finas en una película de agua.
- **Recipiente cilíndrico de vidrio (2 cm de diámetro x 5 cm de alto):** se utiliza para la estimación del volumen de las muestras de madera.
- **Safranina:** permite la tinción de elementos anatómicos de la madera.
- **Tijeras podadoras:** permiten la colecta de material botánico.

MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

En esta sección se describen 29 rasgos funcionales agrupados en tres vegetativos, nueve foliares, 10 hidráulicos y biomecánicos del tallo, dos regenerativos y cinco radiculares (Tabla 1). Los rasgos seleccionados son de fácil medición y están relacionados con la respuesta a la variabilidad ambiental y su impacto sobre los procesos del ecosistema.

TIPO DE RASGO	RASGOS	ATRIBUTOS DEL RASGO
Vegetativos	Altura máxima (Hmax)	Valor del rasgo en centímetros
	Clonalidad (C)	Bulbos Estolones Gemíparos Rizomas No clonal
	Forma de crecimiento (FC)	Herbáceas Semileñosas Leñosas Soportadas por otras
Foliares	Área foliar (AF)	Valor del rasgo en milímetros cuadrados
	Área foliar específica (AFE)	Valor del rasgo en centímetros cuadrados por gramo
	Contenido foliar de materia seca (CFMS)	Valor del rasgo en miligramos por gramo
	Densidad de estomas (De) y tricomas (Dt)	Valor del rasgo en número de estomas o tricomas por milímetro cuadrado
	Espesor foliar (Es)	Valor del rasgo en milímetros
	Fenología foliar (Ff)	Caducifolio Semi-perennifolio Perennifolio
	Fuerza para perforar (Fp)	Valor del rasgo en newtons por milímetro
	Longevidad foliar (Lf)	Meses
	Nitrógeno (N) y Fósforo (P) foliar	Valor del rasgo en miligramos por gramo
	Tipo de hoja (Th)	Simple Compuesta
	Unidad fotosintética mínima (UM)	Valor del rasgo en milímetros cuadrados

Tabla 1. Lista de rasgos funcionales propuestos para el estudio de plantas resaltando su importancia ecológica y/o ecosistémica. Obtención del rasgo en:

 campo (C)

 laboratorio (L)

 información secundaria (IS)

OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN PROCESOS ECOSISTÉMICOS	RESPUESTA A LA VARIACIÓN AMBIENTAL
C	Influencia la productividad primaria y los ciclos biogeoquímicos	Relacionado con la longevidad de la especie y la capacidad competitiva
C	No es clara su influencia en los procesos de los ecosistemas	Relacionado con el potencial de establecimiento en nuevos ambientes y la respuesta a perturbaciones
C, IS	Influencia los ciclos biogeoquímicos	Asociada con la estrategia para capturar recursos o mantener el balance hídrico y térmico
C, L	Influencia los ciclos biogeoquímicos	Sensible a la variación climática y los recursos en el suelo
L	Influyan los ciclos biogeoquímicos y la descomposición de la hojarasca	Influyan la capacidad de defensa de las hojas e informan sobre las tasas de fijación de carbono en tejido foliar y su longevidad
L	No es clara su influencia en los procesos de los ecosistemas	Asociados con la capacidad de controlar la pérdida de agua en las hojas y protegerse contra la radiación
C, L		
C, IS	Influyan los ciclos biogeoquímicos y la descomposición de la hojarasca	Asociados con la capacidad de las plantas para evadir la sequía o las bajas temperaturas. Mayor espesor, fuerza para penetrar y longevidad foliar se asocian con mayor costo de construcción y de defensa física
C, L		
C		
L		Hojas con alto contenido de nitrógeno indican altas tasas fotosintéticas y altas tasas de crecimiento individual
C	No es clara su influencia en los procesos de los ecosistemas	Hojas compuestas por unidades fotosintéticas pequeñas se asocian con alta capacidad para evitar estrés hídrico y el sobrecalentamiento
C, L		

TIPO DE RASGO	RASGOS	ATRIBUTOS DEL RASGO
Hidráulicos - biomecánicos del tallo	Densidad de madera (DM)	Valor del rasgo en gramos por centímetro cúbico
	Agrupación de los vasos (Av)	Solitarios Múltiplos radiales Arracimados
	Contenido máximo de agua en el tallo (Ct)	Valor del rasgo en miligramos por gramo
	Diámetro (Div) y densidad de vasos (Dv)	Valor del rasgo en micras y milímetros cuadrados, respectivamente
	Diámetro de las punteaduras intervasculares (Dip)	Valor del rasgo en micras
	Grosor de la corteza (Gc)	Valor del rasgo en milímetros
	Longitud y dimensiones de la pared celular de las fibras (Lf; Df)	Valor del rasgo en micras
	Longitud de las traqueidas (Lt)	Valor del rasgo en micras
	Platinas de perforación (Pp)	Simple Escaleriforme Reticulada Foraminada
	Porosidad (P)	Circular Semicircular Difusa
Radiculares	Contenido radicular de materia seca (CRMS)	Valor del rasgo en miligramos por gramo
	Densidad de la raíz (Dr)	Valor del rasgo en gramos por centímetro cúbico
	Extensión lateral máxima (Elm)	Valor del rasgo en centímetros
	Longitud radicular específica (LRE)	Valor del rasgo en centímetros por gramo
	Profundidad de enraizamiento (Pe)	Valor del rasgo en centímetros
Regenerativos	Masa de la semilla (Ms)	Valor del rasgo en miligramos
	Síndrome de dispersión (Sd)	Autocoria Anemocoria Balistocoria Hidrocoria Zoocoria



OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN PROCESOS ECOSISTÉMICOS	RESPUESTA A LA VARIACIÓN AMBIENTAL
L	Influencia la productividad primaria, los ciclos biogeoquímicos y la descomposición de la hojarasca	Asociada a la resistencia del tronco a enemigos naturales, daños mecánicos y sequía
L		
L		
L		
L		
C, L	Influyan la productividad primaria a través del transporte de agua a las hojas	Capacidad de mantener la seguridad hidráulica en condiciones de déficit hídrico
L		
L		
L		
L		
L		
L		Relacionado con la capacidad de retardar el efecto de la sequía en el xilema
L		Relacionado con la tolerancia a la sequía
C	Influencian las tasas y profundidad de descomposición de raíces y ciclos biogeoquímicos	Relacionado con la capacidad de captura de recursos cerca de la superficie del suelo
L		Relacionado con las tasas de absorción de agua y nutrientes
C		Relacionado con la capacidad de escape a la sequía
L		
C, IS	Relacionados con la capacidad de colonización de hábitats nuevos y con el reclutamiento en ambientes limitantes en recursos. Asociado con el potencial regenerativo	No es clara su respuesta a la variabilidad ambiental

RASGOS VEGETATIVOS

A continuación se describen los diferentes rasgos vegetativos que se recomiendan incluir en un estudio de diversidad funcional. Son sensibles a la variabilidad del clima y de los recursos del suelo e influencian procesos de los ecosistemas como la productividad primaria y los ciclos biogeoquímicos.



- Altura máxima (Hmax; cm): es un rasgo de medición directa en campo. Es la altura máxima de la planta desde la parte expuesta en la superficie del suelo hasta la yema apical, descontando las ramas excepcionales o estructuras reproductivas (Cornelissen et al. 2003). Es un rasgo asociado a la forma de crecimiento, posición de la planta en el gradiente vertical de luz o vigor competitivo, tamaño reproductivo, fecundidad y potencial de vida útil (King 1990, Kohyama et al. 2003, Rijkers et al. 2000). Por ser un rasgo de alta variabilidad, se recomienda seleccionar mínimo los 10 individuos más altos por especie en la unidad de muestreo. En especies herbáceas se recomienda registrar la altura máxima y la altura de la inflorescencia –si esta sobresale por encima de la parte vegetativa– (Cornelissen et al. 2003).



- Clonalidad (C): indica la habilidad de las plantas para multiplicarse vegetativamente y expandirse bajo el suelo (Cornelissen et al. 2003). Se relaciona con el potencial de establecimiento en nuevos ambientes y la respuesta a perturbaciones. Se deben observar y desenterrar mínimo cinco individuos por especie –idealmente 10– que estén lo suficientemente separados para evitar muestrear el mismo individuo (Cornelissen et al. 2003). La especie será considerada clonal si se observan ejes vegetativos creciendo a partir de órganos subterráneos. Asimismo, se considerará como clonal potencial si al menos una planta presenta alguno de los siguientes órganos (Font Quer 1985):

- Bulbos: plantas con yemas subterráneas, con escamas carnosas que producen un englobamiento convertidos en órganos de reserva y tienen la porción axial reducida.
- Estolones: plantas con brotes laterales delgados del tallo, a menudo muy largos y que pueden dispersarse a través de la superficie o bajo el suelo.
- Gemíparos: plantas con reproducción por medio de yemas axilares o laterales.
- Rizomas: plantas con yemas subterráneas de crecimiento más o menos horizontales.
- No clonal.



- **Forma de crecimiento (FC):** es un indicador de la estructura aérea de la planta y está determinada principalmente por la dirección y extensión de crecimiento, afectando la estructura y altura del dosel y la distribución vertical y horizontal de las hojas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). La forma de crecimiento está asociada con adaptaciones ecofisiológicas para capturar recursos o mantener el balance hídrico y térmico. Las principales categorías son (Pérez-Harguindeguy et al. 2013):

- Plantas herbáceas: plantas en rosetas, macollas, cojines o sin forma especial –hojas distribuidas a lo largo del tallo–.
- Plantas semi-leñosas: plantas palmoides, bambusoides o de tallos suculentos.
- Plantas leñosas: arbustos y árboles.
- Plantas estructural o nutricionalmente soportadas por otras: plantas epífitas, hemiepífitas, trepadoras, lianas, parásitas, hemiparasitas y holoparásitas.

En particular para ecosistemas paramunos, donde las presiones de selección como la radiación y las bajas temperaturas han generado formas de crecimiento muy particulares, se propone la siguiente clasificación de formas de crecimiento (Cleef com pers.) (Tabla 2):

Tabla 2. Formas de crecimiento de las plantas en ecosistemas paramunos (Cleef com pers.)

FORMAS DE CRECIMIENTO	CATEGORÍAS
Graminoides	<p>Macollas: gramíneas que crecen de manera agrupada debido al desarrollo de las yemas axilares del individuo <i>Calamagrostis</i> sp., <i>Cortaderia</i> sp., <i>Festuca</i> sp., <i>Agrostis</i> sp., <i>Ortachne</i> sp., <i>Sporobolus lasiophyllus</i>, <i>Bulbostylis tropicalis</i></p> <p>Gramíneas 'sueltas': gramíneas de crecimiento individual que no forman agrupaciones <i>Bromus</i> sp., <i>Poa</i> sp., <i>Anthoxanthum</i> sp., <i>Alopecurisa equalis</i>, <i>Vulpia</i> sp.</p>
Hierbas	<p>Hierbas: plantas con tallo sin crecimiento secundario –maderable– que crecen erectas <i>Senecio</i> sp., <i>Rumex acetosella</i>, <i>Valeriana pilosa</i>, <i>Halenia</i> sp., <i>Gentianella</i> sp., <i>Gentiana sedifolia</i>, <i>Conyza</i> sp., <i>Moritzia</i> sp., <i>Epidendrum</i> sp.</p> <p>Hierbas postradas: plantas con tallo sin crecimiento secundario –maderable– que crecen sobre el suelo <i>Laestadia</i> sp., <i>Lupinus verjonensis</i>, <i>Draba sericea</i>, <i>Lachemilla mandoniana</i>, <i>Nertera granadensis</i>.</p>
Bambusoide	<p>Plantas de crecimiento bambusoide que forman macollas <i>Chusquea</i> sp., <i>Aulonemia</i> sp., <i>Neurolepis</i> sp.</p>
Rosetas	<p>Rosetas con un solo tronco: plantas que forman grupos radiales de hojas sobre un tallo semileñoso <i>Espeletia</i> sp., <i>Espeletiopsis</i> sp., <i>Coespeletia</i> sp., <i>Ruizlopezia</i> sp., <i>Paramiflos</i> sp., <i>Draba hammenii</i>, <i>Paepalanthus lindenii</i>, <i>Blechnum loxense</i>, <i>B. auratum</i>, <i>B. schomburgkii</i>, <i>Rumextolimensis</i> sp.</p> <p>Troncos ramificados: <i>Libanothamnus</i> sp.</p> <p>Rosetas terrestres o rosetas basales: plantas que forman grupos radiales de hojas sobre el suelo <i>Paepalanthus andicola</i>, <i>Castratella</i>, <i>Hypochaeris</i> sp., <i>Lucilia kunthiana</i>, <i>Oritrophium</i>, <i>Valeriana rigida</i>, <i>Eryngium humile</i></p> <p>Acantiroslas o rosetas terrestres con espinas: <i>Puya</i> sp., <i>Eryngium humboldtii</i></p>
Trepadoras y bejucos	<p>Trepadoras: plantas que trepan sobre otras plantas y no tienen leño. <i>Bomarea</i> sp., <i>Valeriana clematites</i>, <i>Vicia</i> sp., <i>Lathyrus</i> sp.</p> <p>Bejucos: plantas que trepan sobre otras plantas y tienen leño</p>
Cojines	<p>Cojines: plantas con crecimiento limitado a la superficie del suelo, que forma agrupaciones compactas con otros individuos <i>Plantago rigida</i>, <i>Distichia muscoides</i>, <i>Xyris subulata</i> var. <i>breviscapa</i>, <i>Oreobolus cleefii</i>, <i>Valeriana stenophylla</i>, <i>Azorella</i> sp., <i>Paepalanthus karstenii</i>, <i>P. Iodiculoides</i>, <i>Eriocaulon microcephalum</i>, <i>Aciachne</i> sp., <i>Muhlenbergia fastigiata</i></p>
Arbustos y arbolitos	<p>Arbustillos postrados: plantas con crecimiento secundario leñoso que crecen postradas en el suelo <i>Arcytophyllum muticum</i>, <i>Vaccinium floribundum</i> var. <i>ramosissimum</i>, <i>Floscaldasia</i>, <i>Baccharis caespitose</i>, <i>Disterigma empetrifolium</i>, <i>Muehlenbeckia volcanica</i></p> <p>Arbustillos hasta 1 m: plantas erectas con crecimiento secundario leñoso de hasta 1 m <i>Pernettya prostrata</i>, <i>Ugnimyricoides</i> sp., <i>Hypericum strictum</i>, <i>H. lancioides</i>, <i>H. mexicanum</i>, <i>Gaultheria erecta</i>, <i>Siphocampylus columnae</i></p> <p>Arbustos hasta 3 m: plantas erectas con crecimiento secundario leñoso de hasta 3 m <i>Ageratina tinifolia</i>, <i>Gynoxys</i> sp., <i>Gaultheria anastomosans</i>, <i>Hypericum laricifolium</i></p> <p>Arbolitos hasta 4-6 m: <i>Oreopanax</i> sp., <i>Schefflera</i> sp., <i>Myrsine dependula</i>, <i>Gynoxys</i> sp., <i>Polylepis</i> sp., <i>Ageratina theaeifolia</i>, <i>Berberis</i> sp., <i>Diplostephium revolutum</i>, <i>D. rhomboidale</i>, <i>Miconia salicifolia</i>, <i>Weinmannia</i> sp.</p>



RASGOS FOLIARES

Los rasgos foliares son probablemente los más variables en las plantas. Se han reportado variaciones con la luminosidad, disponibilidad hídrica, viento y nutrientes. Debido a su alta variabilidad, es necesario tener un protocolo de colecta y medición riguroso que permita comparar especies con un esfuerzo de muestreo razonable (Baraloto et al. 2010b).

Se deben seleccionar ramas con hojas expuestas al sol. En especies de sotobosque o tolerantes a la sombra - localizadas bajo la cobertura de otros individuos-, se recomienda colectar la rama menos sombreada. Se deben seleccionar hojas jóvenes -a menos que el objetivo sea estudiar plántulas u hojas senescentes- pero totalmente expandidas, sin daños de herbívoros o patógenos y sin epífilas (Garnier et al. 2001).

La colecta de la muestra vegetal se debe realizar con la ayuda de un bajarramas en individuos grandes o, si es el caso, con la ayuda de un escalador. Idealmente, el material vegetal debe ser colectado máximo dos o tres horas después de la salida del sol y tres o cuatro horas antes de la puesta del sol (Garnier et al. 2001), esto dependerá del sistema de estudio. Se recomienda colectar secciones de ramas con las hojas aún unidas y no remover las hojas hasta justo antes de las mediciones. Las ramas colectadas -con hojas- deben ser almacenadas en bolsas plásticas con humedad -para evitar la deshidratación del tejido- debidamente etiquetadas. Si las muestras no se procesarán inmediatamente, las bolsas deben ser almacenadas en un refrigerador a temperaturas entre los 3 y 5°C por un máximo de 48 horas para evitar la proliferación de hongos (Garnier et al. 2001).

En el laboratorio las ramas deben ser rehidratadas para no subestimar el peso fresco y el área foliar, especialmente en especies herbáceas o de hojas delgadas que se deshidratan rápidamente (Garnier et al. 2001). El tallo de las ramas debe ser cortado y sumergido en agua durante al menos seis horas antes de la medición, manteniéndolas en un lugar sombreado y fresco. La rehidratación es de suma importancia sobre todo si las muestras fueron almacenadas en bolsas sin humedad por períodos largos de tiempo. En resumen, es necesario rehidratar y mantener siempre las hojas dentro de bolsas con humedad y selladas para evitar la deshidratación. Embolsar puede ser innecesario en los casos en que el ambiente de trabajo tenga alta humedad ($> 70\%$). Para la medición de los rasgos foliares se pueden seleccionar mínimo cinco hojas por individuo de mínimo el mismo número de individuos por especie o se pueden seleccionar menos hojas pero incrementar el número de individuos.

Los rasgos foliares son probablemente los más sensibles a la variación ambiental e influencian procesos de los ecosistemas como la productividad primaria, la descomposición de hojarasca y el ciclaje de nutrientes.

- **Área foliar (AF; mm²):** representa la lámina foliar proyectada. Primero se debe eliminar el exceso de humedad en la superficie de la lámina antes de la medición y puede ser estimada con o sin peciolo, dependiendo de los objetivos del estudio -revisar para detalles Pérez-Harguindeguy et al. 2013-, pero siempre debe ser especificado en los métodos. Se recomienda hacer ambas estimaciones. En ausencia de equipos especializados para la medición del área foliar se puede tomar una fotografía o escanear la hoja siempre con una escala en la imagen y es recomendable medir el área con un software especializado como ImageJ® (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>). Cuando se utilicen imágenes fotográficas se debe utilizar un fondo blanco, una resolución de 5 Mp y la cámara debe quedar totalmente perpendicular a la hoja, a una distancia fija y sin utilizar acercamiento, por lo que se recomienda el uso de un trípode. Es importante que las hojas estén totalmente extendidas para no subestimar el área, por lo que se recomienda cubrirlas con un vidrio antireflejo cuando se tomen las fotografías. En casos de hojas coriáceas, enrolladas o grandes, se deben partir en pedazos pequeños y estimar el área para cada pedazo y sumar (Cornelissen et al. 2003). En el caso de hojas muy pequeñas o acículas de Gimnospermas, el área foliar debe ser estimada usando papel milimetrado y una lupa (Cornelissen et al. 2003). En el caso de hojas compuestas con subdivisiones pequeñas -llamadas foliolos-, se recomienda trabajar por la mañana con hojas bien hidratadas y expandidas, colocando rápidamente el vidrio sobre las hojas para evitar que los foliolos cambien de posición o se solapen. Para analizar las áreas es preferible convertir las imágenes a formato binario blanco y negro de 8 bits, lo cual permite maximizar el contraste. Es un rasgo que tiene importantes implicaciones en la economía del carbono y el balance hídrico de la plantas.
- **Área foliar específica (AFE; cm²/g):** se calcula dividiendo el área de una hoja fresca por su masa seca en el horno. Al igual que para el área foliar, el AFE puede ser estimada con o sin peciolo, dependiendo del objetivo del estudio, pero siempre debe ser especificado en los método. Es equivalente a 1/LMA -leaf mass per area-. Se debe determinar el área de la hoja fresca y posteriormente cada muestra debe ser secada en el horno a 60 °C por al menos 72 h -o 70 °C por 48 h- y pesada la masa seca inmediatamente después de haber sido sacada del horno. Si las muestras no pueden ser pesadas inmediatamente, deben ser almacenadas en una bolsa de plástico sellada y con sílica gel (Cornelissen et al. 2003). El AFE debe ser estimado para cada hoja, y para hojas compuestas se recomienda estimar el AFE por cada foliolos y para toda la hoja. Es un rasgo clave del espectro de la economía foliar e indica el costo de construir un mm² de área foliar. Especies con bajo AFE tienen alta inversión en defensas estructurales y alta longevidad foliar, mientras que especies con alta AFE tienen altos contenidos de nitrógeno en las hojas y altas tasas fotosintéticas (Reich et al. 1999, Niinemets 2001, Wright et al. 2004).



• **Contenido foliar de materia seca (CFMS; mg/g):** se obtiene a partir de la división entre la masa seca al horno y la masa fresca de una hoja saturada de agua. Posterior a la rehidratación –ver metodología descrita arriba–, las hojas deben ser secadas eliminando el exceso de agua de la superficie para la medición de la masa fresca (g). Posteriormente se debe secar cada muestra en el horno a 60 °C por al menos 72 h –o 70 °C por 48 h– y obtener el peso seco inmediatamente después de haber sido sacadas del horno (Cornelissen et al. 2003). Las hojas deben ser secadas a temperaturas inferiores a los 70 °C para evitar la volatilización de algunos nutrientes foliares. El CFMS debe ser estimado para cada hoja. Altos valores de este rasgo están relacionados con alta densidad de los tejidos foliares (Wilson et al. 1999) e inversión en defensas estructurales, pero con bajas tasas de descomposición de la hojarasca (Kazakou et al. 2006, Cortez et al. 2007).



• **Densidad de estomas y tricomas (De y Dt; #/mm²):** hace referencia al número de estomas o tricomas por un área determinada –generalmente un mm²–. Se debe cortar una pequeña porción de la hoja, evitando incluir las venas principales y los bordes foliares. La porción de hoja debe ser mantenida en solución Jeffrey –volúmenes iguales de ácido crómico 10 % y ácido nítrico al 10 %– o en hipoclorito de sodio hasta que la epidermis se separe del mesófilo –48 horas a temperatura ambiente–. Es importante calibrar el tiempo de inmersión de la porción de hoja debido a que las menos significadas pueden deshacerse en este periodo de tiempo. Una vez separada la epidermis, se debe lavar con agua destilada para lograr la separación de los elementos celulares y sumergir el tejido en azul de metileno durante unos segundos –se debe eliminar el exceso de tintura con un pincel con agua destilada–. Se debe montar la epidermis en un portaobjeto y observar al microscopio. El análisis de las imágenes se puede realizar usando el software especializado. La densidad de tricomas está relacionada con la pérdida de agua por transpiración (Baldini et al. 1997), protección contra la radiación solar y contra la herbivoría. La densidad estomática se relaciona con la economía hídrica y del carbono, se recomienda estimar otros rasgos relacionados como el tamaño e índice estomático (Royer 2001).



• **Espesor foliar (Es; mm):** para su medición es clave la rehidratación foliar debido a que variaciones en el turgor celular pueden ser detectadas por los micrómetros digitales y se recomienda hacer varias mediciones en una misma hoja evitando las venas principales y el borde foliar (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). El método más fácil para su medición es un micrómetro digital, pero también es un rasgo que se puede estimar mediante cortes foliares. Es un rasgo determinado por el número y espesor de las capas del mesófilo (Pérez-Harguindeguy et al. 2013) y es indispensable para las estrategias de adquisición de recursos de las plantas porque determina la cantidad de luz absorbida y la difusión del CO₂ en las hojas (Givnish 1979, Syvertsen et al. 1995). Está relacionado positivamente con la longevidad foliar (Westoby et al. 2002) y negativamente con las tasas de fotosíntesis (Garnier et al. 1999).

-  **Fenología foliar (Ff):** se define como el número de meses del año en los que la planta tiene hojas verdes (Cornelissen et al. 2003). Se deben seleccionar mínimo cinco individuos por especie, los cuales deben ser monitoreados mensualmente y se recomienda realizar dos censos por mes en la época de caída de las hojas (Cornelissen et al. 2003). Los períodos en los que las plantas tienen al menos 20 % de su área de follaje se consideran meses verdes (Cornelissen et al. 2003). Es un rasgo clave para determinar las estrategias de historia de vida de las especies y se ha establecido que las deciduas tienden a tener altas tasas fotosintéticas para maximizar su ganancia de carbono en las cortas estaciones de crecimiento para lo cual necesitan alta capacidad para conducir agua (Sobrado 1993, Marksteijn et al. 2011). El déficit hídrico parece ser la principal causa de abscisión foliar, pero también puede haber pérdida de hojas con el incremento en la edad y cambios en la longitud del día (Holbrook et al. 1995, Borchert et al. 2002). Las principales categorías son:
 - Caducifolio: especies que pierden todas las hojas simultáneamente y permanecen sin ellas durante un periodo mayor a los tres meses.
 - Semi-perennifolio: especies que se quedan sin follaje durante menos de tres meses.
 - Perennifolio: especies sin signos visibles de pérdida simultánea de hojas.

-  **Fuerza para perforar (Fp; Nw/mm):** está definido como la resistencia del tejido foliar –principalmente la epidermis- a la ruptura (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Se recomienda la estimación de este rasgo mínimo en tres zonas de la hoja evitando las venas principales y se utiliza para su estimación un penetrómetro (ver Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Es un rasgo relacionado con altas defensas estructurales contra herbívoros (Kitajima y Poorter 2010) e influencia procesos de los ecosistemas como la descomposición de la hojarasca y el ciclaje de nutrientes (Cornelissen y Thompson 1997, Pérez-Harguindeguy et al. 2000, Díaz et al. 2004).
-  **Longevidad foliar (Lf; meses):** está definido como el periodo de tiempo durante el cual una hoja individual –o análogo– está viva y fisiológicamente activa (Cornelissen et al. 2003). Existen diferentes métodos para la estimación de la longevidad foliar, el más utilizado consiste en marcar hojas individuales jóvenes pero totalmente expandidas e ir censando a intervalos de tiempo si están vivas o muertas –los intervalos deben ser de 1/10 de la longevidad estimada de la hoja– (Cornelissen et al. 2003). Las hojas deben ser de al menos dos ramas distintas por individuo con un mínimo de cinco individuos y censar idealmente 120 hojas por especie (Cornelissen et al. 2003). Se debe calcular la longevidad de cada hoja individual y promediar por individuo y por especie.



Especies con hojas longevas tienen estrategias conservativas de recursos, alta inversión en defensas estructurales y por lo tanto bajas tasas fotosintéticas y de descomposición (Cornelissen y Thompson 1997, Navas et al. 2003).



• **Nitrógeno y fósforo foliar (N y P; mg/g):** representan la cantidad total de nitrógeno y fósforo por unidad de peso seco foliar –también pueden ser estimados por unidad de área-. Para la cuantificación de nutrientes foliares se pueden utilizar las hojas para las cuales se midió el AFE, pero las hojas deben estar sin pecíolo o alguna otra estructura adjunta (Cornelissen et al. 2003). Las hojas deben secarse y pueden ser almacenadas en un sitio oscuro y seco por un periodo máximo de un año. El método para cuantificar el contenido de N y P puede ser un método ya estandarizado en el laboratorio en el cual se van a procesar las muestras, algunos de estos métodos son: análisis de Kjeldahl, análisis de combustión de elementos, espectrometría de masa o cromatografía de gases. Ambos nutrientes foliares son componentes importantes del espectro de la economía foliar (Reich et al. 1999, Díaz et al. 2004, Wright et al. 2004) y están correlacionados positivamente con las tasas fotosintéticas (Wright et al. 2004) y de descomposición (Cornwell et al. 2008).



• **Tipo de hoja (Th):** indica la morfología general de la hoja. La morfología foliar afecta el intercambio hídrico y térmico de la hoja con el ambiente y por lo tanto su capacidad para enfriarse y mantenerse hidratada. Las principales categorías son:

- Simple: hoja compuesta por una sola lámina.
- Compuesta: hoja dividida en secciones llamadas foliolos.



• **Unidad fotosintética mínima (UM; mm²):** hace referencia al área de cada foliollo y debe ser estimado como el área foliar. En relación a las hojas compuestas, este rasgo indica la capacidad de las hojas para enfriarse y regular de manera fina la economía hidráulica en toda la lámina foliar.

RASGOS HIDRÁULICOS Y BIOMECÁNICOS DEL TALLO

Las células que forman la madera o tejido xilemático son el resultado de un proceso que comienza con la división celular que se da en el cambium vascular o meristemo lateral. Allí se generan células de tipo fusiforme o alargadas que posteriormente se trasforman mediante un proceso de diferenciación celular en vasos, traqueidas, fibras o parénquima. La organización y cantidad de cada tipo de células determinará la estructura anatómica de las especies y su función (Nutsch 1992). Los rasgos de la madera entregan información relacionada con la capacidad de almacenamiento y transporte de agua, resistencia mecánica, arquitectura y ganancia de carbono (Santiago et al. 2004, Jacobsen et al. 2008, Chave et al. 2009).

Los rasgos anatómicos de la madera deben ser estimados sobre el fuste o tallo de la planta a partir de un núcleo de madera extraído con un barreno o en las ramas del árbol o planta. En caso de muestrear en parcelas permanentes, se recomienda seleccionar los árboles fuera de la parcela, bajo las mismas condiciones de luminosidad e hidratación que los árboles que se encuentran dentro debido a que se desconoce el impacto del barreno sobre la salud de los individuos. Se

• deben eliminar las epífitas –vasculares y no vasculares– y la corteza de la zona de la toma de la muestra. Para la extracción del núcleo se recomienda seguir el protocolo de Chave et al. (2005). El núcleo obtenido con el barreno debe ser almacenado en un pitillo de plástico con los extremos sellados, y debe estar etiquetado con el número de identificación de la muestra –la misma información de las muestras foliares–. El pitillo debe tener pequeñas incisiones y debe ser almacenado en un recipiente con agua destilada y formol (0,1 %) o hipoclorito de sodio para evitar la proliferación de hongos. El núcleo de madera debe quedar totalmente sumergido dentro del agua.

• Si el núcleo se rompe se deben almacenar las piezas más grandes. Para la colecta de ramas se recomienda seguir el protocolo de Swenson y Enquist (2008). Se deben cortar ramas de aproximadamente 1 a 2 cm de diámetro y 8 cm de largo con unas tijeras podadoras. La rama debe tener las hojas expuestas al sol e idealmente debe ser la misma rama seleccionada para el muestreo de rasgos foliares. La rama debe ser etiquetada –la misma etiqueta que para los rasgos foliares– y almacenada en una bolsa ziploc.



- Densidad de madera (DM; g/cm³): es un rasgo de medición en laboratorio y es definido como la masa seca dividida entre el volumen fresco de la madera. Cuando se mide en especies herbáceas o plántulas se conoce como densidad específica del tallo (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). La estimación del volumen fresco de la madera debe ser realizada a humedad constante por lo que las muestras deben ser rehidratadas o almacenadas en pitillos sumergidos en agua, como se mencionó anteriormente. En casos de muestras secas se recomienda sumergir el núcleo de madera en agua para garantizar su adecuada hidratación y el tiempo de inmersión varía según la madera –en algunos casos debe sumergirse hasta por un día–. Si la muestra proviene de una rama se debe eliminar la corteza. Se

recomienda que el volumen sea estimado mediante el método de desplazamiento de agua, en el cual el núcleo de madera debe ser sumergido en un recipiente con agua sobre una balanza semianalítica -0,001 g-. El núcleo debe ser completamente sumergido bajo el agua con la ayuda de una aguja fina cuyo volumen sea despreciable (Figura 1) y la muestra de madera no debe entrar en contacto con los lados o el fondo del recipiente. El peso medido de agua desplazada es igual al volumen de la muestra -ya que el agua tiene una densidad igual a 1 g/cm³- La balanza electrónica debe volver a cero después de cada medición. Este método es más exacto que aquel en el que el volumen desplazado es medido usando un recipiente graduado pero, en ausencia de balanza, se puede utilizar una probeta graduada con la menor escala posible. El volumen de la muestra es igual al volumen de agua desplazada, medido en el marcaje de la probeta. Posteriormente, la muestra de madera debe secarse en un horno a 70 °C durante 72 horas y se debe pesar inmediatamente después de ser sacada del horno ya que el aire es a menudo saturado de agua y las rehidrata. Mientras se pesan, las muestras pueden guardarse en una bolsa plástica con silice gel, como se explicó para las hojas. Altos valores de densidad de madera están correlacionados con mayor resistencia a la ruptura y con tasas demográficas como menor crecimiento y mortalidad (Poorter et al. 2008). Para plantas tropicales se ha detectado que maderas densas corresponden a especies con alta tolerancia a la sequía (Méndez-Alonso et al. 2013), aunque en otras comunidades esto no es tan claro.



Figura 1. Medición del volumen de la muestra de madera por medio del desplazamiento de agua.

La madera es un elemento anisotrópico, porque tiene diferentes propiedades en sus tres planos ortogonales: transversal, radial y tangencial (Figura 2). En estos planos se pueden distinguir y medir diferentes rasgos funcionales.

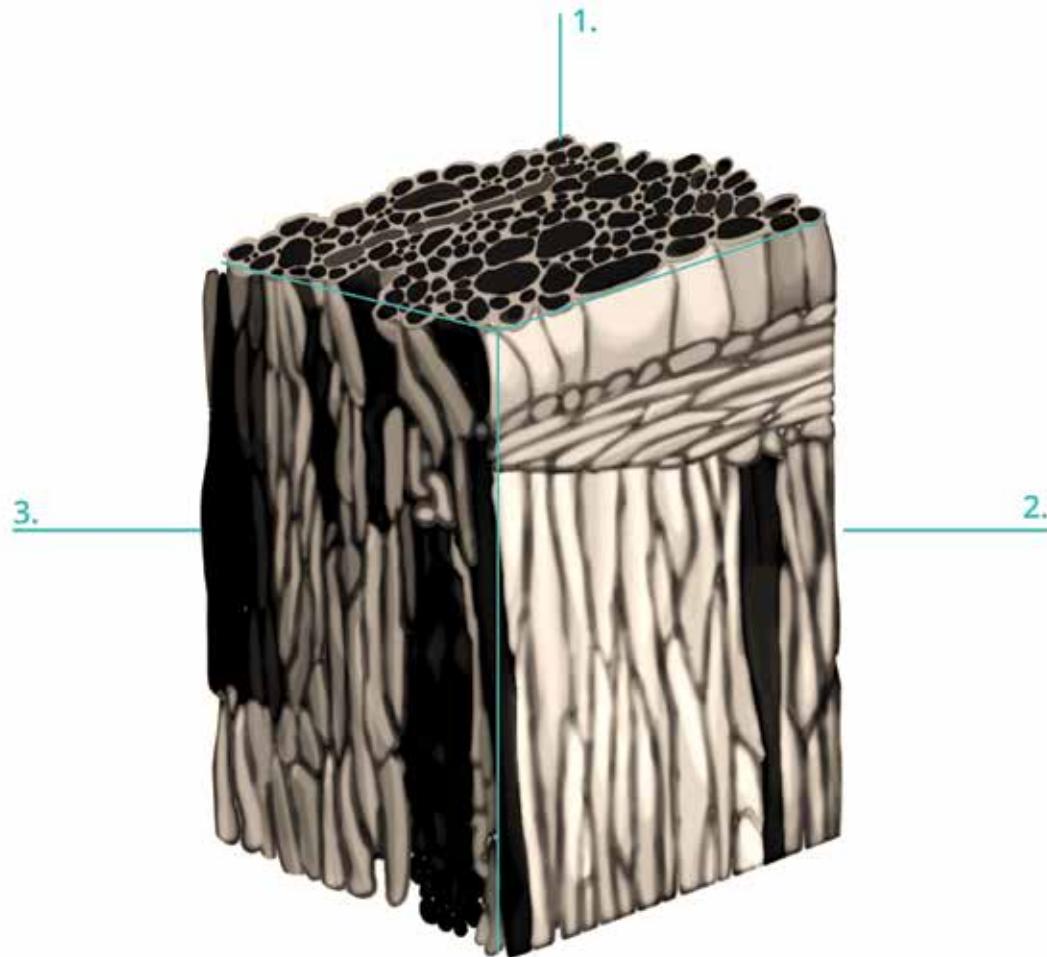


Figura 2. Orientación de los planos de estudio de la madera. 1. Plano transversal. 2. Plano radial. 3. Plano tangencial.



Para la estimación de los rasgos anatómicos de la madera es necesario un proceso de preparación, el cual depende de la densidad y dureza de la muestra. Las maderas blandas se deben sumergir en agua hasta que alcancen su contenido de humedad en el punto de saturación de las fibras, mientras que las maderas densas y duras deben ser sumergidas en agua a una temperatura entre 60 y 100 °C (García et al. 2003). Algunos autores recomiendan hervir las maderas densas en una solución de glicerina y alcohol metílico -50 % - 50 %-, o sumergirlas periódicamente en ácido fluorhídrico y posteriormente hervirlas en agua -en un recipiente altamente resistente a la acción del ácido- (García et al. 2003).

Para el montaje del tejido se deben realizar cortes directos sobre el mismo con un micrótomo de rotación, con el cual se pueden obtener cortes de espesores entre 10 µm a 40 µm dependiendo de la especie. Estos tejidos se deben teñir con fucsina básica -1 %-, y fijar el color con ácido pícrico -1 %-. Se deben lavar con etanol a diferentes concentraciones, pasando el tejido con tinción en soluciones de alcohol de 25 %, 50 %, 75 %, y 95 %, durante un minuto para cada concentración. Posteriormente, el tejido se debe deshidratar con alcohol, xilol -50 %, 50 %-, y finalmente xilol -100 %-. Un método alternativo y de fácil ejecución es teñir la muestra de madera con safranina.

El montaje y fijación definitiva del tejido se debe realizar con bálsamo de Canadá o con Eukit -solución de montaje de tejido de rápido endurecimiento-. Los cortes de los tres planos de estudio con dimensiones entre 5 a 8 mm, deben ser ubicados totalmente deshidratados sobre un portaobjetos. Se debe agregar una gota de bálsamo de Canadá o Eukit sobre los tejidos e inmediatamente poner un cubre objetos dejándolo caer libremente en posición inclinada o diagonal, con el propósito de evitar la formación de burbujas en el montaje. Se recomienda colocar un peso sobre la laminilla y dejar secar a temperatura ambiente durante 72 horas, en el caso de utilizar Eukit, o acelerar este proceso colocando el montaje en horno a una temperatura de 60 °C durante un periodo de 24 horas, si se utiliza el bálsamo de Canadá. Las laminillas secas deben limpiarse con alcohol o xilol para eliminar los excesos de bálsamo o Eukit. Las muestras deben ser debidamente etiquetadas.

El desfibrado es un proceso de disociación celular que se realiza con el propósito de medir la longitud de las fibras y la longitud de los segmentos vasculares, los cuales están relacionados con la resistencia y conducción hidráulica, respectivamente. El desfibrado consistente en la obtención de astillas y cocción de las mismas en una solución de ácido acético glacial y peróxido de hidrógeno de 20 volúmenes (1:2) hasta observar la individualización de los elementos del xilema (García et al. 2003). La tinción de los elementos anatómicos disociados se debe realizar con safranina (1 %). Se mantiene una solución de células disociadas en xilol, para su disposición en un cubreobjetos, dejando un tiempo para el secado del material por evaporación del xilol, y luego se fija este desfibrado con bálsamo de Canadá o Eukit para su posterior medición.

Una vez seleccionadas, preparadas y montadas las muestras de madera se les medirán los rasgos funcionales descritos a continuación:

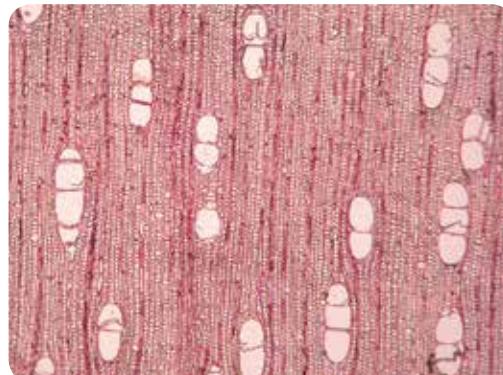
- **Agrupación de los vasos (Av):** es un rasgo de medición en el plano transversal y describe la forma en que se conectan o comunican los vasos (León y Espinoza 2001). Se ha propuesto que la agrupación de los vasos puede ser un mecanismo para evitar el bloqueo del flujo de agua aun cuando vasos individuales han sufrido cavitación por déficit hídrico y se ha reportado elevada agrupación de los vasos en ambientes áridos (Carlquist 2001). Se espera que especies de zonas secas presenten mayor agrupación de vasos que las de zonas húmedas. Las principales categorías son (Figura 3):

- Vasos solitarios: no hay contacto entre vasos adyacentes.
- Vasos múltiples radiales: hay contacto entre los poros en su cara tangencial.
- Vasos en nidos o arracimados: hay contacto entre dos o más poros en sus caras tangencial y radial simultáneamente.

a.



b.



c.

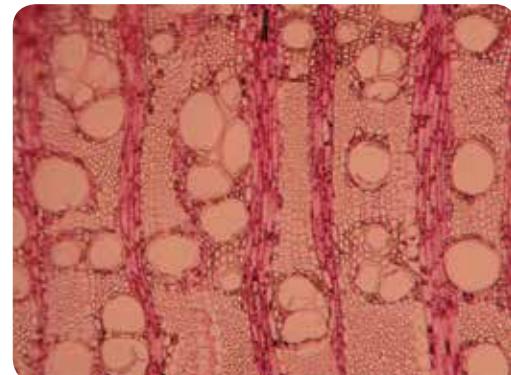


Figura 3. Tipos de agrupación de los vasos: **a.** Solitarios –*Dipteryx oleifera*–. **b.** Múltiples radiales cortos y largos –*Couma macrocarpa*–. **c.** Nidos o arracimados –*Cordia alliodora*–.

- Contenido máximo de agua en el tallo (Ct; mg/g): se obtiene dividiendo la masa de la muestra de madera fresca saturada de agua por la masa seca en el horno. La hidratación tiene que realizarse en agua destilada durante 12 horas. Es un indicador del almacenamiento de agua potencialmente utilizable para mantener el balance hídrico del xilema en períodos de sequía (Pineda et al. 2013).
- Diámetro y densidad de vasos (Div; μm - D_v ; #/ mm^2): son rasgos de medición en el plano transversal. El diámetro es definido como la dimensión de los poros y la densidad de poros se define como el número de vasos en un área determinada. Cada corte transversal debe ser dividido en cuatro secciones por dos ejes perpendiculares. El diámetro y la densidad de vasos varía entre la médula y la corteza, por lo cual se deben tomar fotografías realizando un barrido continuo entre medula y corteza para abarcar los diferentes tamaños y distribución (Figuras 4 y 5). El diámetro de vasos es el diámetro tangencial del lumen del poro en su parte más ancha descartando la pared celular. El análisis de las imágenes se puede realizar usando el software especializado ImageJ® (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>; Schneider et al. 2012). Especies con grandes diámetros presentan mayor eficiencia en el transporte de agua pero mayor vulnerabilidad a la cavitación (Carlquist 2001, Marksteijn et al. 2011).

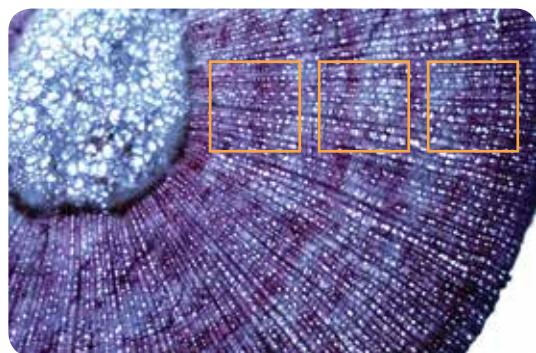


Figura 4. Barrido continuo entre médula y corteza de los vasos conductores en una rama.

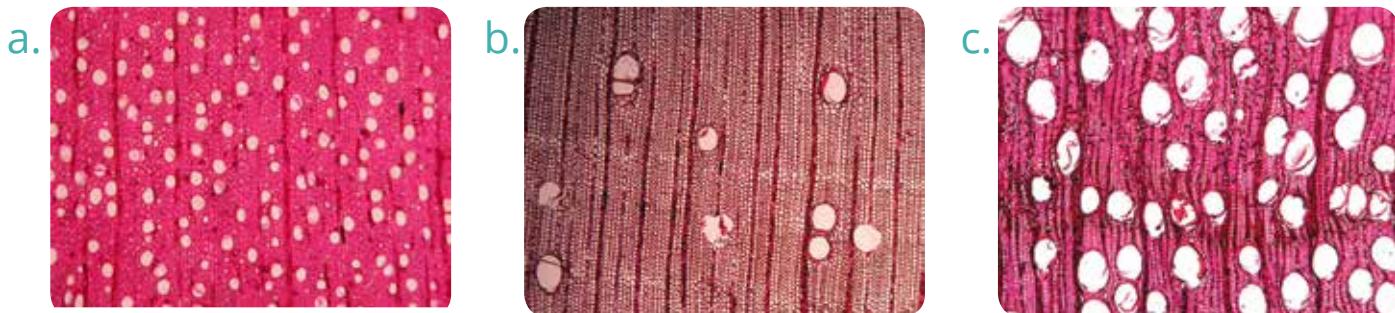


Figura 5. Tipos de diámetro de los vasos conductores: **a.** Pequeños –*Aspidosperma polyneuron*–. **b.** Medianos –*Prioria copaifera*–. **c.** Grandes –*Hieronyma alchorneoides*–.

- **Diámetro de las punteaduras intervasculares (Dip; μm):** es un rasgo de medición en el plano tangencial. Son modificaciones de la pared celular de los vasos que se forman para permitir el flujo de agua entre dos células xilemáticas. Estas aberturas presentan una areola que es el reborde generado por el engrosamiento de la pared secundaria de la célula, de ahí su nombre de punteaduras intervasculares areoladas (Figura 6). El tamaño de las punteaduras se determina mediante la medición del diámetro horizontal de la cámara de la punteadura y solo es aplicable a las alternas y opuestas. Las punteaduras actúan como filtros porosos que permiten el transporte de agua y nutrientes pero restringen el paso de burbujas de aire, patógenos y partículas entre vasos adyacentes (Crombie et al. 1985).



Figura 6. Tipos de punteaduras intervasculares: **a.** Alternas poligonales –*Schefflera morototoni*–. **b.** Opuestas –*Virola flexuosa*–. **c.** Escaleriformes –*Rhizophora mangle*–.

- **Grosor de la corteza (Gc; mm):** es el grosor de la corteza en milímetros. Se debe estimar idealmente en el tronco principal –sin embargo ver Rosell et al. 2014– y se deben evitar las porciones de la corteza que presenten verrugas, protuberancias, espinas, entre otros (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Se deben medir mínimo cinco individuos por especie y con un calibrador se deben hacer cinco mediciones por individuo. En las cortezas fisuradas, se recomienda tomar cinco mediciones aleatorias del máximo –fuera de la fisura– y mínimo –dentro de la fisura– grosor de la corteza (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). La corteza hace referencia a todos los tejidos fuera del cambium vascular, incluyendo el floema secundario, la corteza secundaria y el ritidoma (Evert y Eichhorn 2006) y es un rasgo relacionado con el soporte mecánico (Niklas 1999), la protección contra fuego y patógenos (Romero et al. 2009, Lawes et al. 2011) y el almacenamiento de agua y otros compuestos (Scholz et al. 2007, Méndez-Alonso et al. 2012).



- **Longitud y dimensiones de la pared celular de las fibras (Lf, Df; μm):** las dimensiones de la pared celular se miden en el plano transversal mientras que la longitud de las fibras se realiza sobre el material desfibrado obtenido a partir de la disociación celular. Las fibras son células imperforadas más largas que los vasos y componen más del 50 % de la estructura celular de la madera. Son las estructuras que determinan la resistencia de la madera puesto que el espesor de su pared celular determina la densidad de la misma (Figura 7). La longitud de las fibras puede estar relacionada con la disponibilidad de agua en el ambiente y en zonas secas el xilema presenta fibras más cortas (León y Espinoza 2001) y paredes celulares más gruesas. Esto sugiere que paredes celulares más gruesas dan soporte mecánico y ayudan a evitar la implosión de los vasos en situaciones de alta tensión por sequía (Barajas y Morales 1985).

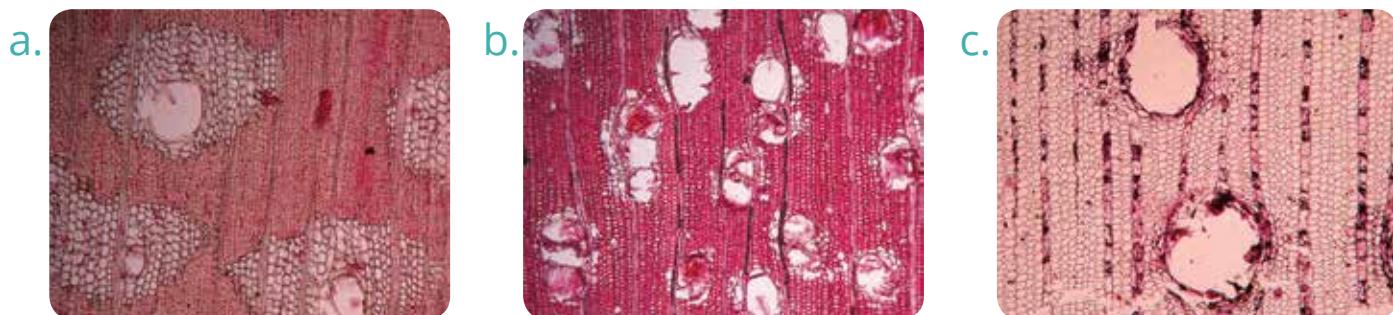


Figura 7. Tipos de fibras: **a.** Fibras de pared celular gruesa –*Ormosia cf. grandiflora*–. **b.** Fibras de pared celular delgada a gruesa –*Aniba perutilis*–. **c.** Fibras de pared celular delgada –*Anacardium excelsum*–.



- **Longitud de traqueidas (Lt; μm):** se mide sobre el material desfibrado obtenido a partir de la disociación celular. Son células xilemáticas imperforadas que tienen la función de resistencia y transporte de agua. En coníferas y algunas angiospermas basales –Winteraceae– constituyen cerca del 90 % del volumen del tejido de la madera (Figura 8).

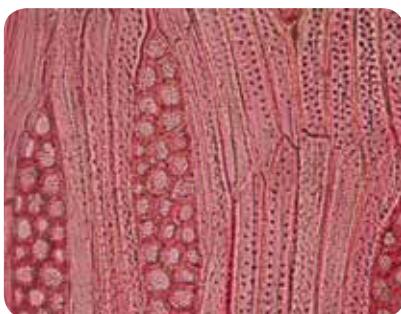


Figura 8. Traqueidas vasculares –*Handroanthus guayacan*–.



- **Platinas de perforación (Pp):** se miden en el plano radial. Son las perforaciones que se presentan en los extremos de los vasos. A través de estas perforaciones se da la conducción de agua y sales minerales y están relacionadas con la eficiencia en el transporte de agua y la capacidad de evitar el paso de burbujas de aire entre los vasos (Carlquist 2001). De acuerdo con la forma que tome la platina de perforación se presentan diferentes tipos de platinas (León y Espinoza 2001) (Figura 9):
 - Platinas de perforación simple: son platinas que en el plano radial se observa un agujero individual de forma ovalada o circular mientras que en el plano tangencial se presentan como una línea horizontal o inclinada (Wheeler et al. 1983).
 - Platinas de perforación escaleriforme: son platinas que presentan perforaciones alargadas, paralelas y separadas entre sí por barras no ramificadas. Se clasifican de acuerdo con el número de barras que se encuentran en la platina, así: menos de 10 barras, entre 10 y 20 barras y más de 20 barras (IAWA Committee 1989).
 - Platinas de perforación reticulada: son muy similares a las escaleriforme pero estas presentan conexiones verticales entre las barras horizontales dispuestas de tal forma que presentan la apariencia de una red (IAWA Committee 1989).
 - Platinas de perforación foraminada: presentan varios orificios o agujeros redondos u ovalados (Detienne 1988).

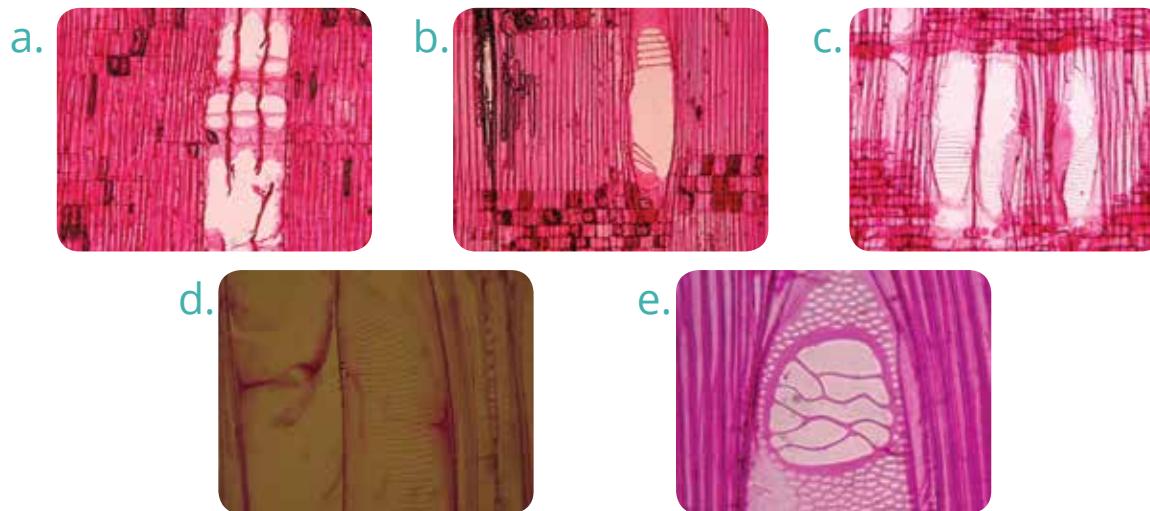


Figura 9. Tipos de platinas de perforación: **a.** Simple –*Himatanthus articulatus*–. **b.** Escaleriforme menor de 10 barras –*Otoba gracilipes*–. **c.** Escaleriforme de 10 a 20 barras –*Alnus jorullensis*–. **d.** Escaleriforme mayor a 20 barras –*Escallonia pendula*–. **e.** Reticulada –*Scheflera morototoni*–.



• Porosidad (P): es medida en el plano transversal. Describe el patrón de variación del tamaño de los poros en el ancho del anillo de crecimiento o en el plano transversal. Bissing (1982) demostró que la porosidad es uno de los rasgos que más varía con la disponibilidad de agua, es así como especies de ambientes xéricos con porosidad difusa tienden a desarrollar porosidad circular a semicircular cuando son cultivadas en ambientes húmedos. Las principales categorías son (Figura 10):

- Porosidad circular: los poros grandes se encuentran distanciados de los poros pequeños.
- Porosidad semicircular: los poros grandes se encuentran separados de los poros pequeños pero la transición entre ellos es regular.
- Porosidad difusa: los poros grandes y pequeños se encuentran distribuidos irregularmente en el plano transversal o en el anillo de crecimiento.

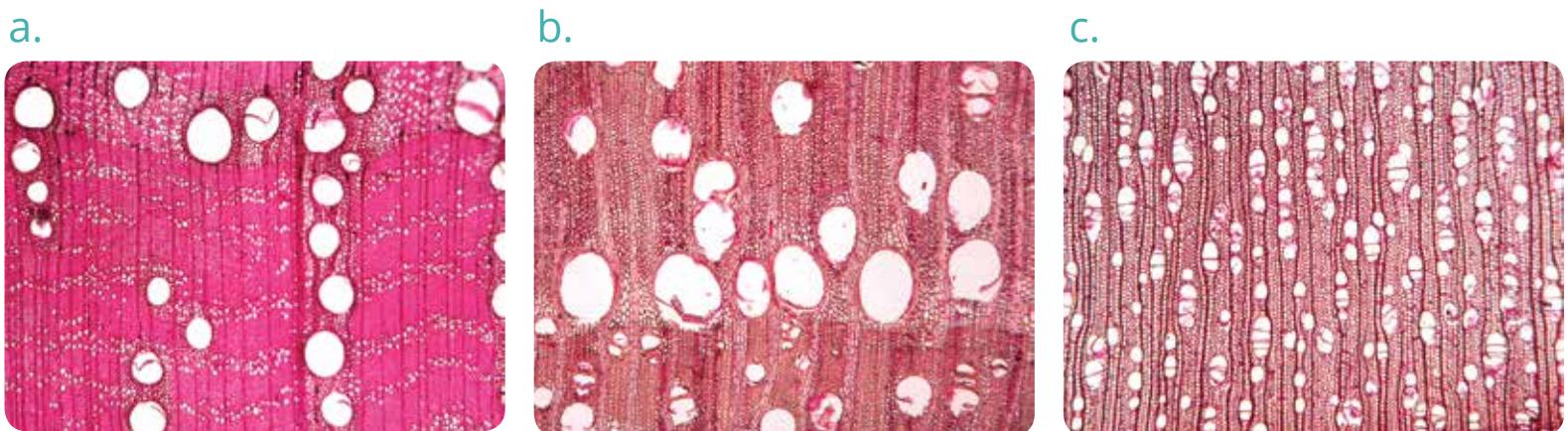


Figura 10. Tipos de porosidad de la madera: **a.** Circular -*Quercus humboldtii*-; **b.** Semicircular -*Tectona grandis*-; **c.** Difusa -*Alnus jorullensis*-.

RASGOS RADICULARES

La raíz es responsable de la transferencia de recursos entre partes subterráneas y aéreas de las plantas ya que es el órgano primario para la adquisición de agua y nutrientes, directamente o a través de asociaciones simbióticas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Las raíces deben ser desenterradas cavando un hueco que permita identificar y rastrear raíces primarias –pivotante–, secundarias y finas (< 2 mm). La profundidad de muestreo variará según el tamaño de las plantas y el tipo de suelo, siendo más factible trabajar con plantas pequeñas pues permiten excavar toda la raíz. Para determinar la extensión lateral se debe retirar una franja horizontal de suelo comenzando desde el centro de la planta hacia el exterior, siguiendo las guías o raíces gruesas (≤ 2 cm de diámetro). En casos donde los individuos están agrupados, es probable que la extensión lateral radicular sea equivalente a la mitad de la distancia entre plantas, en estos casos se debe tener cuidado con la identificación radicular por individuo (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). La colecta debe ser al menos de cinco individuos por especie.

El reto es colectar secciones de las raíces gruesas, incluyendo la mayoría de las raíces finas. Las raíces colectadas deben ser lavadas sobre un tamiz de 0,2 a 1 mm para eliminar partículas finas y pesadas. El

lavado dependerá del tipo de raíz y suelo pues las provenientes de un suelo arenoso puede requerir solo 30 segundos bajo el agua, mientras que aquellas provenientes de un suelo orgánico o con arcillas podrían requerir horas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Es importante eliminar las raíces muertas y se debe tener en cuenta que las vivas generalmente son de apariencia turgente en comparación a las muertas, que tienen una apariencia más oscura y flexible. El color no es el indicador más directo (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Las raíces sin lavar se pueden almacenar bajo condiciones de humedad y frío hasta por una semana con poca degradación de la estructura.

Para almacenar las raíces lavadas por largos períodos de tiempo se deben almacenar en una solución de etanol al 50% (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).



- **Contenido radicular de materia seca (CRMS; mg/g):** es la masa seca al horno de las raíces finas dividida entre la masa fresca saturada de agua. Altos valores de este rasgo están relacionados con alta densidad de los tejidos radiculares e inversión en defensas estructurales, pero con bajas tasas de descomposición del tejido en el suelo. Este rasgo ofrece información similar a la densidad de la raíz, con la ventaja que es más sencillo de obtener.



• **Densidad de la raíz (Dr; g/cm³):** se calcula a partir de la división entre la masa radicular y el volumen fresco de dicha masa de raíces. El volumen se deriva de la longitud total de las raíces y su radio promedio, suponiendo que las raíces son cilindros. Altos valores de densidad de la raíz están correlacionados con mayor resistencia a la ruptura y a daños por herbívoros, así como menores tasas de descomposición (Fortunel et al. 2012).



• **Extensión lateral máxima (Elm; cm):** es la distancia desde el centro de la planta hasta donde las raíces pueden adquirir recursos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Determina la capacidad de las plantas para interactuar con la heterogeneidad espacial de los recursos en el suelo. Puede ser medido principalmente en plantas pequeñas o también en plantas grandes de manera gruesa por observación de árboles derribados.



• **Longitud radicular específica (LRE; cm/g):** es la relación entre la longitud y el peso seco de las raíces finas (< 2 mm de diámetro). Para determinar la longitud se deben digitalizar las raíces con un escáner a una resolución real de 1600 dpi, -lo que proporciona una resolución de 15 µm que es la mitad del diámetro de las raíces finas de cualquier planta- con adaptador de transparencias para iluminar los elementos en la superficie del escáner desde arriba. Para un gran número de raíces se recomienda la aplicación de WinRHIZO (Régent Instruments, Quebec-Canadá) o el software libre Rootedge (Kaspar y Ewing 1997). Las raíces escaneadas deben ser secadas a 60 °C por 48 horas y posteriormente pesadas. Es un rasgo análogo al AFE pero bajo el suelo y hace referencia a la relación entre una unidad de adquisición –longitud– y la inversión en recursos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Generalmente, plantas con alta LRE despliegan mayor superficie de absorción por unidad de masa seca invertida y se considera que tienen mayores tasas potenciales de absorción de agua y nutrientes, menor vida útil y tasa de crecimiento superior a plantas de baja LER (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).



• **Profundidad de enraizamiento (Pe; cm):** es definido por la profundidad máxima del suelo a la que la planta adquiere los recursos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Puede ser medido en plantas pequeñas o grandes, en cualquier caso usando categorías gruesas –superficial, media, profunda–, por observación de árboles derribados.

RASGOS REGENERATIVOS

-  • Masa de la semilla (Ms; mg): es la masa seca de la semilla expresada en miligramos. Las semillas colectadas deben ser almacenadas en bolsas ziploc y en nevera. Previo al procesamiento deben ser removidas las estructuras accesorias como espinas o alas. Las semillas de cada individuo deben ser secadas en horno a 80 °C durante 72 horas y deben ser pesadas inmediatamente después de ser sacadas para evitar que adquieran humedad del ambiente (Cornelissen et al. 2003). Especies con semillas muy pequeñas necesitarán más semillas por individuo para tener la masa con error razonable. Para obtener el peso de las semillas por especie, se debe realizar el pesaje de 100 o 1.000 semillas, según sea el caso. Las semillas o frutos colectados deben ser maduros y sanos por lo que se recomienda colectar al menos cinco frutos de cada individuo –mínimo cinco individuos por especie– pero es preferible colectar más individuos por especie (Cornelissen et al. 2003). Es un rasgo que influencia las estrategias de regeneración y dispersión, también las tasas de sobrevivencia de las plántulas (Leishman et al. 2000). Especies con grandes semillas tienen mayor sobrevivencia bajo condiciones de baja luminosidad que las semillas pequeñas (Leishman y Westoby 1994, Walters y Reich 2000).

-  • Síndrome de dispersión (Sd): es un indicador grueso de la capacidad de las plantas para colonizar nuevos sitios. Depende, entre otros factores, de la dispersión de sus semillas por diferentes vectores. Por ejemplo, semillas livianas de árboles emergentes del dosel son fácilmente dispersadas por el viento (Falster y Westoby 2003, Condit et al. 1996) teniendo una mayor distancia de dispersión frente a otros vectores (Clark et al. 1999). Las principales categorías son Van der Pijl (1969):
 - Autocoria: las especies se dispersan por sus propios medios principalmente a través de la gravedad.
 - Anemocoria: semillas generalmente de tamaño pequeño con estructuras aladas, copetes o pelos para ser dispersadas por el viento.
 - Balisticocoria: semillas dispersadas mecánicamente y son arrojadas una vez la cápsula abre explosivamente.
 - Hidrocoria: frutos y/o semillas adaptadas a través de membranas que garantizan la impermeabilidad y cámaras de aire que permiten la flotación, en algunos casos con espinas o estructuras de anclaje.
 - Zoocoria: dispersión por animales: **1.** Dispersión por fauna no voladora, presenta frutos con alguna carnosidad atractiva para los animales. **2.** Dispersión por fauna voladora –aves y murciélagos– presentando drupas o bayas carnosas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D. D., y P. B. Reich. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86:1272-1281.
- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia* 84:391-397.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79:439-449.
- Augspurger, C. K., y C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distances, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61:211-217.
- Baker, T., O. L. Phillips, Y. Malhi, A. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, E. Erwin, T. J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, et al. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10:545-562.
- Baldini, E., O. Facini, F. Nerozzi, F. Rossi, y A. Rotondi. 1997. Leaf characteristics and optical properties of different woody species. *Trees* 12:73-81.
- Barajas Morales, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin* n.s. 6:355-364.
- Baraloto, C., T. C. E. Paine, L. Poorter, J. Beauchene, D. Bonal, A. M. Domenach, B. Hérault, S. Patiño, J. C. Roggy, y J. Chave. 2010a. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13:1338-1347.
- Baraloto, C., C. E. T. Paine, S. Patiño, D. Bonal, B. Herault, y J. Chave. 2010b. Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional Ecology* 24:208-216.
- Bissing, D. R. 1982. Variation in qualitative anatomical features of the xylem of selected dicotyledonous woods in relation to water availability. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 371-384.
- Borchert, R., G. Rivera, y W. Hagnauer. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropical* 34:27-39.
- Brodrribb, T. J., y T. S. Field. 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforest. *Plant, Cell and Environment* 23:1381-1388.
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. 2nd edn. Berlin: Springer-Verlag.
- Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.

- Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, D. Eamus, H. Fölster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, et al. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145:87-99.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, y A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351-366.
- Chazdon, R. L., B. Finegan, R. S. Capers, B. Salgado-Negret, F. Casanoves, V. Boukili, y N. Norden. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42:31-40.
- Clark, J. S., M. Silman, R. Kern, E. Mackie, y J. HilleRisLambers. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80:1475-1494.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, y F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Comas, L. H., T. J. Bouma, y D. M. Eissenstat. 2002. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* 132:34-43.
- Condit, R., S. Hubbell, y R. Foster. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7:405-416.
- Conti, G., y S. Díaz. 2013. Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology* 101:18-28.
- Cornelissen, J. H. C., y K. Thompson. 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist* 135:109-114.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Cornwell, W. K., J. H. C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Correpaal, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N. Pérez-Harguindeguy, et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11:1065-1071.
- Cornwell, W. K., y D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in the distribution of trait values across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.
- Cortez, J., E. Garnier, N. Pérez-Harguindeguy, M. Debussche, y D. Gillon. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* 296:19-34.

Craine J. M., W. G. Lee, W. J. Bond, R. J. Williams, y L. C. Johnson. 2005. Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. *Ecology* 86:12-19.

Crombie, D. S., M. F. Hipkins, y J. A. Milburn. 1985. Gas penetration of pit membranes in the xylem of Rhododendronas the cause of acoustically detected sap cavitation. *Australian Journal of Plant Physiology* 12:445-453.

Detienne, P. 1988. Course ilustré d'anatomie des Bois. Centre Technique Forestier Tropical. Departament du CIRAD. France.

Diaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.

Easdale, T. A., y J. R. Healey. 2009. Resource-use-related traits correlate with population turnover rates, but not stem diameter growth rates, in 29 subtropical montane tree species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11:203-218.

Evert, R. F., y S. E. Eichhorn. 2006. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.

Falster, D., y M. Westoby. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution* 18:337-343.

Font Quer P. 1985. Diccionario de Botánica. Editorial Labor. Barcelona.

Fortunel, C., P. V. Fine, y C. Baraloto. 2012. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 neotropical tree species. *Functional Ecology* 26:1153-1161.

García, E., L. Guindeo Casasús, C. Peraza Oramas, y P. de Palacios. 2003. La madera y su anatomía. Coedición Fundación Conde del Valle de Salazar. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid.

Garnier, E., J. L. Salager, G. Laurent, y L Sonié. 1999. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist* 143:119-129.

Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet, y G. Laurent. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688-695.

Garnier, E., J. Cortez, G. Billes, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630-2637.

Givnish, T. J. 1979. On the adaptive significance of leaf form. En: Solbrig, O. T., S. Jain, G. B. Johnson, P. H. Raven, eds. *Topics in plant population biology*. New York: Columbia University Press.

- Gleason, S. M., D. W. Butler, K. Ziemska, P. Waryszak, y M. Westoby. 2012. Stem xylem conductivity is key to plant water balance across Australian angiosperm species. *Functional Ecology* 26:343-352.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255-260.
- Guo, D., M. Xia, X. Wei, W. Chang, Y. Liu, y Z. Wang. 2008. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist* 180:673-683.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. P. Pockman, S. D. Davis, y K. A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457-461.
- Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck, y H. A. Mooney. 1995. Drought responses of Neotropical dry forest trees. En S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*, pp. 243-276. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Huang, B., y D. M. Eissenstat. 2000. Linking hydraulic conductivity to anatomy in plants that vary in specific root length. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125:260-264.
- IAWA Committee. 1989. IAWA List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* 10:21.332.
- Jacobsen, A. L., R. B. Pratt, S. D. Davis, y F. W. Ewers. 2008. Comparative community physiology: non convergence in water relations among three semi-arid shrub communities. *New Phytologist* 180:100-113.
- Kahmen, S. 2004. Plant trait responses to grassland management and succession. *Dissertationes Botanicae* 382:1-122.
- Kaspar, T., y R. Ewing. 1997. ROOTEDGE: Software for measuring root length from desktop scanner images. *Agronomy Journal* 89:932-940.
- Kazakou, E., D. Vile, B. Shipley, C. Gallet, y E. Garnier. 2006. Covariations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20:21-30.
- Kazakou, E., C. Violle, C. Roumet, C. Pintor, O. Gimenez, y E. Garnier. 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany* 104:1151-1161.
- Kembel, S., y J. Cahill. 2011. Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities. *PLoS ONE* 6:E19992.



- King, D. A. 1990. The adaptive significance of tree height. *The American Naturalist* 135:809-828.
- King, D. A., S. J. Davies, S. Tan, y Noor N. S. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94:670-680.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419-428.
- Kitajima, K., y L. Poorter. 2010. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New Phytologist* 186:708-721.
- Klimesová, J., y L. Klimes. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:115-129.
- Klimes L., J. Klimesová, R. Hendriks, y J. van Groenendaal. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*.
- Kohyama, T., E. Suzuki, T. Partomihardjo, T. Yamada, y T. Kubo. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 91:797-806.
- Lavorel, S., y K. Grigulis. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128-140.
- Lawes, M. J., A. Richards, J. Dathe, y J. J. Midgley. 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology* 212:2057-2069.
- Leishman, M. R., y M. Westoby. 1994. The role of large seed size in shaded conditions — experimental evidence. *Functional Ecology* 8:205-214.
- Leishman, M. R., I. J. Wright, A. T. Moles, y M. Westoby. 2000. The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edn (ed. by M. Fenner), pp. 31–57. CAB International, Wallingford, UK.
- León, H. W., y N. Espinoza de Pernía. 2001. Anatomía de la madera. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Markesteijn, L., L. Poorter, F. Bongers, H. Paz, y L. Sack. 2011. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* 191:480-495.
- McCulloh, K. A., F. C. Meinzer, J. S. Sperry, B. Lachenbruch, S. L. Voelker, D. R. Woodruff, y J. C. Domec. 2011. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. *Oecologia* 167:27-37.

- Meinzer, F. C., D. R. Woodruff, J. C. Domec, G. Goldstein, P. I. Campanello, M. G. Gatti, y R. Villalobos-Vega. 2008. Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia* 156:31-41.
- Méndez-Alonso, R., H. Paz, R. Cruz-Zuluaga, J. A. Rosell, y M. E. Olson. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93:2397-2406.
- Méndez-Alonso R, F. Pineda-García, H. Paz, J. A. Rosell, y M. E. Olson. 2013. Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees* 27:745-754.
- Moles, A. T., D. S. Falster, M. R. Leishman, y M. Westoby. 2004. Small-seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology* 92:384-396.
- Muller-Landau, H. C. 2010. The tolerance-fecundity trade off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:4242-4247.
- Navas, M. L., B. Decout, C. Roumet, J. Richarte, J. Garnier, y E Garnier. 2003. Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *New Phytologist* 159:213-228.
- Nicotra, A., N. Babicka, y M. Westoby. 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130:136-145.
- Niinemets, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82:453-469.
- Niklas, K. J. 1999. The mechanical role of bark. *American Journal of Botany* 86:465-469.
- Nutsch, W. 1992. *Tecnología de la madera y del mueble*. Reverté.
- Paine, C. E., C. Baraloto, y S. Díaz. 2015. Optimal strategies for sampling functional traits in species-rich forests. *Functional Ecology* DOI: 10.1111/1365-2435.12433.
- Paula, S., y J. G. Pausas. 2011. Root traits explain different foraging strategies between resprouting life histories. *Oecologia* 165:321-331.
- Paz, H. 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forests sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* 35:318-332.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, F. Vendramini, M. Cabido, y A. Castellanos. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21-30.



- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.
- Pineda-García, F., H. Paz, y F. Meinzer. 2003. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment* 36:405-18.
- Poorter, L., y F. Bongers. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733-1743.
- Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manríquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martínez-Ramos, S. J. Maszer, et al. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908-1920.
- Poorter, L., I. McDonald, A. Alarcón, E. Fichtler, J. C. Licona, M. Peña-Claros, F. Sterck, Z. Villegas, y U. Sass-Klaassen. 2010. *New Phytologist* 185:481-492.
- Reich, P. B., M. B. Walters, y D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:13730-13734.
- Reich, P. B., M. B. Walters, M. G. Tjoelker, D. Vanderklein, y C. Buschena. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Ecology* 12:395-405.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, y W. D. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby, y M. B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164:S143-S164.
- Rijkers, T., T. L. Pons, y F. Bongers. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical differing in shade tolerance. *Functional Ecology* 14:77-86.
- Romero, C., B. M. Bolker, y C. E. Edwards. 2009. Stem responses to damage: the evolutionary ecology of *Quercus* species in contrasting fire regimes. *New Phytologist* 182:261-271.
- Rosell, J. A., S. Gleason, R. Méndez-Alonso, Y. Chang, y M. Westoby. 2013. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist* 201:486-497.
- Royer D. L. 2001. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. *Review of Paleobotany and Palynology* 114:1-28.

- Ruiz-Jaen, M. C., y C. Potvin. 2011. Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytologist* 189:978–987.
- Ryser, P., y H. Lambers. 1995. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast-and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* 170:251-265.
- Santiago L. S., K. Kitajima, S. J. Wright, y S. S. Mulkey. 2004. Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia* 139:495-502.
- Schneider, C. A., W. S. Rasband, y K. W. Eliceiri. 2012. NIH Image to Image]: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9:671-675.
- Scholz, F. G., S. J. Bucci, G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. C. Franco, y F. Miralles-Wilhelm. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment* 30:236-248.
- Silla, F., y A. Escudero. 2003. Uptake, demand and internal cycling of nitrogen in saplings of Mediterranean *Quercus* species. *Oecologia* 136:28-36.
- Sobrado, M. A. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96:19-23.
- Sperry, J. S. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 104:13-23.
- Sperry, J. S., F. C. Meinzer, y K. A. McCulloh. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* 31:632-645.
- Sterck, F. J., y F. Bongers. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* 89:1-13.
- Sterck, F. J., H. A. van Gelder, y L. Poorter. 2006. Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in a Bolivian forest. *Journal of Ecology* 94:1192-1200.
- Suzuki, J. I., y J. Stuefer. 1999. On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plant Species Biology* 14:11-17.
- Swenson, N. G., y B. J. Enquist. 2008. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *American Journal of Botany* 95:516-519.
- Syvertsen, J. P., J. Lloyd, C. McConchie, P. E. Kriedemann, y G. D. Farquhar. 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant Cell and Environment* 18:149-157.



- Thomas, S. C. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. American Journal of Botany 83:556-566.
- Turner, I. M. 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest Cambridge: Cambridge University Press.
- Van Gelder, H. A., L. Poorter, y F. J. Sterck. 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. New Phytologist 171:367-378.
- Van der Pijl, L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. New York, NY. Springer-Verlag.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116:882-892.
- Walters, M. B., y P. B. Reich. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. Ecology 81:1887-1901.
- Wells, C. E., y D. M. Eissenstat. 2003. Beyond the roots of young seedlings: the influence of age and order on root physiology. Journal of Plant Growth Regulation 21:324-334.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil 199:213-27.
- Westoby, M., M. Leishman, y J. Lord. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 351:1309-1318.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, y I. J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematics 33:125-159.
- Wheeler, E. A. 1983. Intervascular pit membranes in *Ulmus* and *Celtis* native to the USA. IAWA Bulletin 4:79-88.
- Wilson, P. J., K. Thompson, y J. C. Hodgson. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist 143:155-162.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428:821-827.
- Wright, S. J., K. Kitajima, N. J. B. Kraft, P. B. Reich, I. J. Wright, D. E. Bunker, R. Condit, J. W. Dalling, S. J. Davies, S. Díaz, et al. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. Ecology 91:3664-3674.



CAPÍTULO 3

PROTOCOLO PARA LA MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES EN AVES

INTRODUCCIÓN

La idea de que la diversidad funcional está más relacionada con procesos ecosistémicos que la diversidad de especies tiene serias consecuencias sobre la toma de datos y decisiones en relación a la conservación de la biodiversidad (Díaz y Cabido 2001, Flynn et al. 2009, Devoto et al. 2012). Es prioritario identificar los rasgos que determinan cómo las especies responden a cambios en el ambiente –rasgos de respuesta *sensu* Luck et al. (2012)– y cómo las especies contribuyen o tienen efectos sobre procesos a nivel ecosistémico –rasgos de efecto *sensu* Luck et al. (2012)–. Los rasgos funcionales son caracteres morfológicos, fisiológicos y de historia de vida que afectan el desempeño biológico de los individuos, son escalables a otros niveles de organización biológica como poblaciones y comunidades, y pueden estar involucrados en procesos a nivel ecosistémico como la regeneración de sistemas perturbados a través de la dispersión de semillas, el control de plagas y la polinización, entre otros (Figura 1); –ver capítulo escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos; Violette et al. 2007–. Estos rasgos determinan en gran medida cómo los organismos responden ante cambios en el ambiente y por lo tanto están relacionados con la resistencia y resiliencia de individuos, poblaciones y comunidades (p. ej. Hausner et al. 2003, Ockinger et al. 2010, Azeria et al. 2011, Langlands et al. 2011, Luck et al. 2012). Algunos rasgos de historia de vida, por ejemplo el uso de hábitat o gremio trófico, sólo pueden medirse con referencia al ambiente circundante, representando una conexión más directa con respecto a cambios ambientales y el funcionamiento de los ecosistemas que los caracteres morfológicos.

Juan Pablo López Ordóñez
F. Gary Stiles
Juan Luis Parra Vergara



Uno de los primeros intentos de organizar las especies de acuerdo a su rol o función en el ecosistema fue propuesto por Charles Elton en su libro “Animal Ecology” (1927). El término que utilizó Elton para referirse al estatus de una especie en su comunidad fue el de nicho. Esta idea fue retomada por Salt (1953) y Root (1967), quienes asignaron diferentes especies de aves a grupos determinados según su comportamiento de alimentación. A Root se le reconoce como la primera autora en introducir el concepto de gremio ecológico, que fue definido como “un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos de una manera similar” (Root 1967, p. 335). El concepto de gremio ha sido ampliamente utilizado en la ecología de las aves (p. ej. Noon 1981, Verner 1984, Szaro 1986, Rogers y Smith 1993, Rodríguez et al. 2007) y sus consecuencias a nivel de comunidad y ecosistema son directas y relativamente intuitivas. Por ejemplo, es claro que las consecuencias de eliminar al gremio de las aves nectarívoras o frugívoras de una comunidad neotropical pueden ser graves para el funcionamiento de un ecosistema (Howe et al. 1985, Kaiser-Bunbury et al. 2010, Tylianakis et al. 2010). De manera similar, se ha reportado que eliminar depredadores topo y aquellas aves que cumplen un papel de controladoras de herbívoros, y agentes de enfermedades como mosquitos, tiene graves consecuencias sobre el funcionamiento y estabilidad de un ecosistema (Loyn et al. 1983, Terborgh et al. 1997, Croll et al. 2005, Estes et al. 2011).

A pesar del entendimiento y utilidad potencial del concepto de gremio, su aplicación práctica es bastante complicada debido al poco conocimiento directo de la dieta de las aves. Una cantidad significativa de asignaciones de aves a gremios tróficos son subjetivas y cualitativas. Vale la pena mencionar el caso de los colibríes, asignados por defecto a la categoría de nectarívoros y es conocido que muchas especies consumen en una proporción parecida pequeños artrópodos (Stiles 1995). Una solución potencial a esta manera de categorizar especies en gremios tróficos es utilizar los rasgos funcionales de los individuos. Por ejemplo, rasgos relacionados con el pico pueden reflejar el tipo de alimento consumido y rasgos relacionados con la locomoción pueden indicar estrategias de dispersión y escape de depredadores que influyan en su éxito en un ecosistema (Moermond y Denslow 1985, Lerner et al. 2011, Cruden 1972, Dalsgaard et al. 2011, Grant y Grant 2014). Por lo tanto, es posible cuantificar características a nivel individual que puedan ser interpretadas a nivel de comunidad para agrupar entre especies.

La alta diversidad fenotípica presente en las aves es muestra de las múltiples adaptaciones a diferentes ambientes (Jarvis et al. 2014). Debido a la alta heterogeneidad ambiental presente en Colombia, es posible que estemos subvalorando un valioso componente de nuestra biodiversidad en relación a los rasgos funcionales. Aún se descubren nuevas especies de aves gracias a estudios de morfología, plumaje, ecología, acústica, biología molecular y patrones biogeográficos. En los últimos 15 años se han descrito 29 nuevas especies de aves en Colombia (Caicedo-Rosales et al. 2014). Algunas de estas nuevas especies podrían estar cumpliendo funciones a nivel ecosistémico como la polinización, dispersión de semillas y control biológico de plagas, lo cual justificaría aún más la conservación tanto de sus poblaciones como de su hábitat.

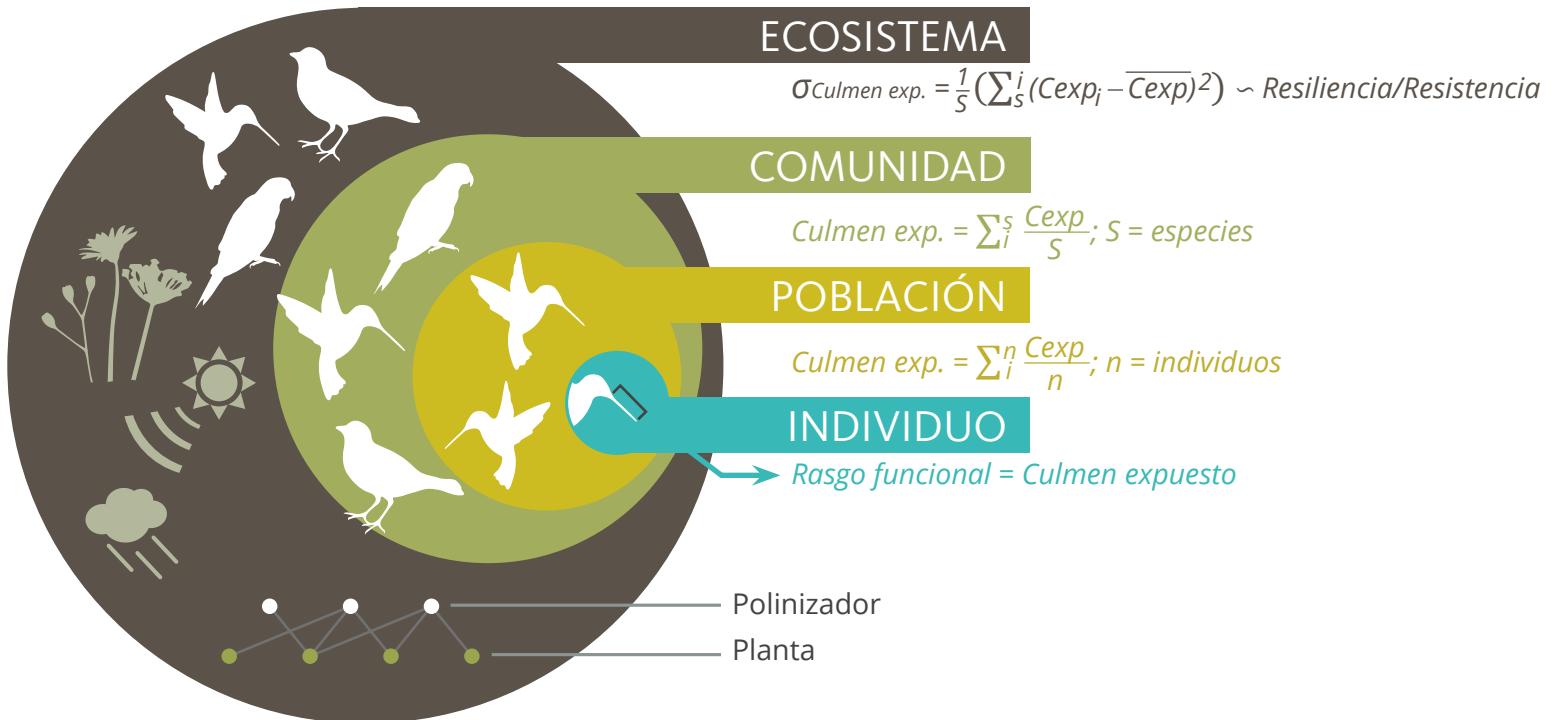


Figura 1. El estudio de los rasgos funcionales permite responder preguntas a diferentes niveles de organización biológica. Los rasgos funcionales son usualmente tomados en individuos y reflejan caracteres cuya variación repercute sobre el éxito individual. La variación entre poblaciones de los rasgos funcionales puede reflejar plasticidad fenotípica o adaptaciones locales a las condiciones ambientales de cada lugar. A nivel comunitario, la distribución de los valores de los rasgos funcionales entre especies que coexisten puede ser informativa acerca de los mecanismos de estructuración comunitaria –filtros ambientales, competencia-. Eventualmente, es posible que exista una relación entre la variación de un rasgo funcional, en este caso la varianza en la longitud del culmen expuesto y una propiedad o proceso a nivel ecosistémico como puede ser la polinización, que determina en parte la resiliencia de un sistema ante disturbios.

Aunque resulta difícil asignar una función particular a cada rasgo de un individuo, la integración de múltiples rasgos puede ser informativa acerca del crecimiento, supervivencia y reproducción de los individuos y poblaciones, así como de interacciones tanto con otras especies como con su medio abiótico. Por ejemplo, estudios acerca del tamaño y la forma del ala indican capacidades de dispersión que han sido relacionadas con la capacidad de persistencia de especies en paisajes fragmentados, migración y potencial de diversificación (Moore et al. 2008, Burney y Brumfield 2009). Una de las grandes preguntas hoy en día es cómo van a responder las especies ante el cambio climático (p. ej. Buermann et al. 2011) y la habilidad de dispersión puede ser clave en determinar esta respuesta. A nivel de comunidades, se presume que la variación de rasgos funcionales es clave para determinar la composición y distribución de abundancias de las especies (Feinsinger 1976, Webb et al. 2002, Lovette y Hochaka 2006, Abrahamsky y Kessler 2010, Graham et al. 2012, Hille Ris Lambers et al. 2012, Ghosh-Harihar 2014). Rasgos como la forma del ala, el tamaño corporal y la forma del pico han sido utilizados para predecir el resultado de competencia interespecífica en colibríes (Pitelka 1951, Feinsinger y Chaplin 1975, Altshuler 2006). Otra área en gran auge es la generación de índices de diversidad funcional que tratan de capturar o resumir información de múltiples rasgos funcionales en uno o pocos parámetros

(Mouchet et al. 2010, Pausas y Verdú 2010, Villéger et al. 2008) que puedan ser contrastados con índices de otras dimensiones de la diversidad. Estos estudios han identificado áreas donde existen incongruencias entre los valores de los diferentes componentes de la diversidad de aves (Devictor et al. 2010, Weinstein et al. 2014), evidenciando que la diversidad funcional entrega información complementaria a las dimensiones taxonómica y filogenética. Finalmente, existen algunos estudios que relacionan de manera directa los rasgos funcionales de aves con procesos ecosistémicos. La mayoría se refieren a situaciones donde se extirpa la totalidad o una fracción -p. ej. un gremio- de la comunidad de aves o donde se introduce una especie (Anderson et al. 2011). Uno de los ejemplos más impactantes es la pérdida de nitrógeno en toda una isla, debido a la extirpación de las

aves por la introducción de un depredador tope, en este caso los zorros (Croll et al. 2005). Sin embargo, existen claros ejemplos del papel que juegan especies particulares o la comunidad de aves en procesos tan importantes como la dispersión de semillas (García et al. 2013, Bouffard y Brooks 2014) y la polinización (Cruden 1972, Stiles 1975).

Este capítulo describe una serie de rasgos funcionales que influencian el crecimiento, supervivencia y fecundidad de los individuos, por lo tanto promueven cambios demográficos a nivel poblacional que eventualmente tienen repercusiones a nivel ecosistémico (Luck et al. 2012). La mayoría de rasgos descritos en este protocolo han sido utilizados en numerosas investigaciones relacionadas con ecomorfología, ecología



y diversidad funcional, radiación adaptativa, dispersión de especies y ecología evolutiva en avifauna del neotrópico (Wolf et al. 1976, Rico-Guevara 2008, Clark 2010, Temeles et al. 2010, Parra et al. 2010, Derryberry et al. 2012, Graham et al. 2012, Luck et al. 2012). La intención principal es identificar una serie de rasgos que puedan tomarse de manera sistemática en muchas especies de aves y relacionarlos potencialmente con procesos que afectan su eficacia biológica y procesos ecosistémicos.

CONSIDERACIONES PARA LA TOMA DE DATOS

SELECCIÓN DE INDIVIDUOS

Este protocolo tiene por objeto identificar una serie de rasgos morfométricos y de historia de vida a medir en las aves y describir de manera detallada como pueden ser cuantificados. Los rasgos pueden ser medidos a partir de especímenes en colecciones biológicas, en individuos vivos capturados en campo o a través de la recopilación de información secundaria. Es importante tener claridad sobre la pregunta de investigación porque la selección de los rasgos funcionales dependerá de la variable ambiental o proceso ecosistémico de interés. Adicionalmente, teniendo en cuenta la pregunta u objetivo, es clave especificar cuantos individuos serán medidos –esto asociado con la disponibilidad de especímenes o individuos capturados en campo–, identificar si el estudio es intra o interespecífico y si existe un grupo de interés dentro de la población –machos, hembras, adultos, inmaduros, juveniles o volantones–, lo que determina en parte el número de ejemplares a medir.

TOMA DE DATOS EN CAMPO

La medición de los rasgos funcionales en campo se debe realizar teniendo en cuenta las siguientes recomendaciones:

- Es indispensable que se registre información relacionada con la localidad específica –departamento, municipio, vereda, coordenadas geográficas y elevación–, fecha de captura, hábitat y finalmente la categoría mínima de identificación –p. ej. género, especie y subespecie–.
- Todos los individuos capturados deben tener un registro fotográfico –en muchos casos es recomendable tomar una foto del rasgo funcional– y en caso de colecta de ejemplares se recomienda seguir el protocolo de preparación de especímenes, tejidos y contenido estomacal propuesto por Villareal et al. (2004). Posteriormente, se debe realizar el respectivo depósito en una colección biológica tanto del espécimen como de la información asociada.
- Para fines de comparación con otros estudios y bases de datos, es necesario realizar una descripción detallada de la metodología utilizada para la medición de rasgos y una estimación del error o incertidumbre de los datos tomados por cada investigador con el fin de poder combinar de manera adecuada diferentes fuentes de información.
- Se debe incluir información del sexo, estado de muda y reproductivo de los individuos muestreados. Se recomienda seguir el sistema propuesto por Wolfe et al. (2010) y Howell et al. (2003) para aves neotropicales.

TOMA DE DATOS EN COLECCIONES BIOLÓGICAS

Se recomienda seguir las siguientes recomendaciones para la medición de los rasgos funcionales a partir de especímenes:

- Se deben seleccionar individuos en buen estado de preservación y en lo posible, evitar la medición de rasgos que fueron modificados por el proceso de preparación del espécimen –p. ej. longitud total-. Es necesario reportar la medición de rasgos en especímenes con estructuras rotas, plumaje en mal estado o excesivamente desgastado e individuos en fase de muda o sin plumas.



- Los instrumentos de medición deben ser revisados antes y durante la toma de datos, verificando que estén correctamente calibrados y en buen estado.
- Los especímenes preservados son frágiles y pueden dañarse con los instrumentos de medición, por lo tanto las mediciones deben hacerse con cuidado siguiendo las recomendaciones del curador de cada colección.
- Se recomienda incluir la información adicional que está reportada en la etiqueta del espécimen como el sexo, edad, coloración partes blandas, hábitat, elevación, entre otras.
- La comparación de rasgos entre especímenes de colección e individuos vivos debe ser realizada con precaución debido a posibles diferencias ocasionadas durante la preparación.

EQUIPO Y MATERIALES

A continuación se describen los principales equipos y materiales para la medición de rasgos funcionales de aves en campo y colecciones biológicas. Para fines de estandarización se recomienda que la medida de masa corporal sea registrada en gramos (g), los rasgos morfométricos en milímetros (mm) y las áreas en (mm²). Los valores reportados para cada medida dependen de la precisión del equipo utilizado. Es recomendable utilizar equipos que permitan una precisión de al menos dos números decimales para cada medida.

- **Bolsas de tela:** se utilizan para el almacenamiento de los especímenes en campo y así mantener al ave capturada durante el proceso de revisión de las redes de niebla y el procesamiento de otros individuos capturados. Se recomienda tener bolsas de tela de colores oscuros que permitan el paso del aire y un secado rápido. Deben tener diferentes tamaños y un cordón que permita cerrarlas.
- **Calibradores, pie de rey o vernier:** es útil para la medición de los rasgos morfométricos. Se recomienda usar un calibrador digital o de reloj, idealmente aquellos con conexión electrónica, agilizando el registro de datos. El calibrador no debe estar oxidado o doblado y debe ser revisado y calibrado constantemente para evitar errores en las mediciones. No se deben hacer aproximaciones más allá de lo medible por el instrumento. Se recomienda utilizar aquellos que miden hasta 150 mm.

- **Pesolas:** permite la medición de la masa corporal de los individuos en campo. Se recomiendan pesolas con una precisión hasta de 0,1 g para individuos con un peso menor a 10 g y 0,5 g para individuos con un peso entre 10 a 100 g. Se pueden usar pesas o grameras portátiles. Se recomienda el uso de pesolas colgantes, especialmente para aquellos individuos que excedan la escala de medición y no quepan en el plato de la gramera (20-500 g). Las pesas electrónicas son más eficientes en cuanto a precisión pero al utilizarlas se debe estar sobre una superficie plana y es necesario verificar el estado de las baterías para su correcto funcionamiento.
- **Redes de niebla:** necesarias para realizar la captura de aves. Dependiendo del tamaño corporal de las aves que se pretendan capturar, las redes de niebla presentan diferentes diámetros de ojo (mm) y longitud (m). Tradicionalmente se utilizan redes que tienen 12, 9 y 6 m de longitud por 2,5 m de alto y 4 o 5 bolsas. Redes con 24 mm de diámetro de ojo son ideales para colibríes y aves muy pequeñas, 26 mm para aves de tamaño mediano con un peso por debajo de 50 g, y 30-36 mm para aves de 100 g en adelante.
- **Reglas con tope:** permite realizar la medición de la cuerda alar y la longitud de la cola. Se recomienda tener reglas de diferentes longitudes (15, 30 y 50 cm). Las reglas deben tener la escala legible, con el tope perpendicular localizado a “ras” con el inicio de la regla. El tope no debe cubrir completamente el extremo 0 –cero– de la regla para que sean útiles tanto para medir la cuerda alar –regla con tope– como la longitud de la cola –regla sin tope–.
- **Elementos adicionales:** se debe contar con elementos adicionales que garanticen la adecuada toma de rasgos e información adicional en campo y en museo, entre los que se destacan la tabla de acrílico para el soporte de los formatos, rapidógrafo, lápiz, formato de registro de datos, equipo de disección, tubos eppendorf para preservación de tejidos y contenido estomacal, etanol, linterna, cámara fotográfica digital y guía de identificación de aves.



MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

ANATOMÍA EXTERNA DE UN AVE

De acuerdo a Gill (1995), las aves se caracterizan por: **1.** Presencia de plumas. **2.** Presencia de pico distintivo. **3.** Alta temperatura corporal. **4.** Reproducción mediante huevos. **5.** Comportamientos parentales elaborados. **6.** Una extraordinaria habilidad vocal. La mayoría de las aves presentan una organización similar en su anatomía externa, con una gran variedad de formas y tamaños del pico, longitud de patas y forma de las alas, usualmente relacionadas con sus hábitos alimenticios y patrones de vuelo. En aves se han identificado cuatro complejos de rasgos funcionales: **1.** Pico, representado por todas las estructuras asociadas a esta región corporal que influencian actividades como el forrajeo, la alimentación, el canto, la defensa, y el cortejo. **2.** Alas, influenciando la aerodinámica del vuelo, el cortejo y la protección contra depredadores. **3.** Cola, con rasgos relacionados con la selección sexual, el cortejo y la aerodinámica de vuelo. **4.** Patas, donde el tamaño y la forma influencian la locomoción, alimentación y el comportamiento de forrajeo.

RASGOS FUNCIONALES

En esta sección se describen 22 rasgos funcionales agrupados en 16 rasgos morfométricos y ocho rasgos de historia de vida, los cuales determinan cómo un organismo responde ante el ambiente y potencialmente afecta los procesos a nivel de los ecosistemas (Tabla 1). Los rasgos fueron seleccionados teniendo en cuenta las siguientes características: **1.** Fácil medición y obtención. **2.** Variación entre individuos, poblaciones y/o comunidades, representando una posible respuesta a cambios en el ambiente, lo que podría tener repercusiones en procesos de los ecosistemas. **3.** Rasgos replicables con otras investigaciones, especialmente con los propuestos para aves por Luck et al. (2012). **4.** Rasgos medibles tanto en colecciones biológicas como en campo y que sean complementarios entre sí. Por último, es importante anotar que la preparación de pieles de aves puede comprometer las estructuras de interés, por ejemplo la forma del pico o la curvatura de las alas. En tales casos, se sugiere ser cauteloso en el uso de las medidas.

Tabla 1. Lista de rasgos funcionales propuestos para el estudio de aves resaltando su importancia ecológica y ecosistémica. Obtención del rasgo en:  campo (C)

 colecciones biológicas (CB)

 información secundaria (IS)

TIPO DE RASGO	COMPLEJO	RASGOS
Morfométricos	Pico	Alto del pico (AP)
		Ancho del pico a la altura de las narinas (AnP)
		Ancho del pico entre comisuras (APc)
		Curvatura del pico (CP)
		Longitud del culmen total (LCT)
		Longitud del culmen expuesto (LCE)
	Alas	Área alar (AA)
		Cuerda del ala cerrada (CA)
		Distancia entre plumas primarias y secundarias (Dis1-2)
		Envergadura alar (EA)
	Patas	Longitud uña del hálux (UH)
		Longitud del hálux (LH)
		Longitud del tarso (LT)
	Cola	Longitud de la cola (LC)
		Graduación de la cola (GC)
		Masa corporal (M)



ATRIBUTOS DEL RASGO	OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN ECOLÓGICA O ECOSISTÉMICA
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros-1 o grados	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros cuadrados	C	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Rasgos asociados con la locomoción -movimientos locales, dispersión y estatus migratorio-, influencian el uso de recursos, dispersión de semillas, ciclaje y dispersión de nutrientes y la capacidad de responder ante cambios en el ambiente -p. ej. resistencia y resiliencia ecosistémica-
Valor del rasgo en milímetros	C	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Rasgos que pueden influenciar el comportamiento de forrajeo, la regulación de poblaciones y el ciclaje de nutrientes
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Estos rasgos pueden variar por selección sexual, lo que puede tener repercusiones en la demografía de las poblaciones. También afectan el comportamiento de forrajeo que tiene repercusiones sobre la polinización y dispersión
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en gramos	C	Este rasgo influye el flujo de energía en el ecosistema, la tasa metabólica, comportamiento de forrajeo, longevidad y tamaño del área de acción

TIPO DE RASGO	RASGOS	ATRIBUTOS DEL RASGO	OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN ECOLÓGICA O ECOSISTÉMICA
Historia de vida	Dieta (D)	Carnívoro Carroñero Folívoro Frugívoro Granívoro Insectívoro Malacófago Nectarívoro Omnívoro	C, IS	Rasgo que influencia todos los aspectos relacionados con el comportamiento de forrajeo y flujo de materia y energía en los ecosistemas. Especies con dietas especializadas son más susceptibles a las variaciones ambientales
	Estrategia de forrajeo (F)	Rebuscadores Atrapadores Escarbadores Robadores	C, IS	Rasgos que influencian aspectos relacionados con el uso de los recursos y los flujos de materia y energía en los ecosistemas
	Estrato de forrajeo (EF)	Agua Suelo Sotobosque Dosel Aire	C, IS	
	Tipo de anidamiento (TA)	Colonial Individual	C, IS	Aves coloniales transportan nutrientes entre ecosistemas
	Comportamiento social (CS)	Bandada monoespecífica Bandada mixta Congregatorio Solitario	C, IS	Especies que forman bandadas tienen mayor impacto en el uso de recursos –regulación insectos– y en los flujos de nutrientes a través de ecosistemas
	Estatus migratorio (EM)	Migración altitudinal Migración local Migración continental Residente	C, IS	Especies con movimientos a gran escala tienen mayor impacto en los flujos de nutrientes a través de ecosistemas



RASGOS MORFOMÉTRICOS

Complejo pico

El pico de las aves muestra un amplio espectro de adaptaciones y modificaciones. Uno de los ejemplos más conocidos está relacionado con los pinzones de las Islas Galápagos, parte del eje central de la teoría de selección natural de Darwin y probablemente el ejemplo más conocido de evolución divergente y radiación adaptativa, evidenciando que la forma y el tamaño del pico determinan una función particular y están directamente relacionadas con la sobrevivencia de los individuos. A pesar de tener picos morfológicamente similares, la variación encontrada entre poblaciones es un reflejo de la explotación de recursos particulares (Gill 1995, Grant y Grant 1997, Herrel et al. 2005).

El pico no solo sirve para obtener el alimento sino también para el acicalamiento de las plumas, construcción de nidos, despliegue de cortejos, comunicación y defensa contra depredadores. El pico está compuesto por una estructura ósea y está cubierto por una capa de queratina denominada ranfoteca que conforma la parte visible. Externamente se evidencian la maxila, mandíbula, vibrissas, comisuras, y narinas u opérculos nasales (Figura 2). En algunas especies se observa una serie de bordes afilados o estrías similares a dientes –p. ej. familias Rallidae, Momotidae y Trochilidae– o muescas –p. ej. familias Accipitridae y Ramphastidae– (Proctor y Lynch 1993).

La morfología, tamaño y demás estructuras del pico han sido asociadas al uso de recursos en numerosos estudios con aves neotropicales, así como a aspectos de selección sexual, ecología, espacio acústico y radiación adaptativa (Wolf et al. 1976, Miles y Ricklefs 1984, Grant y Grant 1997, Rico-Guevara 2008, Clark 2010, Rico-Guevara y Rubega 2011, Derryberry et al. 2012, Rico-Guevara 2014, Rico-Guevara y Araya-Salas 2015). Igualmente, en muchas especies de aves el tamaño y forma del pico se encuentran bajo una fuerte presión de selección en el contexto de forrajeo, manipulación de alimento y dispersión de semillas (Grant 1968, Grant y Grant 1972, Freed et al. 1987, Grant 2003, Grenier y Greenberg 2005, Herrel et al. 2005). A pesar de que la mayoría de aves incluyen una alta variedad de elementos en su dieta, es posible categorizarlas en grandes gremios tróficos teniendo en cuenta la forma y tamaño de su pico. Así, se espera que la variación en la diversidad funcional de picos represente en parte la disponibilidad de recursos en el ambiente y en parte la historia evolutiva de las especies (Root 1967).

Los rasgos del pico cumplen funciones tan importantes como el acicalamiento de las plumas, la construcción de nidos, el despliegue de cortejos, la comunicación y la defensa contra depredadores.

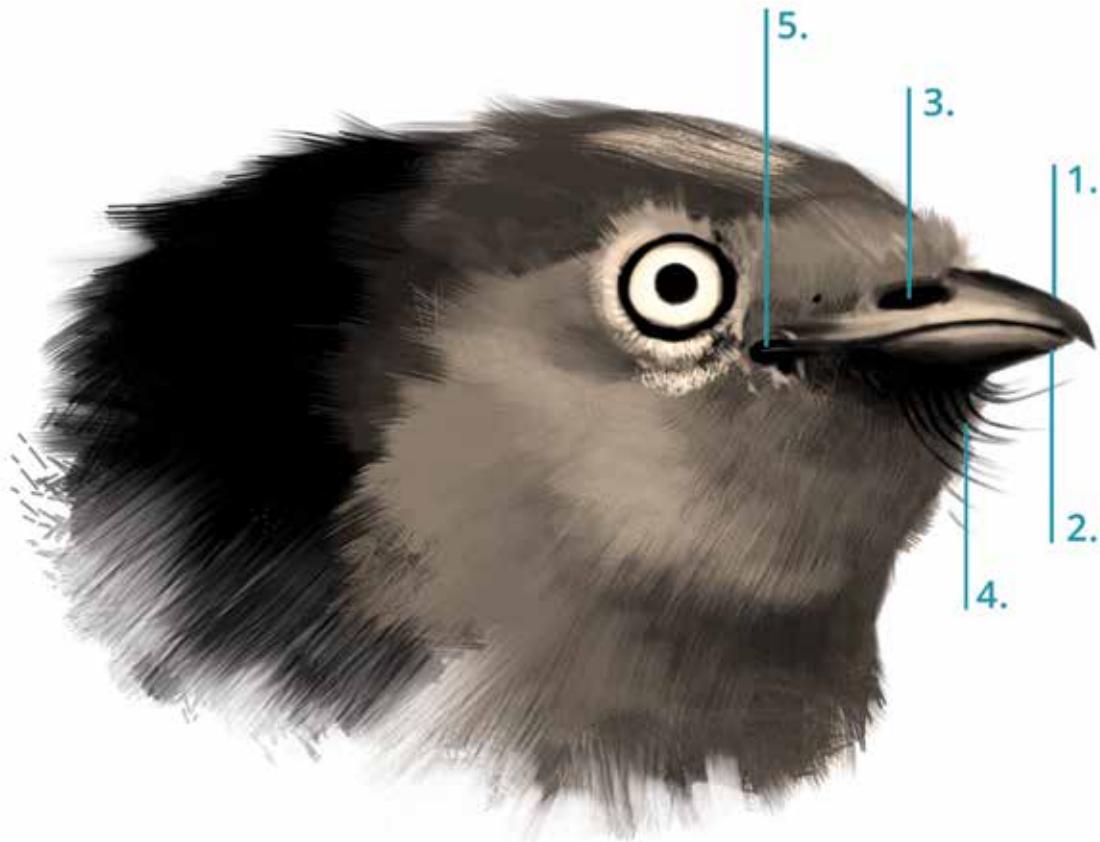


Figura 2. Morfología externa del pico de un ave. 1. Maxila. 2. Mandíbula. 3. Narinas. 4. Vibriras. 5. Comisuras.



A continuación se describen los diferentes rasgos funcionales asociados al pico que se recomiendan incluir en un estudio de diversidad funcional. Para revisar otros rasgos asociados se recomienda revisar Baldwin et al. (1931).



- **Alto del pico (AP; mm):** se recomienda poner el calibrador en la parte más distal de las narinas con el pico completamente cerrado y medir la longitud de la línea imaginaria perpendicular al eje longitudinal del pico, entre el culmen y la parte inferior de la mandíbula. La relación entre el AP y la longitud del culmen total -LCT- determina en parte la forma del pico, información útil para inferir el tipo de alimento consumido, la estrategia de forrajeo y el hábitat de preferencia (Luther y Greenberg 2014). Por ejemplo, aves insectívoras presentan picos aplanados con una abertura bucal grande que les permite atrapar insectos (Schulenberg 1983), mientras que aves frugívoras presentan picos altos y gruesos para tragar frutos (Moermond y Denslow 1985). Este rasgo se puede asociar con procesos de dispersión de semillas, control de plagas y tasas de metabolismo (Figura 5).



- **Ancho del pico a la altura de las narinas (AnP; mm):** es el ancho del pico cerrado en la parte distal de las narinas y debe ser medido con un calibrador. Es un rasgo que permite inferir en parte el tamaño de alimento -frutos, insectos, presas- ingerido por un individuo (Moermond y Denslow 1985) y se puede correlacionar con procesos como dispersión de semillas y control de plagas (Figura 3).



- **Ancho del pico entre comisuras (APc; mm):** se recomienda tener cuidado al medirlo en colecciones biológicas por la dificultad para encontrar las comisuras en los especímenes preservados. Está definido como la longitud entre las comisuras localizadas entre la base de la maxila y la mandíbula. Es un rasgo de fácil medición, especialmente cuando el ave se encuentra en etapa de volantón y juvenil, por presentar una coloración amarilla. Es un rasgo asociado principalmente con la alimentación, particularmente con la estrategia de forrajeo, tamaño de presa y frutos (Figura 3).

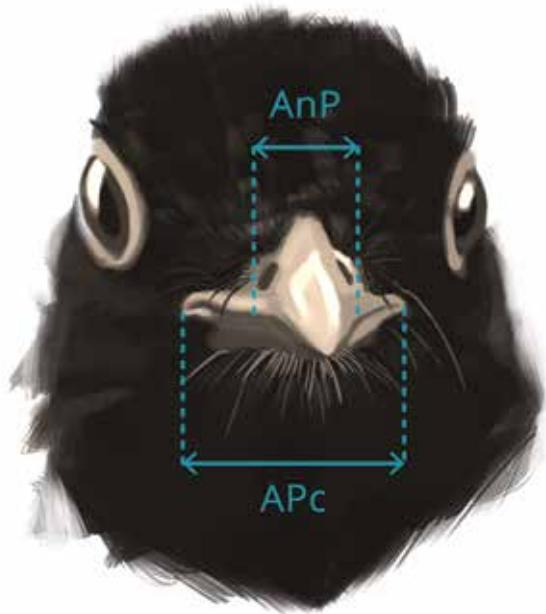


Figura 3. Diferencias entre las medidas del ancho del pico entre las comisuras -APc- y el ancho del pico a la altura de las narinas -AnP-.

- **Curvatura del pico (CP: mm-1 o grados):** para su medición se recomienda tomar una fotografía lateral del pico teniendo de fondo papel milimetrado y calcularla a partir de la imagen. Una de las maneras de cuantificar la curvatura (K) de un círculo es a través del recíproco de su radio (R), por ejemplo: $1/R$. El radio de un círculo (mm) se determina a partir de la ecuación $R^{1/2} = C/2\pi A$, donde C es la longitud del culmen expuesto y A es el ángulo de declinación en radianes (Bell 1956). El ángulo de declinación también puede ser utilizado como una medida de la curvatura del pico y se puede medir poniendo un transportador en la base del pico en ángulo cero y alineando la punta del pico con el grado de inclinación que se observa (Temeles et al. 2009) o directamente de la imagen tomada mediante programas de libre acceso como ImageJ® (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>; Schneider et al. 2012; Figura 4). Es uno de los rasgos más estudiados en la interacción planta-animal, principalmente en aves que se alimentan de néctar, entre ellas Trochilidae, Nectariniidae, Meliphagidae, Drepanidini. También puede ser de utilidad en aves granívoras, carroñeras e insectívoras (Stiles 1975, Feinsinger 1976, Snow y Snow 1980, Kodric-Brown et al. 1984, Paton y Collins 1989, Stein 1992). Se ha reconocido que la curvatura del pico es un carácter que puede estar sujeto a selección sexual y se ha postulado como una causa de la evolución del dimorfismo sexual (Rodríguez-Flores y Stiles 2005, Temeles et al. 2009, Rico-Guevara y Araya-Salas 2015). Bajo el contexto de selección sexual, el pico puede ser usado como un arma para enfrentamientos entre machos por acceso a hembras.

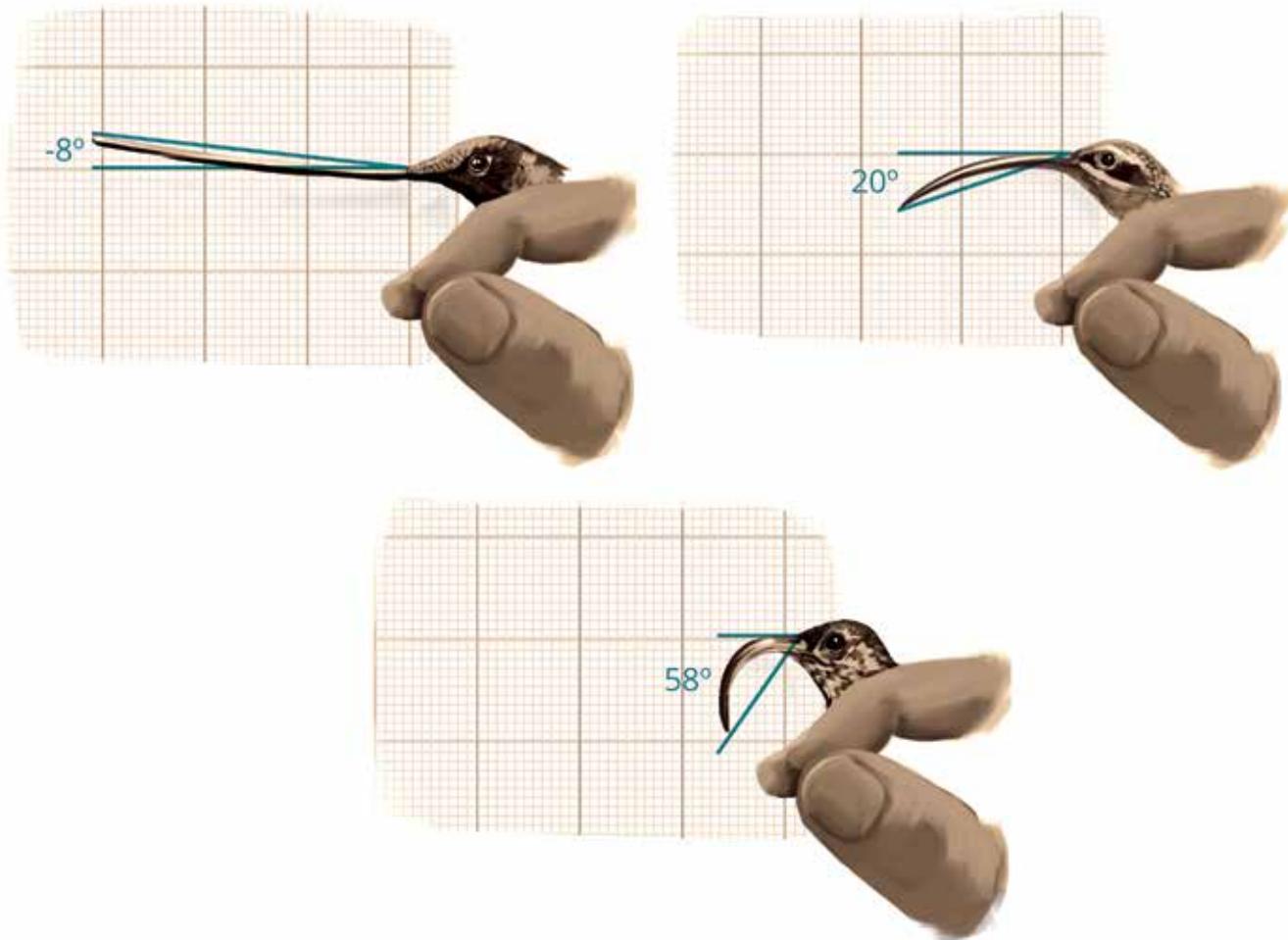


Figura 4. Medición de la curvatura del pico -CP, ángulo de inclinación- en diferentes especies de colibríes.

-  Longitud del culmen total (LCT; mm): es definido como la longitud, en línea recta, entre la inserción del pico y el cráneo -visagra nasofrontal- hasta la punta de la maxila (Figura 5). Se recomienda realizar su medición con las puntas internas del calibrador. Este rasgo y la forma del pico están relacionados con el tamaño y tipo de alimento consumido por un individuo y en algunos grupos -Trochilidae- se utiliza para determinar el sexo de los individuos y la interacción entre el tamaño del pico y el tamaño de la flor polinizada (Wolf et al. 1976).
-  Longitud del culmen expuesto (LCE; mm): se define como la longitud, en línea recta, entre el punto donde inician las plumas de la frente hasta la punta del pico -maxila- (Figura 5). LCE y LCT son rasgos similares, pero el segundo presenta mayor dificultad de medición porque es necesario ubicar la visagra nasofrontal. Adicionalmente, es utilizado con mayor frecuencia en estudios de polinización, dispersión, morfología y adaptación (Rodríguez-Flores y Stiles 2005).

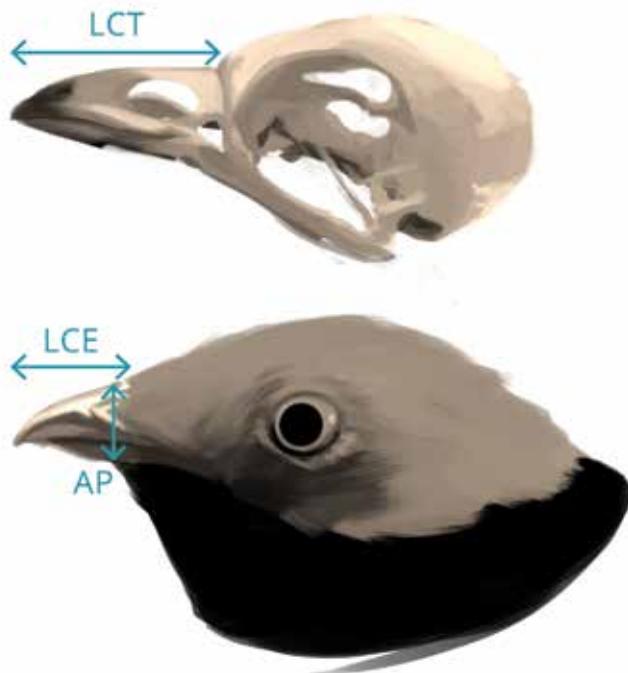


Figura 5. Medición de rasgos funcionales en el pico de un ave: alto del pico (AP), longitud del culmen total -LCT- y la longitud del culmen expuesto - LCE-.

Complejo alas

Las plumas son quizás, la característica más distintiva de la anatomía externa de las aves. Colectivamente referido como el plumaje, las plumas proveen aislamiento para controlar la temperatura corporal, confieren poder aerodinámico para el vuelo y colores para la comunicación y el camuflaje; algunas plumas modificadas tienen papeles secundarios como ayudar durante la natación, generación de sonidos, protección y repelencia al agua (Ellington 1984, Proctor y Lynch 1993). A pesar de que el plumaje cubre todo el cuerpo, las plumas no están sujetas a la piel completa o uniformemente en la mayoría de las aves y la sujeción de las mismas se encuentra en densas concentraciones llamadas terílios (Gill 1995). El plumaje de las aves está dividido en dos tipos: **1.** Plumas de vuelo, representado por el grupo de plumas que se encuentran en el ala -álula, primarias, secundarias, terciarias y coberteras- y cola -rectrices o timoneras, supra e infracaudales-. **2.** Plumas del contorno, conformado por el grupo de plumas que cubren el resto del cuerpo (Figura 6).

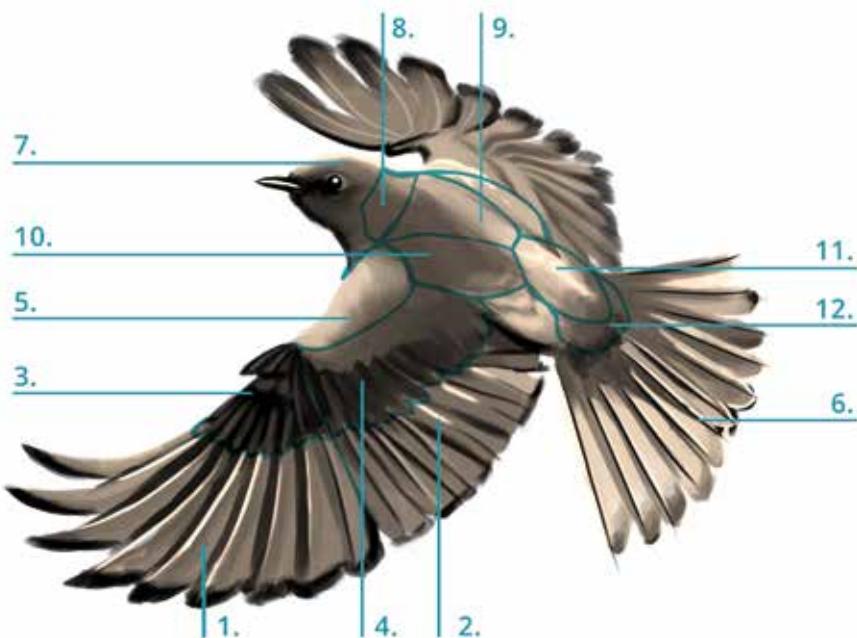


Figura 6. Panorámica dorsal de un ave en vuelo indicando los dos tipos principales de plumas. Plumas de vuelo: alas -1. Primarias. 2. Secundarias. 3. Cobertoras primarias. 4. Cobertoras secundarias. 5. Cobertoras marginales- y cola -6. Rectrices-. Plumas del contorno: 7. Cabeza. 8. Nuca. 9. Manto. 10. Escapulares. 11. Rabadilla. 12. Cobertoras supracaudales.

La característica más distintiva de las aves, el plumaje, no solo provee aislamiento térmico y poder aerodinámico para el vuelo sino que permite la comunicación y el camuflaje a través de sus colores y puede ayudar durante la natación, generación de sonidos, protección y repelencia al agua.

La organización de las plumas del vuelo y sus sitios de origen en los huesos del ala son similares en todas las aves pero el número de primarias, secundarias y rectrices varía entre diferentes grupos taxonómicos. Las plumas primarias se insertan sobre los huesos de los dígitos y el carpometacarpo, las secundarias y terciarias sobre la ulna. Externamente, las plumas del vuelo están cubiertas por pequeños grupos de plumas denominados cobreteras y el álula, conformada por tres plumas insertadas en el primer dígito –pulgar-. La función original de las plumas sigue siendo debatida entre termorregulación y vibriras táctiles y, la función contemporánea de las plumas de las alas es aún debatida (Gill 1995, Prum 1999, Persons IV y Currie 2015).

A continuación se describen los diferentes rasgos funcionales asociados a las alas que se recomiendan incluir en un estudio de diversidad funcional.

- **Área alar (AA; mm²):** se define como el área que ocupan las alas en su máxima extensión y se relaciona con la capacidad de vuelo de un ave. Por ejemplo, el volumen de aire que puede deflectar un ave está determinado por el área alar y este volumen determina en parte la capacidad de levantamiento de un ave (Videler 2005). Para calcular el área alar se recomienda mantener el ala en posición dorsal contra un plano con escala y tomar una fotografía digital o realizar un trazo de la silueta. El principal desafío en su medición es determinar la posición correcta del ala y su respectiva extensión. Mientras se toma la fotografía, el cuerpo del ave debe estar paralelo al borde del papel y el ala debe ser extendida por encima de la perpendicular al borde del papel –15 a 20 grados–, permitiendo que las plumas secundarias queden organizadas de manera natural y que se exponga por completo el área del ala. Se recomienda no ejercer presión sobre las plumas sino sobre la articulación del hombro, aproximándose así a la *verdadera* extensión del ala. Para el procesamiento de la imagen se recomienda utilizar el software gratuito ImageJ®. El valor obtenido puede ser multiplicado por 2 si se desea obtener el área total (Figura 7). Si se mira el vuelo desde una perspectiva aerodinámica, existen cuatro fuerzas que son importantes: *el peso* –determinado como la fuerza producida por la gravedad en dirección hacia el suelo–, así, una especie que vuela tiene que producir una *elevación* para contrarrestar el peso. El aire a su vez genera el *arrastre*, por ende, lo opuesto a esto es el *empuje*. En conjunto, estas fuerzas, junto con la forma y tamaño del ala, determinan en una especie la capacidad de dispersión, maniobras de forrajeo y búsqueda de presas, también los movimientos estacionales –diferentes tipos de migración– (Tennekes, 2009).

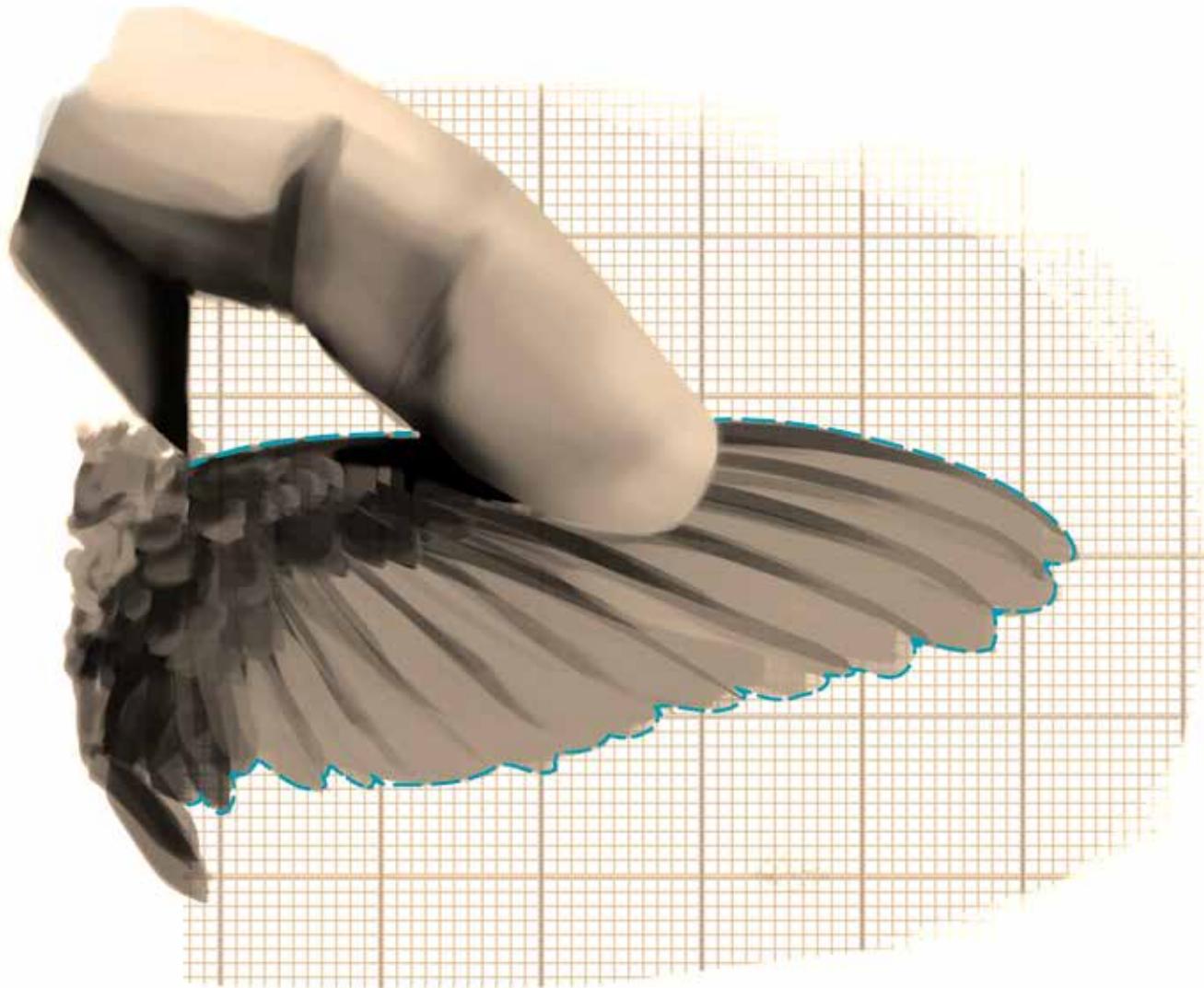


Figura 7. Medición del área alar de un ave -AA-.



- Cuerda del ala cerrada (CA; mm): se recomienda usar el término “cuerda del ala cerrada”, definida como la distancia entre el carpo y la punta de la pluma primaria más larga, manteniendo el ala cerrada y sin hacer presión sobre esta. Se recomienda utilizar una regla con un tope perpendicular en el extremo del punto cero, colocar la regla bajo el ala apoyando el tope contra la articulación de la muñeca –el vértice flexor del ala-. Es importante asegurarse que la línea entre la articulación y la punta de la primaria más larga esté paralela al borde de la regla, con la punta de la primaria en contacto con la regla (Figura 8). La cuerda alar es una medida que se asocia con aspectos de capacidad de dispersión, migración, maniobras de vuelo y estrategias de forrajeo (Claramunt et al. 2012). Por ejemplo, alas largas y puntiagudas están relacionados con una alta capacidad de dispersión, mientras que alas cortas y redondeadas se relacionan con aves de vuelos cortos. Existen otras maneras de medición de la longitud del ala como *longitud del ala aplanada* –las plumas primarias deben ser aplanadas sobre la regla– y *longitud del ala aplanada y extendida* –las plumas primarias deben ser aplanadas y extendidas en su máxima longitud-. Estas dos alternativas se recomiendan principalmente en el caso de aves vivas. La precisión de las tres medidas continúa siendo debatida (Stiles y Altshuler 2004), principalmente porque ninguna de las aproximaciones mencionadas corresponde a una definición aerodinámica de la longitud del ala. Para mayor información referirse a Stiles y Altshuler (2004).



Figura 8. Manera de medir la cuerda alar –CA– de un ave utilizando una regla con tope.



- Distancia entre plumas primarias y secundarias (Dist. 1-2; mm): se define como la distancia lineal que existe entre la longitud de la pluma primaria más larga y la pluma secundaria más larga (Figura 9). Esta medida es incluida dentro de una fórmula denominada como el índice de Kipp (Kipp 1959). Este rasgo se relaciona con la capacidad de dispersión de una especie, aerodinámica de vuelo, comportamiento de las especies migratorias y distancia de dispersión natal. Por ejemplo, aves con alas largas y puntiagudas tienen una mayor capacidad de dispersión comparadas con aves de alas cortas y redondeadas (Rayner 1988, Norberg 1995, Lockwood et al. 1998, Videler 2005, Pennycuick 2008, Burney y Brumfield 2009, Dawideit et al. 2009). Adicionalmente, esta medida ha sido relacionada con procesos de diversificación en la familia Furnariidae (Claramunt et al. 2012).



Figura 9. Medición de la distancia entre plumas primarias y secundarias -Dist. 1-2- en un ave.



- Envergadura alar (EA; mm): se define como la longitud entre la punta de las plumas primarias más largas cuando se tiene el ave extendida en su totalidad sobre un plano. Se recomienda ubicar el ave sobre su dorso en un plano y extender las alas –sujetando cada una en el hombro– de manera simétrica hasta la totalidad de su extensión. Para mayor eficiencia, se recomienda poner una marca en el borde de cada punta, retirar el ave y posteriormente medir esta distancia (Figura 10). Al igual que el rasgo anterior, existe algo de subjetividad sobre el punto en el cual se debe detener la extensión de las alas, por lo que se recomienda medirlo en la posición natural de vuelo del ave (Stiles com pers.). Es un rasgo comúnmente utilizado para estudios en ecomorfología y dinámica del vuelo. La envergadura, a diferencia de la cuerda alar, incluye la parte del cuerpo entre las dos alas y por lo tanto provee información adicional sobre la longitud de las alas en relación al cuerpo del ave. La envergadura es utilizada para calcular la razón de aspecto –EA²/AA–, una medida que puede reflejar el desempeño aerodinámico de un avión. Al igual que otras medidas asociadas al ala, este rasgo se asocia con la capacidad de dispersión (Claramunt et al. 2012), maniobras de forrajeo (Fitzpatrick 1980) y migración (Tennekes, 2009).

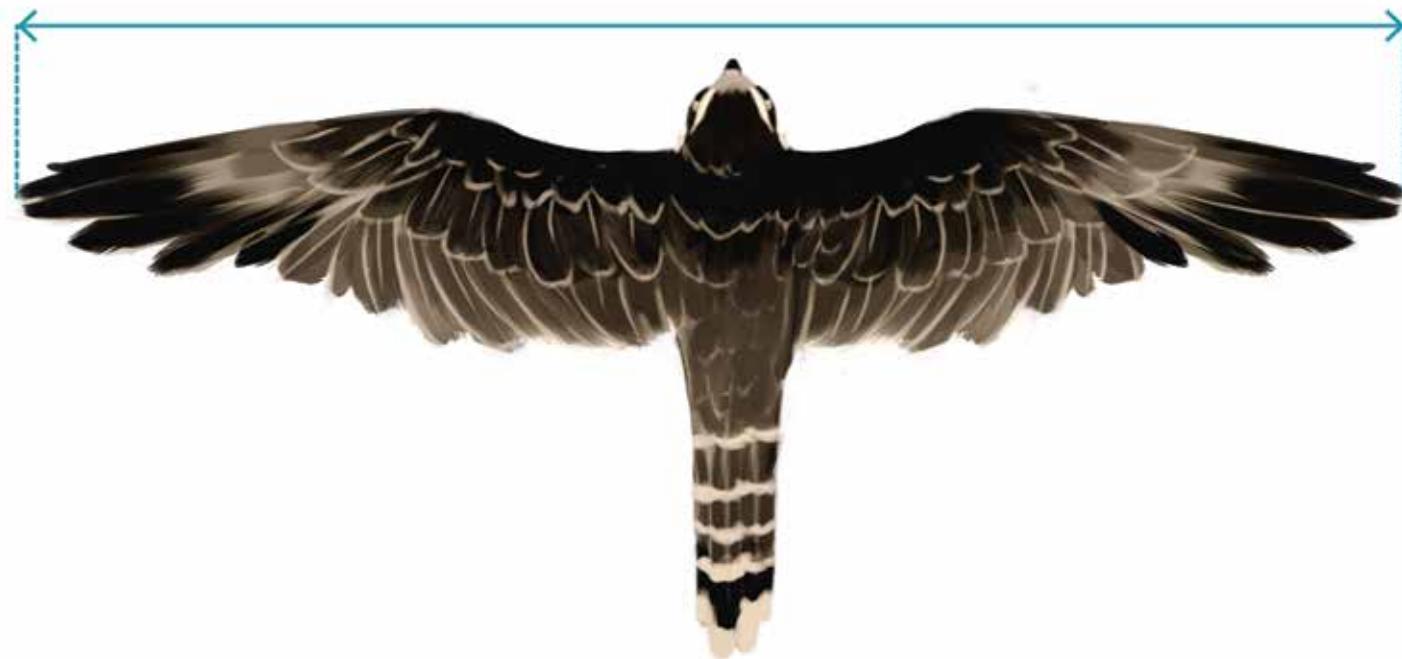


Figura 10. Medición de la envergadura –EA– de un ave.



Complejo patas

Las aves son denominadas digitígradas debido a que caminan sobre sus dedos y no sobre toda la planta del pie. Las patas representan el contacto más directo con el suelo, mostrando una diversidad de arreglos, formas y tamaños en respuesta a la variedad de ambientes que han habitado durante su historia evolutiva, su tipo de percha y tipo de dieta (Figura 11). Las principales categorías son:

- Pie anisodáctilo: es la disposición en la cual tres dedos -II, III y IV- están ubicados hacia adelante y uno hacia atrás -el hálux o, dedo posterior-. Esta disposición es común entre las paseriformes y otras aves de percha, así como en aves de presa como águilas y halcones.
- Pie zigodáctilo: es la disposición en la cual dos dedos están ubicados hacia adelante -dedos II y III- y dos hacia atrás -dedos I y IV-. Esta disposición es más común en especies trepadoras de troncos o que se mueven entre las ramas de un árbol como loros, carpinteros, tucanes, cucos y algunos búhos.
- Pie heterodáctilo: es una disposición similar al pie zigodáctilo, excepto que los dedos III y IV apuntan hacia adelante y los dedos I y II apuntan hacia atrás. Esta disposición se encuentra sólo en aves del orden Trogoniformes -trogones y quetzales-. Se desconoce el porqué de este arreglo, sin embargo, Botelho et al. (2014) proponen que puede existir un mecanismo de fuerzas asimétricas durante el desarrollo temprano de los músculos que sea responsable del cambio en la orientación del dígito II encontrado en Trogones.
- Pie sindáctilo: es una disposición similar al pie anisodáctilo, excepto que la parte basal de los dedos II, III y IV están fusionados. Esta disposición se encuentra en el orden Coraciiformes -p. ej. martín pescador-.
- Pie pamprodáctilo: es la disposición en la cual los cuatro dedos apuntan hacia delante. Esta disposición es característica de los vencejos -familia Apodidae-. El término pamprodáctilo fue definido para la familia Coliidae (Murie 1872, 1873), y recientes estudios muestran que estos grupos presentan un pie flexible, con capacidad de alterar la disposición de sus dedos para adaptarse a las demandas funcionales en relación a posiciones particulares de percha (Bock y Miller 1959, Collins 1983).
- Pie palmeado: es la disposición en la cual tres dedos están ubicados hacia adelante unidos por una membrana interdigital y el dedo I -hálux- está dirigido hacia atrás. Es una característica de los miembros de la familia Anatidae -patos- y la conformación de los dedos de este grupo está relacionado con su capacidad para nadar, sus estrategias de forrajeo y sitios de percha.

La alta diversidad morfológica de las patas de las aves es el reflejo de su historia evolutiva, tipo de percha y dieta.

- Pie totipalmeado: es la disposición en la cual los cuatro dedos están unidos por una membrana. Esta disposición es propia de pelícanos, cormoranes y aves que bucean permitiendo nadar con gran agilidad y destreza para capturar peces.

- Pie lobulado: es la disposición en la cual cada dedo posee una membrana propia e independiente, es una disposición característica de aves zambullidoras –Podicedipedidae-. Como su nombre lo indica, son aves que se zambullen en busca de alimento y se mueven entre la vegetación circundante a cuerpos de agua.

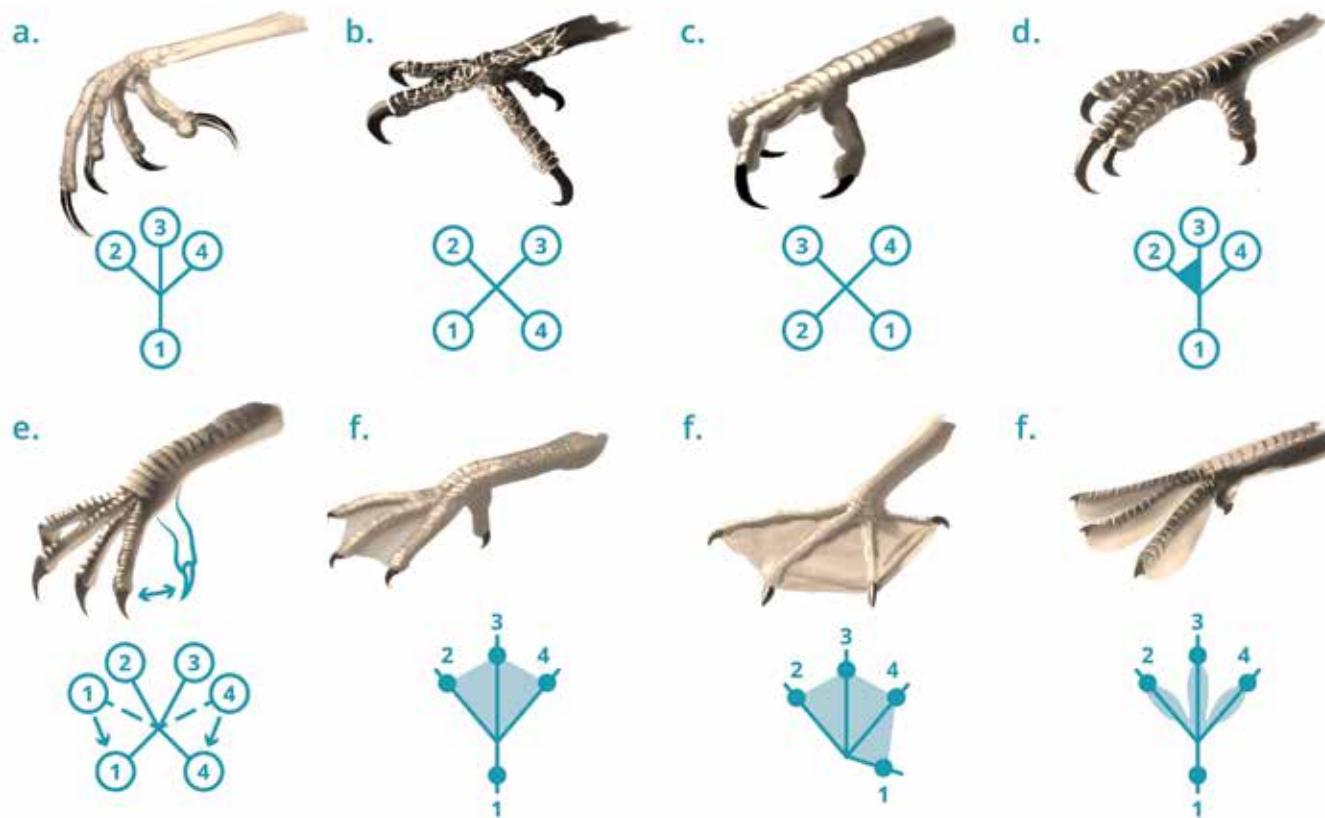


Figura 11. Variación en la conformación de los dedos de las patas de diferentes especies de aves. a. Anisodáctilo. b. Zigodáctilo. c. Heterodáctilo. d. Sindáctilo. e. Pamprodáctilo. f. Palmeado (Modificado de Proctor y Lynch 1993).

A continuación, se describen los diferentes los rasgos funcionales asociados a las patas que se recomiendan incluir en un estudio de diversidad funcional:



- **Longitud uña del hálux (UH; mm):** se define como la longitud de la uña presente en el dedo I (Baldwin et al. 1931) (Figura 12). Para tener una medida confiable, se recomienda mantener el dedo hálux completamente extendido. Este rasgo se ha relacionado principalmente con las estrategias de forrajeo, por ejemplo de aves de la familia Trochilidae –colibríes que sujetan la flor para mientras toman néctar– y Furnariidae –que se agarran de la corteza de un árbol– (Pike y Maitland 2004, Stiles 2008, Claramunt et al. 2012). Muchas aves de hábitos terrestres también tienen dedos incluyendo garras elongadas.

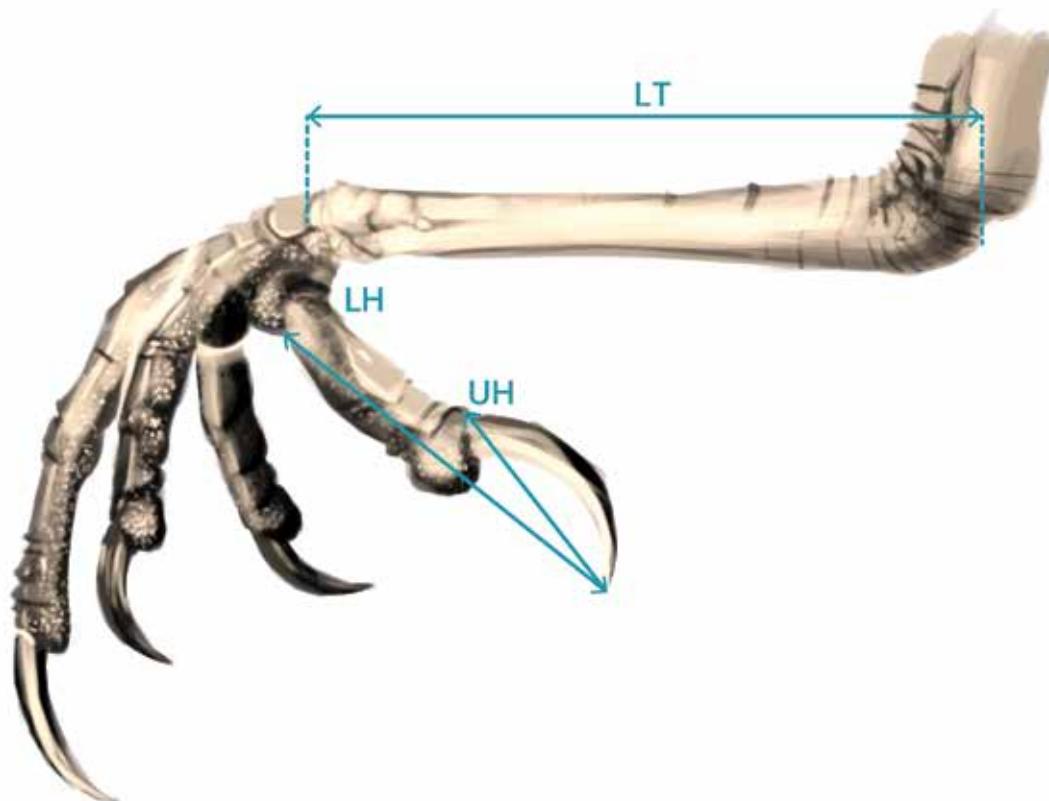


Figura 12. Tres rasgos funcionales que se miden en la pata de un ave: longitud del tarso –LT–, longitud del hálux –LH– y longitud de la uña del hálux –UH–.



• **Longitud del hálux (LH; mm):** se define como la longitud del dedo I -hálux, definido como el dedo de la pata que sobresale posteriormente-. Se mide desde el centro de la articulación del tobillo hasta la punta de la uña (Figura 12). Al igual que el tarso, es un rasgo de difícil medición en especies de tamaño mediano o pequeño, por lo cual se recomienda tener especial cuidado durante la manipulación. Es una medida asociada con el comportamiento de forrajeo. Por ejemplo, los colibríes de alta montaña tienen un hálux largo que les permite sujetarse a las flores mientras liban de su néctar (Stiles 2004, 2008).



• **Longitud del tarso (LT; mm):** se define como la longitud entre la saliente ósea parecida al tobillo hasta la parte frontal de la última escama, justo antes del comienzo de los dedos (Figura 12). En colibríes, el tamaño y las plumas que cubren el tarso hacen difícil su medición, por lo cual se recomienda tener cuidado al poner el calibrador. Cuando la longitud es menor a 100 mm, se recomienda usar un calibrador de precisión de 0,1 mm. El tamaño del tarso se ha utilizado como predictor del comportamiento de forrajeo en aves insectívoras, y está correlacionado con el tamaño del cuerpo y las habilidades para atrapar presas mediante múltiples estrategias (Carrascal et al. 1990).

Complejo cola

La diversidad en la morfología de las colas de las aves está relacionada con el vuelo e influenciada por selección sexual. Muchas aves, por ejemplo golondrinas -Hirundinidae-, faisanes -Phasianidae-, aves del paraíso -Paradiseidae- y colibríes -Trochilidae-, tienen colas largas y morfologías complejas (Darwin 1871, Winquist y Lemon 1994).

La alta diversidad morfológica de la cola de las aves está influenciada por selección sexual y su principal función está relacionada con la maniobrabilidad y dirección del vuelo.

La cola juega también un papel durante las maniobras y dirección de vuelo (Clark y Dudley 2009, Maybury y Rayner 2001, Maybury et al. 2001, Usherwood et al. 2005). En general, la cola de la mayoría de las aves neotrópicas-paseriformes y apodiformes- está compuesta de manera simétrica por cinco a seis rectrices a cada lado, R6 o R5 -según el caso- para la rectriz externa y R1 para la rectriz central. Dependiendo de la configuración y morfología de la misma, se han descrito tres tipos de colas: **1.** Ahorquillada, donde la rectriz externa -R5 o R6- es la más larga y R1 es la más corta (Figura 13a). **2.** Redondeada, donde todas las rectrices tienen aproximadamente la misma longitud (Figura 13b). **3.** Graduada, donde la rectriz central R1 es la más larga y R5 es la rectriz más corta (Figura 13c).

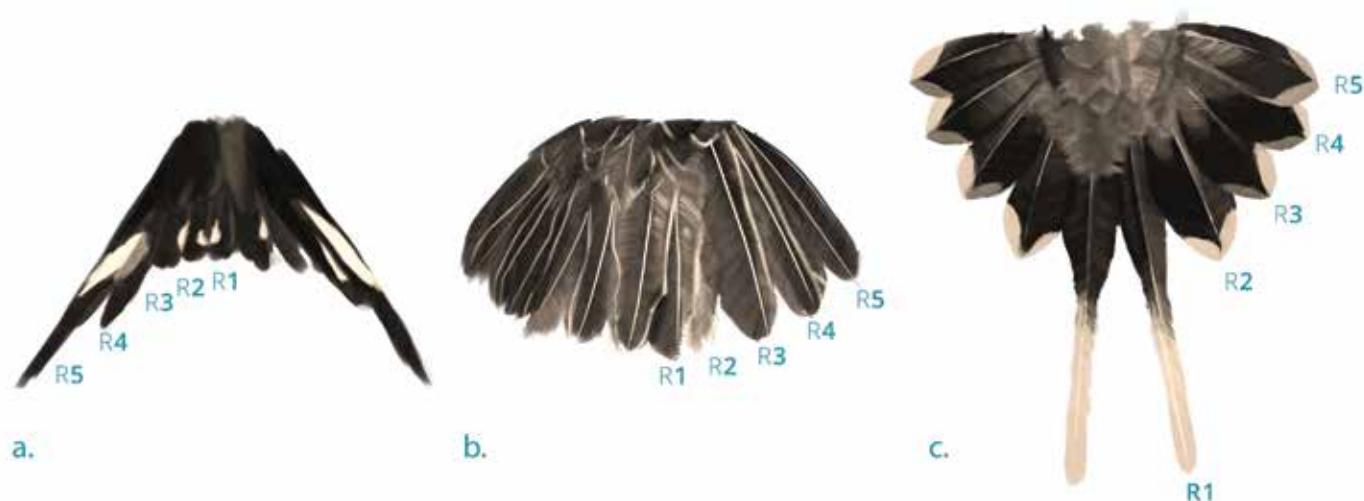


Figura 13. Variación en la forma de la cola entre colibríes teniendo en cuenta la posición y numeración de las rectrices externas y centrales: a. Cola ahorquillada. b. Cola redondeada. c. Cola graduada (Modificado de Clark 2010).

A continuación se describen los diferentes rasgos funcionales asociados a la cola que se recomiendan incluir en un estudio de diversidad funcional:



- **Longitud de la cola (LC; mm):** se define como la longitud de la rectriz o timonera más larga. Se recomienda hacer esta medición por el lado dorsal de individuo y se debe deslizar la regla o calibrador entre las rectrices centrales hasta el borde del pigostilo y medir hasta la rectriz más larga, que generalmente es la externa o central –es recomendable identificar la rectriz más larga– (Figura 14). No se deben medir plumas en estado de desarrollo –muda– o excesivamente desgastadas o quebradas, excepto en algunos casos donde algunas especies presentan esta generalidad, por ejemplo familia Furnariidae –géneros *Asthenes* o *Synallaxis*–. Tanto la longitud como la graduación de la cola han servido para determinar la forma de la cola, permitiendo su clasificación en los tres tipos mencionados anteriormente. La forma de la cola está sujeta a selección sexual, especialmente en aves con dimorfismo sexual –p. ej. Trochilidae, Troganidae– y especialización de forrajeo –Furnariidae– (Clark 2010, Claramunt et al. 2012).

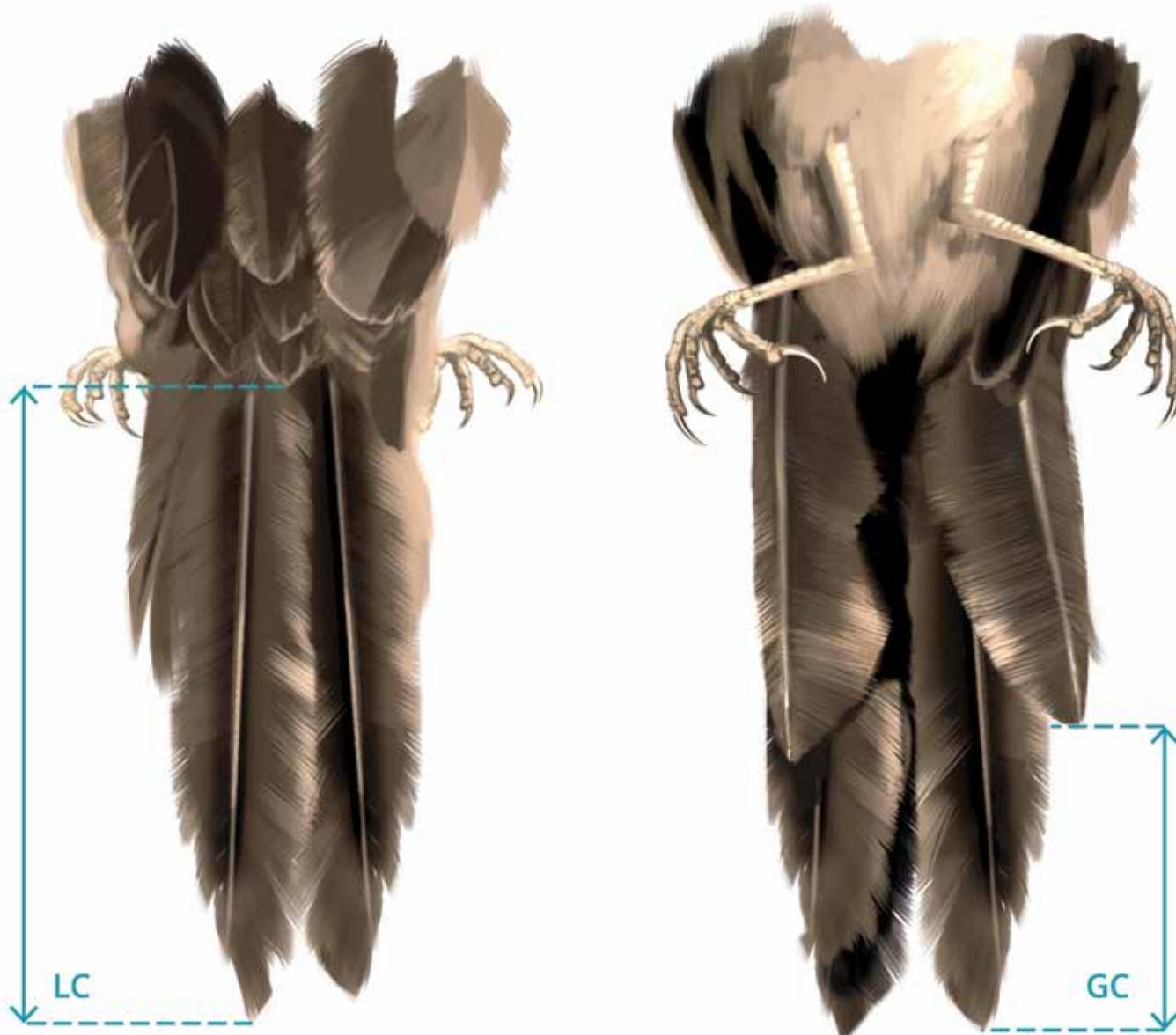


Figura 14. Medición de rasgos funcionales en la cola de un ave: longitud de la cola -LC- y graduación de la cola -GC-.



• **Graduación de la cola (GC; mm):** se define como la diferencia en la longitud existente entre la rectriz más larga y la más corta (Figura 14). Aunque es un rasgo poco usado en estudios de ecología, recientemente se ha relacionado con el grado de especialización en el uso de hábitats particulares, como es el caso de grupos de aves que presentan modificaciones en las rectrices que les permiten trepar por los troncos –Picidae, Furnariidae– (Tubaro et al. 2002, Claramunt et al. 2012) y selección sexual –Trochilidae– (Clark 2010). En este rasgo, como en el anterior, recomendamos identificar la rectriz más larga y la más corta.



• **Masa corporal (M; g):** es el peso del individuo medido a través de una pesa o balanza. Se recomienda calibrar la pesola o balanza con la bolsa de tela u otro dispositivo que será usado para pesar el individuo capturado. Cuando se trabaja con redes de niebla se recomienda pesar primero las aves que presenten un metabolismo alto –colibríes, pinchafloros y atrapamoscas– y siempre mantener un pequeño recipiente con agua azucarada para evitar muertes por inanición o estrés. El peso de un ave varía significativamente según la población, la condición del individuo y la época o el periodo dentro del ciclo vital de cada especie. Es un rasgo relacionado con la tasa metabólica, comportamiento de forrajeo, longevidad y tamaño del área de acción (Richardson 1942, Norberg 1986). Adicionalmente, está relacionado con la fisiología, aerodinámica y capacidad de dispersión de semillas (Richardson 1942, Norberg 1986, Tubaro et al. 2002).

RASGOS DE HISTORIA DE VIDA

Gran parte de la variación en los rasgos de historia de vida en aves se atribuyen a la variación en la fecundidad y mortalidad (Partridge y Harvey 1988). Las estrategias de anidación pueden, en parte, determinar esa mortalidad y la alimentación determina en gran parte la variación en fecundidad (Martin 1995). Datos de rasgos de historia de vida pueden ser obtenidos a partir de diferentes fuentes de información: museos, información secundaria, bases de datos y observaciones directas. En bibliografía, al consultar determinado rasgo de historia de vida, se encuentran algunas definiciones básicas que indican asociaciones generales, por ejemplo “dieta: frugívoro”. Sin embargo, la veracidad de esta información en la gran mayoría de casos es imposible de determinar. Para hacer conclusiones acerca de un determinado rasgo de historia de vida, es clave contar con una cantidad considerable de observaciones tanto en campo como en la bibliografía descrita.

Los registros de los rasgos de historia de vida en campo son observaciones puntuales a nivel individual, por ejemplo, una observación de un individuo de *Tangara vassori* alimentándose del fruto de una Melastomataceae. La asignación a una categoría, por ejemplo ‘frugívoro’, es algo que se realiza usualmente a escala poblacional, de especie o de grupos de especies y requiere un número de muestras y poblaciones representativas.



• **Dieta (D):** se define como el principal recurso -alimento- que consume un ave durante gran parte de su vida. Las categorías descritas no son excluyentes ya que una especie puede consumir uno o más recursos. Las principales categorías de acuerdo a lo descrito por Fitzpatrick (1980), Moerman y Denslow (1985), Hilty y Brown (1986) y Stotz et al. (1996) son:

- Carnívoro: especies de aves que se alimentan principalmente de carne. Algunos ejemplos son: rapaces -águilas, halcones, búhos, familia Accipitridae, Falconidae, Strigidae-, y ocasionalmente, pueden incluir artrópodos como complemento o cuando hay escasez del primer recurso.
- Carroñero: especies de aves que se alimentan principalmente de materia orgánica -principalmente carne en descomposición-. Algunos ejemplos son: chulos, gualas, zamuro y el cóndor andino -familia Cathartidae y en algunas ocasiones especies de la familia Falconidae-.
- Folívoro: especies de aves que se alimentan principalmente de hojas. Existen muy pocas especies folívoras, por ejemplo el hoatzin -Opisthocomidae- y quizás algunas especies de la familia Coliidae en África y el kakapo -Psitácida- en Nueva Zelanda (Grajal et al. 1989, Powlesland et al. 1992, Downs et al. 2000).
- Frugívoro: especies de aves que se alimentan principalmente de frutos, sin importar la técnica de forrajeo que realice para encontrar el recurso. Algunos ejemplos de aves frugívoras son: trogones, quetzales, tárugas, azulejos, fruteros -familias Trogonidae, Pipridae, Thraupidae, Cotingidae-.
- Granívoro: especies de aves que se alimentan principalmente de semillas -granos-, especialmente las asociadas a gramíneas -Poaceae-. Algunas aves granívoras se encuentran en las familias Fringillidae y Emberizidae.
- Insectívoro: especies de aves que se alimentan principalmente de artrópodos, mediante múltiples estrategias de forrajeo (Fitzpatrick 1980). Es un grupo bastante diverso, algunos ejemplos de aves insectívoras se encuentran en las familias Tyrannidae, Galbulidae, Bucconidae, Furnariidae y Grallariidae.
- Malacófago: especies de aves que se alimentan principalmente de macroinvertebrados asociados a cuerpos de agua mediante técnicas de filtración y vadeo o búsqueda entre las rocas. Algunos ejemplos están en las familias Anatidae, Scolopacidae, Rallidae, Phoenicopteridae.



- Nectarívoro: especies de aves que se alimentan principalmente de nectar de las flores, ya sea directa e indirectamente. Algunos ejemplos son especies del género *Diglossa* -Thraupidae- y colibríes de la familia Trochilidae.

-Omnívoro: especies de aves que se alimentan de plantas y animales. Las aves omnívoras consumen una gran variedad de elementos, incluyendo insectos, peces, lagartos, crustáceos y roedores, así como semillas, granos, hierbas, néctar y frutas. Algunas aves omnívoras suelen cambiar su dieta en relación a la disponibilidad de alimentos (Jiménez et al. 2001).



- Estrategia de forrajeo (F): se define como el método utilizado por una especie para encontrar el alimento. Estas técnicas están correlacionadas con el hábitat o sustrato en que una especie se encuentra. Las categorías descritas a continuación no son excluyentes y aunque existen muchas estrategias por mencionar, las principales son:

- Rebuscadores: especies de aves que “rebuscan” su alimento entre el follaje de las hojas verdes o secas y generalmente se encuentran desde el suelo hasta el dosel de los árboles. Algunos ejemplos son: horajasqueros de la familia Furnariidae, hormigueros de la familia Thamnophilidae que buscan insectos en el follaje, o aquellas especies que buscan frutos en los árboles -Thraupidae-, colibríes -Trochilidae- que forrajean entre el follaje buscando flores para polinizar.

- Atrapadores: especies de aves que atrapan su presa directamente mediante técnicas de acecho. Algunos ejemplos son: aves de la familia Tyrannidae, Accipitridae, Falconidae y Galbulidae.

- Escarbadores: especies de aves que están asociadas al suelo y que buscan su alimento removiendo repetidamente la superficie de la tierra y removiendo la hojarasca del suelo con el pico o las patas. Algunos ejemplos son: tinamúes, pavas, y torcasas.

- Robadores: especies de aves que utilizan el néctar como fuente de alimento, pero este recurso es tomado de manera ilegítima, mediante orificios que se hacen en la parte basal de la flor, dicha técnica es utilizada por algunas especies de colibríes -familia Trochilidae-, el género *Diglossa* -familia Thraupidae-, algunas otras aves como los mieleros -*Coereba*- y algunas reinitas -familia Parulidae-. En estas situaciones no se presenta polinización.



- Estrato de forrajeo (EF): se define como el tipo de sustrato en el que generalmente las especies buscan su alimento. Las categorías descritas no son excluyentes debido a que el sustrato puede depender de la estacionalidad y a la disponibilidad de alimento. Las principales categorías son:

- Agua: especies de aves que forrajean de manera directa o indirecta en un ambiente acuático. Dicho ambiente puede ser continental –ríos, lagunas, esteros, ciénagas, quebradas, riachuelos– o marino –costas, estuarios, golfos-. Algunos ejemplos de asociación directa estricta son: anátidos, rálidos, zambullidores, y flamencos. Algunos ejemplos de asociación ocasional son las familias Scolopacidae, Tyrannidae e Icteridae.
- Suelo: especies de aves que permanecen la mayoría del tiempo forrajeando, alimentándose, reposando o descansando en el suelo y rara vez vuelan a ramas altas o cambian de sustrato. Algunos ejemplos son: pavas, tinamúes y torcasas.
- Sotobosque: especies de aves que habitan más cerca del suelo por debajo del dosel alimentándose de las especies arbustivas y de estratos inferiores del bosque. Algunos ejemplos son: gralarias, torcasas, hormigueros y saltarines.
- Dosel: especies de aves que habitan las copas de los árboles. El dosel arbóreo alberga una flora y fauna única y especializada que no se puede encontrar en ningún otro estrato del bosque. Algunos ejemplos son: loros, tárugas y quetzales.
- Aire: especies de aves que permanecen en espacios aéreos moviéndose grandes distancias y durante sus recorridos se alimentan o reposan. Algunos ejemplos son: vencejos –familia Apodidae–, y algunas rapaces migratorias –*Elanoides forficatus*– y golondrinas –Hirundinidae.



- **Tipo de anidamiento (TA):** se define como el tipo de estrategia de reproducción, fabricación del nido y crianza de una especie. Las principales categorías son:



- Colonial: especies de aves donde se evidencia que hay participación cooperativa de otros individuos de la misma especie, en aspectos tan diversos como la crianza, vigilancia, alimentación y cuidado parental. Algunos ejemplos son: especies de la familia Cuculidae, Icteridae y Ardeidae.
- Individual: especies de aves que construyen su nido de manera individual o en parejas. Algunos ejemplos son aves de la familia Thraupidae, Grallaridae y Caprimulgidae.



- **Comportamiento social (CS):** se define como la asociación de un individuo con otros de la misma u otras especies, al momento de realizar las actividades relacionadas con el forrajeo o descanso. Teniendo en cuenta el número de especies que componen el grupo y el número de individuos de cada especie (Hilty y Brown 1986, Stotz et al. 1996), las principales categorías son:

- Bandada monoespecífica: especies de aves que coexisten en grupos de individuos de la misma especie y forrajean en busca de un recurso en particular. Algunos ejemplos son aves del género *Tangara*, *Chlorornis*, y *Butthraupis*.
- Bandada mixta: especies de aves que coexisten en grupos de individuos de diferentes especies y que forrajean en busca de alimento. Algunos ejemplos son: aves del género *Dendrocolaptes*, *Myioborus*, *Tangara*, *Glaucidium*, y *Butthraupis*, los cuales pueden ser observados forrajeando en conjunto.
- Congregatorio: especies de aves cuyos individuos se congregan alrededor de un lugar específico. Generalmente, la asociación se da en relación a un ambiente, por ejemplo aves acuáticas asociadas a un estero en los Llanos Orientales.
- Solitario: especies que generalmente se las observa solitarias la mayor parte del tiempo.



- Estatus migratorio (EM): los tipos de migración pueden agruparse de acuerdo con la cobertura geográfica de los viajes. Las principales categorías son (Naranjo et al. 2012):

- Migración altitudinal: especies de aves que permanecen todo el año en una misma región pero se mueven entre distintas franjas altitudinales. Los quetzales, tucanes y otras aves frugívoras viajan a lo largo de las pendientes de las cordilleras en respuesta a la disponibilidad estacional de frutos.
- Migración local: especies de aves que pueden tener una amplia distribución, pero en las cuales una determinada población realiza un movimiento cíclico dentro de un mismo cinturón latitudinal en respuesta a la disponibilidad de hábitat o a la presencia de recursos. Un ejemplo son las aves acuáticas de los Llanos Orientales, que migran grandes distancias a medida que transcurre el ciclo normal de sequías e inundaciones. Algunos loros y otras aves frugívoras viajan entre parches de bosque rastreando la fructificación de sus principales fuentes de alimento. Estos movimientos, de carácter nómada, se repiten con el paso de las estaciones climáticas.
- Migración continental: especies de aves que migran latitudinalmente cada año. Son especies que se reproducen en latitudes templadas de América del Norte y del Sur de Suramérica, llegan hasta el neotrópico y permanecen en esta zona durante varios meses, donde se alimentan y aumentan sus reservas energéticas para posteriormente emprender el regreso a sus sitios de anidación. Esta categoría se subdivide en: 1. Migratorios australes o aquellas especies de aves que provienen de la región austral de Suramérica y durante el invierno inician su viaje hacia regiones menos templadas en busca de alimento, por ejemplo *Calidris spp.*, *Elanoides forficatus* y *Empidonax spp.* 2. Migratorios boreales o especies de aves que provienen de la región boreal de América del Norte y durante el invierno inician su viaje hacia regiones menos templadas en busca de alimento, por ejemplo: *Contopus spp.*, *Setophaga spp.*, y *Tyrannus spp.*
- Residente: especies de aves para las cuales no se ha evidenciado que realicen algún tipo de movimiento migratorio.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrahamczyk, S., y M. Kessler. 2010. Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology* 151:615-625.
- Altshuler, D. L. 2006. Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *The American Naturalist* 167:216-229.
- Anderson, S. H., D. Kelly, J. J. Ladley, S. Molloy, y J. Terry. 2011. Cascading effects of bird functional extinction reduce pollination and plant density. *Science* 331:1068-1071.
- Azeria, E. T., J. Ibarzabal, C. Hébert, J. Boucher, L. Imbeau, y J. P. L. Savard. 2011. Differential response of bird functional traits to post-fire salvage logging in a boreal forest ecosystem. *Acta Oecologica* 37:220-229.
- Baldwin, S. P., H. C. Oberholser, y L. G. Worley. 1931. Measurements of Birds, Vol II.
- Bell, J. 1956. Tangent, chord theorem. *The Mathematical Gazette* 40:211-212.
- Bock, W. J., y W. D. Miller. 1959. The scansorial foot of the woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in birds. *American Museum Novitates* no. 1931.
- Botelho, J. F., D. Smith-Paredes, D. Nunez-Leon, S. Soto-Acuna, y A. O. Vargas. 2014. The developmental origin of zygodactyl feet and its possible loss in the evolution of Passeriformes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 281:20140765.
- Bouffard, L. A., y D. M. Brooks. 2014. The role of the White-Winged Guan (*Penelope albipennis*) in seed dispersal and predation in Tumbesian dry forest, Peru. *Journal of Sustainable Forestry* 33:184-194.
- Buermann, W., J. Chaves, R. Dudley, J. A. McGuire, T. B. Smith, y D. L. Altshuler. 2011. Projected changes in elevational distribution and flight performance of montane Neotropical hummingbirds in response to climate change. *Global Change Biology* 17:1671-1680.
- Burney, C. W., y R. T. Brumfield. 2009. Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *The American Naturalist* 174:358-368.
- Caicedo-Rosales, P., O. Laverde, y E. Arbeláez-Cortés. 2014. Nuevas especies de aves en Colombia. En: Bello et al. (Ed). *Biodiversidad 2014. Estado y tendencias de la biodiversidad continental en Colombia*. Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia. 2014.

- Carrascal, L. M., E. Moreno, y J. L. Tellería. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Holarctic Ecology* 13:105-111.
- Claramunt, S., E. P. Derryberry, J. V. Remsen, Jr., y R. T. Brumfield. 2012. High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 279:1567-1574.
- Clark, C. J. 2010. The evolution of tail shape in hummingbirds. *The Auk* 127:44-56.
- Clark, C. J., y R. Dudley. 2009. Flight costs of long, sexually selected tails in hummingbirds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. 276:2109-2115.
- Collins C. T. 1983. A reinterpretation of pamprodactyly in swifts: a convergent grasping mechanism in vertebrates. *The Auk* 100:735-737.
- Croll, D. A., J. L. Maron, J. A. Estes, E. M. Danner, y G. V. Byrd. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science* 307:1959-1961.
- Cruden, R. W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176:1439-1440.
- Dalsgaard, B., E. Magård, J. Fjeldså, A. M. Martín González, C. Rahbek, J. M. Olesen, J. Ollerton, R. Alarcón, A. C. Araujo, P. A. Cotton, et al. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and Quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* 6:e25891.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. London, Murray
- Dawideit B. A., A. B. Phillipmore, I. Laube, B. Leisler, y K. Bohning-Gaese. 2009. Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *Journal of Animal Ecology* 78:388-395.
- Derryberry E. P., S. Claramunt, N. Seddon, J. Tobias, A. Baker, y R. T. Brumfield. 2012. Correlated evolution of beak morphology and song in the Neotropical woodcreeper radiation. *Evolution* 66:2784-2797.
- Devictor, V., D. Mouillot, C. Meynard, y F. Jiguet. 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.
- Devoto, M., S. Bailey, P. Craze, y J. Memmott. 2012. Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. *Ecology Letters* 15:319-328.
- Díaz, S., y M. Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646-655.



- Downs, C. T., J. O. Wirminghaus, y M. J. Lawes. 2000. Anatomical and nutritional adaptations of the Speckled Mousebird (*Colius striatus*). *The Auk* 117:791-794.
- Ellington, C. P. 1984. The aerodynamics of hovering insect flight. VI. Lift and power requirements. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 305:145-181.
- Elton, C. S. 1927. *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, et al. 2011. Trophic downgrading of planet earth. *Science* 333:301-306.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of Nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46:257-291.
- Feinsinger, P., y S. M. Chaplin 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *The American Naturalist* 109:217-224.
- Fitzpatrick, J. W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82:43-57.
- Flynn, D. F., M. Gogol-Prokurat, T. Nogeire, N. Molinari, B. T. Richers, B. B. Lin, N. Simpson, M. M. Mayfield, y F. DeClerck. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12:22-33.
- Freed, L. A., S. Conant, y R. C. Fleischer. 1987. Evolutionary ecology and radiation of Hawaiian passerine birds. *Trends in Ecology and Evolution* 2:196-203.
- García, D., D. Martínez, J. M. Herrera, y J. M. Morales. 2013. Functional heterogeneity in a plant-frugivore assemblage enhances seed dispersal resilience to hábitat loss. *Ecography* 36:197-208.
- Ghosh-Harihar, M. 2014. Phylogenetic and ecomorphological structure of assemblages of breeding leaf warblers (Phylloscopidae) along Himalayan elevational gradients. *Journal of biogeography* 41:1193-1203.
- Gill, F. 1995. *Ornithology*. Second Edition. W. H. Freeman Co., New York, USA.
- Graham, C. H., J. L. Parra, B. A. Tinoco, F. G. Stiles, y J. A. McGuire. 2012. Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology* 39:S99-S111.
- Grajal, A., S. D. Strahl, R. Parra, M. G. Dominguez, y A. Neher. 1989. Foregut fermentation in the hoatzin, a Neotropical leaf-eating bird. *Science* 245:1236-1238.
- Grant, P. R. 1968. Bill size, body size and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Zoology* 17:319-333.
- Grant, P. R. 2003. Evolution in Darwin's finches. *Zoology* 106:255-259.

- Grant, P. R., y B. R. Grant. 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of Linnean Society* 4:39-68.
- Grant, P. R., y B. R. Grant. 1997. Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94:7768-7775.
- Grant, P. R., y B. R. Grant. 2014. 40 years of evolution. Darwin's finches on Daphne Major Island. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Grenier, J. L., y R. Greenberg. 2005. A biogeographic pattern in sparrow bill morphology: parallel adaptation to tidal marshes. *Evolution* 59:1588-1595.
- Hausner, V., N. G. Yoccoz, y R. A. Ims. 2003. Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: birds in northern coastal birch forests. *Ecological Applications* 13:999-1012.
- Herrel, A., J. Podos, S. K. Huber, y A. P. Hendry. 2005. Bite performance and morphology in a population of Darwin's finches: implications for the evolution of beak shape. *Functional Ecology* 19:43-48.
- HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine, y M. M. Mayfield. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:227-248.
- Hilty, S. L., y W. L. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press. New Jersey.
- Howe, H., E. W. Schupp, y L. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66:781-791.
- Howell, S. N G., C. Corben, P. Pyle, y D. I. Rogers. 2003. The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. *Condor* 105:635-653.
- Jarvis, E. D., S. Mirarab, A. J. Aberer, B. Li, P. Houde, C. Li, S. Y. W. Ho, B. C. Faircloth, B. Nabholz, J. T. Howard, et al. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346:1320-1331.
- Jiménez, I., J. L. Parra, M. Agudelo, G. A. Londoño, y Y. Molina. 2001. Temporal variation in the diet of Black curassows (*Crax alector*, Cracidae). En: Cracid ecology and conservation in the new millennium. D. Brooks and F. Gonzalez-García (eds.). J. Miscellaneous Publications of the Houston Museum of Natural Science, No. 2.
- Kaiser-Bunbury, C. N., S. Muff, J. Memmott, C. B. Müller, y A. Caflisch. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13:442-452.
- Kipp, F. 1959. Der handflügel-index als flugbiologisches mass. *Vogelwarte* 20:77-86.



- Kodric-Brown, A., J. H. Brown, G. S. Byers, y D. F. Gori. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* 65:1358-1368.
- Langlands, P. R., K. E. C. Brennan, V. W. Framenau, y B. Y. Main. 2011. Predicting the post-fire responses of animal assemblages: testing a trait-based approach using spiders. *Journal of Animal Ecology* 80:558-568.
- Lerner, H. L. R., M. Meyer, H. F. James, M. Hofreiter, y R. C. Fleischer. 2011. Multilocus resolution of phylogeny and timescale in the extant adaptive radiation of Hawaiian Honeycreepers. *Current Biology* 21:1-7.
- Lockwood, R., J. P. Swaddle, y J. M. V. Rayner. 1998. Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology* 29:273-292.
- Lovette, I., y W. Hochachka. 2006. Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology* 87:S14-S28.
- Loyn, R. H., R. G. Runnalls, G. Y. Forward, y J. Tyers. 1983. Territorial bell miners and other birds affecting populations of insect prey. *Science* 221:1411-1413.
- Luck, G. W., S. Lavorel, R. McIntyre, S., y K. Lumb. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81:1065-1076.
- Luther, D., y R. Greenberg. 2014. Habitat type and ambient temperature contribute to bill morphology. *Ecology and Evolution* 4:699-705.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological monographs* 65:101-127.
- Maybury, W. J., y J. M. Rayner. 2001. The avian tail reduces body parasite drag by controlling flow separation and vortex shedding. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268:1405-1410.
- Maybury W. J., J. M. V. Rayner, y L. B. Coudrick. 2001. Lift generation by the avian tail. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268:1443-1448.
- Miles, D. B., y R. E. Ricklefs. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65:1629-1640.
- Moermond, T. C., y J. S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs* 36:865-897.
- Moore, R. P., W. D. Robinson, I. J. Lovette, y T. R. Robinson. 2008. Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecology Letters* 11:960-968.
- Mouchet, M., S. Villeger, y N. Mason. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24:867-876.

- Murie, J. 1872. On the genus *Colius*, its structure and systematic place. *Ibis* 3:262-280.
- Murie, J. 1873. On the Upupidae and their relationships. *Ibis* 15:181-211.
- Naranjo, L. G., J. D. Amaya, D. Eusse-González, y Y. Cifuentes-Sarmiento. 2012. Guía de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia. Aves. Vol. 1. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible/ WWF Colombia. Bogotá, D.C. Colombia. 708 p.
- Norberg, R. A. 1986. Treecreeper climbing; mechanics, energetics, and structural adaptations. *Ornis Scandinavica* 17:191-209.
- Noon, B. R. 1981. The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecological Monographs* 51:105-124.
- Norberg, U. M. 1995. How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology* 9:48-54.
- Ockinger, E., O. Schweiger, T. O. Crist, D. M. Debinski, J. Krauss, M. Kuussaari, J. D. Petersen, J. Poyry, J. Settele, K. S. Summerville, y R. Bommarco. 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13:969-979.
- Parra, J. L., J. A. McGuire, y C. H. Graham. 2010. Incorporating clade identity in analyses of phylogenetic community structure: an example with hummingbirds. *American Naturalist* 176:573-587.
- Partridge, L., y P. H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241:1449-1455.
- Paton, D. C., y B. G. Collins. 1989. Bills and tongues of nectar feeding birds: a review of morphology, function and performance, with intercontinental comparisons. *Australian Journal of Ecology* 14:473-506.
- Pausas, J. G., y M. Verdú. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *Bioscience* 60:614-625.
- Pennycuick, C. J. 2008. Modelling the flying bird. Academic Press, Amsterdam.
- Persons IV, W. S., y P. J. Currie. 2015. Bristles before down: a new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution* 69:857-862.
- Pike, A. V. L., y D. P. Maitland. 2004. Scaling of bird claws. *Journal of Zoology* 262:73-81.
- Pitelka, F. A. 1951. Ecologic overlap and interspecific strife in breeding population of Anna and Allen hummingbirds. *Ecology* 32:641-661.
- Powlesland, R. G., B. D. Lloyd, H. A. Best, y D. V. Merton. 1992. Breeding biology of the kakapo *Strigops habroptilus* on Stewart Island, New Zealand. *Ibis* 134:361-373.



- Proctor, N. S. y P. J. Lynch. 1993. Manual of ornithology: avian structure and function. Yale University Press.
- Prum, R. O. 1999. Development and Evolutionary Origin of Feathers. Journal of Experimental Zoology 285:291-306.
- Rayner, J. M. 1988. Form and function in avian flight. En Current ornithology. Springer US.
- Richardson, F. 1942. Adaptive modifications for tree-trunk foraging in birds. University of California Publications in Zoology 46:317-368.
- Rico-Guevara, A. 2008. Morphology and arthropod foraging by high Andean hummingbirds. Ornitología Colombiana 7:43-58.
- Rico-Guevara, A. y M. A. Rubega. 2011. The hummingbird tongue is a fluid trap, not a capillary tube. Proceedings of the Academy of Sciences 108:9356-9360.
- Rico-Guevara, A. 2014. Morphology and function of the drinking apparatus in hummingbirds. Doctoral Dissertation, University of Connecticut. Paper 490.
- Rico-Guevara, A., y M. Araya-Salas. 2015. Bills as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbird. Behavioral Ecology 26:21-29.
- Rodríguez, A., G. Jansson, y H. Andrén. 2007. Composition of an avian guild in spatially structured habitats supports a competition-colonization tradeoff. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274:1403-1411.
- Rodríguez-Flores C. I., y F. G. Stiles. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonía colombiana. Ornitología Colombiana 3:7-27.
- Rogers, C. M., y J. N. Smith. 1993. Life-history theory in the nonbreeding period: trade-offs in avian fat reserves? Ecology 74:419-426.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monographs 37:317-350.
- Salt, G. W. 1953. An ecologic analysis of three California avifaunas. Condor 55:258-273.
- Schneider, C. A., W. S. Rasband, y K. W. Eliceiri. 2012. NIH Image to Image: 25 years of image analysis. Nature Methods 9:671-675.
- Schulenberg, T. S. 1983. Foraging behavior, ecomorphology, and systematics of some antshrikes (Formicariidae: *Thamnomanes*). Wilson Bulletin 95:505-521.
- Snow, D. W., y B. K. Snow. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. Bulletin of the British Museum of Natural History 38:105-139.
- Stein, B. A. 1992. Sicklebill hummingbirds, ants, and flowers. BioScience 42:27-33.

- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- Stiles, F. G. 1995. Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97:853-878.
- Stiles, F. G., y D. L. Altshulder. 2004. Conflicting terminology for wing measurements in ornithology and aerodynamics. *Auk* 121:973-976.
- Stiles, F. G. 2004. Phylogenetic constraints upon morphological and ecological adaptation in hummingbirds (Throchilidae): why are there no hermits in the Paramo? *Ornitología Neotropical* 15:191-198.
- Stiles, F. G. 2008. Ecomorphology and phylogeny of hummingbirds: Divergence and convergence in adaptations to high elevations. *Ornitología Neotropical* 19:511-519.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. III Parker, y D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Szaro, R. C. 1986. Guild management: an evaluation of avian guilds as a predictive tool. *Environmental Management* 10:681-688.
- Temeles, E. J., C. R. Koulouris, S. E. Sander, y W. J. Kress. 2009. Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology* 90:1147-1161.
- Temeles, E. J., J. S. Miller, y J. L. Rifkin. 2010. Evolution of sexual dimorphism in bill size and shape of hermit hummingbirds (Phaethornithinae): a role for ecological causation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:1053-1063.
- Tennekes, H. 2009. The Simple Science of Flight. MIT Press. Cambridge, Massachusetts, London, England.
- Terborgh, J., L. Lopez, y J. S. Tello. 1997. Bird communities in transition: the Lago Guri islands. *Ecology* 78:1494-1501.
- Tubaro, P. L., D. A. Lijtmaer, M. G. Palacios, y C. Kopuchian. 2002. Adaptive modification of tail structure in relation to body mass and buckling in woodcreepers. *Condor* 104:281-296.
- Tylianakis, J. M., E. Laliberté, A. Nielsen, y J. Bascompte. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143:2270-2279.
- Usherwood, J. R., T. L. Hedrick, C. P. McGowan, y A. A. Biewener. 2005. Dynamic pressure maps for wings and tails of pigeons in slow, flapping flight, and their energetic implications. *Journal of Experimental Biology* 208:355-369.
- Verner, J. 1984. The guild concept applied to management of bird populations. *Environmental Management* 8:1-13.



- Videler, J. J. 2005. Avian Flight. Oxford University Press, Oxford.
- Villarreal, H., M. Álvarez., S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina, y A. M. Umaña. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Villéger, S., N. W. H. Mason, y D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-301.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116:882-892.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeek, y M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology Systematics* 33:475-505.
- Weinstein, B. G., B. Tinoco, J. L. Parra, L. M. Brown, J. A. McGuire, F. G. Stiles, y C. H. Graham. 2014. Taxonomic, Phylogenetic, and trait beta diversity in South American hummingbirds. *The American Naturalist* 184:211-224.
- Winquist, T., y R. E. Lemon. 1994. Sexual selection and exaggerated male tail length in birds. *The American Naturalist* 143:95-116.
- Wolf, L. L., F. G. Stiles, y F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45:349-379.
- Wolfe, J. D., T. B. Ryder, y P. Pyle. 2010. Using molt cycles to categorize age in tropical birds: An integrative system. *Journal of Field Ornithology* 81:186-194.



CAPÍTULO 4

PROTOCOLO PARA LA MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES EN ANFIBIOS

INTRODUCCIÓN

La distribución geográfica de los anfibios anuros obedece a factores históricos, rasgos de historia de vida y mecanismos ecofisiológicos que les permiten mantener su balance hídrico en ambientes deshidratantes (Urbina-Cardona et al. 2014) y habitar ambientes tan heterogéneos como los páramos, las sabanas y los bosques secos. Estas características son las que se conocen en ecología funcional como rasgos funcionales, los cuales son definidos como las características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medidas a nivel individual, sin referencia al ambiente o cualquier otro nivel de organización (Viole et al. 2007). Las definiciones de rasgo funcional en fauna han incluido rasgos comportamentales y se reconoce que algunos están asociados con el ambiente -p. ej. uso del hábitat- (Luck et al. 2012).

Ángela María Cortés Gómez
Martha Patricia Ramírez Pinilla
Nicolás Urbina Cardona



Los anfibios presentan características morfológicas y fisiológicas importantes como: **1.** Piel permeable que les ayuda a los procesos de respiración. **2.** Adaptación térmica a ambientes de altas elevaciones permitiendo su actividad a bajas temperaturas. **3.** Bajas tasas metabólicas en comparación con otros vertebrados, permitiéndoles estar presentes en todos los hábitats terrestres, exceptuando los polos. **4.** Presencia de ciertos rasgos de historia de vida que implican un costo energético extremadamente bajo (Navas 1999, Pough et al. 2004). **5.** Alta diversidad de modos reproductivos definidos por la selección del sitio de ovoposición, el tamaño y tipo del huevo, el tamaño de la postura, la tasa, duración y modo de desarrollo larvario y el tipo de cuidado parental (Duellman y Trueb 1994, Wells 2007), los cuales les permiten hacer uso de diversos hábitat terrestres y acuáticos, y les confieren ventajas para explorar nuevos ambientes (Crump 1974, Haddad y Prado 2005). **6.** Interacciones acústicas, las cuales constituyen uno de los principales medios de selección intraespecífica y ayudan a mediar la competencia entre machos, lo que deja como consecuencia la distribución de las especies y la repartición espacio-temporal de los lugares de reproducción (Wells 1977, Heatwole 1982, Gerhardt 1994). **7.** Miembros con una morfología característica que determina, en parte, la respuesta del organismo a gradientes ambientales y a la estructura de la vegetación (Marsh y Pearman 1997, Hofer et al. 2000). **8.** Estrategias de forrajeo que determinan el tipo de inversión energética en el desplazamiento en busca de la presa. En algunos ecosistemas de tierras bajas los anfibios constituyen uno de controladores biológicos más eficientes (Blaustein et al. 1994). **9.** El uso diferenciado de hábitats acuáticos, arbóreos, terrestres y subterráneos, que junto a la temporalidad, ayudan a relajar la competencia entre los anfibios y estimulan la repartición de los recursos de manera espacial y temporal (Duellman 1989).

Estos rasgos son funcionales debido a su papel en la respuesta de las especies a la variabilidad ambiental y a su aporte en cualquiera de las fases de sus ciclos de vida –renacuajo-adulto–, a los procesos de los ecosistemas como el reciclaje de nutrientes, bioturbación, flujo de materia y energía a través de cadenas tróficas como presas y como depredadores (Cortés-Gómez et al. 2015). En este sentido, la influencia de los anfibios en el flujo de materia y energía en los ecosistemas está determinado por la composición de su dieta, el stock de biomasa en sus diferentes estadios y los cadáveres en descomposición; mientras que las dinámicas de sedimentos en la columna de agua –bioturbación– se encuentran mediadas parcialmente por el movimiento de la cola de los renacuajos y por las patas con membranas de los adultos (Figura 1). Vale la pena aclarar que todos los procesos de los ecosistemas están mediados, en los anfibios, por dinámicas temporales –dependientes del clima, la época reproductiva y el tiempo de actividad– y por el uso del hábitat, así como por rasgos morfológicos, etológicos y reproductivos (Figura 1).

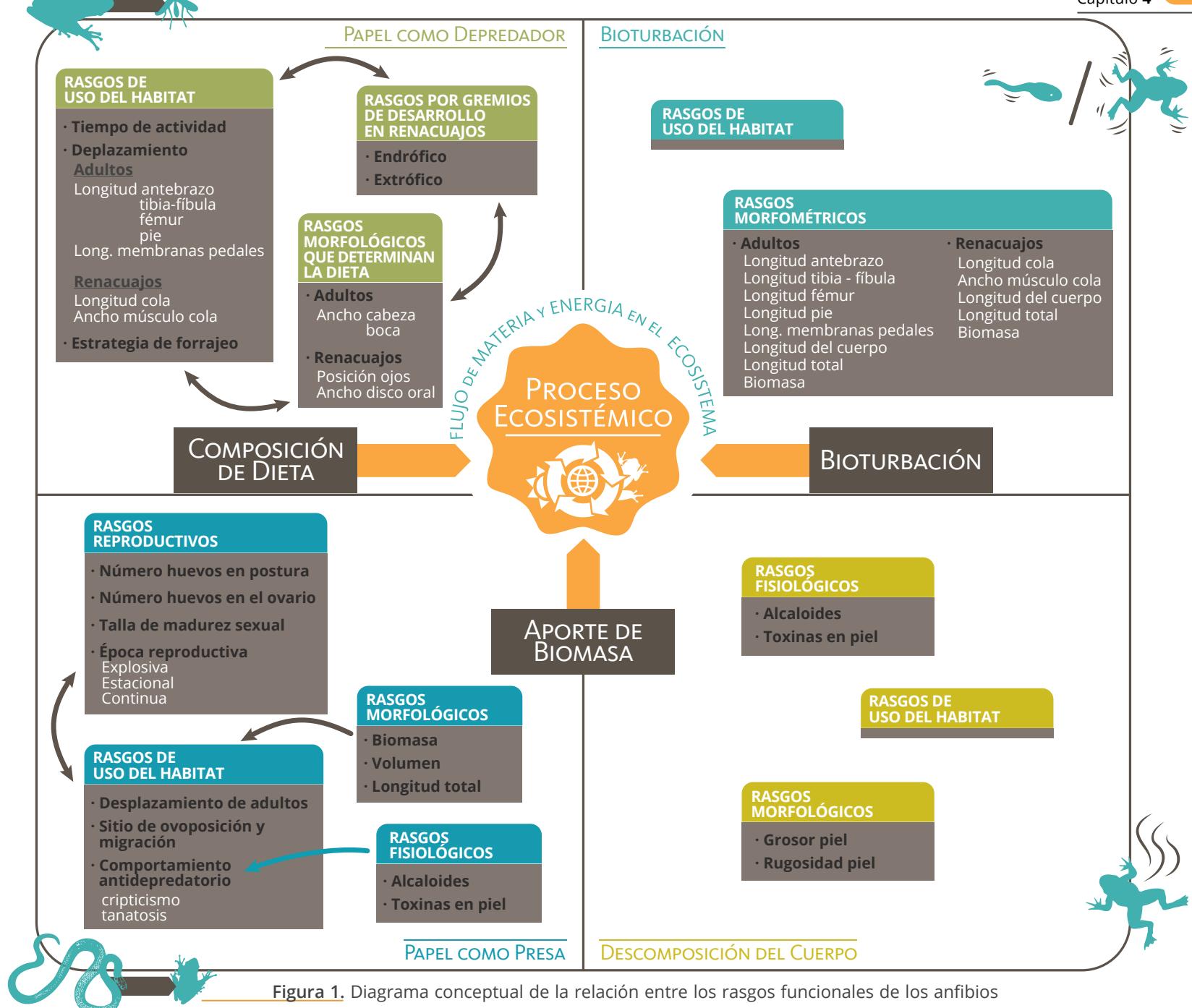


Figura 1. Diagrama conceptual de la relación entre los rasgos funcionales de los anfibios –adultos y larvas– y su papel en procesos ecosistémicos.

La ecología funcional tiene el potencial de unir la variación morfológica, fisiológica, comportamental y fenológica a nivel de organismo con procesos y patrones a escala comunitaria y ecosistémica (Petchey et al. 2009). En animales, estos rasgos incluyen una combinación de aspectos de historia de vida, comportamiento y hábitos alimenticios (de Bello et al. 2010). Para tener mayor conocimiento sobre las relaciones entre las dimensiones de la biodiversidad, la variabilidad intra e interespecífica de rasgos funcionales y su escalamiento desde el individuo a la estructuración comunitaria y los procesos de los ecosistemas, se recomienda consultar el capítulo titulado “Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos” de la presente obra.

Las aproximaciones basadas en rasgos funcionales han tenido un mayor desarrollo conceptual y metodológico en plantas que en animales (Blaum et al. 2011, Luck et al. 2012). Sin embargo, recientemente se han publicado investigaciones en vertebrados (Blackburn et al. 2005, Batalha et al. 2010, Blaum et al. 2011, Gasc et al. 2013, Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona 2015, Trimble y van Aardle 2015). La mayoría de investigaciones se han enfocado en estudiar los cambios en la diversidad funcional en respuesta a cambios en el uso del suelo o clima (Filippi-Codaccioni et al. 2009, Batalha et al. 2010, Guerrero et al. 2011, de Souza et al. 2013) y su papel como herramienta para la generación de estrategias de conservación (Carrascal et al. 2012). Recientemente algunos protocolos vinculan la cuantificación de la diversidad funcional en el monitoreo de la herpetofauna dentro de los procesos de restauración ecológica (Urbina-Cardona et al. 2015).

Para el grupo de los anfibios anuros se han reportado algunas tendencias en la respuesta de las especies, dados sus rasgos, a los cambios en el uso y cobertura del suelo. Pineda et al. (2005) encontraron que las especies más afectadas por el cambio de bosque montano a cafetal y pastizal fueron aquellas de hábitos terrestres, con talla corporal grande y huevos desarrollados fuera del agua, así como las especies cuyas larvas se desarrollan en el agua. Urbina-Cardona y Reynoso (2005) encontraron que las especies de anfibios de mayor talla corporal prefieren los potreros y bordes de selvas, mientras que los anfibios pequeños tienden a habitar principalmente el interior de fragmentos de selvas. Suazo-Ortuño et al. (2008) encontraron que los anuros pequeños que presentan desarrollo directo son especialmente sensibles al disturbio de los bosques secos tropicales, mientras que las especies de talla grande con modos reproductivos cuyos huevos y larvas se desarrollan en el agua –y huevos en hojas encima del agua–, presentan mayor adaptación a ambientes degradados. Por su parte, Mendenhall et al. (2014) determinaron que los anfibios grandes que se reproducen en pozas prefieren los hábitats antropogénicos, mientras que los anfibios pequeños que habitan quebradas o los que presentan desarrollo directo, son más dependientes del bosque nativo.

Hasta el momento solo hay cuatro estudios de diversidad funcional en ensambles de anfibios a nivel global: Ernst et al. (2006) encontraron que los grupos funcionales –grupos de especies con respuestas similares al ambiente o efectos similares sobre los procesos de los ecosistemas– identificados con rasgos como hábitat,



gremio ecomorfológico de larva, actividad diurna, época reproductiva y modo reproductivo, presentaron mayor número de especies y diversidad funcional en los bosques maduros que en los bosques degradados por entresaca de madera y en estadios tempranos de sucesión. Adicionalmente, observaron que la diversidad funcional fue más sensible al gradiente de transformación de las coberturas vegetales que las otras dimensiones taxonómica y filogenética (Ernst et al. 2006). Strauß et al. (2010) estudiaron la diversidad funcional de la comunidad de renacuajos en ríos en Madagascar utilizando 18 rasgos funcionales relacionados con el uso de recursos y la selección del hábitat. Los autores encontraron baja diversidad y alta redundancia funcional en los ríos estudiados, lo que indica alta superposición de los rasgos de los renacuajos en la comunidad en grandes arroyos en bosques maduros (Strauß et al. 2010). Ernst et al. (2012) compararon la diversidad filogenética, funcional y taxonómica de las comunidades de anfibios en tres regiones biogeográficas –Escudo Guyanés en América del Sur, bosques de Guinea en África Occidental y selvas de Borneo en el sureste asiático–. Los autores identificaron grupos funcionales a partir de ocho rasgos de historia de vida –actividad diaria, hábitat, modo reproductivo, gremio ecomorfológico de la larva, época y tipo de actividad reproductiva, talla y dimorfismo sexual–, y encontraron que la composición de rasgos en los ensamblajes regionales de anfibios fue el resultado de una compleja interacción entre procesos evolutivos vinculados a características del hábitat que forjan características morfológicas e historias de vida y procesos regionales únicos derivados de los filtros ambientales. Finalmente, Trimble y van Aarde (2015) determinaron que los grupos funcionales de anfibios más afectados por el cambio en el uso del suelo fueron: **1.** Los de talla pequeña que habitan los bosques y ovopositán en la vegetación. **2.** Las especies fosoriales y terrestres que ovopositán en el suelo, incluyendo las que presentan renacuajos que se desarrollan en el suelo.

Los renacuajos son componentes importantes de muchos hábitats dulceacuícolas debido principalmente a su diversidad y abundancia (Gibbons et al. 2006). La ecología trófica de renacuajos es un aspecto clave para entender su papel funcional en los ecosistemas (Altig et al. 2007), el cual es diferente en los adultos terrestres (Whiles et al. 2006). Algunos estudios de ecología funcional han mostrado, a través de remoción de larvas y adultos, su papel en los procesos de los ecosistemas (Whiles et al. 2006, 2013). Se ha reportado que la desaparición de renacuajos en cuerpos de agua léticos incrementa la biomasa de detritus y algas, reduce las tasas de recambio de nitrógeno y sedimentos orgánicos depositados, además de alterar la productividad primaria, las cadenas tróficas y la transferencia de energía entre cuerpos de agua y coberturas riparias (Ranvestel et al. 2004, Whiles et al. 2006, Connelly et al. 2008, Colón-Gaud et al. 2010). Sin embargo, poco se conoce sobre el aporte de los anuros adultos a los procesos de los ecosistemas, a pesar de ser los vertebrados más abundantes en algunos ecosistemas neotropicales (Whiles et al. 2006). Algunos estudios registran que los anuros adultos afectan las comunidades de insectos y los procesos subsecuentes en hábitats terrestres

La desaparición de renacuajos en cuerpos de agua léticos altera la productividad primaria, las cadenas tróficas y la transferencia de energía entre cuerpos de agua y coberturas riparias

(Stewart y Woolbright 1996, Beard et al. 2002, 2003). En general, los adultos contribuyen al flujo de materia y energía en forma de masas de huevos, a la vez que sirven de presa para otros depredadores (Whiles et al. 2006). Se ha documentado que como consecuencia de la disminución poblacional de algunos anfibios, serpientes especializadas en consumirlos también han disminuido (Jennings et al. 1992).

Hasta el momento, no existen protocolos estandarizados para la medición de rasgos funcionales en anfibios, contrario a lo que se presenta en plantas (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013), por lo cual es necesaria una aproximación metodológica para la toma de este tipo de datos que permita a futuro comparar resultados de investigación y evidenciar dinámicas espacio-temporales en la diversidad funcional de anuros a escalas mayores. El presente protocolo busca estandarizar la medición y registro de rasgos funcionales en anfibios anuros con el fin de realizar estudios comparativos para responder distintas preguntas de investigación, entre ellas: ¿cuáles son los mecanismos que ensamblan las comunidades biológicas?, ¿qué rasgos funcionales determinan los procesos de los ecosistemas?, ¿cómo responden las especies a la variabilidad ambiental? –ver Capítulo I “Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos” y Capítulo VI “Ecología funcional: una herramienta para la generación de conocimiento científico frente a la gestión integral de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos” de la presente obra–.

El protocolo que se presenta a continuación muestra una selección de rasgos de fácil medición y registro, los cuales han sido seleccionados por los autores por su relación con la capacidad de respuesta de las especies a las variaciones ambientales y con los procesos en los ecosistemas. Sin embargo, pueden existir muchos otros rasgos funcionales para los anfibios anuros, los cuales incluyen aspectos fisiológicos –p. ej. tasas metabólicas y conversión energética, ecología térmica, deshidratación, desempeño locomotor, capacidades sensoriales, entre otros– y etológicos –p. ej. bioacústica y comunicación, territorialidad, cortejo, defensa, escape, despliegues visuales, cuidado parental, orientación y desplazamiento, entre otros– que no se incluyen en el presente protocolo y son más complejos de registrar en campo o en colecciones biológicas.



CONSIDERACIONES PARA LA TOMA DE DATOS

SELECCIÓN DE INDIVIDUOS

Este protocolo tiene por objeto describir una serie de rasgos morfométricos y de historia de vida que son de fácil registro en campo, colecciones biológicas o de obtención mediante información secundaria. El registro de rasgos funcionales en especies de fauna puede realizarse en campo y algunos, especialmente los morfométricos, en colecciones biológicas. Los estudios en campo tienen la ventaja de proporcionar información ecológica relacionada con el hábitat de las especies, rasgos fisiológicos y comportamentales, y datos de abundancias, información clave en los estudios de ecología funcional. Las contribuciones que hace una comunidad a las propiedades del ecosistema están dadas por la distribución de los rasgos funcionales entre las especies y la abundancia de cada especie en ella.

Las colecciones biológicas son particularmente útiles para estudiar la diversidad funcional debido al gran número de rasgos morfométricos e información ecológica –a partir de notas de campo, Pyke y Ehrlich 2010– que se pueden obtener de los especímenes, entre ellos rasgos de especies de diferentes localidades en un amplio rango geográfico, lo que permite la exploración de los patrones de distribución de los rasgos y sus correlaciones con variables ambientales. También se obtiene información de individuos colectados en diferentes épocas, lo que permite estudiar cómo los patrones de riqueza taxonómica y funcional han cambiado en el tiempo y así desarrollar predicciones a futuro de lo que podría ocurrir en un lugar determinado.

Para el registro de rasgos funcionales es fundamental tener claridad sobre los objetivos del estudio, debido a que la selección de los rasgos funcionales depende de la pregunta de investigación. Adicionalmente, se debe decidir si los rasgos funcionales serán registrados en especímenes depositados en colecciones biológicas o en individuos vivos tomados a partir de muestreos en campo; también si se van a seleccionar adultos, juveniles o larvas, ya que cada estado de desarrollo presenta rasgos funcionales particulares con diferentes consecuencias ecológicas.

TOMA DE DATOS

Anuros adultos en campo

Los datos de campo a tomar son: localidad específica –departamento, municipio, vereda, coordenadas geográficas y elevación– y descripción del hábitat, abundancias relativas, forrajeo y todos los rasgos de historia natural que puedan ser observados durante el estudio, entre otros el tiempo de actividad diaria y los estados reproductivos, que son importantes para individuos adultos. El registro de los rasgos funcionales en los individuos en campo se debe realizar teniendo en cuenta las siguientes recomendaciones:

- Es importante considerar las medidas de bioseguridad. Se deben lavar las botas y el material de campo con hipoclorito de sodio al 4 %, etanol al 70 % o formol al 37 % (Aguirre y Lampo 2006) cada vez que se cambie de área de muestreo, retirando el material vegetal y muestras de suelo. Adicionalmente, es obligatorio el lavado permanente de las manos o el uso de guantes de látex. También es necesario lavar y desinfectar los instrumentos de medición tras el procesamiento de cada individuo. Estas recomendaciones ayudarán a evitar la transmisión y propagación de patógenos, entre los anfibios, como la Quitridiomicosis.
- Independientemente del método de muestreo, cada individuo colectado debe ser dispuesto en una bolsa de plástico individual con su respectivo código o etiqueta de marcado. Las bolsas deben ser infladas con aire ambiente –no con la boca–, humedecidas con algunas gotas de agua tomada del campo, cerradas con una liga de caucho o con un nudo y ubicadas en un lugar con sombra permanente a lo largo del día. No se recomienda el uso de bolsas de cierre deslizable en el caso de individuos robustos ya que pueden presionar el cierre, abrirlo y escaparse.
- Para la medición de los rasgos morfométricos y la masa corporal, los instrumentos de medición deben ser verificados antes de iniciar y durante la toma de datos para evitar errores de calibración. Así mismo, se recomienda que una sola persona haga las mediciones de los rasgos morfométricos para evitar errores de medición. Es importante realizar una estimación del error o incertidumbre de los datos tomados por cada investigador con el fin de realizar una integración adecuada de los datos que provengan de diferentes fuentes de información.
- El primer rasgo funcional que debe ser medido es la masa corporal del individuo, esto permite evitar el sesgo generado por la deshidratación con el paso del tiempo y la subestimación de su valor.



- Se debe incluir información del sexo, estado ontogenético y reproductivo de los individuos muestreados.
- Se debe tener cuidado al momento de realizar las mediciones con el calibrador para no maltratar o cortar a los individuos. Todos los adultos deben ser fotografiados y posteriormente liberados cerca de su sitio de captura. Únicamente en los casos en que la identificación taxonómica no pueda ser realizada en campo, que no haya especímenes de la localidad geográfica depositados en colecciones biológicas o que el estudio así lo requiera, algunos individuos por especie deben ser preparados apropiadamente, siguiendo los protocolos de fijación y preservación que se encuentran en diferente literatura (p. ej. Cortez et al. 2006), para su posterior identificación en el laboratorio.

Anuros adultos en colecciones biológicas

La medición de los rasgos funcionales en los individuos en colecciones se debe realizar teniendo en cuenta las siguientes recomendaciones:

- Para la medición de rasgos morfométricos se deben seleccionar individuos en buen estado de preservación. Es necesario evitar la toma de datos en individuos mal conservados, con falanges partidas o cortadas, con extremidades rotas, con cortes en las articulaciones o cuerpo demasiado encorvado. Se debe reportar la medición de rasgos en individuos en mal estado.
- Las mediciones deben realizarse idealmente por el lado derecho del animal –cabeza mirando hacia el lado derecho del investigador-. Sin embargo, en los casos en que la pata derecha tenga etiqueta, se deben realizar las mediciones por el lado izquierdo del individuo para evitar imprecisiones en las mediciones.
- Se debe verificar que los individuos tengan datos de localidad o coordenadas geográficas del sitio de colecta y recopilar la información adicional que esté reportada en la etiqueta de colección o en los libros de registro, como la época de colecta, datos de hábitat, observaciones de comportamiento y de historia natural, entre otros.

Renacuajos en campo

Algunas mediciones para renacuajos son difíciles de hacer en campo, por lo que se recomienda procesarlos siguiendo los protocolos de fijación y preservación (McDiarmid 1994, Simmons y Muñoz-Saba 2005, Cortez et al. 2006) para la posterior identificación y medición de rasgos funcionales en el laboratorio. Primero se debe verificar el estadío de desarrollo de los renacuajos. McDiarmid y Altig (1999) recomiendan para estudios de ecología los estados de desarrollo de renacuajo (Figura 2), en los que el renacuajo es móvil y se alimenta. A continuación se muestran algunas consideraciones para el registro de rasgos funcionales en especímenes vivos y de colecciones.

- Se recomienda usar un colador para la captura de los renacuajos o revisar las diferentes técnicas especializadas (Rueda et al. 2006, Skelly y Richardson 2010). Cuando se trabaja en arroyos se recomienda realizar las búsquedas y capturas a través de los paquetes de hojas sumergidos, lechos de grava y alrededor de grandes piedras (McDiarmid y Altig 1999).
- Como en los adultos, el primer rasgo a registrar debe ser la masa corporal. Algunos renacuajos presentan tamaños muy pequeños y las balanzas no tienen esa precisión, por lo que se recomienda tomar un estimado del peso del lote colectado. Se recomienda pesar en la balanza un número determinado de individuos –10 por lote– en un recipiente con una cantidad de agua conocida. Al peso obtenido se le debe restar el peso del recipiente con agua y ese valor debe ser dividido por el número de individuos pesados, para tener una estimación de la masa corporal de cada uno de los individuos.
- Se debe tener cuidado con las comparaciones de rasgos medidos en individuos vivos y de colecciones debido a que los especímenes de museo han sufrido un proceso de deshidratación y pueden estar mal preparados, cambiando de tamaño y perdiendo su forma original (Lee 1982, Hayek et al. 2001).

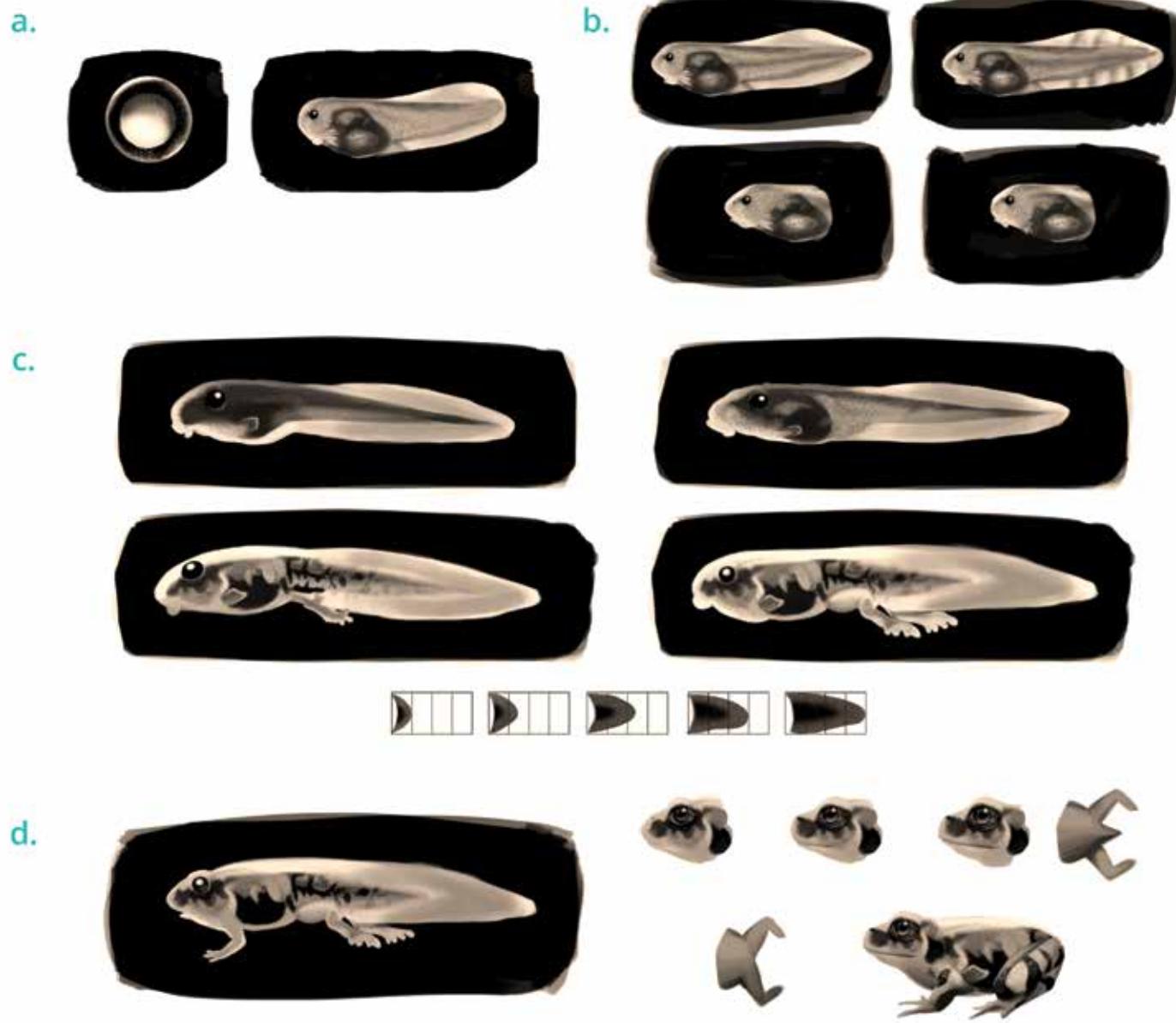


Figura 2. Estados del desarrollo metamórfico en anfibios (Modificado de Gosner (1960), McDiarmid y Altig (1999)).
a. Embriones. b. Renacuajos. c. Renacuajo en metamorfosis avanzada. d. Metamorfo.

Renacuajos en colecciones biológicas

La toma de datos en individuos de colecciones se debe realizar teniendo en cuenta las siguientes recomendaciones:

- Los especímenes preservados son frágiles y pueden dañarse o cortarse con facilidad con los instrumentos de medición. Se debe realizar cualquier medición con un cuidado particular.
- Los especímenes almacenados en frascos deben ser procesados sobre una bandeja que contenga agua con un poco de alcohol etílico, esto evita que se sequen y deshidraten.
- Se debe verificar que los individuos tengan datos de localidad o coordenadas geográficas del sitio de colecta, también recopilar la información adicional que esté reportada en la etiqueta de colección o en los libros de registro: época de colecta, datos de hábitat, observaciones de comportamiento y de historia natural, entre otros.
- Se recomienda realizar la medición de los rasgos morfométricos en larvas de anuros a través de fotografías. Para tal propósito se puede construir un estudio de fotografía, en el que el individuo pueda estar sumergido en agua con un fondo oscuro para evitar el reflejo del agua y obtener imágenes de alta calidad (McDiarmid y Altig 1999). Para el procesamiento de las fotos y medición de los rasgos funcionales se recomienda usar un software especializado como ImageJ® (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>) u otros usados en morfometría geométrica como MorphoJ (Klingenberg 2011) o tpsUtil y tpsDig (Rohlf 2013). Las fotografías deben tomarse usando un trípode ubicado perpendicular a la muestra, siempre a una misma altura y con una escala que esté al mismo nivel del organismo.

EQUIPO Y MATERIALES

A continuación se describen los principales equipos y materiales para la medición de rasgos funcionales en anuros en campo y colecciones biológicas. Para fines de estandarización, se recomienda que la medida de masa corporal sea registrada en gramos (g), los rasgos morfométricos en milímetros (mm) y las áreas en (mm²).

- **Bolsas plásticas transparentes:** para almacenamiento de los especímenes en campo.



- **Calibradores, pie de rey o vernier:** se utilizan para la medición de los rasgos morfométricos. Se recomienda usar en campo un calibrador digital o de reloj de 0,01 mm de precisión. Si se realizan registros en colecciones biológicas se recomienda el uso de calibradores digitales que posean conexión USB al computador para agilizar el registro y precisión de la información. El calibrador no debe estar oxidado o doblado y debe ser revisado y calibrado constantemente para evitar errores en las mediciones.
- **Cámara fotográfica con trípode:** útil para la medición de rasgos funcionales en larvas de anuros. Se recomienda que la cámara fotográfica esté totalmente perpendicular al espécimen y se debe incluir una escala de medición. La medición de los rasgos morfométricos debe realizarse a través de algún software especializado –ver renacuajos en colecciones biológicas–.
- **Colador o mallas plásticas:** para la captura de renacuajos.
- **Guantes de látex:** para la captura y manipulación de los especímenes. Se deben utilizar como medida de bioseguridad para evitar el contagio de enfermedades entre los individuos capturados.
- **Lupa:** hace posible la observación de algunas partes de los especímenes no observables a simple vista.
- **Paños o líquido desinfectante:** para la limpieza de los instrumentos de medición. Se deben utilizar como medida de bioseguridad para evitar el contagio de enfermedades entre los especímenes.
- **Pesolas o balanzas:** permiten la obtención de datos relativos a la masa corporal de los individuos en campo. Se recomiendan balanzas con una precisión de al menos 0,01 g, las cuales pueden ser digitales, portátiles y pequeñas. Adicionalmente, se recomienda tener pesas colgantes –pesolas– de 20 g., para aquellos individuos que excedan la escala de medición de la balanza digital. Las pesas electrónicas son más eficientes en cuanto a precisión y al utilizarlas se debe estar sobre una superficie plana y verificar el estado de las baterías para su correcto funcionamiento.

También se debe contar con elementos adicionales que garanticen la adecuada toma de rasgos e información adicional en campo y en museo, entre los que se destacan: linternas de cabeza, binoculares, libretas de campo, metro y cámara de video, entre otros.

MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

ANATOMÍA INDIVIDUOS ADULTOS

Las ranas y sapos –anuros– adultos se caracterizan por tener cuerpos cortos sin cola, cabezas anchas y planas con bocas grandes, extremidades posteriores largas, musculosas y fuertes, y piel glandular (Figura 3). La morfología de su cuerpo está asociada con su modo de vida saltador (Gans y Parsons 1966, Lutz y Rome 1994, Shubin y Jenkins 1995). Las extremidades largas se extienden sincrónicamente y proveen la fuerza de propulsión para levantar e impulsar la rana hacia adelante. El corto cuerpo provee una masa compacta para ser lanzado hacia delante, y la corta columna vertebral, robusta caja pectoral, y las extremidades absorben fácilmente el golpe del aterrizaje (Vitt y Caldwell 2014). A pesar de la existencia de esta forma generalizada del cuerpo de los anuros, diversos estilos de vida han evolucionado entre las ranas incluyendo acuáticos, cavadores y especies arbóreas caracterizadas por modos únicos de locomoción (Duellman y Trueb 1994).

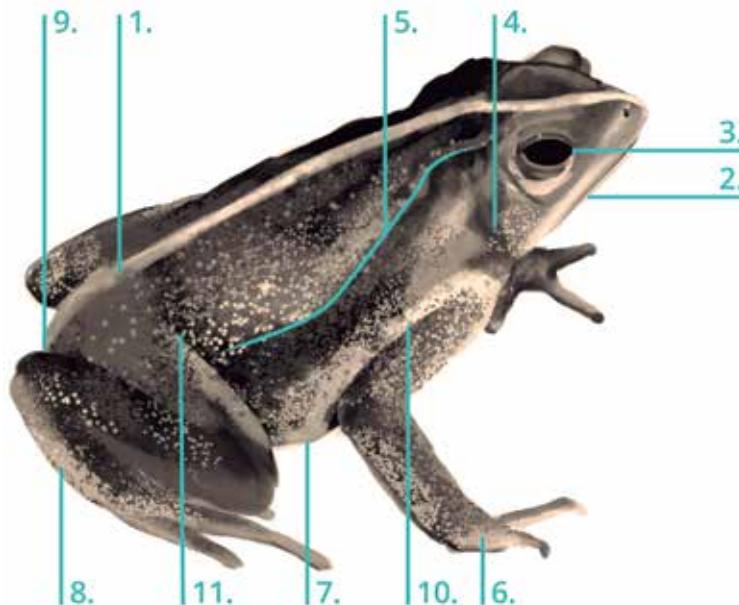


Figura 3. Morfología externa de una rana. 1. Región sacra. 2. Boca. 3. Ojo. 4. Tímpano. 5. Pliegue dorsolateral. 6. Extremidad anterior. 7. Vientre. 8. Extremidad posterior. 9. Cloaca. 10. Axila. 11. Ingle.

ANATOMÍA RENACUAJOS

Posterior a la eclosión de los huevos de anfibios surgen las larvas, las cuales pueden alimentarse y obtener nutrientes del ambiente para su desarrollo y crecimiento. La mayoría son acuáticas y por tanto están sujetas a diferentes presiones de selección y papeles funcionales en comparación con los adultos (Duellman y Trueb 1994). Sin embargo, algunas no se alimentan del medio y dependen de la yema que almacenan en su huevo original. Luego de esta etapa se presenta una transición gradual –metamorfosis– desde una larva embrionaria a un juvenil no embrionario (Vitt y Caldwell 2014).

Las larvas de los anuros son llamadas renacuajos, organismos de forma globular con una clara división entre el cuerpo y la cola. La cola de un renacuajo está compuesta en su parte central por una musculatura miotómica y por la notocorda, que usualmente carece de vértebras (Figura 4). Las aletas dorsal y ventral no presentan huesos de soporte y se extienden a lo largo de la parte superior y posterior de la línea media del músculo de la cola. Poseen ojos y narinas externas, también un espiráculo que puede presentarse en diferentes posiciones dependiendo de la especie, el cual provee una salida para el agua que es bombeada a través de las estructuras respiratorias y que atrapan el alimento (McDiarmid y Altig 1999). El aparato bucal es estructuralmente variable y evolutivamente único pues comprende típicamente unas partes suaves y otras queratinizadas, lo que facilita la recolección de una gran variedad de recursos alimenticios (McDiarmid y Altig 1999).

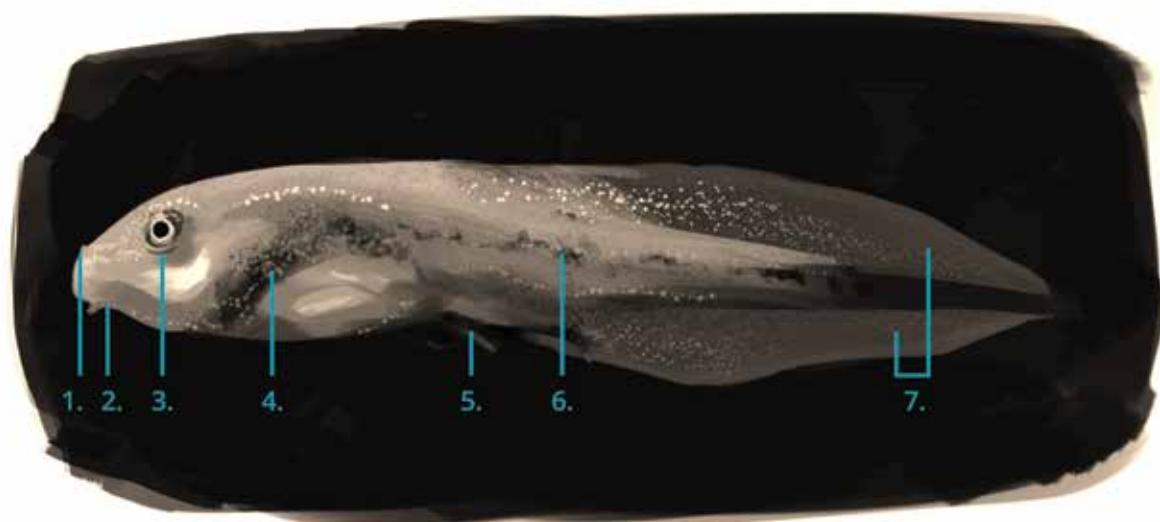


Figura 4. Morfología externa de un renacuajo. 1. Narina. 2. Disco oral. 3. Ojo. 4. Espiráculo. 5. Ano. 6. Músculo de la cola. 7. Aleta de la cola.

RASGOS FUNCIONALES INDIVIDUOS ADULTOS

En esta sección se describen 20 rasgos funcionales agrupados en 11 rasgos morfométricos y nueve rasgos de historia de vida (Tabla 1). Los rasgos seleccionados son de fácil registro y ayudarán al entendimiento

de la respuesta de las especies a la variación ambiental, los efectos de estos organismos sobre procesos de los ecosistemas (Cortés-Gómez et al. 2015) y la provisión de servicios ecosistémicos (Valencia-Aguilar et al. 2013).

TIPO DE RASGO	COMPLEJO	RASGOS
Morfométricos	Cuerpo	Coloración general (Col)
		Piel con toxinas, alcaloides o péptidos (Tox)
		Tipo de piel del dorso (Piel)
		Tamaño corporal (longitud rostro-cloaca, LRC)
	Cabeza	Ancho de la boca (AB)
		Longitud del antebrazo (LA)
		Longitud del fémur (LF)
	Extremidades	Longitud de la tibia-fíbula (LT)
		Extensión de la membrana pedal (MP)
		Longitud del pie (LP)
		Masa corporal (M)

Tabla 1. Lista de rasgos funcionales propuestos para el estudio de anfibios-anuros adultos, resaltando su importancia ecológica y ecosistémica. Obtención del rasgo en:  campo (C)

 colecciones biológicas (CB)

 información secundaria (IS)

ATRIBUTOS DEL RASGO	OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN PROCESOS ECOSISTÉMICOS	RESPUESTA A LA VARIACIÓN AMBIENTAL
Críptica Aposemática	C	Rasgo relacionado con el flujo de energía a través de cadenas tróficas como presa	
Presencia de toxinas (tipo y nombre) Ausencia de toxinas	C, IS	Rasgos relacionados con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como presa	
Pustulada Áspera Lisa Tuberculada	C, CB	Rasgos relacionados con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador o presa	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB		
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Rasgos relacionados con el flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador	Rasgos asociados con la termorregulación, hidrorregulación, y protección contra depredación y radiación solar
Valor del rasgo en milímetros	C, CB		
Valor del rasgo en milímetros	C, CB		
Ausente Reducida o basal Moderada a extensa Muy extensa	C, CB	Rasgos relacionados con el flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador o presa	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB		
Valor del rasgo en gramos	C	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador o presa	

TIPO DE RASGO	RASGOS	ATRIBUTOS DEL RASGO
Historia de vida	Dieta (D)	Invertebrados pequeños Invertebrados medianos Vertebrados pequeños Generalistas
	Estrategia de forrajeo (F)	Pasivo – <i>sit and wait</i> – Activo Estrategia mixta
	Estrategia reproductiva (ER)	Explosiva Continua
	Modo reproductivo (MR)	- Huevos depositados en el agua - Huevos sobre el suelo, rocas o madrigueras - Desarrollo directo de huevos terrestres o arbóreos - Huevos terrestres arbóreos - Huevos llevados por adultos - Huevos retenidos en el oviducto
	Número promedio de huevos por postura (Nh)	Número promedio de huevos por postura
	Uso del hábitat (H)	Acuático-lótico Acuático-léntico Terrestre Terrestre-arbóreo < 2 m Terrestre-arbóreo > 2 m Arbóreo Cavador
	Talla de madurez sexual (Ms)	Valor del rasgo en milímetros
	Periodo de actividad (Ta)	Diurno Nocturno Diurno-nocturno



OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN PROCESOS ECOSISTÉMICOS	RESPUESTA A LA VARIACIÓN AMBIENTAL
C, IS	Rasgo relacionado con el flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador	Rasgo relacionado con el flujo de materia y energía y el control poblacional de presas
C, IS	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador	Rasgo relacionado con el flujo de materia y energía y balance energético para la consecución de presas
C, IS	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como presa	Apporte diferencial en el flujo de materia y energía
C, IS	Rasgo relacionado con el flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador o presa	Rasgo relacionado con el balance energético diferencial para la producción de descendientes
C, IS	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como presa	Rasgo relacionado con el aporte en materia y energía
C, IS	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador y presa	Rasgo relacionado con el balance de materia y energía diferencial en el espacio
CB, IS	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como presa	Rasgo relacionado con el aporte en materia y energía, balance energético diferencial entre juveniles y adultos
C, IS	Rasgo relacionado con el flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador y presa	Rasgo relacionado con el aporte en materia y energía diferencial en tiempo

RASGOS MORFOMÉTRICOS

En anfibios, los rasgos funcionales del cuerpo como el tamaño corporal y la piel están asociados con el flujo y reciclaje de nutrientes, la termorregulación, hidrorregulación, comunicación y protección contra la radiación solar.

Complejo cuerpo

A continuación se describen los diferentes rasgos funcionales asociados al cuerpo que se recomiendan incluir en un estudio de diversidad funcional. Los rasgos en este complejo están asociados con el tamaño corporal y morfología externa de los anuros, también con flujo y reciclaje de nutrientes. El tamaño corporal y las características de la piel están relacionados con la termorregulación, hidrorregulación y protección contra la radiación solar.



- Coloración (Col): tiene un papel importante en la termorregulación, en la que los cuerpos oscuros absorben más luz y se calientan más rápido, mientras que los cuerpos claros son adaptativos en zonas secas y ayudan a evitar el sobrecalentamiento (Noonan y Comeault 2009). Muchas ranas cambian el color de su piel para modificar la tasa de absorción del calor y así controlar su temperatura. Es un rasgo estrechamente relacionado con las tasas de mortalidad pues los anfibios adquieren los colores del sustrato de residencia manteniéndolos indetectables a los depredadores disminuyendo el riesgo de depredación (Rudh y Qvarnstrom 2013, Paluh et al. 2014). Coloraciones aposemáticas pueden indicar la presencia de toxinas en la piel advirtiendo a los depredadores sobre su posible toxicidad (Rudh y Qvarnstrom 2013, Paluh et al. 2014).

Otros roles funcionales de la coloración en anfibios están relacionados con la comunicación intraespecífica y las señales sexuales –madurez sexual y actividad reproductiva– (Noonan y Comeault 2009, Dreher y Pröhl 2014). El hecho de que los individuos sean crípticos respecto a su ambiente puede también estar asociado con su época reproductiva: los adultos reproductivos tienden a ser más conspicuos en color corporal y comportamiento, mientras que los juveniles pueden permanecer crípticos en color y comportamiento –p. ej. permanecer inmersos en la hojarasca del suelo del bosque-. Las principales categorías de coloración son:

- Coloración críptica: poco llamativa, estrategia que les permite confundirse con el ambiente y reducir el riesgo de depredación.



- Coloración aposemática: muy llamativa -coloración de advertencia-, puede ser roja, naranja o amarilla, resaltando en su entorno (Duellman y Trueb 1994). Este tipo de coloración tiene como función advertir la no palatabilidad, toxicidad o habilidad para resistir o escapar a la depredación. Sin embargo, se recomienda que la descripción de la coloración se haga con base en códigos estándares de coloración (p. ej. RAL; <http://www.coloresral.es/>) o guías de color para vida silvestre (Smith 1975).



- Piel con toxinas, alcaloides o péptidos (Tox): los procedimientos para registrar la presencia de toxinas en la piel de los adultos de anuros no son sencillos para registro directo. Se registra como la presencia o ausencia de estas sustancias en la piel de los anuros, que son defensas químicas que pueden ser producidas de *novo*, a partir de la dieta consumida o de organismos simbióticos (Daly 1995). Los anfibios se caracterizan por poseer un amplio rango de agentes nocivos que son contenidos en las glándulas granulares de la piel y le sirven de defensa contra depredadores o enfermedades (Daly 1995, Daly et al. 2005, Amiche et al. 2008, Xi et al. 2013). Entre las principales toxinas se encuentran aminas, péptidos, proteínas, esteroideos y alcaloides solubles en agua y en lípidos (Daly 1995). Adicionalmente, la presencia de toxinas en la piel puede afectar las tasas de descomposición de cadáveres (Cooper 2012), influyendo el reciclaje de nutrientes en los ecosistemas.

- Tipo de piel del dorso (Piel): el patrón de textura de la piel, tanto ventral como dorsal, puede ayudar al camuflaje del anfibio con su ambiente, protegiéndolo de depredadores o permitiéndole el acceso a las presas (Prates et al. 2012). Tubérculos o pliegues en la piel se asocian con ranas cavadoras y su capacidad de camuflarse con el ambiente terroso e irregular del suelo, mientras que pieles lisas se asocian con ranas arborícolas que se camuflan con las hojas o con ranas de ambientes más húmedos -acuáticas o semiacuáticas-. El grosor y textura de la piel, principalmente la ventral, se relacionan con la capacidad de captación de agua -hidrorregulación- (Duellman y Lehr 2009). Pough (2007) propone una clasificación de las pieles según su resistencia a la desecación basada en la relación grosor de la piel-tiempo de perdida de agua. Así mismo, pieles gruesas y con tubérculos granulosos generan cadáveres con menores tasas de descomposición que las pieles delicadas y delgadas (Cooper 2012), lo cual contribuye al reciclaje de nutrientes y compuestos orgánicos en los ecosistemas. La descomposición involucra una combinación de la autolisis -ruptura de los tejidos como resultado de la acción de enzimas intracelulares- y la putrefacción -ruptura de los tejidos por bacterias y algunas veces otros organismos del ambiente-.

La textura de la piel posee algunas características que dependen del sexo y la edad de los individuos y deben ser registradas. Es así como la piel del dorso es más gruesa en juveniles que en adultos y sobre la parte posterior del cuerpo que en la parte anterior. También se ha encontrado que algunas especies poseen dimorfismo sexual en la textura de la piel (Lötters 2003, Wells 2007) y que esta puede variar dependiendo del tipo de preservación de los individuos (Lynch 1975). Las principales categorías son (Duellman y Lehr 2009) (Figura 5):

- Áspera (*Shagreen*): piel con gránulos muy finos que le dan una apariencia de papel de arena. Es común en ranas arborícolas de bosques húmedos, como en centrolénidos y en algunas terrarana.
- Pustulada: piel con protuberancias redondeadas relativamente grandes, amplias en la base y con ápices aplaniados. Esta piel se presenta en los bufónidos y en algunas especies de terrarana -p. ej. *Phrynobatrachus bufooides*, *Pristimantis cryptomelas*, entre otros-, las cuales son relativamente resistentes al ataque de invertebrados, hongos y bacterias (Cooper 2012).
- Lisa: piel del dorso suave y delgada que en algunas especies puede presentar tubérculos dispersos. Es común en especies semiacuáticas y acuáticas como en ránidos, pipidos e hílidos.
- Tuberculada: piel con una base áspera o lisa con una serie de proyecciones elevadas, uniformes o compuestas llamadas tubérculos, los cuales son amplios en la base y más pequeños, puntiagudos o redondeados distalmente. Esta piel se presenta en algunos microhílidos, leptodactílidos, bufónidos y centrolénidos.

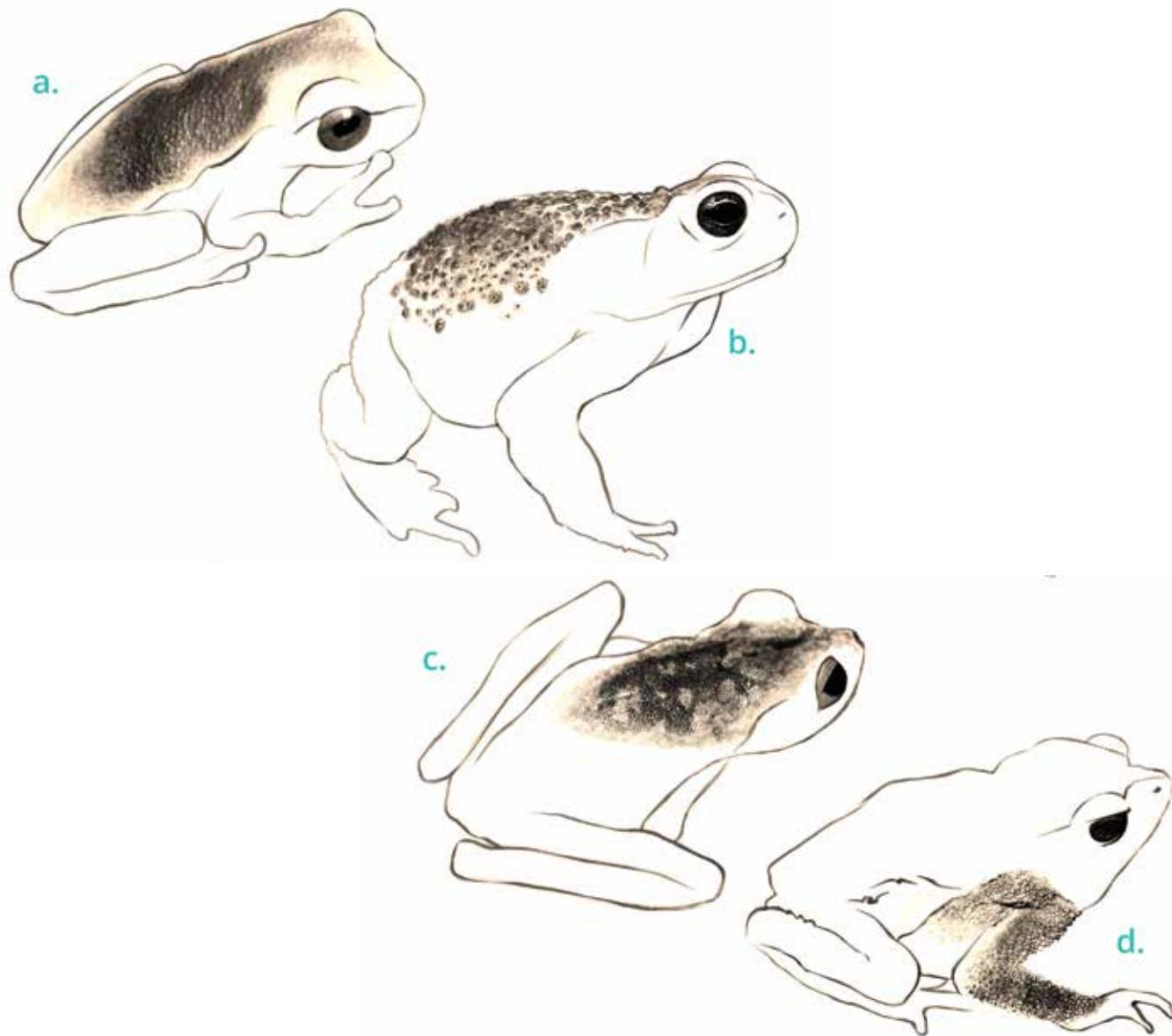


Figura 5. Tipo de piel en anuros. a. Áspera. b. Pustulada. c. Lisa. d. Tuberculada.



- Tamaño corporal (longitud rostro-cloaca -LRC-; mm): se define como la longitud entre el borde anterior del hocico y el borde posterior de la cloaca. Para hacer la medición es necesario que el cuerpo del animal esté distendido y no encorvado (Figura 6). Este rasgo determina los tamaños de presa ingeridos por los anuros dado que los tamaños máximos y promedios de presas aumentan con el tamaño de la rana (Parmelee 1999). La relación entre el LRC y la masa corporal es llamada “condición corporal”, considerada como indicadora de estrés ambiental, la disponibilidad de presas y calidad del hábitat, también de la inversión reproductiva (Castellano et al. 2004, Sztatecsny y Schabersber 2005, Bâncilă et al. 2010). El límite vital de tolerancia a la pérdida de agua por calor es una función del tamaño corporal. Ranas de mayor tamaño deben tener una mayor resistencia de la piel para ser capaces de elevar la temperatura del cuerpo sobre la del ambiente y pueden evitar una rápida desecación con una combinación de piel más resistente y un tamaño corporal grande (Tracy et al. 2010).

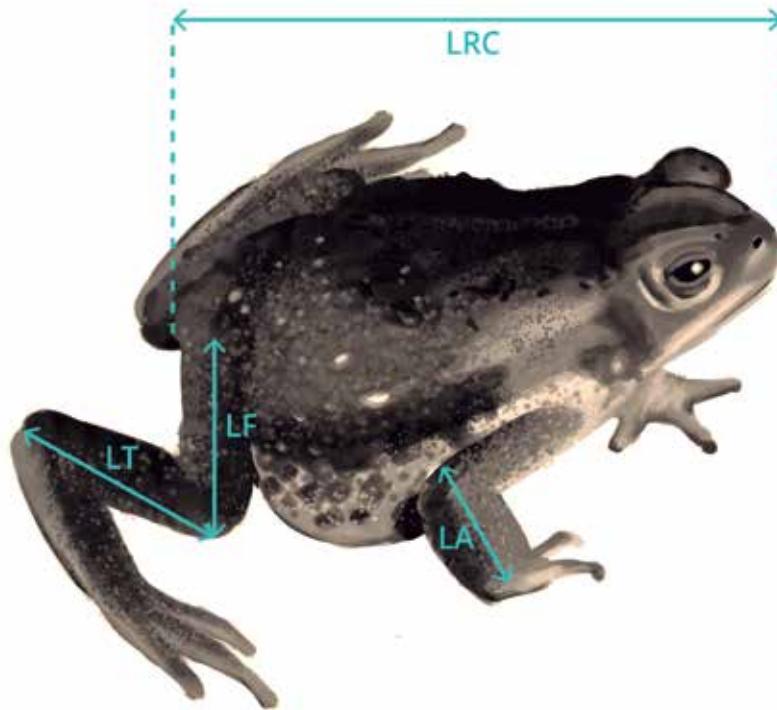


Figura 6. Medición del rasgo longitud rostro-cloaca -LRC- y los rasgos de las extremidades de un anuro adulto: longitud del antebrazo-LA-, longitud del fémur -LF- y longitud de la tibia-fíbula -LT- .

Complejo cabeza



- Ancho de la boca (AB; mm): se define como la longitud entre las comisuras labiales del individuo adulto y se toma por encima de la cabeza (Figura 7). El ancho de boca es un factor importante en las tácticas de forrajeo pues pequeños anfibios están limitados a consumir presas más pequeñas que las especies de mayor tamaño. Así, anuros especialistas en alimentarse con hormigas, tales como algunos microhílidos y dendrobátidos, tienen un ancho de boca pequeño y están limitados a estas pequeñas presas abundantes, mientras que especies con bocas anchas pueden presentar mayor diversidad de tamaños de presa (Duellman y Trueb 1994).

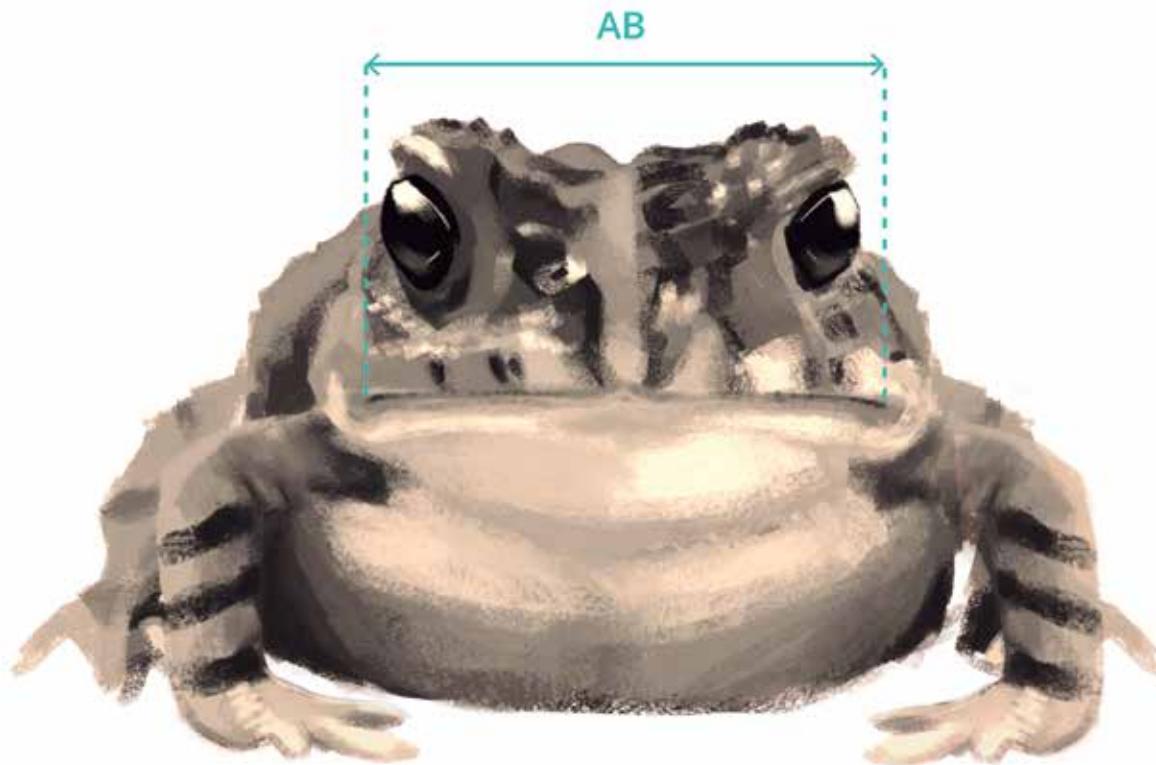


Figura 7. Medición del rasgo ancho de la boca -AB-.

Complejo extremidades

La locomoción es crucial para la supervivencia y éxito de los anfibios debido a que está fuertemente asociada con aspectos como la eficiencia de forrajeo, el escape de depredadores y el manejo de reservas energéticas (Dickinson et al. 2000). La fuerte asociación entre el hábitat, modo de vida y eficiencia locomotora –incluyendo la morfología de las extremidades–, hacen que esta última tenga un rol relevante en la diversificación del nicho ecológico entre los anuros debido a la presencia de discos digitales (Gomes et al. 2009). En anuros, la capacidad locomotora aumenta con el incremento de la temperatura hasta alcanzar un máximo y luego decrece rápidamente a temperaturas muy altas. Así mismo, las tasas o relaciones entre las medidas de las extremidades anteriores y posteriores tienen el potencial para hacer diagnósticos ecomorfológicos en términos de locomoción, de allí la importancia de registrar estos rasgos. También es importante mencionar que la variación en el rendimiento locomotor, morfología y correlaciones ecológicas está probablemente relacionada con la historia filogenética (Gomes et al. 2009). Las funciones de las extremidades anteriores y posteriores en la locomoción pueden diferir, por lo que se definen los rasgos de cada una de ellas.

Los rasgos de las extremidades anteriores y posteriores están fuertemente asociados con aspectos como la eficiencia de forrajeo, el escape de depredadores y el manejo de reservas energéticas.

Se ha identificado dimorfismo sexual en la longitud de las extremidades delanteras, lo que está relacionado con la habilidad de los machos para agarrarse sobre las hembras durante el amplexus (Emerson 1991). Adicionalmente, algunos anuros que se alimentan de grandes presas utilizan sus extremidades anteriores para manipular y transportar el alimento dentro de la cavidad oral usando complejas rotaciones de la muñeca (Gray et al. 1997, Manzano et al. 2008).



- Longitud del antebrazo (LA; mm): se define como la longitud entre el codo y la articulación de la mano (Figura 6).

La longitud de las extremidades posteriores está asociada con el tipo de desplazamiento de las especies: aquellas terrestres que se desplazan a través de brincos cortos tienen extremidades posteriores cortas, mientras que especies acuáticas y arbóreas que se desplazan mediante grandes saltos se caracterizan por largas extremidades posteriores (Emerson 1978, 1985). La principal función de las extremidades posteriores es la propulsión. La relación entre rasgos como la longitud de las extremidades posteriores o la longitud



de la tibia -LT- con la longitud rostro cloaca -LRC- han sido usadas como una medida del alcance del salto en algunas ranas (James y Wilson 2008). Por ejemplo, en la rana *Litoria nasuta* la proporción LT/LRC es 2.02, que corresponde al valor más alto en ranas y se relaciona con el salto explosivo y de largo alcance que tiene esta especie (James y Wilson 2008). Duellman y Lehr (2009) describen como los strabomántidos presentan diferentes relaciones entre la longitud de la tibia y la LRC, mostrando que miembros del grupo *Pristimantis unistriatus* poseen extremidades posteriores moderadamente largas -longitud de tibia \pm 50 % del LRC- y especies como *P. galdi* posee extremidades excepcionalmente largas -longitud de tibia = 61.7 % del LRC-. A continuación se describen los diferentes rasgos funcionales asociados a las extremidades posteriores que se recomiendan incluir en un estudio de diversidad funcional.



- **Longitud del fémur (LF; mm):** se define como la longitud entre la punta lateral del urostilo y la superficie convexa del cóndilo con la rodilla en una posición flexionada, formando un ángulo de 45° (Figura 6). Este rasgo se mide con la parte superior del calibrador.



- **Longitud de la tibia-fíbula (LT; mm):** se define como la longitud entre la cabeza de la tibia y la articulación tibio-tarsal (Figura 6).



- **Extensión de la membrana pedal (MP):** es la membrana que presentan algunos anfibios entre los dedos de manos, pies o ambos. La medición de este rasgo funcional se debe realizar abriendo o extendiendo totalmente las membranas de las patas. El grado de extensión de las membranas es directamente proporcional a la cantidad de tiempo que las especies permanecen en el agua debido a que actúan como remos cuando nadan, ayudando a la rana a propulsarse rápidamente (Gal y Bleake 1988a, b). Las principales categorías son (Modificado de Savage 2002, Figura 8):

- Ausente: no hay presencia de membrana en ningún dedo del pie.
- Reducida o basal: la membrana entre los dedos es mínima. Se extiende ligeramente desde la base del dedo hasta el tubérculo subarticular distal al proximal en los dedos I y IV.
- Moderada a extensa: la membrana se extiende ligeramente desde la base del dedo hasta el tubérculo subarticular distal al proximal en los dedos I y IV, o membrana entre los dedos III y IV, llegando hasta el tubérculo subarticular distal del dedo III.
- Muy extensa: la membrana sobrepasa el tubérculo subarticular distal de los dedos III y IV.

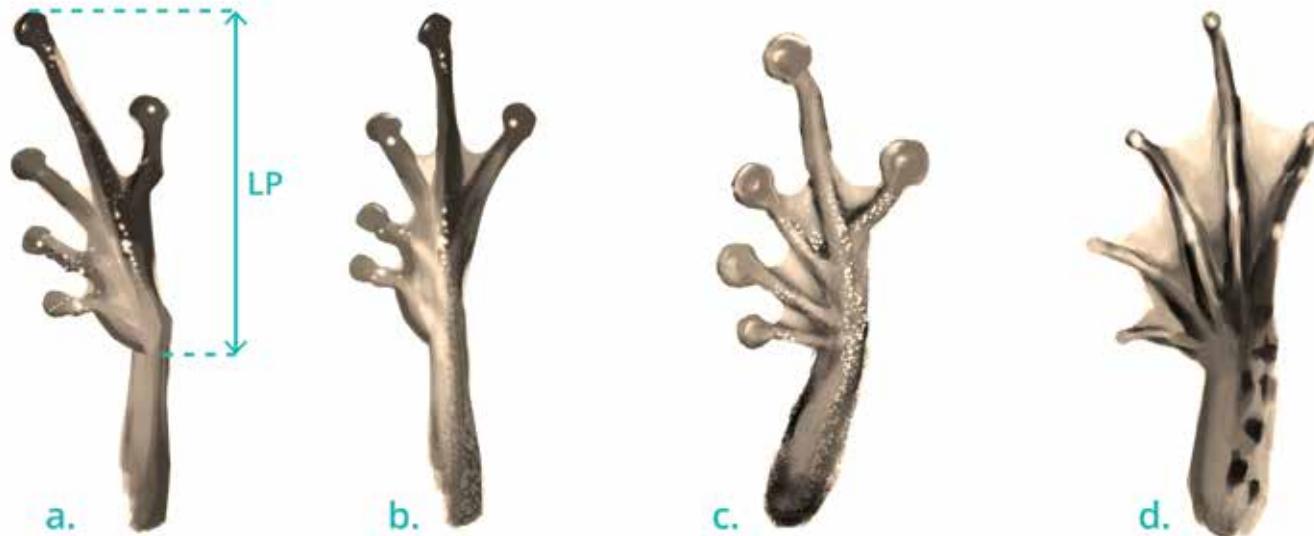


Figura 8. Medición de la longitud del pie -LP- y extensión de la membrana pedal -MP-. a. Pie con membranas ausentes. b. Pie con membranas basales o reducidas. c. Pie con membranas moderadas a extensas. d. Pie con membranas muy extensas (Modificado de Savage 2002).

- **Longitud del pie (LP; mm):** se define como la longitud entre el margen posterior del tubérculo metatarsiano externo y la punta del cuarto dedo del pie o el dedo más largo del mismo. Se recomienda tener a la mano una lupa o estereoscopio para ubicar el tubérculo (Figura 8).
- **Masa corporal (M; g):** es el peso del individuo medido con una pesa o balanza digital. Debe ser el primer rasgo a registrar durante el muestreo debido a que los individuos están conformados en un 70 u 80 % por agua (Duellman y Trueb 1994) y los animales pueden deshidratarse fácilmente por la manipulación. Si no es posible pesar al individuo al momento de su captura se debe almacenar en una bolsa plástica y ubicar en un lugar fresco alejado de los rayos del sol y de las corrientes de viento. El individuo debe ser pesado a más tardar un par de horas después de su captura.



La masa corporal es una aproximación a la cantidad de energía almacenada en el ecosistema (Solé y Rödder 2009) y es clave en el flujo de la misma debido a las características ecofisiológicas (Pough 2007), la variedad de presas y la cantidad de ítems alimenticios consumidos (Burton y Likens 1975, Petranka y Murray 2001). En este sentido, ecosistemas más productivos presentan mayor biomasa de anfibios dado que la productividad primaria se puede ver reflejada en otros niveles tróficos, a través de la trasferencia de energía (Deichmann et al. 2011). De otro lado, bajo las mismas condiciones anfibios con masas corporales mayores pueden tener una mayor resistencia a la pérdida de agua que especies con masas corporales pequeñas (Wells 2007). La masa corporal puede ser un mejor predictor de la habilidad para saltar que la longitud del cuerpo, debido a que animales pesados requieren más fuerza para saltar que los livianos (Gomes et al. 2009). Sin embargo, en términos energéticos es más costoso moverse para un animal pequeño en masa corporal que para un animal más pesado (Wells 2007). La masa corporal también está relacionada con el esfuerzo de canto en las ranas. Anuros machos con mayor masa corporal pueden gastar más energía en cantar y obtener así un mayor poder sonoro, lo que a nivel intraespecífico se puede ver reflejado en la selección de pareja por parte de las hembras y el éxito reproductivo. Sin embargo, durante la temporada reproductiva la masa corporal se puede reducir dramáticamente en machos que cantan, especialmente en aquellos que tienen coros como estrategia de atracción a la pareja. La reducción de la masa corporal es resultado del uso de las reservas energéticas para el canto, así como la disminución en el tiempo de forrajeo de los machos durante este tiempo (Given 2005).

RASGOS DE HISTORIA DE VIDA

La historia de vida de un organismo es un grupo de rasgos coevolucionados que afectan su supervivencia y potencial reproductivo. Representa un conjunto de mecanismos que determinan la distribución de la energía en las diferentes funciones vitales de los organismos, basada en la variación que ocurre en los ambientes. En anfibios, las variaciones en estos rasgos de historia de vida parecen estar asociadas con la variación en la disponibilidad de recursos (Vitt y Caldwell 2014). Es importante tener en cuenta que el registro de algún rasgo de historia de vida en campo representa una observación puntual a nivel individual y que para la asignación a alguna de las categorías se debe tener un número de muestras y poblaciones representativas.



- Dieta (D): se define como el principal recurso –alimento/dieta– consumido durante gran parte de su vida. La dieta es un fenómeno complejo que está determinado por el tamaño corporal, la forma de la cabeza, el tamaño de la boca, la filogenia, el micro hábitat y el comportamiento o estrategias

de forrajeo (Parmelee 1999). La selección de la dieta y la disponibilidad de presas están afectadas por interacciones ecológicas –p. ej. competencia o depredación–. Las principales categorías de dieta son (Wells 2007):

- Invertebrados pequeños: consumo principal de ácaros, colémbolos, termitas, hormigas pequeñas.
- Invertebrados medianos: consumo principal de escarabajos, saltamontes, hormigas.
- Vertebrados pequeños: consumo principal de otras ranas o serpientes.
- Generalistas: consumo principal de cualquier tipo de recurso de diferentes tamaños.



• **Estrategia de forrajeo (F):** se define como la estrategia comportamental utilizada por una especie para capturar alimento, la cual tiene gran influencia sobre la dieta (Duellman y Trueb 1994, Das 1996, Parmelee 1999). Diferentes grupos de ranas tienen distintas estrategias de consumo de presas. Por ejemplo, los dendrobátidos consumen un gran número de presas pequeñas forrajeando de manera activa –incluyendo colémbolos y ácaros–, mientras que los hílidos consumen pocas presas de gran tamaño como ortópteros y lepidópteros esperando que las presas entren en su micro hábitat de forrajeo (Parmelee 1999). Para algunas familias se han establecido generalizaciones sobre sus estrategias de forrajeo –p. ej. dendrobátidos y bufónidos son forrajeadores activos, (Toft 1980, 1981)–. Sin embargo, estas generalizaciones a nivel de familia pueden no ser ciertas para todos los miembros del grupo o todos los estados ontogenéticos de una especie y por tanto no pueden usarse para predecir la estrategia particular de forrajeo (Pimentel-Lima y Magnusson 1998). Por lo anterior, es muy importante estudiar específicamente el comportamiento durante el forrajeo y así establecer este rasgo. Las principales categorías son:

- Forrajeo pasivo –*sit and wait*–: el individuo se queda camuflado en un sitio determinado esperando a que las presas pasen frente a él. Las especies que usan esta estrategia pueden alimentarse de presas abundantes y coloniales como las hormigas. Estas ranas pueden ser críticas y usar menos energía para buscar las presas pero pueden encontrar pocas por unidad de tiempo (Wells 2007).
- Forrajeo activo: el individuo se desplaza por su territorio en busca de sus presas. Algunos especialistas en presas pequeñas son forrajeadores activos, sin embargo, son más vulnerables a la depredación y gastan más tiempo y energía buscando la presa (Pough y Taigen 1990).



- Estrategia mixta: varias especies pueden ser intermedias en su estrategia de forrajeo o cambiar de estrategia de acuerdo con la abundancia de sus presas (Parmelee 1999).



• **Estrategia reproductiva (ER):** la estrategia reproductiva es la combinación de rasgos fisiológicos, morfológicos y comportamentales que actúan juntos para maximizar el número de descendientes producidos bajo determinadas condiciones ambientales (Stearns 1992), se encuentran dos estrategias reproductivas principales:

- Explosiva: se presenta generalmente en machos que permanecen en sitios de reproducción por solo unos pocos días, formación de coros, arribo sincrónico de hembras en las charcas y baja selectividad de machos (Wells 1977). Las hembras están disponibles por un corto tiempo y los machos se presentan en altas densidades, dando lugar a la intensa competencia macho-macho. Las ventajas de la reproducción explosiva en las zonas más húmedas parecen estar relacionadas con la densidad de depredadores en sitios acuáticos, debido a que la longitud del hidroperiodo aumenta en estanques efímeros, así como la densidad de depredadores acuáticos como larvas de libélulas (Menin et al. 2006, Wells 2007).
- Continua: se presenta cuando las especies tienen periodos prolongados de reproducción. Los machos establecen y defienden territorios por varios meses y las hembras arriban asincrónicamente sobre largos períodos de tiempo, la competencia directa entre machos para hembras individuales es rara. Las hembras pueden comparar los machos antes de seleccionar su pareja (Wellls 1977).



• **Modo reproductivo (MR):** es un aspecto central en la historia de vida de los anfibios y un rasgo conformado por múltiples rasgos: sitio de ovoposición, características de los huevos y las puestas (Figura 9), tipo y duración del desarrollo embrionario y larvario, tipo de cuidado parental (Duellman y Trueb 1994). Los anuros poseen la mayor diversidad de modos reproductivos entre los vertebrados -39 modos descritos hasta el momento- y este número puede aumentar a medida que se realicen estudios más detallados (Vitt y Caldwell 2014). Las principales categorías son (Duellman y Trueb 1994, Haddad y Prado 2005):

- Huevos depositados en el agua: los huevos pueden estar libres, embebidos en nidos de espuma o en el dorso de las hembras. Los renacuajos son depositados en aguas léticas -lagos, charcas, estanques-, lóticas -arroyos, quebradas- o en agua depositada en cavidades de árboles o plantas aéreas.

- Huevos sobre el suelo, rocas o madrigueras: los huevos pueden estar embebidos en nidos de espuma y los renacuajos pueden estar en nidos excavados, sobre el suelo o rocas que están encima del agua. Posterior a la eclosión, los renacuajos se mueven al agua o por inundaciones pueden ser llevados a aguas lóticas o líenticas. Se incluyen también aquellos huevos que eclosionan y los renacuajos son llevados al agua por los adultos.
- Desarrollo directo de huevos terrestres o arbóreos: los huevos eclosionan en nidos terrestres o arbóreos en pequeñas ranitas sin pasar por fase metamórfica.
- Huevos terrestres arbóreos: pueden estar embebidos en nidos de espuma que eclosionan en renacuajos que caen en aguas líenticas, lóticas o se desarrollan en cavidades de árboles llenas de agua.
- Huevos llevados por adultos: son llevados sobre las piernas del macho, dorso o saco dorsal de la hembra. Los renacuajos se depositan en aguas líenticas o en plantas que posean reservorios de agua.
- Huevos retenidos en el oviducto: especies que pueden ser ovíparas o vivíparas.



- Número promedio de huevos por postura (N_h ; #): se define como el número promedio de huevos que una hembra oviposita por postura. El tamaño de la postura, que es una medida de la fecundidad, es una forma de medir el esfuerzo reproductivo instantáneo de una hembra. La fecundidad es altamente variable en los anuros y suele estar asociada con el modo reproductivo y de manera directa con el tamaño corporal (Duellman y Trueb 1994). El esfuerzo reproductivo también puede medirse a partir del número y tamaño de los descendientes producidos o por la proporción de peso gonadal respecto del peso corporal. En anfibios, la fecundidad tiende a variar con el tamaño corporal y el tamaño de los huevos, las especies con huevos grandes tienen menor fecundidad. Puede haber variación en el tamaño de la postura en una misma población como resultado de las condiciones ambientales, lo que a su vez tiene consecuencias importantes en la fisiología de los descendientes (Wells 2007). En muchos casos, es difícil observar las posturas en el campo y por tanto puede registrarse el número promedio de huevos en el ovario. Este es un rasgo de obtención mediante la disección de las hembras adultas reproductivas en campo o colecciones biológicas o por información secundaria. Se define como el número promedio de huevos en los ovarios de una hembra (Hero et al. 2005).

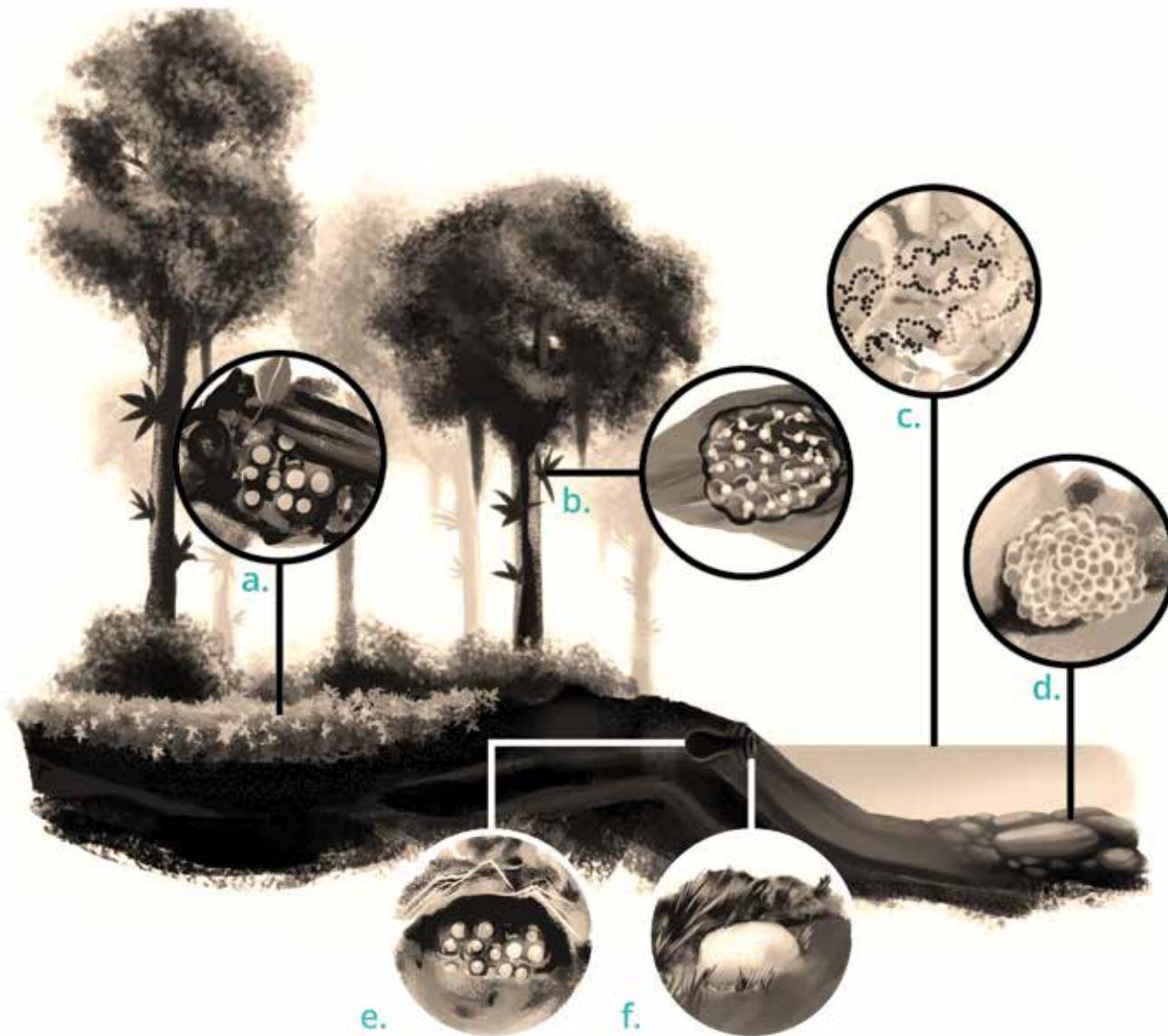


Figura 9. Modos reproductivos –MR– en anuros. Ubicación de los nidos. **a.** Huevos con desarrollo directo depositados en el suelo en hojarasca o musgo. **b.** Huevos depositados en hojas que se encuentran sobre cuerpos de agua lóticos. **c.** Huevos depositados en cuerpos de agua en cadenas gelatinosas –en forma de rosario–. **d.** Huevos depositados en masas gelatinosas bajo el agua. **e.** Huevos depositados en cavidades en tierra o troncos. **f.** Nidos de espuma.



- **Uso del hábitat (H):** la temperatura del ambiente determina en gran medida la del cuerpo de los anfibios y así su estado de hidratación y eficacia fisiológica. Las condiciones del hábitat y microhábitat elegidas por los anfibios pueden representar un balance entre las temperaturas altas del ambiente que maximizan la actividad de los animales pero causan altas tasas de pérdida de agua, y las temperaturas bajas que a su vez hacen más lenta la desecación pero disminuyen potencialmente la actividad de los anfibios. La piel húmeda de los anfibios no constituye una barrera a la pérdida de agua por evaporación (Young et al. 2004), por lo tanto la selección de microhábitats está influenciada por el estado de hidratación de los anfibios y así indirectamente afecta la termorregulación. Los anfibios prefieren microhábitats cálidos y húmedos para poder regular su estado de hidratación y maximizar su efectividad fisiológica. El uso del hábitat se define como el sitio que usan los anfibios frecuentemente para desarrollar actividades como forrajeo o reproducción, se puede clasificar en:

- Acuático lótico: uso principalmente de ríos, arroyos o riachuelos.
- Acuático léntico: uso principalmente de lagos, lagunas o estanques.
- Terrestre: uso principalmente del suelo, suelo desnudo o la hojarasca.
- Terrestre arbóreo < 2 m: uso del gradiente entre el suelo y los árboles hasta una altura menor a 2 metros.
- Terrestre arbóreo > 2 m: uso del gradiente de los árboles desde una altura mayor a 2 metros.
- Arbóreo: uso principalmente de los árboles o arbustos, casi nunca bajan al suelo.
- Cavador –también llamado fosorial–: uso de cavidades en el suelo.

Sin embargo, hay que tener en cuenta que el uso del hábitat puede cambiar dramáticamente en la época reproductiva. Por ejemplo, muchos anfibios están fuertemente asociados a cuerpos de agua solo durante la reproducción y después de esta fase andan por el bosque para finalmente hibernar o estivar en los meses más fríos o secos. Así, forrajeo y reproducción no necesariamente tienen el mismo tipo de asociación de hábitat. Por otra parte, las asociaciones durante la inactividad son posiblemente muy importantes y casi nunca han sido evaluadas ni mencionados en los textos herpetológicos (Navas com pers. 2015).



- **Talla de madurez sexual (Ms; mm):** es un rasgo de obtención mediante la observación de características de dimorfismo sexual asociadas con la reproducción, por la disección de machos y hembras en colecciones que permitan evidenciar la producción de gametos o por información secundaria. Corresponde al tamaño corporal mínimo al cual machos y hembras de una especie inician la producción de gametos y así su etapa reproductiva, pues la capacidad para producir gametos define



la madurez sexual de un individuo. A diferencia de los mamíferos y las aves, en el que el crecimiento se desacelera drásticamente o se detiene en la madurez sexual –crecimiento determinado–, los anuros sexualmente maduros siguen creciendo, a menudo por períodos de tiempo muy extendidos dando la falsa impresión de que el crecimiento es indeterminado (Vitt y Caldwell 2014).

Existe una relación clara entre el tamaño y la edad en los anfibios. El tamaño o la masa corporal de un organismo reflejan los recursos físicos que ha obtenido de su ambiente. Los retrasos en la llegada de la madurez sexual le permite a algunos vertebrados maximizar su tamaño corporal antes de iniciar su esfuerzo reproductivo. Así, los individuos con tamaños más grandes son capaces de invertir más recursos en reproducción que los individuos pequeños (Lombardi 1998). Para las hembras, un mayor tamaño corporal al momento de la madurez implica mayor energía o masa absoluta dirigida hacia el esfuerzo reproductivo. Esto tiene efecto, por ejemplo, en huevos más grandes o posturas más grandes o frecuentes. En los machos, un tamaño corporal mayor puede significar beneficios en la competencia por apareamientos o éxito en combates o territorialidad que tienen redundancia en la selección del macho por parte de la hembra. Sin embargo, el retraso en la llegada de la madurez sexual puede significar costos como una alta mortalidad de los juveniles, por ejemplo.

Igualmente, las dinámicas poblacionales pueden hacer que varíe el tamaño a la madurez. Así, en poblaciones en aumento, la selección natural favorece la madurez sexual temprana y cortos tiempos generacionales, contrario a las poblaciones en declive (Lombardi 1998). De otro lado, la madurez sexual no necesariamente ocurre a la misma edad/talla en machos y hembras, esto se conoce como bimadurez sexual. Esta característica puede cambiar la proporción operacional de sexos lo que lleva a sistemas particulares de apareamiento –p. ej. poliginia– (Lombardi 1998).



- **Periodo de actividad (Ta):** se define como el periodo a través del día en el cual los individuos desarrollan actividades que incluyen forrajeo, comportamientos de cortejo y canto, entre otros. Puede clasificarse como diurno, nocturno o ambos (Pacheco-Flores y Ramírez-Pinilla 2014). Se debe tener especial cuidado cuando se infiere el periodo de actividad de una especie a partir de la hora de captura en la que son más abundantes los individuos, debido a que muchas especies pueden ser registradas y capturadas más comúnmente en el micro hábitat donde se encuentran en reposo.

Existe una aparente dicotomía en los patrones de actividad durante un día en anuros, la actividad diurna versus la actividad nocturna. Diferentes patrones de actividad diurna en una comunidad permiten que las especies simpátricas de anuros puedan partitionar eficientemente el nicho ecológico en cuanto al espacio y tiempo (Jaeger y Hailman 1981). Igualmente, el patrón de actividad diaria de una especie se relaciona con sus probabilidades de ser depredado, su micro hábitat particular y su actividad de termorregulación.

RASGOS FUNCIONALES RENACUAJOS

En esta sección se describen 12 rasgos funcionales agrupados en nueve rasgos morfométricos y tres rasgos de historia de vida (Tabla 2). Al igual que los rasgos funcionales para anuros adultos, los rasgos seleccionados son de fácil registro y ayudarán

al entendimiento de la respuesta de las especies a la variación ambiental, los efectos de estos organismos sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Cortés-Gómez et al. 2015) y la provisión de servicios ecosistémicos (Valencia-Aguilar et al. 2013).

TIPO DE RASGO	COMPLEJO	RASGOS
Morfométricos	Cuerpo	Forma del cuerpo (FCu)
		Longitud del cuerpo (LCu)
		Longitud total (LT)
	Cola	Altura máxima de la cola (AmaxC)
		Altura del músculo de la cola (AMCo)
		Longitud de la cola (LCo)
	Cabeza	Diámetro del disco oral (DO)
		Número de líneas de queratodontes (LQ)
		Posición de los ojos (PO)
Historia de vida		Dieta (D)
		Hábitat y ubicación en la columna de agua (HCA)
		Masa corporal (M)



Tabla 2. Lista de rasgos funcionales propuestos para el estudio de renacuajos de anuros, resaltando su importancia ecológica o ecosistémica. Obtención del rasgo en: campo (C)

colecciones biológicas (CB)

información secundaria (IS)

ATRIBUTOS DEL RASGO	OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN PROCESOS ECOSISTÉMICOS	RESPUESTA A LA VARIACIÓN AMBIENTAL
Comprimida Deprimida	C, CB	Rasgo relacionado con la bioturbación	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Rasgo relacionado con la bioturbación y flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador y presa	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB		
Valor del rasgo en milímetros	C, CB		
Valor del rasgo en milímetros	C, CB		
Valor del rasgo en milímetros	C, CB		
Número de líneas	C, CB	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador	
Laterales Dorsales	C, CB	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y bioturbación	
Herbívoros Detritívoros Carnívoros Omnívoros	C, CB, IS	Rasgo relacionado con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador	
Semiterrestre Fitotelmata Acuáticos de zonas béticas Acuáticos de zonas nectónicas Acuáticos de zonas neustónicas Acuáticos de arroyos corrientosos	C, IS	Rasgos relacionados con el reciclaje de nutrientes y flujo de energía a través de cadenas tróficas como depredador y presa	Rasgos relacionados con el control poblacional de presas, balance energético para consecución de presas
Valor del rasgo en gramos	C		Rasgo relacionado con el flujo de materia y energía

RASGOS MORFOMÉTRICOS

Se recomienda realizar la medición de rasgos morfométricos en larvas de anuros a través de fotografías o de forma directa con un calibrador y estereoscopio. La morfología de los renacuajos es muy variable y está usualmente relacionada con las condiciones ecológicas, el hábitat, la duración de la metamorfosis, la dieta y la susceptibilidad a la depredación. Así, por ejemplo, los renacuajos bénéticos tienen el cuerpo comprimido dorsoventralmente, ojos dorsales y aletas pequeñas (McDiarmid y Altig 1999).

Complejo cuerpo



- **Forma del cuerpo (FCu):** la forma del cuerpo está correlacionada con el hábitat (Vera-Candioti 2007).



Así, al hacer la relación entre el ancho y alto del cuerpo se obtienen dos tipos diferentes de formas del cuerpo (Altig 2007) (Figura 10):

- Forma comprimida: el cuerpo es más alto que ancho, forma característica de renacuajos activos que viven en zonas medias de la columna de agua.
- Forma deprimida: el cuerpo es más ancho que alto, forma característica de suspensívoros y formas bentónicas.

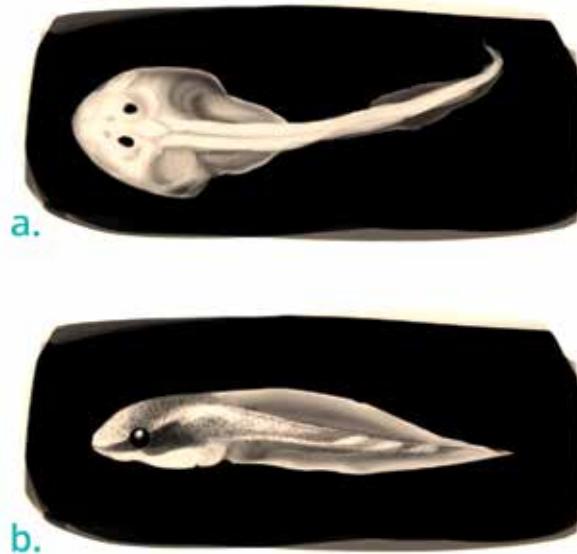


Figura 10. Forma del cuerpo -FCu- de un renacuajo. **a.** Forma deprimida. **b.** Forma comprimida.

- Longitud del cuerpo (LCu; mm): se define como la longitud desde la punta de la boca, considerando la ubicación del disco oral, a la unión de la pared posterior del cuerpo con el eje -vértices- de los miotomos de la cola. Los miotomos son unidades musculares de la cola divididos a lo largo del centro de esta (McDiarmid y Altig 1999) (Figura 11).
- Longitud total (LT; mm): se define como la longitud entre la punta de la boca y la punta de la cola (Figura 11).

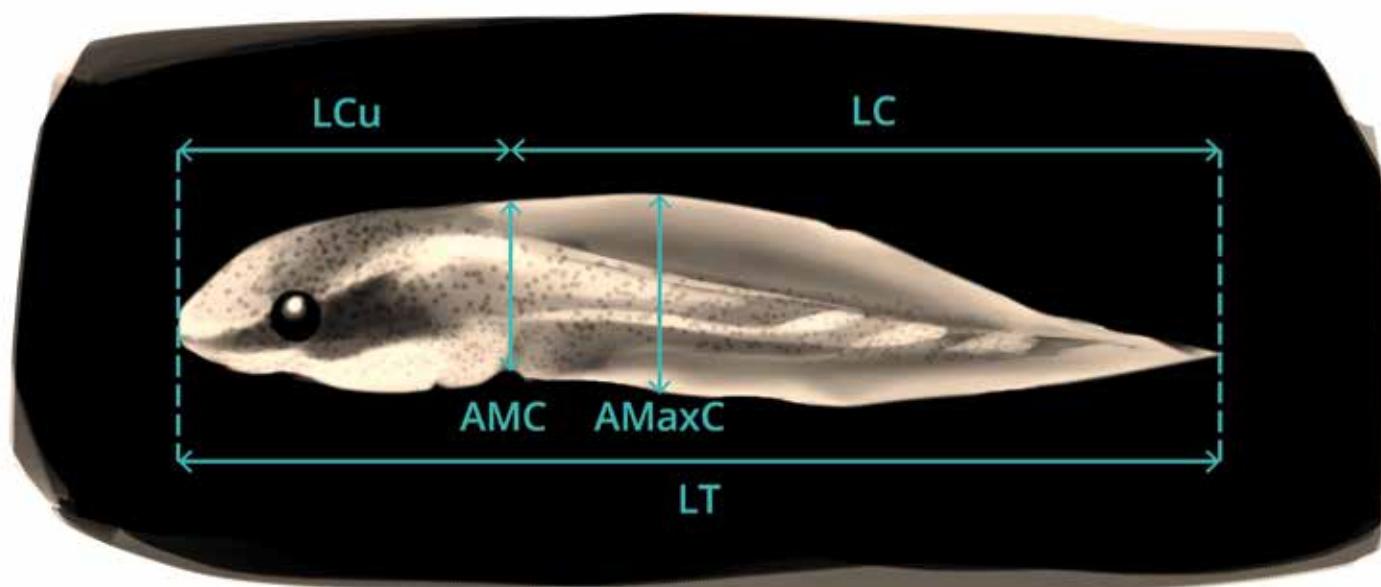


Figura 11. Medición de rasgos funcionales en un renacuajo en vista lateral. Longitud del cuerpo -LCu-, longitud de la cola -LC-, altura del músculo de la cola -AMC-, altura máxima de la cola -AMaxC-, longitud total -LT-. (Modificado de McDiarmid y Altig 1999).

Complejo cola

La aleta de la cola carece de soporte esquelético, lo que la hace muy frágil, pero posee propiedades que le confieren la rigidez necesaria para permitir el desplazamiento de los renacuajos a través del nado (Hoff y Wassersug 2000).

Los rasgos de la cola tienen un papel importante en la locomoción e interacción con los depredadores e influencian el ciclaje de nutrientes en los ecosistemas a través de la bioturbación.

dinámicas tróficas y el flujo de nutrientes y energía del sistema (Ranvestel et al. 2004).

- Altura máxima de la cola (AmaxC; mm): es la máxima extensión vertical de las aletas de la cola y es medida desde la parte más alta de la aleta dorsal hasta la más baja de la aleta ventral (Figura 11). La altura de la cola varía en relación al hábitat y aletas altas dominan aguas medias, mientras que las aletas bajas caracterizan formas benthicas y suspensívoras (Altig 2007). Sin embargo, varias características de la cola son afectadas por el ambiente biótico, en particular por depredadores, y puede presentarse plasticidad fenotípica en este rasgo (McCollum y Leimberger 1997, Buskirk et al. 2003).
- Altura del músculo de la cola (AMC; mm): se define como la longitud vertical entre la unión de la pared del cuerpo y el margen ventral del músculo de la cola (Strauß et al. 2010) (Figura 11).
- Longitud de la cola (LC; mm): se define como la longitud desde que termina el cuerpo -donde empieza el eje central de los miotomos de la cola- a la punta de la cola (Figura 11).

Complejo cabeza

El aparato oral está compuesto de labios superiores e inferiores y de todas las partes de la boca queratinizadas. Es altamente variable entre taxones y gremios ecológicos, y la variabilidad, particularmente de la vaina de las mandíbulas, sugiere diferentes habilidades alimenticias (Bonacci et al. 2008, McDiarmid y Altig 2009). La diversidad y complejidad en la morfología del aparato bucal son extraordinarias y varían en escalas micro y macroecológicas. Así, por ejemplo, los renacuajos que viven en remansos pequeños de quebradas tienen papillas marginales completas, más filas de dientes y un número mayor de los mismos sobre el labio superior que el inferior, lo que les permite usar el disco oral para mantener su posición y alimentarse (Altig y Johnston 1989,

McDiarmid y Altig 1999). Así mismo, Altig y Johnston (1989) sugieren que los renacuajos que habitan en aguas tranquilas pueden tener una fila inferior de dientes distal más corta que la proximal, mientras que en las especies que viven en el agua corriente, las filas de dientes inferiores son típicamente largos. A nivel ecosistémico, los rasgos de este complejo aportan a la bioturbación y flujo de energía a través de cadenas tróficas.

- Diámetro del disco oral (DO; mm): es un rasgo asociado a las estructuras suaves y queratinizadas que están situadas adyacentes y externas a la boca. Se define como el diámetro de la parte de máxima amplitud del disco oral (Figura 12).
- Número de líneas de queratodontes (LQ; número de líneas): hace referencia al número de líneas de dientes que se encuentran en el aparato bucal (A1, A2, P1, P2, P3, Figura 12) (McDiarmid y Altig 1999, Strauß et al. 2010).

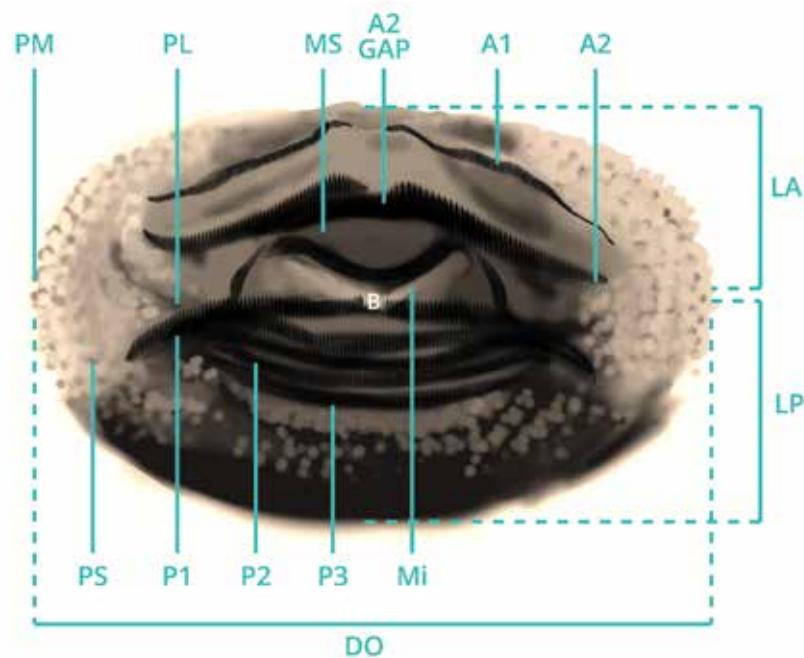


Figura 12. Aparato oral de un renacuajo: Labio anterior -LA-, primera y segunda línea anterior de dientes -A1 y A2-, espacio medio en la segunda línea anterior de dientes -A2 GAP-, vaina de la mandíbula inferior -Mi-, proceso lateral de la vaina de la mandíbula superior -PL-, boca -B-, papila marginal -PM-, disco oral -DO-, labio posterior -LP-, primera, segunda y tercera línea de dientes posterior -P1, P2, P3-, papilla submarginal -PS-, vaina de la mandíbula superior -MS- (Modificado de McDiarmid y Altig 1999).

-  • Posición de los ojos (PO): la posición de los ojos de los renacuajos indica el micro hábitat que ocupan e indirectamente su dieta. Las principales categorías son (McDiarmid y Altig 1999):
 -  - Dorsales: presentes frecuentemente en renacuajos bénicos de sistemas lóticos o lénticos.
 - Laterales: presentes principalmente en formas lénticas que están un tiempo considerable en la columna de agua. Los ojos en posición lateral son típicamente grandes y tienen más curvatura córnea y proyección lenticular que los ojos en posición dorsal.

RASGOS DE HISTORIA DE VIDA

El registro de los rasgos de historia de vida en campo representa una observación puntual a nivel individual. Para la asignación a alguna de las categorías se debe tener un número de muestras y poblaciones representativas.

-  • Dieta (D): este rasgo es fundamental para entender los papeles tróficos de los renacuajos y su influencia sobre la disponibilidad y calidad de recursos para otros consumidores (Altig et al. 2007). Los estudios de cadenas tróficas permiten la agregación de especies dentro de gremios, aunque esta aproximación presenta dificultades relacionadas con la plasticidad de la dieta de muchos animales (Ranvestel et al. 2004). Las principales categorías son (Altig 2007):
 - Herbívoro: consumo principal de fitoplancton, algas o pedazos de plantas. Dentro de estos se encuentran los consumidores de epilitor -el mal llamado perifiton en literatura de renacuajos (Altig et al. 2007)-, el cual se compone de las comunidades complejas que se desarrollan sobre sustrato sumergido, que además de contener organismos autótrofos -partes de plantas o algas-, incluye bacterias y hongos.
 - Detritívoro: consumo principal de detritus, compuesto principalmente por materiales de plantas degradadas. Mucho de su valor nutricional puede provenir de la asociación con microbios y biomasa fúngica, que de las partículas *per se*.
 - Carnívoro: consumo principal de macroinvertebrados, huevos y renacuajos conespecíficos y heteroespecíficos, ya sea raspando la presa o engulléndola intacta. Ejemplos de este tipo de renacuajos son los de *Leptodactylus pentadactylus* y especies del género *Ceratophrys*.



- Omnívoro: consumo principal de los recursos disponibles en el medio -tejido animal y vegetal, hongos, bacterias, entre otros-, evidenciando una gran variación espacial y temporal en sus dietas.



- Hábitat y ubicación en la columna de agua (HCA): los renacuajos pueden desarrollarse en hábitats lóticos o lénticos. Las principales categorías son (McDiarmid y Altig 1999, Wells 2007) (Figura 13):

- Semiterrestre: organismos que se adhieren a la superficie de las rocas que son salpicadas por el agua de una cascada o cubiertos por una película de agua en las áreas de infiltración. Se alimentan raspando las algas de las rocas (Wells 2007).
- Fitotelmata: desarrollo en el agua almacenada por las bromelias, huecos de árboles, ramas caídas, bambúes, axilas de hojas, entre otros.
- Acuático de zonas béticas: se ubican cerca del fondo de los cuerpos de agua -ya sea en agua superficial o profunda- o enterrados en la grava, arena o barro en la parte inferior de las corrientes. Por lo general, raspan la comida de las superficies sumergidas. La actividad alimenticia de los renacuajos bentónicos de arroyos consiste en remover cantidades significativas de diatomeas o sedimentos que tienden a inhibir el crecimiento de algas filamentosas, lo cual puede tener un efecto negativo en los invertebrados que se alimentan de pastoreo de diatomeas (Wells 2007). Aquí se incluyen muchas especies de las familias Bufonidae, Hylidae, Leptodactylidae, Myobatrachidae, Pelobatidae, Ranidae, entre otras.
- Acuático de zonas nectónicas: se ubican en alguna parte de la columna de agua, moviéndose frecuentemente a través de los parches de vegetación. Se alimentan raspando algas y otros alimentos sobre rocas y otros sustratos. Aquí se incluyen las familias Hylidae (Phyllomedusinae) e Hyperoliidae.
- Acuático de zonas neustónicas: se establecen en la capa superficial del agua y por lo general filtran partículas en o cerca de su superficie. Dentro de estos se encuentran especies del género *Xenopus*.
- Acuático de arroyos corrientosos: viven en arroyos corrientosos y ríos y han desarrollado adaptaciones morfológicas -partes de la boca agrandada y discos succionadores- para adherirse a las rocas. Para mayor detalle en la clasificación de este grupo se recomienda revisar Altig y McDiarmid (2007) y Vera-Candioti (2007).



- **Masa corporal (M; g):** es el peso de una larva medida a través de una pesa o balanza digital. En los casos en que el peso de cada renacuajo sea difícil de registrar, se recomienda tomar un número determinado de individuos, con tamaños similares que pertenezcan al mismo lote, y pesarlos juntos en un recipiente, restando el peso del mismo. Luego de obtener este dato, se divide por el número de individuos pesados para tener una estimación del peso de cada uno.

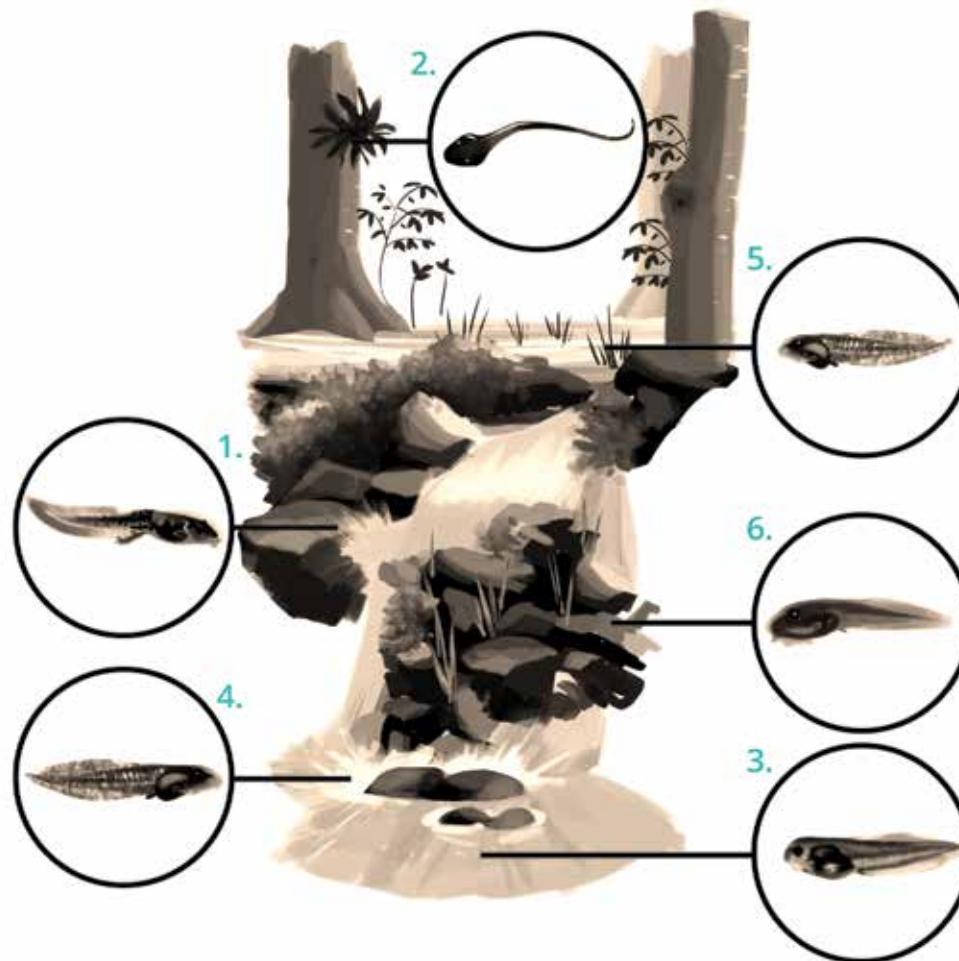


Figura 13. Diagrama del perfil acuático y ubicación de los renacuajos en diferentes hábitats -lóticos y lenticos-.
1. Semiterrestre. 2. Fitotelmata. 3. Acuático de zonas béticas. 4. Acuático de zonas nectónicas. 5. Acuático de zonas neustónicas. 6. Acuático de arroyos corrientosos.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre, A., y M. Lampo. 2006. Protocolo de bioseguridad y cuarentena para prevenir la transmisión de enfermedades en anfibios. En: Angulo, A., J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha y E. La Marca, Editores. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región Tropical Andina. Conservación internacional. Serie manuales de campo No 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C.
- Altig, R., y G. F. Johnston. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3:81-109.
- Altig, R. 2007. A primer on the morphology of anuran tadpoles. *Herpetological Conservation and Biology* 2:71-74.
- Altig, R., y R. W. McDiarmid. 2007. Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians. *Herpetological Monographs* 21:1-32.
- Altig, R., M. R. Whiles, y C. L. Taylor. 2007. What do tadpoles really eat? assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater Biology* 52:386-395.
- Amiche, M., A. Ladram, y P. Nicolas. 2008. A consistent nomenclature of antimicrobial peptides isolated from frogs of the subfamily Phyllomedusinae. *Peptides* 29:2074-2082.
- Bâncilă, R. I., T. Hartel, R. Plaiasu, J. Smets, y D. Cogâlniceanu. 2010. Comparing three body condition indices in amphibians: a case study of yellow-bellied toad *Bombina variegatus*. *Amphibia-Reptilia* 31:558-562.
- Batalha, M. A., M. V. Cianciaruso, y J. C. Motta-Junior. 2010. Consequences of simulated loss of open cerrado areas to bird functional diversity. *Natureza y Conservação* 8:34-40.
- Beard, K. H., K. A. Vogt, y A. Kulmatiski. 2002. Top-down effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics. *Oecologia* 133:583-93.
- Beard, K. H., A. K. Eschtruth, K. A. Vogt, D. J. Vogt, y F. N. Scatena. 2003. The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 19:607-17.
- Blackburn, T. M., O. L. Petley, P. Cassey, y K. J. Gaston. 2005. Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. *Ecology* 86:2916-2923.
- Blaum, N., E. Mosner, M. Schwager, y F. Jeltsch. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity Conservation* 20:2333-2345.
- Blaustein, A. R., D. B. Wake, y W. P. Sousa. 1994. Amphibian declines: judging stability, persistence and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology* 8:60-71.

- Bonacci, A., E. Brunelli, E. Sperone, S. Triepi. 2008. The oral apparatus of tadpoles of *Rana dalmatina*, *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, and *Bufo viridis* (Anura). *Zoologischer Anzeiger* 247:47-54.
- Burton, T. M., y G. E. Likens. 1975. Energy flow and nutrient cycling in salamander populations in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Ecology* 56:1068-1080.
- Buskirk, J. V., P. Anderwald, S. Lüpold, L. Reinhardt y H. Schuler. 2003. The lure effect, tadpole tail shape, and the target of dragonfly strikes. *Journal of Herpetology* 37:420-424.
- Carrascal, L. M., L. Cayuela, D. Palomino, y J. Seoane. 2012. What species-specific traits make a bird a better surrogate of native species richness? A test with insular avifauna. *Biological Conservation* 152:204-211.
- Carvajal-Cogollo, J., y J. N. Urbina-Cardona. 2015. Ecological grouping and edge effects in tropical dry forest: reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity and Conservation* 24:1109-1130.
- Castellano, S., M. Cusco, y C. Giacoma. 2004. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*). *Copeia* 3:659-664.
- Colón-Gaud, C., M. R. Whiles, R. Brenees, S. S. Kilham, K. R. Lips, C. M. Pringle, S. Connelly, y D. Petterson. 2010. Potential functional redundancy and resource facilitation between tadpoles and insect grazers in tropical headwater streams. *Freshwater Biology* 55:2077-2088.
- Connelly, S., C. M. Pringle, R. J. Bixby, R. Brenes, M. R. Whiles, K. R. Lips, S. Kilham, y A. D. Huryn. 2008. Scale catastrophic amphibian declines: can small-scales experiments predict effect of tadpole loss? *Ecosystems* 11:1262-1276.
- Cooper, J. E. 2012. The estimation of post-mortem interval (PMI) in reptiles and amphibians. Current knowledge and needs. *Herpetological Journal* 22:91-96.
- Cornelissen, J., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. Gurvich, P. Reich, H. TerSteege, H. Morgan, M. van der Heijden, et al. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Cortés-Gómez A. M., C. A. Ruiz-Agudelo, A. Valencia-Aguilar, y R. J. Ladle. 2015. Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum* 20:229-245.
- Cortez, C., A. M. Suarez-Mayorga, y F. J. López-López. 2006. Preparación y preservación de material científico. En: Angulo, A., J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha y E. La Marca. Editores. *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región Tropical Andina. Conservación internacional. Serie manuales de campo No 2. Panamericana Formas e Impresos S.A.*, Bogotá D.C.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Museum of Natural History, University of Kansas. Miscellaneous Publication No. 61.*
- Daly, J. W. 1995. The chemistry of poison in amphibians skin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 92:9-13.

- Daly, J. W., T. F. Spande, y H. M. Garraffo. 2005. Alkaloids from amphibian skin: a tabulation of over eight-hundred compounds. *Journal of Natural Products* 68:1556-1575.
- Das, I. 1996. Resource use and foraging tactics in a south Indian amphibian community. *Journal of South Asian Natural History* 2:1-30.
- de Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J. H. C. Cornelissen, R. D. Bardgett, M. P. Berg, P. Cipriotti, C. K. Feld, D. Hering, et al. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity Conservation* 19:2873-2893.
- Deichmann, J. L., A. P. Lima y G. B. Williamson. 2011. Effects of geomorphology and primary productivity on Amazonian leaf litter herpetofauna. *Biotropica* 43:149-156.
- Deichmann, J. L., C. A. Toft, P. M. Deichmann, A. P. Lima y G. B. Williamson. 2012. Neotropical primary productivity affects biomass of the leaf-litter herpetofaunal assemblage. *Journal of Tropical Ecology* 28:427-435.
- de Souza, D. M., D. F. B. Flynn, F. De Clerck, R. K. Rosenbaum, H. de M. Lisboa, y T. Koellner. 2013. Land use impacts on biodiversity in LCA: proposal of characterization factors based on functional diversity. *International Journal of Life Cycle Assessment* 18:1231-1242.
- Dickinson, M. H., C. T. Farley, R. J. Full, M. A. R Koehl, R. Kram, y S. Lehman. 2000. How animals move: an integrative view. *Science* 288:100-106.
- Doherty, P. A., R. J. Wassersug, y J. M. Lee. 1998. Mechanical properties of the tadpole tail fin. *Journal of Experimental Biology* 201:2691-99.
- Dreher C. E. y H. Pröhl. 2014. Multiple sexual signals: calls over colors for mate attraction in an aposematic, color-diverse poison frog. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2:22.
- Duellman, W. E. 1989. Tropical herpetofauna communities: patterns of community structure in Neotropical rainforest. En: Harmelin-Virien, M. L. y F. Bourluere, editores. *Vertebrates in complex tropical systems*. Springer, New York., USA.
- Duellman, W. E., y L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland USA.
- Duellman, W. E y E. Lehr. 2009. Terrestrial breeding frogs (Strabomantidae) in Perú. Lonneman GmbH press. Ulrich Manthey, Berlin.
- Emerson, S. B. 1978. Allometry and jumping in frogs: helping the twain to meet. *Evolution* 32:551-564.
- Emerson, S. B. 1985. Jumping and leaping. En: Hildebrand, M. E., D. Bramble, K. Laim y D. Wake, editores. *Functional vertebrate morphology*. University Press, Cambridge, Cambridge, United Kingdom.
- Emerson, S. B. 1991. A biomechanical perspective on the use of forelimb length as a measure of sexual selection in frogs. *Journal of Evolutionary Biology* 4:671-678.

- Ernst, R., K. E. Linsenmair, y M-O. Rödel. 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.
- Ernst, R., A. Keller, G. Landburg, T. U. Grafe, K. E. Linsenmair, M-O.Rödel, y F. Dzioczkowski. 2012. Common ancestry or environmental trait filters: cross-continental comparisons of trait-habitat relationships in tropical anuran amphibian assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 21:704-715.
- Filippi-Codaccioni, O., J. Clober, y R. Julliard. 2009. Urbanization effects on the functional diversity of avian agricultural communities. *Acta Oecologica* 35:705-710.
- Gal, J. M., y R. W. Blake. 1988a. Biomechanics of frog swimming. I. Estimation of the propulsive force generated by *Hymenochirus boettgeri*. *Journal of Experimental Biology* 138:399-411.
- Gal, J. M., y R. W. Blake. 1988b. Biomechanics of frog swimming. II. Mechanics of the limb-beat cycle in *Hymenochirus boettgeri*. *Journal of Experimental Biology* 138:413-429.
- Gans, C., y T. S. Parsons. 1966. On the origin of the jumping mechanism in frogs. *Evolution* 20:92-99.
- Gasc, A., J. Sueur, F. Jiguet, V. Devictor, P. Grandcolas, C. Burrow, M. Depraetere, y S. Pavoine. 2013. Assessing biodiversity with sound: do acoustic diversity indices reflect phylogenetic and functional diversities of bird communities? *Ecological Indicators* 25:279-287.
- Gerhardt, H. C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review in Ecology and Systematics* 25:293-324.
- Gibbons, J. W., C. T. Winne, D. E. Scott, J. D. Willson, X. Glaudas, K. M. Andrews, B. D. Todd, L. A. Dedawa, L. Wilkinson, R. N. Tsaliagos, et al. 2006. Remarkable amphibian biomass and abundance in an isolated wetland: implications for wetland. *Conservation Biology* 20:1457-1465.
- Given, M. E. 2005. Vocalizations and reproductive behavior of male pickerel frogs, *Rana palustris*. *Journal of Herpetology* 39:223-33.
- Gomes F. R., E. L. Rexende, M. B. Grizante, y C. A. Navas. 2009. The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications. *Journal of Evolutionary Biology* 22:1088-1097.
- Gray L., J. C. O'Reilly, K. C. Nishikawa. 1997. Evolution of forelimb movement patterns for prey manipulation in anurans. *Journal of Experimental Zoology* 277:417-424.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183-190.
- Guerrero, I., M. B. Morales, J. J. Oñate, T. Aavik, J. Bengtsson, F. Berendse, L. W. Clement, C. Dennis, S. Eggers, M. Emmerson, et al. 2011. Taxonomic and functional diversity of farmland bird communities across Europe: effects of biogeography and agricultural intensification. *Biodiversity and Conservation* 20:3663-3681.



Haddad, C. F. B., y C. P. A. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. BioScience 55:208-217.

Hayek, L. A. C., W. R. Heyer, y C. Gascon. 2001. Frog morphometrics: a cautionary tale. Alytes 18:153-177.

Heatwole, H. 1982. A review of structuring in herpetofaunal assemblages. En: Scott, N. J. Jr. editor. Herpetological communities: a symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologists League. U.S. Fish and Wildlife Service - Department of Interior, Washington D.C.

Hero, J. M., S. E. Williams, y W. E. Magnusson. 2005. Ecological traits of declining amphibians in upland areas of eastern Australia. Journal of Zoology 267:221-232.

Hofer, U., L. Bersier, y D. Borcard. 2000. Ecotones and gradients as determinants of herpetofaunal community structure in primary forest of Mount Kupe, Cameroon. Journal of Tropical Ecology 16:517-533.

Hoff, K. S., y R. J. Wassersug. 2000. Tadpole locomotion: axial movement and tail functions in a largely vertebrateless vertebrate. American Zoologist 40:62-76.

Jaeger, R. G., y J. P. Hailman. 1981. Activity of neotropical frogs in relation to ambient light. Biotropica 13:59-65.

James, R. S., y R. S. Wilson. 2008. Explosive jumping: extreme morphological and physiological specializations of australian rocket frogs (*Litorianasuta*). Physiological and Biochemical Zoology 81:176-85.

Jennings W. B., D. F. Bradford, y D. F. Johnson. 1992. Dependence of the garter snake *Thamnophis elegans* on amphibians in the Sierra Nevada of California. Journal of Herpetology 26:503-05.

Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. Molecular Ecology Resources 11:353-357.

Lee, J. C. 1982. Accuracy and precision in anuran morphometrics: artifacts of preservation. Systematic Biology 31:266-281.

Lombardi, J. 1998. Comparative vertebrate reproduction. Kluwer Academic Publisher, Boston. USA.

Lötters, S. 2003. On the systematics of the harlequin frogs (Amphibia: Bufonidae: Atelopus) from Amazonia. III: a new, remarkably dimorphic species from Cordillera Azul, Peru. Salamandra 39:169-180.

Luck, G. W., S. Lavorel, S. McIntyre, y K. Lumb. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. Journal of Animal Ecology 81:1065-1076.

Lutz, G. J., y L. C. Rome. 1994. Built for jumping: the design of the frog muscular system. Science 263:370-372.

Lynch, J. D. 1975. A review of the Andean Leptodactylid frog genus *Phrynobatrachus*. Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas 35:1-51.

- Manzano, A. S., V. Abdala, y A. Herrel. 2008. Morphology and function of the forelimb in arboreal frogs: specializations for grasping ability? *Journal of Anatomy* 213:296-307.
- Marsh, D. M., y P. B. Pearman. 1997. Effects of habitat fragmentation on the abundance of two species of Leptodactylid frogs in an Andean montane forest. *Conservation Biology* 11:1323-1328.
- McCollum, S. A., y J. D. Leimberger. 1997. Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia* 109:615-621.
- McDiarmid, R. W. 1994. Preparación de anfibios como especímenes científicos. En: Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek y M. S. Foster editores. *Medición y monitoreo de la diversidad biológica. Métodos estandarizados para Anfibios*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- McDiarmid, R. W., y R. Altig. 1999. *Tadpoles. The biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Mendenhall C. D., L. O. Frishkoff, G. Santos-Barrera, J. Pacheco, E. Mesfun, F. Mendoza-Quijano, P. R. Ehrlich, G. Ceballos, G. C. Daily, y R. M. Pringle. 2014. Countryside biogeography of Neotropical reptiles and amphibians. *Ecology* 95:856-870.
- Menin, M., D. J. Rodrigues, y A. P. Lima. 2006. The tadpole of *Rhinella proboscidea* (Anura:Bufonidae) with notes on adult reproductive behavior. *Zootaxa* 1258:47-56.
- Nauwelaerts, S., y P. Aerts. 2006. Take-off and landing forces in jumping frogs. *Journal of Experimental Biology* 209:66-77.
- Navas, C. A. 1999. Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: una visión eco-fisiológica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23:465-474.
- Noonan, B. P., y A. A. Comeault. 2009. The role of predator selection on polymorphic aposematic poison frogs. *Biology Letters* 5:51-54.
- Pacheco-Florez, V., y M. P. Ramírez-Pinilla. 2014. Ecología reproductiva de *Geobatrachus walkeri* (Anura: Strabomantidae). *Revista de Biología Tropical* 62:183-199.
- Paluh, D. J., M. M. Hantak, y R. A. Saporito. 2014. A test of aposematism in the dendrobatid poison frog *Oophaga pumilio*: the importance of movement in clay model experiments. *Journal Herpetology* 48:249-254.
- Parmelee, J. R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers, Natural History Museum. The University of Kansas* 11:1-59.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, et al. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.



- Petchey, O. L., E. J. O'Gorman, y D. F. B. Flynn. 2009. A functional guide to functional diversity measures. En: Naeem, S., D. E. Bunker, A. Hector, M. Loreau, C. Perrings editors. *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Petránka, J. W., y S. S Murray. 2001. Effectiveness of removal sampling for determining salamander density and biomass: a case study in an Appalachian streamside community. *Journal of Herpetology* 35:36-44.
- Pimentel-Lima A., y W. E. Magnusson. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf-litter frogs. *Oecologia* 116:259-266.
- Pineda E., C. Moreno, F. Escobar y G. Halffter. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agrosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19: 400-410.
- Pough, F. H., y T. L. Taigen. 1990. Metabolic correlates of the foraging and social behavior of dart-poison frogs. *Animal Behavior* 39:145-155.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky, y K. D. Wells. 2004. *Herpetology*. Third edition. Pearson Prentice Hall, United States of America.
- Pough, F. H. 2007. Amphibian biology and husbandry. *ILAR Journal* 48:203-213.
- Prates, I., M. M. Antoniazzi, J. M. Sciani, D. C. Pimenta, L. F. Toledo, C. F. B. Haddad y C. Jared. 2012. Skin glands, poison and mimicry in dendrobatid and leptodactylid amphibians. *Journal of Morphology* 273:279-290.
- Pyke, G. H., y P. R. Ehrlich. 2010. Biological collections and ecological/environmental research: a review, some observations and a look to the future. *Biological Reviews* 85:247-266.
- Ranvestel, A. W., K. R. Lips, C. M. Pringle, M. R. Whiles, y R. J. Bixby. 2004. Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology* 49:274-285.
- Rohlf, F. J. 2013. Tps Utility program. Version 1.58. TpsDig program. Version 2.17. *Ecology and Evolution*, SUNY at Stony Brook. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>
- Rudh, A., y A. Qvarnström. 2013. Adaptive coloration in amphibians. *Seminar in Cell and Developmental Biology* 24:553-561.
- Rueda, J. V., F. Castro y C. Cortez. 2006. Técnicas para el inventario y muestreo de anfibios: una compilación. En: Angulo, A, J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha y E. La Marca, editores. *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación internacional. Serie manuales de campo No 2*. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C.
- Savage, J. M. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Shubin, N. H., y F. A. Jenkins Jr. 1995. An early Jurassic jumping frog. *Nature* 377:49-52.

- Simmons J. E. y Y. Muñoz-Saba. 2005. Esqueletos. En: Simmons, J. E. y Y. Muñoz-Saba, editores. Cuidado, manejo y conservación de las colecciones biológicas. Conservación internacional. Serie manuales de campo No 1. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C.
- Skelly, D. K., y J. L. Richardson. 2010. Larval sampling. En: Dodd, C. K. Jr. editor. Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques. Oxford University Press, Oxford. United Kingdom.
- Smithe, F. B. 1975. Naturalist's color guide. The American Museum of Natural History, New York, U.S.A.
- Solé, M., y D. Rödder. 2009. Dietary assessments of adult amphibians. En: Dodd, C. K. Jr. Editor. Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques. Oxford University Press, Oxford. United Kingdom.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University press. New York.
- Stewart, M. M. y L. L. Woolbright. 1996. Amphibians. En: Reagan, D. P. y R. B Waide, editores. The food web of a tropical rainforest. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Strauß, A., E. Reeve, R-D. Randrianiaina, M. Vences, y J. Glos. 2010. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BMC Ecology* 10:12.
- Suazo-Ortuño I., J. Alvarado-Díaz, y M. Martínez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology* 22:362-374.
- Szstatecsny, M., y R. Schabetsberger. 2005. Into thin air: vertical migration, body condition and quality of terrestrial habitats of alpine common toads, *Bufo bufo*. *Canadian Journal of Zoology* 83:788-796.
- Toft, C. A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anuran in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45:131-141.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of panamanian litter anurans. Patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15:139-144.
- Tracy, C. R., K. A. Christian, y C. R. Tracy. 2010. Not just small, wet, and cold: effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. *Ecology* 91:1477-1484.
- Trimble, M. J. y R. J. van Aarde. 2015. Amphibian and reptile communities and functional groups over a land-use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemicity. *Animal Conservation* 175:441-453.
- Urbina-Cardona J. N., y V. H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. En: Halffter G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. CONABIO, SEA, DIVERSITAS y CONACyT. Vol 4. Editorial Monografías Tercer Milenio. Zaragoza.



Urbina-Cardona, J. N., C. A. Navas, I. González, M. J. Gómez-Martínez, J. Llano-Mejía, y G. F. Medina-Rangel, A. Blanco 2014. Determinantes de la distribución de los anfibios en el Bosque Seco Tropical de Colombia: herramientas para su conservación. En: Pizano, C., y H. García, editores. El bosque seco tropical en Colombia II. Biodiversidad asociada al bosque seco. Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Urbina-Cardona, J.N., E. A. Bernal, N. Giraldo-Echeverry, y A. Echeverry- Alcendra. 2015. El monitoreo de herpetofauna en los procesos de restauración ecológica: indicadores y métodos. Aguilar-Garavito M. y W. Ramírez (eds.). Monitoreo a procesos de restauración ecológica, aplicado a ecosistemas terrestres. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.C., Colombia.

Valencia-Aguilar, A., A. M. Cortés-Gómez, y C. A. Ruiz-Agudelo. 2013. Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in neotropical ecosystems. International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management 9:257-272.

Vera-Candioti, M. F. 2007. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. Zootaxa 1600:1-175.

Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional!. Oikos 116:882-892.

Vitt, L. J., y J. P. Caldwell. 2014. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press Elsevier. London, United Kingdom.

Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. Animal Behaviour 25:666-693.

Wells, K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press, Chicago. USA.

Whiles, M. R., K. R. Lips, C. M. Pringle, S. S. Kilham, R. J. Bixby, R. Brenes, S. Connelly, J. C. Colón-Gaud, M. Hunte-Brown, A. D. Huryn, et al. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. Frontiers in Ecology and the Environment 4:27-34.

Whiles, M. R., R. O. Hall Jr., W. K. Dodds, P. Verburg, A. D. Huryn, C. M. Pringle, K. R. Lips, S. S. Kilham, C. Colón-Gaud, A. T. RuggenSKI, et al. 2013. Disease-driven amphibian declines alter ecosystem processes in a tropical stream. Ecosystems 16:146-157.

Xi, X., R. Li, Y. Jiang, Y. Lin, Y. Wu, M. Zhou, J. Xu, L. Wang, T. Chen, y C. Shaw. 2013. Medusins: A new class of antimicrobial peptides from the skin secretions of phylomedusine frogs. Biochimie 95:1288-1296.

Young, B. E., S. N. Stuart, J. S. Chanson, N. A. Cox, y T. M. Boucher. 2004. Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el nuevo mundo. NatureServe- Arlington-Virginia, Estados Unidos.



CAPÍTULO 5

PROTOCOLO PARA LA MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES EN PECES DULCEACUÍCOLAS

INTRODUCCIÓN

Los rasgos funcionales son atributos o características que influyen en el desempeño de un organismo (Mouillot et al. 2013), son medibles a nivel individual y pueden usarse comparativamente entre especies (McGill et al. 2006, Violle et al. 2007). Estos rasgos pueden ser morfológicos, fisiológicos o de historia de vida –p. ej. ancho de boca, tasa metabólica basal y fecundidad total o tipo de dieta, respectivamente– (Pease et al. 2012, Crop et al. 2013, Cruz et al. 2013).

En las últimas décadas se han realizado un número importante de investigaciones en torno al papel funcional de los peces en los ecosistemas y la explicación ecológica de diferentes rasgos biológicos de las especies. Dichas investigaciones han abordado una serie de rasgos de variable accesibilidad, complejidad y especificidad de acuerdo al grupo taxonómico y sus implicaciones ecológicas. Como uno de los pioneros en esta área de trabajo, Gatz (1979) describió la variación e interrelación de 56 rasgos morfológicos de 44 especies dulceacuícolas, los cuales fueron interpretados ecológicamente con base en la literatura disponible, análisis de contenidos estomacales y observaciones directas. Por su parte, Watson y Balon (1984), basados en rasgos morfológicos encontraron que, en ecosistemas fluviales en los que se utilizan ampliamente los recursos vitales, la estructura de la comunidad de peces no está determinada por el número de especies presentes sino por la variedad de recursos particulares y las relaciones entre las especies que coexisten. Winemiller (1991) describió las relaciones entre la diversidad de especies, estructura

Jhon Edison **Zamudio**
Edgar Esteban **Herrera Collazos**
Javier Alejandro **Maldonado Ocampo**
Carlos **DoNascimento**



de la comunidad y la evolución convergente en peces, a partir de 30 rasgos morfológicos relacionados con la ecología de especies dominantes de peces, mientras que Oliveira et al. (2010) concluyeron, mediante el uso de 31 rasgos morfológicos, que una comunidad de peces es ecomorfológicamente estructurada, haciendo referencia a que la estructura trófica es más evidente que la espacial, independientemente de las relaciones filogenéticas. Estos estudios han sido la base de recientes aproximaciones en diversidad funcional que intentan describir las relaciones entre los rasgos funcionales y las variables ambientales a escala local y de paisaje usando ordenación multivariada (Pease et al. 2012).

Así, el uso de rasgos funcionales en la ecología de los peces podría considerarse un campo de estudio en sí mismo pero también representa una aplicación extensa cuando se utiliza como una herramienta que ha tenido aplicaciones en distintos ámbitos de análisis como la respuesta de especies y comunidades ante disturbios o ante el cambio climático, procesos de extinción y eventos de invasión de especies, análisis de comunidades y ensambles, entre otros (Frimpong y Angermeier 2010). Estos análisis pueden ayudar a comprender las interacciones bióticas ante distintas formas de alteración y variación ambiental ya que se centran en rasgos, con su respectivo impacto ecológico, y no en aproximaciones taxonómicas que pueden ser ecológicamente variables y poco descritas en grupos taxonómicamente complejos (Frimpong y Angermeier 2010).

Los rasgos funcionales son una vía muy efectiva para responder preguntas ecológicas de primera mano y de una forma sencilla, especialmente en el grupo de peces, que exhiben una amplia gama de tipos morfológicos asociada

a una elevada diversidad taxonómica (Reis et al. 2003). Tal panorama exige el diseño de protocolos de cuantificación de rasgos funcionales lo suficientemente flexibles para describir apropiadamente esta diversidad morfológica, también que permitan encontrar la relación funcional de los individuos a partir de un número limitado de rasgos. Sin embargo, esta es una tarea complicada, siendo lo más práctico diseñar protocolos de medición de rasgos funcionales para taxones específicos.

Teniendo en cuenta lo anterior, en este capítulo se presenta un protocolo general para la medición de rasgos funcionales en peces dulceacuícolas neotropicales. Si bien es cierto que la literatura sobre el tema enumera otros

Los estudios en ecología funcional en peces han ayudado a responder preguntas relacionadas con la respuesta de las comunidades a los disturbios, interacciones bióticas, procesos de extinción y eventos de invasión de especies.

rasgos ecológicamente informativos, aquí se presenta una selección de aquellos que describen mejor el papel funcional de las especies o que han sido aplicados en la medición de índices de diversidad funcional. El documento incluye mediciones que se pueden realizar en campo, otras que implican el trabajo con ejemplares preservados y depositados en colecciones ictiológicas y otros que deben ser obtenidos de información secundaria o referencias bibliográficas disponibles.

CONSIDERACIONES PARA LA TOMA DE DATOS

SELECCIÓN DE INDIVIDUOS

Este protocolo tiene por objeto identificar una serie de rasgos morfométricos y de historia de vida a medir en los peces dulceacuícolas y describir de manera detallada como pueden ser cuantificados. La realización de las mediciones o conteos en peces vivos, aunque se puede realizar en campo, es una tarea complicada y con frecuencia imprecisa, por lo cual la medición de individuos disponibles en colecciones biológicas es una muy buena opción para asegurar una mayor calidad en la medición de rasgos funcionales. La selección de los rasgos funcionales depende de la pregunta de investigación, de la variable ambiental o el proceso ecosistémico de interés.

TOMA DE DATOS EN COLECCIONES BIOLÓGICAS

La medición de rasgos funcionales en colecciones biológicas se debe realizar teniendo en cuenta las siguientes recomendaciones:

- Se deben seleccionar individuos en buen estado de preservación relativo a hidratación, estado físico y semejanza con el estado silvestre –es preferible realizar las mediciones en individuos adultos, a no ser que la pregunta de interés incorpore otros estados ontogenéticos-. Se recomienda evitar la medición en individuos que presenten mutilaciones y deformaciones del cuerpo por fijación o que presenten un estado de preservación inapropiado.
- El número de individuos que deben ser medidos por especie depende de los objetivos del estudio. Para asegurar la representatividad estadística se recomienda un número mínimo de 20 ejemplares (Cardini y Elton 2007).
- Es indispensable verificar que los individuos a medir tengan información relacionada con la localidad específica –departamento, municipio, vereda, coordenadas geográficas y elevación, cuenca hidrográfica, fecha, colector, número de catálogo y colección-, y si es posible también información sobre el hábitat y parámetros fisicoquímicos del agua, muy valiosos para hacer inferencias funcionales.

- Para el registro de rasgos morfométricos y cálculo de áreas se recomienda calcar la estructura de interés o tomar una fotografía al individuo por su costado izquierdo, a la mayor resolución posible y con la referencia de escala debidamente etiquetada en cada imagen –utilizando una regla o un calibrador-. Se debe verificar que el lente de la cámara no genere deformaciones mediante la utilización de papel milimetrado como fondo al tomar las imágenes (Figura 1). Las imágenes pueden ser procesadas en programas especializados, los cuales permiten realizar medidas de longitud y áreas basados en la escala registrada. Para el análisis de las imágenes se recomienda el uso del programa ImageJ® (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>; Schneider et al. 2012) o programas de morfometría geométrica como tpsDig (Rohlf 2013) y Morphoj (Klingenberg 2011), así como programas de edición de imágenes como Adobe Photoshop, Corel o GIMP.

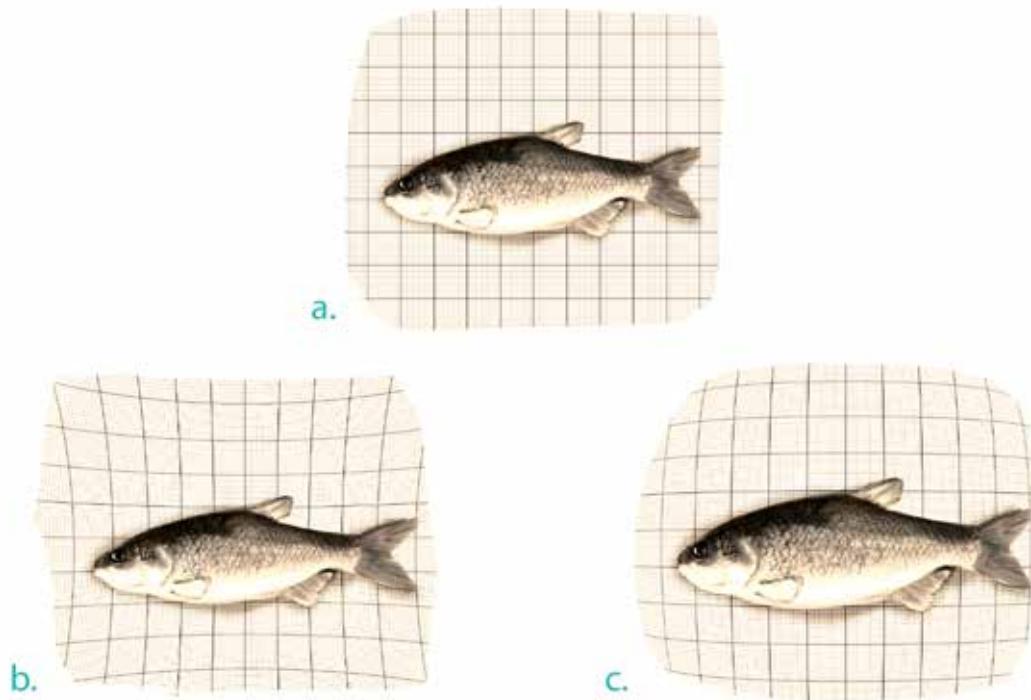


Figura 1. Deformaciones frecuentes de los lentes. a. Sin deformación. b. Deformación negativa o de cojín. c. Deformación positiva o de barril.

- Se recomienda tomar las medidas de áreas en especímenes de colecciones biológicas y realizar el cálculo con la ayuda de los programas mencionados para el procesamiento de imágenes. Su estimación directa es imprecisa, considerando la variedad de formas geométricas que adoptan las aletas.
- Para la medición de rasgos funcionales en peces de pequeño porte –menores de 20 cm de longitud total–, se recomienda el uso de estereoscopio y alfileres entomológicos para marcar los hitos que delimitan las distancias que se quieren medir. En el caso de individuos grandes se deben utilizar calibradores de diferente tamaño, flexómetros o cintas métricas, dado que los hitos para las mediciones son más conspicuos.
- Para los rasgos de historia de vida tales como la fecundidad, diámetro de los huevos y gremio trófico es posible que se necesite hacer una incisión en el individuo, la cual puede realizarse con un bisturí quirúrgico sobre la región abdominal con el fin de tener acceso a los órganos internos. Para una descripción más detallada de los métodos de disección y análisis de los contenidos estomacales y la biología reproductiva de los peces se recomienda consultar a Hyslop (1980), Yañez-Arancibia (1985), Marrero (1994) y Vazzoler (1996).
- Para fines de comparación con otros estudios y bases de datos, es necesario realizar una descripción detallada de la metodología utilizada para la medición de rasgos y una estimación del error o incertidumbre de los datos tomados por cada investigador, con el fin de poder combinar de manera adecuada diferentes fuentes de información.

EQUIPO Y MATERIALES

A continuación se describen los principales equipos y materiales para la medición de rasgos funcionales en peces, tanto en ejemplares vivos o recién sacrificados en campo como en colecciones biológicas. Para fines de estandarización, se recomienda que los rasgos morfométricos sean registrados en milímetros (mm) y las áreas en milímetros cuadrados (mm²).

- **Alfileres entomológicos:** se utilizan para la demarcación de los hitos y la medición de los rasgos morfométricos.
- **Bisturí quirúrgico:** su uso permite la disección de ejemplares para la determinación de rasgos de historia de vida.

- **Calibrador:** es útil para la medición de rasgos morfométricos. En los casos en que se hagan las mediciones directamente sobre los individuos se recomienda el uso de un calibrador digital de por lo menos 0,01 mm de precisión, ya que ofrece una lectura inmediata y reduce el tiempo de medición en comparación con los calibradores diales.
- **Cámara fotográfica:** permite la medición de rasgos morfométricos y cálculo de áreas. Se recomienda el uso de una cámara de alta resolución debidamente fijada perpendicular al ejemplar y con la referencia de escala al mismo nivel del individuo a fotografiar.
- **Estereoscopio:** facilita la medición de rasgos morfométricos en ejemplares menores a los 20 cm de longitud total. El uso de estereoscopio ayuda a mejorar la precisión al identificar los puntos exactos desde donde se deben tomar las mediciones.
- **Flexómetro o cinta métrica:** es útil para la medición de rasgos morfométricos en ejemplares superiores a los 50 cm de longitud total.

MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

ANATOMÍA EXTERNA DE UN PEZ

A pesar de que la anatomía y morfología de los peces es muy compleja y variada, existe un patrón general para la mayoría de ellos. El aspecto externo de un pez se compone del hocico, parte más anterior del pez en cuyo extremo por lo general se ubica la boca, seguido por el ojo y el opérculo, que es la osificación que protege las branquias (Figura 2). Estas partes componen el complejo de la cabeza. La forma básica del cuerpo es cilíndrica, conteniendo en su interior los órganos vitales mientras que en el exterior se ubica la línea lateral, visible en una serie de escamas perforadas, las aletas pares –pectorales y pélvicas– e impares –dorsal, anal y adiposa, cuando está presente–, seguidas por el pedúnculo caudal que termina en la aleta caudal, que es el extremo más posterior del pez (Figura 2).

Existe una amplia variedad morfológica en los peces, que podría ser considerada común ya que no sigue el típico patrón fusiforme. Dos de los grupos más representativos de esas formas no convencionales son las rayas –Myliobatiformes y Rajiformes– y los lenguados –Pleuronectiformes–, los cuales tienen cuerpos aplanados. Estas especializaciones les confieren características ecológicas únicas y diferentes a los demás grupos y sus rasgos funcionales no suelen ser medidos de la misma manera que en grupos convencionales ya que podrían ofrecer información errónea sobre su papel funcional.

Ya que el objetivo de este capítulo es tener acceso práctico a los rasgos funcionales más relacionados con procesos ecosistémicos, y que sean de fácil medición, se recomienda remitirse a literatura especializada para mayor información sobre rasgos funcionales en tales grupos. Algunas referencias de interés son Rosenberger y Westneat 1999, Torres-Palacios 2010, Félix et al. 2011, Lasso et al. 2013, Reecht et al. 2013, Black 2014, Franklin et al. 2014, Chang 2014, Gibson et al. 2014, entre otros.

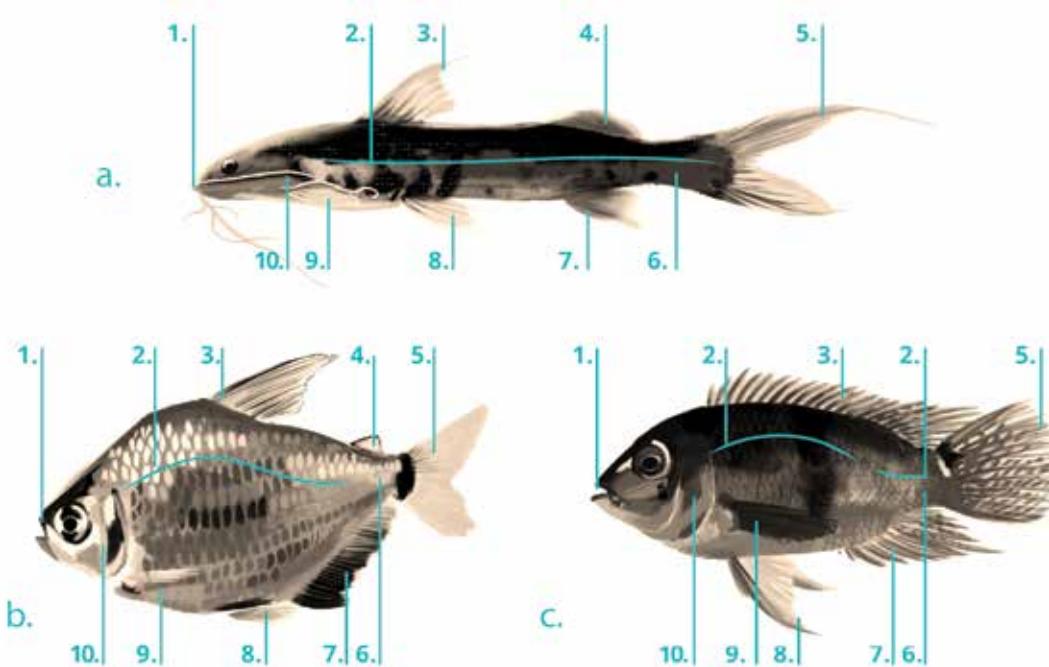


Figura 2. Partes principales de un pez. a. Forma básica en Siluriformes. b. Forma básica en Characiformes. c. Forma básica en Cichliformes. Partes: 1. Narinas. 2. Línea lateral. 3. Aleta dorsal. 4. Aleta adiposa. 5. Aleta caudal. 6. Pedúnculo caudal. 7. Aleta anal. 8. Aleta pélvica. 9. Aleta pectoral. 10. Opérculo.

RASGOS FUNCIONALES

En esta sección se describen 44 rasgos funcionales agrupados en 34 rasgos morfométricos y 10 rasgos de historia de vida que pueden ser utilizados para el cálculo de índices de diversidad funcional y para la identificación del papel ecológico de las especies en sus ambientes naturales (Tabla 1). Además, se describen al final 24 relaciones entre rasgos que pueden ofrecer información relevante para el entendimiento de la diversidad funcional en peces de agua dulce.

TIPO DE RASGO	COMPLEJO	RASGOS
Morfométricos	Cuerpo	Altura de la línea media del cuerpo (ALMC)
		Altura máxima del cuerpo (AMC)
		Ancho máximo del cuerpo (ANMC)
		Longitud estándar (LE)
	Cabeza	Altura de la cabeza (ALC)
		Ancho de la cabeza (ANC)
		Longitud de la cabeza (LC)
		Abertura de la boca (ALB)
		Ancho de la boca (ANB)
		Longitud del hocico (LH)
	Cabeza	Posición de la boca (PB)
		Protrusión del hocico (PRHO)
		Altura del ojo (ALO)
		Área del ojo (ARO)
		Diámetro del ojo (DO)
		Presencia de barbillas o apéndices labiales (BAL)

Tabla 1. Lista de rasgos funcionales propuestos para el estudio de peces dulceacuícolas resaltando su importancia ecológica y ecosistémica. Obtención del rasgo en:

campo (C)

colecciones biológicas (L)

información secundaria (IS)

ATRIBUTOS DEL RASGO	OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN ECOLÓGICA O ECOSISTÉMICA
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Rasgos relacionados con la locomoción y el uso del hábitat
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Este rasgo se relaciona con el uso del hábitat, alimentación y estrategias de historia de vida
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C	Rasgos relacionados con la alimentación. La longitud de la cabeza se relaciona con el uso del hábitat. La posición de la boca se relaciona con la alimentación y permite inferir la ubicación del pez en la columna de agua
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Superior Terminal Subterminal Inferior o ventral	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C	Rasgo relacionado con la alimentación y el comportamiento de caza ya que tiene influencia en la habilidad y eficiencia en la captura de presas
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Rasgos asociados con el uso del hábitat y su comportamiento alimentario ya que influencia la capacidad de detección de las presas. El área del ojo se relaciona con la posición de los peces en la columna de agua así como con su capacidad depredadora
Valor del rasgo en milímetros cuadrados	CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Presencia Ausencia	C, CB	Rasgo relacionado con especies que se alimentan en el fondo de la columna de agua

TIPO DE RASGO	COMPLEJO	RASGOS
Morfométricos	Pedúnculo caudal	Altura del pedúnculo caudal (APC)
		Ancho del pedúnculo caudal (ANPC)
		Longitud del pedúnculo caudal (LPC)
	Aletas	Altura de la aleta anal (ALAA)
		Altura de la aleta caudal (ALAC)
		Altura de la aleta dorsal (ALAD)
		Altura de la aleta pectoral (AAP)
		Altura de la aleta pélvica (AAV)
		Área de la aleta anal (ARAA)
		Área de la aleta caudal (ARAC)
		Área de la aleta dorsal (ARAD)
		Área de la aleta pectoral (ARAP)
		Área de la aleta pélvica (ARAV)
		Longitud de la aleta anal (LAA)
		Longitud de la aleta caudal (LAC)
		Longitud de la aleta dorsal (LAD)
		Longitud de la aleta pectoral (LAP)
		Longitud de la aleta pélvica (LAV)

ATRIBUTOS DEL RASGO	OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN ECOLÓGICA O ECOSISTÉMICA
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	Rasgos relacionados con la locomoción
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros cuadrados	CB	
Valor del rasgo en milímetros cuadrados	CB	
Valor del rasgo en milímetros cuadrados	CB	Rasgos relacionados con la locomoción. Las áreas de las aletas pectoral y pélvica y la longitud de la aleta pélvica también están relacionadas con el uso del hábitat
Valor del rasgo en milímetros cuadrados	CB	
Valor del rasgo en milímetros cuadrados	CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	
Valor del rasgo en milímetros	C, CB	

TIPO DE RASGO	RASGOS	ATRIBUTOS DEL RASGO	OBTENCIÓN DEL RASGO	RELACIÓN ECOLÓGICA O ECOSISTÉMICA
Historia de vida	Cuidado parental (CUIP)	Presencia Ausencia	C, IS	Relacionado con la protección de huevos y juveniles por parte de los parentales, influenciando el éxito reproductivo
	Diámetro de los huevos (DIH)	Valor del rasgo en milímetros	C, CB, IS	Relacionado con el tamaño de puesta y cuidado parental
	Fecundidad (FEC)	Valor del rasgo en número de huevos	CB, IS	Relacionado con la estrategia y éxito reproductivo de la especie
	Grupo o gremio trófico (GT)	Omnívoro Detritívoro Herbívoro Carnívoro	CB, IS	Relacionado con la estructura de las comunidades que habitan los ecosistemas acuáticos al determinar los flujos de materia y energía en las redes tróficas
	Posición en la columna de agua (PCA)	Bentónico Pelágico Superficial	C, IS	Relacionado con el tipo de alimentación de la especie
	Preferencia de sustrato (PS)	Rocoso Grava Arenoso Fangoso Hojarasca	C, IS	Relacionado con la posición de la especie en la red trófica, indicando el material sobre el que la especie forrajea y se alimenta
	Talla media de madurez sexual (TMM)	Valor del rasgo en milímetros	C, CB, IS	Relacionado con el inicio de la reproducción
	Tipo de estrategia reproductiva (ER)	r1 r2 K	C, IS	Relacionado con la reproducción y tácticas reproductivas de las especies
	Tipo de hábitat (TH)	Lótico Léntico	C, IS	Relacionado con aspectos de la morfología corporal de los peces
	Tipo de migración (TM)	Corta Mediana Grande	C, IS	Relacionado con la circulación de materia y energía a lo largo de las rutas migratorias y en las dinámicas tróficas de los ecosistemas

RASGOS MORFOMÉTRICOS

Complejo cuerpo

La morfología corporal en los peces dulceacuícolas es muy variada y puede ser un reflejo tanto de sus respuestas adaptativas como de su papel funcional en el ecosistema. Así, por ejemplo, el grado de compresión lateral o dorsoventral –depresión– determina la capacidad de movimiento –hidrodinámica–, generando una relación funcional con la locomoción de los peces (Webb 1984, Blake 2004, Villéger et al. 2010, Pease et al. 2012). De igual manera, la forma del cuerpo en sí misma puede dar una idea del uso del hábitat: las especies con cuerpos deprimidos tales como las rayas –Myliobatiformes– y algunas especies de bagres de la familia Loricariidae pasan la mayor parte del tiempo en el fondo, mientras que especies con cuerpos comprimidos lateralmente –como la mayoría de los Characiformes de la familia Characidae– son habitantes comunes de la parte media o superficial de la columna de agua (Sibbing y Nagelkerke 2001, Villéger et al. 2010, Pease et al. 2012, Manna et al. 2013). Un caso particular sucede con los lenguados –Pleuronectiformes–, que a pesar de ser comprimidos lateralmente, adoptan una forma aplanada habitando principalmente en el fondo de los ríos y lagos.

El tamaño corporal, ya sea en longitud, altura o ancho del cuerpo, es un buen predictor de la ecología trófica de los peces en términos de su posición en la red trófica y de las relaciones depredador-presa (Layman et al. 2005, Akin y Winemiller 2008, Arim et al. 2010). Por ejemplo, los carnívoros de mayor tamaño consumen presas más grandes y afectan la composición y estructura de las comunidades influenciando sus patrones de distribución y uso de hábitat (Layman y Winemiller 2004). Por otro lado, las interacciones depredador-presa, mediadas por el tamaño de los depredadores, pueden determinar patrones a nivel de comunidad de peces (Layman et al. 2005). A continuación se describen los principales rasgos funcionales relacionados con el complejo cuerpo.



- Altura de la línea media del cuerpo (ALMC; mm): representa la distancia vertical desde la línea media del cuerpo a la región ventral (Figura 3). Al igual que la altura máxima del cuerpo, este rasgo se encuentra relacionado con la locomoción y el uso del hábitat (Pease et al. 2012) ya que define el grado de compresión o depresión en la forma corporal. Aquellas especies deprimidas, o con cuerpos bajos, generalmente están asociadas al fondo de los ecosistemas acuáticos (Watson y Balon 1984).

La morfología corporal en los peces dulceacuícolas es muy variada y puede ser un reflejo tanto de sus respuestas adaptativas como de su papel funcional en el ecosistema.

-  Altura máxima del cuerpo (AMC; mm): se calcula midiendo la distancia máxima vertical entre el dorso y el vientre (Figura 3). Normalmente se mide a nivel del origen de la aleta dorsal, donde la mayoría de los peces alcanzan su máxima altura.
-  Ancho máximo del cuerpo (ANMC; mm): se define como la distancia máxima horizontal entre los dos costados del pez, generalmente medida a nivel de la base de la aleta dorsal (Figura 3).
-  Longitud estándar (LE; mm): representa la distancia desde el extremo anterior del hocico hasta la base de la aleta caudal (Figura 3).

Complejo cabeza

La cabeza de los peces juega un papel ecológico fundamental debido a la importancia de las estructuras que alberga: hocico, ojos, boca, branquias, abertura branquial, narinas y sistema nervioso central. Los rasgos básicos de la cabeza –longitud, altura, ancho– y del hocico –longitud y protrusión– tienen una relación directa con la alimentación (Pouilly et al. 2003, Haas et al. 2010) ya que condicionan el tamaño y tipo de alimento que consume la especie, así como la forma en que lo captura. Aquellos peces con hocicos largos se asocian con dietas carnívoras, mientras que el hocico corto es común en especies omnívoras, herbívoras y detritívoras (Cochran-Biederman y Winemiller 2010). Una mayor protrusión del hocico se presenta, en términos generales, en peces que capturan sus presas mediante succión, principalmente especies de la familia Cichlidae (Motta 1984, Ferry-Graham y Lauder 2001, Waltzek y Wainwright 2003, Holzman et al. 2008, Arbour y López-Fernández 2013, Arbour y López-Fernández 2014). Por su parte, la presencia de músculos bien desarrollados en los costados de la cabeza –como es el caso de las especies de Serrasalmidae–, proporcionan una mordida más fuerte para desgarrar carne, en el caso de los caribes –*Serrasalmus* spp., *Pygocentrus* spp.–, o triturar frutos y semillas, en el caso de las cachamas y palometas –*Colossoma* spp., *Mylossoma* spp., *Piaractus* spp.–. Esta característica implica un mayor ancho de la cabeza de estas especies, en comparación con otras relacionadas.

Los rasgos de la cabeza de los peces juegan un papel ecológico fundamental relacionado con la alimentación, la posición que ocupan en la columna de agua y la habilidad para ubicar y capturar las presas.

el último determina el tipo de alimento y la posición en la columna de agua en donde se alimenta, definiendo así el uso de hábitat de las especies (Gatz 1979, Karpouzi y Stergiou 2003). La boca en posición superior se presenta principalmente en especies que viven cerca de la superficie, donde se alimentan de otros peces o recursos

alóctonos que caen desde los ecosistemas adyacentes –como invertebrados terrestres, frutos y semillas–. Por su parte, la boca en posición terminal y subterminal está asociada con una alimentación basada en invertebrados acuáticos, mientras que la posición ventral o inferior se observa en especies que viven en el fondo y que se alimentan de perifiton, larvas de insectos y otros peces bentónicos (Gatz 1979).

Los rasgos oculares –diámetro, posición y área del ojo– están relacionados con la capacidad visual que determina la habilidad de los depredadores para ubicar y capturar las presas, también con la capacidad de las presas para evitar o evadir a los depredadores (Villéger et al. 2010). La posición lateral de los ojos es común en especies pelágicas, mientras que los ojos en posición dorsal se presentan con mayor frecuencia en especies bentónicas (Gatz 1979, Grossman 1986, Ibañez et al. 2007, Oliveira et al. 2010). A continuación se describen los principales rasgos funcionales relacionados con el complejo cabeza.



- **Altura de la cabeza (ALC; mm):** se obtiene al medir la distancia vertical desde la región dorsal hasta la parte ventral de la cabeza, pasando a través de la pupila; también en la región occipital en el caso de algunos grupos de Siluriformes (Figura 3).



- **Ancho de la cabeza (ANC; mm):** representa la distancia horizontal entre los dos costados de la cabeza, medida en la región posterior de los ojos (Figura 3).



- **Longitud de la cabeza (LC; mm):** se calcula midiendo la distancia desde el extremo anterior de la boca retraída hasta el borde posterior del hueso opercular, sin incluir la membrana del mismo nombre (Figura 3).



- **Abertura de la boca (ALB; mm):** se obtiene midiendo la distancia vertical máxima de la boca abierta (Figura 3).



- **Ancho de la boca (ANB; mm):** representa el ancho máximo horizontal de la boca abierta (Figura 3).



- **Longitud del hocico (LH; mm):** se define como la distancia desde la punta de la mandíbula superior con la boca cerrada hasta el margen anterior del ojo (Figura 3).



- **Posición de la boca (PB):** hace referencia a la localización de la boca con respecto al eje horizontal del cuerpo. La posición de la boca relaciona al individuo con su alimento, dando la ubicación del pez en la columna de agua (Gatz 1979). Las principales categorías son:

- Superior: es la posición de la boca cuando la mandíbula inferior se extiende delante de la superior.

- Terminal: es la posición de la boca cuando las mandíbulas se extienden de forma simétrica.
- Subterminal: es la posición de la boca cuando la mandíbula inferior termina levemente posterior a la mandíbula superior.
- Inferior o ventral: es la posición de la boca cuando la abertura de la boca está retraída del borde anterior de la cabeza sobre la superficie ventral.

-  • Protrusión del hocico (PRHO; mm): está dado por la distancia adicional desde el margen anterior del ojo hasta la punta de la mandíbula superior, con la boca completamente extendida y abierta (Figura 3).
-   • Altura del ojo (ALO; mm): se calcula midiendo la distancia vertical desde el centro de la pupila hasta el margen ventral de la cabeza (Figura 3).
-  • Área del ojo (ARO; mm²): representa el área total del ojo calculada mediante la multiplicación del radio del ojo (DO/2) por el número pi (π).
-   • Diámetro del ojo (DO; mm): se define como la distancia horizontal entre el margen anterior y posterior del ojo.
-   • Presencia de barbillas o apéndices labiales (BAL): su presencia hace referencia a especies que se alimentan en el fondo de la columna de agua (Hugueny y Pouilly 1999), con algunas excepciones están presentes en especies de Siluriformes de las familias Auchenipteridae, Heptapteridae y Pimelodidae, que se alimentan en la columna de agua o en la superficie de la misma.

Complejo pedúnculo caudal

El pedúnculo caudal juega un papel fundamental en la locomoción de los peces y por lo tanto tiene una relación directa con funciones ecológicas tales como el comportamiento de caza, la capacidad de las especies para evadir los depredadores o capturar las presas y el uso de hábitat (Webb 1982, Webb 1984, Webb y Weihs 1986, Blake 2004). Una mayor longitud y profundidad del pedúnculo, junto con una mayor área de la aleta caudal y un cuerpo flexible para realizar movimientos de oscilación laterales, le confiere a los peces una mayor velocidad y aceleración durante las maniobras de caza gracias a la propulsión caudal (Webb 1982, Webb 1984, Pease et al. 2012). A continuación se describen los principales rasgos funcionales relacionados con el complejo pedúnculo caudal.

- Altura del pedúnculo caudal (APC; mm): se calcula midiendo la distancia mínima vertical del pedúnculo caudal (Figura 3).
- Ancho del pedúnculo caudal (ANPC; mm): está dado por el ancho horizontal del pedúnculo caudal en su región media (Figura 3).
- Longitud del pedúnculo caudal (LPC; mm): representa la distancia desde el margen posterior de la base de la aleta anal hasta la base de la aleta caudal (Figura 3).

Complejo aletas

Las aletas en los peces son los órganos locomotores por excelencia. A pesar de que el pedúnculo caudal y la flexibilidad del cuerpo juegan un papel fundamental en la propulsión durante la locomoción, son las aletas las que determinan en mayor medida el tipo de nado y la maniobrabilidad (Blake 2004, Fish y Lauder 2006). La mayoría de los peces tienen siete aletas: dos pectorales, dos pélvicas, una anal, una caudal y una dorsal. Son funcionales en cuanto a su papel en la locomoción y poseen estructuras esqueléticas y musculares asociadas, con una aleta adiposa a veces presente sobre el pedúnculo caudal (Lauder y Madden 2007). Junto con otros rasgos como el tamaño y la forma del cuerpo, estas aletas determinan tanto la velocidad como la dirección del movimiento en los peces. A mayor área de las aletas –especialmente de las pectorales y la caudal– mayor es la cantidad de agua desplazada, lo cual les permite un mayor empuje, estabilidad, control de la posición del cuerpo y capacidad de frenado, influenciando la posición de los peces en la columna de agua (Lauder y Madden 2007, Pease et al. 2012). A continuación se describen los principales rasgos funcionales relacionados con el complejo aletas.

El pedúnculo caudal es clave para la propulsión durante la locomoción, y los rasgos de las aletas para la maniobrabilidad durante el nado.

- Altura de la aleta anal (ALAA; mm): se define como la distancia máxima desde la mitad de la base hasta el margen distal de la aleta anal (Figura 3).
- Altura de la aleta caudal (ALAC; mm): representa la distancia vertical máxima de la aleta caudal completamente abierta (Figura 3).
- Altura de la aleta dorsal (ALAD; mm): está dado por la distancia máxima desde la base hasta el extremo distal de la aleta dorsal, sin incluir los filamentos dorsales (Figura 3).

- **Altura de la aleta pectoral (AAP; mm):** se determina midiendo la distancia desde el margen ventral hasta el margen dorsal de la aleta pectoral (Figura 3).
- **Altura de la aleta pélvica (AAV; mm):** representa la distancia máxima entre los dos márgenes de la aleta pélvica (Figura 3).
- **Área de la aleta anal (ARAA; mm²):** se define midiendo el área de la aleta anal completamente extendida (de Oliveira y Santos 2014).
- **Área de la aleta caudal (ARAC; mm²):** está dado por el área de la aleta caudal completamente extendida (de Oliveira y Santos 2014).
- **Área de la aleta dorsal (ARAD; mm²):** representa el área de la aleta dorsal completamente extendida (de Oliveira y Santos 2014).
- **Área de la aleta pectoral (ARAP; mm²):** corresponde al área de la aleta pectoral completamente extendida (de Oliveira y Santos 2014).
- **Área de la aleta pélvica (ARAV; mm²):** representa el área de la aleta pélvica completamente extendida (de Oliveira y Santos 2014).
- **Longitud de la aleta anal (LAA; mm):** se determina midiendo la distancia desde el margen anterior hasta el margen posterior de la base de la aleta anal (Figura 3).
- **Longitud de la aleta caudal (LAC; mm):** se define como la distancia máxima desde la base hasta el margen distal de la aleta caudal (Figura 3).
- **Longitud de la aleta dorsal (LAD; mm):** se obtiene midiendo la distancia desde el margen anterior hasta el margen posterior de la base de la aleta dorsal (Figura 3).
- **Longitud de la aleta pectoral (LAP; mm):** se define como la distancia máxima desde la base hasta el margen distal de la aleta pectoral (Figura 3).
- **Longitud de la aleta pélvica (LAV; mm):** se determina midiendo la distancia máxima desde la inserción hasta el margen distal de la aleta pélvica (Figura 3).

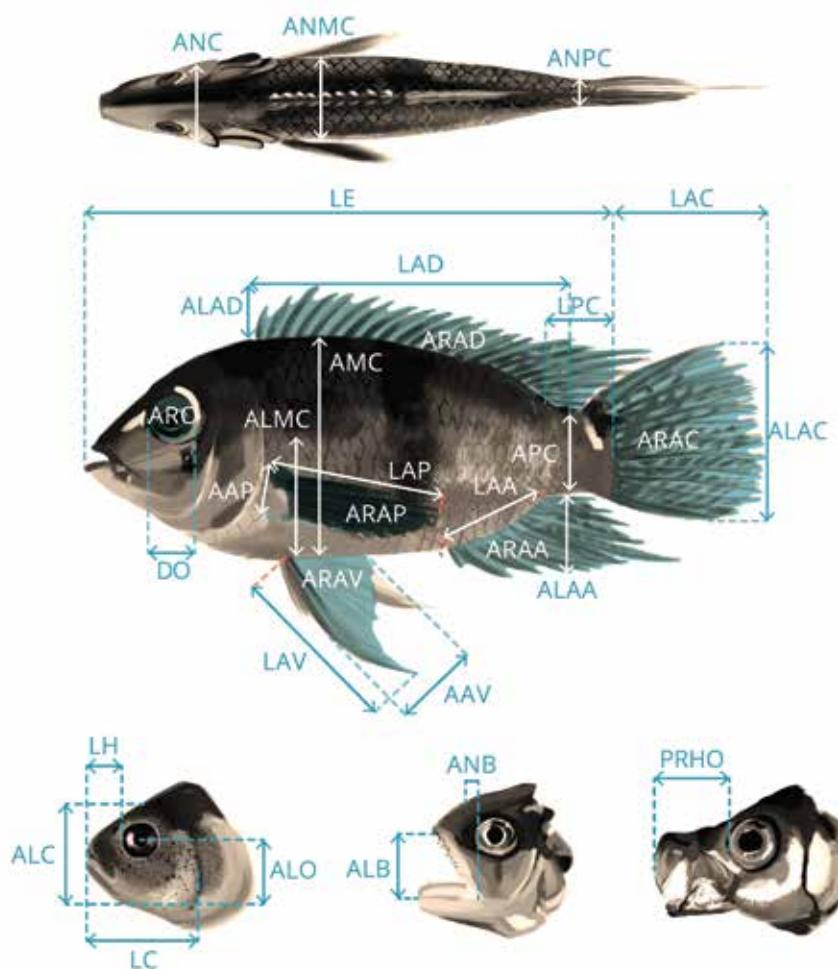


Figura 3. Representación gráfica de los rasgos morfométricos utilizados. a. Vista dorsal: ancho de la cabeza -ANC-, ancho máximo del cuerpo -ANMC- y ancho del pedúnculo caudal -ANPC-. b. Vista lateral: altura de la aleta pectoral -AAP-, altura de la aleta pélvica -AAV-, altura de la aleta anal -ALAA-, altura de la aleta caudal -ALAC-, altura de la aleta dorsal -ALAD-, altura de la línea media del cuerpo -ALMC-, altura máxima del cuerpo -AMC-, altura del pedúnculo caudal -APC-, área de la aleta anal -ARAA-, área de la aleta caudal -ARAC-, área de la aleta dorsal -ARAD-, área de la aleta pectoral -ARAP-, área de la aleta pélvica -ARAV-, área del ojo -ARO-, diámetro del ojo -DO-, longitud de la aleta anal -LAA-, longitud de la aleta caudal -LAC-, longitud de la aleta dorsal -LAD-, longitud de la aleta pectoral -LAP-, longitud de la aleta pélvica -LAV-, longitud estándar -LE-, longitud del pedúnculo caudal -LPC-. c. Vista lateral de la cabeza con la boca cerrada: altura de la cabeza -ALC-, altura del ojo -ALO-, longitud de la cabeza -LC- y longitud del hocico -LH-. d. Vista lateral de la cabeza con la boca abierta: abertura de la boca -ALB- y el ancho de la boca -ANB-. e. Vista lateral de la cabeza con el hocico extendido: protrusión del hocico -PRHO- (Modificado de Oliveira et al. 2010 y Sampaio et al. 2013).

RELACIONES ENTRE RASGOS MORFOMÉTRICOS

A continuación se presentan algunos índices que relacionan rasgos morfométricos de los peces con sus respectivas implicaciones ecológicas.

- **Índice de compresión:** $IC=AMC/ANMC$. Valores altos indican peces comprimidos lateralmente, que se esperaría encontrar en hábitats con baja velocidad del agua (Watson y Balon 1984).
- **Índice de depresión:** $ID=ALMC/AMC$. Valores altos indican especies deprimidas ventralmente, generalmente asociadas con ambientes cercanos al fondo (Watson y Balon 1984).
- **Profundidad relativa:** $PR=AMC/LE$. Está inversamente relacionado con la velocidad del agua y directamente relacionado con la capacidad de dar giros verticales. Valores bajos podrían indicar peces que ocupan habitats con alta velocidad (Watson y Balon 1984, Gatz 1979).
- **Longitud relativa de la cabeza:** $LRCa=LC/LE$. Se relaciona directamente con el tamaño de la presa: valores altos indican la capacidad de capturar presas grandes, lo que se espera de especies piscívoras (Gatz 1979, Pouilly et al. 2003, Watson y Balon 1984).
- **Altura relativa de la cabeza:** $ARCa=ALC/AMC$. Al igual que la anterior medición, valores altos están relacionados con la capacidad de alimentarse de presas grandes (Willis et al. 2005).
- **Ancho relativo de la cabeza:** $AnRCa=ARAC/ANMC$. Se esperan altos valores en especies piscívoras o en peces que capturen presas de gran tamaño (Willis et al. 2005).
- **Altura relativa de la boca:** $ARB=ALB/AMC$. Valores altos pueden indicar peces que se alimentan de presas grandes (Watson y Balon 1984, Willis et al. 2005).
- **Ancho relativo de la boca:** $AnRB=ANB/ANMC$. Valores altos indican peces que se alimentan de presas de gran tamaño (Gatz 1979, Winemiller 1991).
- **Área relativa del ojo:** $AReO=ARO/(LE)^2$. Este índice está relacionado con la detección de alimentos y brinda información sobre el uso de la visión para los eventos de depredación (Pankhurst 1989, Pouilly et al. 2003).

- **Índice de protrusión:** IP=PRHO/LH. Presenta valores altos para los peces que se alimentan de presas más pequeñas, es decir, los peces que prolongan más la mandíbula, el premaxilar y el maxilar. Los que prolongan menos, o dejan de prolongar, muerden y son capaces de alimentarse de presas de mayor tamaño (Aleev, 1969, Gatz 1979, Winemiller 1991, Willis et al. 2005).
- **Posición del ojo:** PO=ALO/ALC. Este índice está relacionado con la posición de la especie en la columna de agua y su comportamiento alimentario (Gatz 1979). Valores altos indican ojos posicionados dorsalmente, lo cual se espera en especies con hábitos bentónicos. Valores bajos se esperan en especies con hábitos nectónicos con ojos ubicados lateralmente (Watson y Balon 1984).
- **Longitud relativa del pedúnculo caudal:** LRpd=LPC/LE. Valores altos indican especies con buena capacidad de nado y peces que viven en hábitats con elevado flujo de agua (Gatz 1979, Watson y Balon 1984, Winemiller 1991).
- **Índice de compresión del pedúnculo caudal:** ICpd=APC/ANPC. Valores altos indican natación lenta y posiblemente poca maniobrabilidad. También podría afectar el rendimiento de la aceleración al aumentar la profundidad media del cuerpo (Gatz 1979, Watson y Balon 1984).
- **Altura relativa del pedúnculo caudal:** ARpd=APC/AMC. Valores bajos indican un potencial reducido para la maniobrabilidad (Winemiller 1991).
- **Ancho relativo del pedúnculo caudal:** AnRpd=ANPC/ANMC. Valores altos indican una mayor capacidad para la natación continua (Winemiller 1991).
- **Área relativa de la aleta pélvica:** ARV=ARAV/(LE)². Valores altos son encontrados en especies bentónicas y bajos valores en especies pelágicas (Breda et al. 2008).
- **Relación del aspecto de la aleta pélvica:** RAV=(LAV)²/ARAV. Se asume que tiene valores bajos en peces bentónicos que usan la aleta pélvica para frenar y para impulsarse. Tiene valores altos en especies que usan la aleta para flotabilidad y en especies de hábitats pelágicos (Breda et al. 2008, Gatz 1979).
- **Área relativa de la aleta pectoral:** ARP=ARAP/(LE)². Se relaciona directamente con la capacidad de la aleta para frenar el movimiento, abanicamiento para mantener posición y aceleración al inicio del nado. Valores altos se encuentran asociados con peces de nado lento y que habitan aguas turbulentas (Gatz 1979, Watson y Balon 1984).

- **Relación del aspecto de la aleta pectoral:** $RAP=(LAP)^2/ARAP$. Valores altos indican una aleta larga y delgada, evidenciada en peces que nadan distancias largas como los migratorios o aquellos que nadan constantemente (Watson y Balon 1984, Wainwright et al. 2002).
- **Área relativa de la aleta dorsal:** $ARD=ARAD/(LE)^2$. Peces con aletas dorsales con una gran superficie tienen mayor capacidad para estabilizar durante desviaciones (Gosline 1971).
- **Área relativa de la aleta caudal:** $ARC=ARAC/(LE)^2$. Valores altos indican aletas capaces de producir impulsos rápidos que son típicos de la natación de muchos peces bentónicos (Watson y Balon 1984).
- **Relación del aspecto de la aleta caudal:** $RAC=(ALAC)^2/ARAC$. Es directamente proporcional a la natación realizada por el pez, valores altos son típicos de nadadores activos y continuos (Gatz 1979, Watson y Balon 1984).
- **Área relativa de la aleta anal:** $ARA=ARAA/(LE)^2$. Valores altos indican una mayor maniobrabilidad y estabilidad durante el nado (Breda et al. 2008).
- **Relación del aspecto de la aleta anal:** $RAA=(LAA)^2/ARAA$. Valores altos indican una mayor capacidad de movimientos hacia delante y hacia atrás (Breda et al. 2008).

RASGOS DE HISTORIA DE VIDA



- **Cuidado parental (CUIP):** hace referencia a la contribución nutricional y protección de huevos y juveniles por parte de los padres, lo cual tiene efecto sobre el éxito reproductivo de los progenitores (Winemiller y Rose 1992, Winemiller 2005).



- **Diámetro de los huevos (DIH; mm):** está determinado por el diámetro promedio de los oocitos maduros (Winemiller 1991, Pease et al. 2012). Valores altos indican baja fecundidad y la necesidad de un cuidado parental que asegure la supervivencia de los juveniles.



- **Fecundidad (FEC; número de huevos):** se define como el número máximo de huevos maduros contenidos en las gónadas y determina parcialmente la estrategia reproductiva de la especie, así como su éxito reproductivo (Winemiller 2005).



• **Grupo o gremio trófico (GT):** hace referencia a las preferencias alimentarias de la especie, lo cual juega un papel muy importante sobre la estructura de las comunidades que habitan los ecosistemas acuáticos y determina los flujos de materia y energía en las redes tróficas (Hood et al. 2005, Winemiller 2005). Las principales categorías son:

- Omnívoro: especies de peces que se alimentan de recursos de diferente origen –animal, vegetal o detritus–.
- Detritívoro: especies de peces que se alimentan de materia orgánica contenida en los sedimentos o detritus.
- Herbívoro: especies de peces que obtienen su alimento de organismos fotosintetizadores ya sean algas o plantas.
- Carnívoro: especies de peces que obtienen su alimento de tejidos animales. Existen subtipos dependiendo de la fuente de alimento consumida –p. ej. ictiófago para los que consumen exclusivamente peces, hematófago si se alimentan exclusivamente de sangre, invertívoro para los que solo se alimentan de invertebrados acuáticos y terrestres, etc.–. Para este caso es recomendable utilizar el grupo trófico más general –carnívoro–, considerando la escasez de información para muchas especies dulceacuícolas.



• **Posición en la columna de agua (PCA):** es la zona de la columna de agua donde la especie pasa la mayor parte del tiempo. La ubicación en la columna de agua está relacionada con el tipo de alimentación de la especie. Los peces bentónicos, por lo general, se alimentan de perifiton, macroinvertebrados y otros peces del fondo. Las especies que habitan la capa superficial se alimentan, comúnmente, de insectos terrestres y material vegetal –frutos y semillas– de origen alóctono, mientras que los peces que habitan en la parte media son usualmente especies omnívoras que aprovechan tanto recursos del fondo como de la superficie. Las principales categorías son:

- Bentónico: especies que habitan en el fondo de la columna de agua.
- Pelágico: especies que habitan la parte media de la columna de agua.
- Superficial: especies que habitan en la capa superior de la columna de agua.



- **Preferencia de sustrato (PS):** hace referencia al tipo dominante de sustrato en donde habita la especie la mayor parte del tiempo. Da una idea de la posición de la especie en la red trófica, indicando el material sobre el que la especie forrajea y se alimenta. Las principales categorías son:
 - Roco: compuesto por rocas cuyo tamaño supera los 63 mm.
 - Grava: rocas de tamaño entre 2 y 63 mm.
 - Arenoso: sustrato compuesto por partículas cuyo tamaño oscila entre 0.063 y 2 mm.
 - Fangoso: partículas de tamaño inferior a 0.063 mm.
 - Hojarasca: compuesto por hojas, raíces, flores y demás partes vegetales presentes en el fondo.



- **Talla media de madurez sexual (TMM; mm):** es la medida de la longitud estándar de los individuos adultos en edad reproductiva. Puede ser diferente para machos y hembras, así como también puede variar entre poblaciones que habiten diferentes cuencas hidrográficas. Este rasgo da una idea de la longitud corporal a la cual las poblaciones de una especie inician la reproducción, la cual influencia la dinámica de las poblaciones y la estructura de las comunidades.



- **Tipo de estrategia reproductiva (ER):** relaciona varios rasgos reproductivos y de la historia de vida para establecer las tácticas reproductivas de las especies. Las principales categorías son:
 - r1: estrategia oportunista, típica de especies pequeñas omnívoras con longevidad corta, fecundidad baja, sobrevivencia baja de juveniles y adultos, múltiples eventos reproductivos durante la época más favorable y cambios drásticos en su densidad poblacional.
 - r2: estrategia periódica, común en especies más grandes, frecuentemente migratorias, que por lo general tienen un solo evento reproductivo anual, los adultos son más longevos y las poblaciones de estas especies varían entre épocas del año.
 - K: esta estrategia se presenta en especies con fecundidad baja, tamaño corporal grande, desarrollo lento y que presentan cuidado parental.



• **Tipo de hábitat (TH):** se refiere al tipo de ambiente acuático donde habita predominantemente la especie. Peces habitando ambientes lóticos de corriente rápida se caracterizan por tener cuerpos delgados y muy hidrodinámicos, con una gran habilidad para moverse por corrientes, o con estructuras de anclaje como boca en forma de ventosa y aletas pectorales y pélvicas desarrolladas (Maldonado-Ocampo et al. 2005). Por el contrario los que habitan ambientes lénticos tienen un cuerpo menos hidrodinámico, buscando estabilidad en cuerpos de agua con poco movimiento. Las principales categorías son:

- Lótico: especies que habitan en aguas con corriente como ríos y caños.
- Léntico: especies que habitan en lagunas, madreviejas, ciénagas, esteros y demás ambientes de corriente lenta o aguas estancadas.



• **Tipo de migración (TM):** solo aplica para las especies que presentan comportamiento migratorio, que por lo general son peces de gran tamaño, ciclos de vida largo y fecundidad alta. El comportamiento migratorio de los peces tiene un papel funcional al participar en la circulación de materia y energía a lo largo de las rutas migratorias y en las dinámicas tróficas de los ecosistemas –migraciones masivas de peces medianos como los bocachicos suelen ser aprovechadas por los grandes bagres para su alimentación-. Para las especies colombianas esta información se encuentra compilada en Usma-Oviedo et al. (2009) y Zapata y Usma (2013). Las categorías son:

- Corta: menor a 100 km.
- Mediana: entre 100 y 500 km.
- Grande: superiores a los 500 km.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akin, S., y K. O. Winemiller. 2008. Body size and trophic position in a temperate estuarine food web. *Acta Oecologica* 33:144-153.
- Aleev, Y. G. 1969. Function and gross morphology in fish. H. Mills, Jerusalen, Israel.
- Arbour, J. H., y H. López-Fernández. 2013. Ecological variation in South American geophagine cichlids arose during an early burst of adaptive morphological and functional evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20130849.
- Arbour, J. H., y H. López-Fernández. 2014. Adaptive landscape and functional diversity of Neotropical cichlids: implications for the ecology and evolution of Cichlinae (Cichlidae; Cichliformes). *Journal of Evolutionary Biology* 27:2431-2442.
- Arim, M., S. R. Abades, G. Laufer, M. Loureiro, y P. A. Marquet. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* 119:147-153.
- Black, C. R. 2014. Geometric morphometric analysis of skeletal shape variation across the Pleuronectiformes. Doctoral dissertation, University of Northern Iowa 1-93.
- Blake, R. W. 2004. Fish functional design and swimming performance. *Journal of Fish Biology* 65:1193-1222.
- Breda, L., E. F. de Oliveira, y E. Goulart. 2008. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 27:371-381.
- Cardini, A., y S. Elton. 2007. Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology* 126:121-134.
- Chang, J. 2014. Why are there so many flatfishes? Jaw asymmetry, diet, and diversification in the Pleuronectiformes. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Los Angeles, CA, USA.
- Cochran-Biederman, J. L., y K. O. Winemiller. 2010. Relationships among habitat, ecomorphology and diets of cichlids in the Bladen River, Belize. *Environmental Biology of Fishes* 88:143-152.
- Crop, W., E. Pauwels, L. Hoorebeke, y T. Geerinckx. 2013. Functional morphology of the Andean climbing catfishes (Astroblepidae, Siluriformes): alternative ways of respiration, adhesion, and locomotion using the mouth. *Journal of Morphology* 274:1164-1179.
- Cruz, B. B., L. E. Miranda, y M. Cetra. 2013. Links between riparian landcover, instream environment and fish assemblages in headwater streams of south-eastern Brazil. *Ecology of Freshwater Fish* 22:607-616.

- de Oliveira, S., y P. S. Santos. 2014. The effect of structural enrichment in hatchery tanks on the morphology of two Neotropical fish species. *Neotropical Ichthyology* 12:891-901.
- Félix, P. M., C. Vinagre, y H. N. Cabral. 2011. Life-history traits of flatfish in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 27:100-111.
- Ferry-Graham, L. A., y G. V. Lauder. 2001. Aquatic prey capture in ray finned fishes: a century of progress and new directions. *Journal of Morphology* 248:99-119.
- Fish, F., y G. Lauder. 2006. Passive and active flow control by swimming fishes and mammals. *Annual Review of Fluid Mechanics* 38:193-224.
- Franklin, O., C. Palmer, y G. Dyke. 2014. Pectoral fin morphology of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea): explaining phylogenetic variation with geometric morphometrics. *Journal of Morphology* 275:1173-1186.
- Frimpong, E. A., y P. L. Angermeier. 2010. Trait based approaches in the analysis of stream fish communities. En *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques*. American Fisheries Society Symposium 73:109-136.
- Gatz, A. J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 21:91-124.
- Gibson, R. N., R. D. Nash, A. J. Geffen, y H. W. Van der Veer. 2014. *Flatfishes: biology and exploitation*. Segunda edición. John Wiley y Sons, Chichester, UK.
- Gosline, W. A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. University Press of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Grossman, G. D. 1986. Food resource partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. *Journal of Zoology* 1:317-355.
- Haas, T. C., M. J. Blum, y D. C. Heins. 2010. Morphological responses of a stream fish to water impoundment. *Biology Letters* 6:803-806.
- Holzman, R., S. W. Day, R. S. Mehta, y P. C. Wainwright. 2008. Jaw protrusion enhances forces exerted on prey by suction feeding fishes. *Journal of the Royal Society Interface* 5:1445-1457.
- Hood, J., M. Vanni, y A. Flecker. 2005. Nutrient recycling by two phosphorus-rich grazing catfish: the potential for phosphorus-limitation of fish growth. *Oecologia* 146:247-257.
- Hugueny, B., y M. Pouilly. 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* 54:1310-1325.

- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their applications. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- Ibañez, C., P. A. Tedesco, R. Bigorne, B. Hugueny, M. Pouilly, C. Zepita, J. Zubierta, y T. Oberdorff. 2007. Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon. *Aquatic Living Resources* 20:131-142.
- Karpouzi, V. S., y K. I. Stergiou. 2003. The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of Fish Biology* 62:1353-1365.
- Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11:353-357.
- Lasso, C. A., R. S. Rosa, P. Sánchez-Duarte, M. A. Morales-Betancourt, y E. Agudelo-Córdoba. 2013. IX. Rayas de agua dulce (Potamotrygonidae) de Suramérica. Parte I. Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil, Guyana, Surinam y Guayana Francesa: diversidad, bioecología, uso y conservación. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, D. C., Colombia.
- Lauder, G. V., y P. G. Madden. 2007. Fish locomotion: kinematics and hydrodynamics of flexible foil-like fins. *Experiments in Fluids* 43:641-653.
- Layman, C. A., y K. O. Winemiller. 2004. Size-based responses of prey to piscivore exclusion in a species-rich neotropical river. *Ecology* 85:1311-1320.
- Layman, C. A., R. B. Langerhans, y K. O. Winemiller. 2005. Body size, not other morphological traits, characterizes cascading effects in fish assemblage composition following commercial netting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:2802-2810.
- Maldonado-Ocampo, J., A. Ortega-Lara, J. Usma-Oviedo, G. Galvis, F. Villa-Navarro, L. Vasquez, S. Prada-Pedreros, y C. Ardila, 2005. Peces de los Andes de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C.
- Manna, L. R., C. F. Rezende, y R. Mazzoni. 2013. A diversidade funcional dos peixes: publicações em comunidades de riacho. *Oecologia Australis* 17:402-410.
- Marrero, C. 1994. Métodos para cuantificar contenidos estomacales en peces. UNELLEZ, Guanare, Venezuela.
- McGill, B., B. Enquist, E. Weiher, y M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178-185.
- Motta, P. J. 1984. Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes: a review. *Copeia* 1984:1-18.

- Mouillot, D., N. A. Graham, S. Villéger, N. W. Mason, y D. R. Bellwood. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* 28:167-177.
- Oliveira, E. F., E. Goulart, L. Breda, C. V. Minte-Vera, L. R. de Souza Paiva, y M. R. Vismara. 2010. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology* 8:569-586.
- Pankhurst, N. W. 1989. The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. *Environmental Biology of Fishes* 26:201-211.
- Pease, A. A., A. A. González-Díaz, R. Rodiles-Hernández, y K. O. Winemiller. 2012. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology* 57:1060-1075.
- Pouilly, M., F. Lino, J.-G. Bretenoux, y C. Rosales. 2003. Dietary morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology* 62:1137-1158.
- Reecht, Y., M.-J. Rochet, V. M. Trenkel, S. Jennings, y J. K. Pinnegar. 2013. Use of morphological characteristics to define functional groups of predatory fishes in the Celtic Sea. *Journal of Fish Biology* 83:355-377.
- Reis, R. E., S. O. Kullander, y C. J. Ferraris Jr. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- Rohlf, F. J. 2013. tpsDIG2, versión 2.17. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>.
- Rosenberger, L. J., y M. W. Westneat. 1999. Functional morphology of undulatory pectoral fin locomotion in the stingray *Taeniura lymma* (Chondrichthyes: Dasyatidae). *Journal of Experimental Biology* 202:3523-3539.
- Sampaio, A. L. A., J. P. A. Pagotto, y E. Goulart. 2013. Relationships between morphology, diet and spatial distribution: testing the effects of intra and interspecific morphological variations on the patterns of resource use in two Neotropical Cichlids. *Neotropical Ichthyology* 11:351-360.
- Sibbing, F. A., y L. A. Nagelkerke. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10:393-437.
- Schneider, C. A., W. S. Rasband, y K. W. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9:671-675.
- Torres-Palacios, K. 2010. Técnicas morfométricas aplicadas al estudio taxonómico de rayas espinosas americanas del género *Urotrygon* (Batoidea: Urotrygonidae), del Pacífico centro-sur colombiano. Tesis de pregrado, Biología. Universidad del Valle, Cali, Colombia.

- Usma-Oviedo, J., M. Valderrama, M. Escobar, M. Ajacó-Martínez, F. Villa-Navarro, F. Castro, H. Ramírez-Gil, A. Sanabria, A. Ortega-Lara, J. Maldonado-Ocampo, et al. 2009. Peces dulceacuícolas migratorios en Colombia. Páginas 103-131 en: Amaya, J. D., and L. G. Naranjo. Plan nacional de especies migratorias: diagnóstico e identificación de acciones para la conservación y manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia, Bogotá, Colombia.
- Vazzoler, A. E. 1996. Biología da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Eduem, Maringá, São Paulo.
- Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernández, y D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20:1512-1522.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.
- Wainwright, P. C., D. R. Bellwood, y M. W. Westneat. 2002. Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 65:47-62.
- Waltzek, T. B., y P. C. Wainwright. 2003. Functional morphology of extreme jaw protrusion in Neotropical cichlids. *Journal of Morphology* 257:96-106.
- Watson, D. J., y E. K. Balon. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology* 25:371-384.
- Webb, P. W. 1982. Locomotor patterns in the evolution of actinopterygian fishes. *American Zoologist* 22:329-342.
- Webb, P. W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* 24:107-120.
- Webb, P. W., y D. Weihs. 1986. Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* 115:115-127.
- Willis, S. C., K. O. Winemiller, y H. Lopez-Fernandez. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142:284-295.
- Winemiller, K., y D. Taphorn. 1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *BioLlania* 6:77-122.
- Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61:343-365.
- Winemiller, K. O., y K. A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:2196-2218.

Winemiller, K.O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62:872–885.

Yañez-Arancibia, A., L. Domínguez, A. Aguirre, S. Díaz, F. Linares, D. Hernández, y P. Chavance. 1985. Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: factores ambientales que regulan las estrategias biológicas y la reproducción. UNAM Press, Ciudad de México, México.

Zapata, L. A., y J. S. Usma. 2013. Guía de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia: Peces. Volumen 2. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible y WWF-Colombia, Bogotá D. C., Colombia.



C

CAPÍTULO 6

ECOLOGÍA FUNCIONAL: UNA HERRAMIENTA PARA LA GENERACIÓN DE CONOCIMIENTO CIENTÍFICO FRENTE A LA GESTIÓN INTEGRAL DE LA BIODIVERSIDAD Y SUS SERVICIOS ECOSISTÉMICOS

Mailyn A. González
Beatriz Salgado Negret
María Piedad Baptiste,
Ángela Cortés Gómez
Catalina Ruiz Osorio
César Augusto Ruiz Agudelo
Nicolás Urbina Cardona
Hernando García

La ecología funcional es una aproximación a la comprensión de los procesos ecológicos en los ecosistemas, el ensamblaje de las comunidades biológicas y la evaluación de la vulnerabilidad frente a motores de cambio global, y aunque ha sido muy utilizada para responder estas preguntas biológicas, el conocimiento que genera puede y debe ser proyectado en la gestión integral de la biodiversidad abordando problemáticas tan variadas como la identificación de áreas prioritarias para la conservación, el manejo de las invasiones biológicas y la provisión de servicios ecosistémicos –algunas de las preguntas orientadoras relacionadas se encuentran resumidas en la Caja 1–. Se han identificado cuatro grandes áreas de gestión de la biodiversidad para las cuales la ecología funcional aporta información relevante y que orientan la construcción de este capítulo.



CAJA
1

PREGUNTAS QUE ABORDA LA ECOLOGÍA FUNCIONAL PARA LA GESTIÓN INTEGRAL DE LA BIODIVERSIDAD

- ¿Cuál es el papel de la redundancia funcional, la complementariedad, etc. en la **resiliencia y resistencia** de las comunidades biológicas frente a diferentes tipos de perturbaciones?
- ¿Qué rasgos definen la **vulnerabilidad de las especies** frente a diferentes motores de cambio global, como el cambio climático, la deforestación, las especies invasoras, etc.?
- ¿Cómo el valor, abundancia, rango y combinación de rasgos funcionales ayudan a **reducir la invasibilidad** de los ecosistemas?
- ¿Cuál es el rol funcional de las **especies raras** en los ecosistemas?
- ¿Qué tan representada se encuentra la diversidad funcional en el **Sistema Nacional de Áreas Protegidas**?
- ¿De qué manera la **pérdida de especies y el aglutinamiento de las mismas** en parches remanentes de hábitat alteran los procesos de los ecosistemas y su estabilidad?
- ¿Cómo es posible incluir la diversidad funcional y sus dinámicas de cambio como **objeto valor de conservación** en ejercicios de planificación sistemática para la conservación?
- ¿Cuáles rasgos son determinantes en la **restauración de los procesos** de los ecosistemas?
- ¿Cuál es el aporte de la ecología funcional a la generación de **alertas tempranas del impacto ambiental** sobre la biodiversidad de un territorio?
- ¿Cómo la variación en la diversidad funcional puede ayudar a detectar **umbrales de cambio** en los procesos de los ecosistemas y en su capacidad de proveer servicios ecosistémicos?
- ¿Cómo **cuantificar cambios en la provisión de servicios ecosistémicos** en función de los cambios en la diversidad funcional?
- ¿Cómo la **extracción selectiva de especies** –maderables, caza, etc. – afecta los procesos de los ecosistemas?
- ¿Cómo aporta la ecología funcional a la cuantificación de los **daños ambientales** en los ecosistemas producidos por **actividades extractivas** como la minería o la selección de especies de interés comercial?



DE LAS ÁREAS PARA LA CONSERVACIÓN DE ESPECIES A LA CONSERVACIÓN DE LOS PROCESOS DE LOS ECOSISTEMAS

La identificación de áreas para la conservación de la biodiversidad se ha enfocado tradicionalmente en la priorización de zonas con alta riqueza taxonómica, presencia de especies emblemáticas, especies endémicas, e incluso en función de la representatividad ecosistémica (Margules y Pressey 2000, Spector 2002). La decisión en cuanto a qué priorizar para conservar ha considerado raramente los diversos componentes de la biodiversidad y los procesos ecológicos que la soportan (Forest et al. 2007, Devictor et al. 2010). Sin embargo, mantener la integridad funcional de los ecosistemas debería ser el principal criterio en la priorización de áreas para la conservación, con el fin de minimizar a largo plazo la pérdida de especies y de procesos ecológicos y maximizar su capacidad de respuesta frente a escenarios ambientales cambiantes. En este contexto, la ecología funcional permite evaluar la vulnerabilidad de un sistema al considerar la complementariedad y redundancia funcional de las especies que lo componen (Walker 1992, 1995).

Incluir la diversidad funcional como criterio para la priorización de áreas para la conservación implica el mapeo conjunto de esta diversidad con otros componentes, entre ellos la diversidad taxonómica –varias estrategias metodológicas han sido propuestas o adoptadas con este fin-. En este sentido, Walker (1992) propuso tres pasos: 1. Identificación de procesos ecológicos importantes en el área de interés. 2. Categorización de grupos funcionales. 3. Estimación de la redundancia dentro de los grupos funcionales. La lógica de esta aproximación radica en que los grupos funcionales con menor redundancia deberían ser un objeto clave en los esfuerzos de conservación, debido a que tienen papeles únicos en el ecosistema. Adicionalmente, las áreas con baja diversidad funcional y baja redundancia deberían ser priorizadas por su alta vulnerabilidad a los motores de transformación. No obstante, cabe recalcar que la estimación de la diversidad funcional depende de los rasgos medidos, los procesos ecológicos estudiados y los índices utilizados.

• **La incorporación de criterios funcionales en la priorización de áreas para la conservación permitirá pasar de una conservación centrada en especies o ecosistemas a una conservación centrada en procesos ecológicos y capacidad de respuesta de los ecosistemas frente a escenarios de cambio ambiental.**

•

Estudios a diferentes escalas geográficas han revelado el desacoplamiento de los componentes de la diversidad y resaltado la necesidad de integrar la diversidad funcional en la planificación de áreas para la conservación. Por ejemplo, a escala de país, Cumming y Child (2009) realizaron el mapeo de la diversidad taxonómica y funcional de 950 especies de aves en Suráfrica. Las aves fueron clasificadas en nueve grupos funcionales asociados al proceso de forrajeo según los rasgos del pico (Sekercioglu 2006). Estos grupos funcionales estuvieron relacionados con procesos y servicios ecosistémicos como control de plagas –en el caso particular de aves insectívoras–, dispersión de semillas, polinización, consumo de carroña, deposición de nutrientes e ingeniería del ecosistema (Sekercioglu 2006). Los resultados de este estudio mostraron un desacoplamiento entre la diversidad taxonómica y funcional y una relación no lineal entre los hotspots de riqueza taxonómica y funcional. En Francia, Devictor y colaboradores (2010) pusieron en evidencia el desacoplamiento de los componentes de la diversidad taxonómica, funcional y filogenética basados en 229 especies de aves y revelaron que el actual sistema de áreas protegidas conserva significativamente menos áreas de alto valor de diversidad funcional que lo esperado por azar.

El acoplamiento de componentes de la diversidad también ha sido evaluado a escalas regionales. Es así como un estudio en el Mediterráneo cuantificó los tres componentes de la diversidad –taxonómica, funcional y filogenética– de 282 especies de peces (Mouillot et al. 2011). Los resultados de este estudio mostraron un desacoplamiento espacial de los tres componentes y resaltaron que el actual sistema de áreas protegidas marinas en la zona no está representando los hotspots funcionales o filogenéticos. La evidencia de estudios previos en la zona en los cuales la diversidad funcional está relacionada con los procesos de los ecosistemas refuerzan la necesidad de extender el sistema de áreas protegidas a la conservación de los hotspots funcionales (Hargrave 2009, Mouillot et al. 2011). A escala global, Stuart-Smith y colaboradores (2013) estimaron la diversidad taxonómica y funcional en los peces distribuidos en las zonas costeras. Los autores evidenciaron nuevos hotspots de diversidad funcional, fuera de las zonas tropicales, caracterizados por un bajo número de especies, lo que implica que las especies presentes en esas áreas tienen rasgos funcionales complementarios y poco redundantes. El conjunto de estos estudios evidencian que, para muchos sistemas biológicos y países, la actual distribución de áreas protegidas tiene subrepresentadas áreas de importancia para la conservación de los procesos ecológicos y por ende de los servicios de los ecosistemas. No obstante, los diferentes componentes de la diversidad no siempre aparecen desacoplados. Por ejemplo, en la cuenca baja del río Colorado, Strecker y colaboradores (2011) encontraron una congruencia del 75 % en las zonas de interés para conservación entre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética en peces. En este caso particular, la priorización de áreas para la conservación permitirá integrar simultáneamente zonas altamente diversas en los tres componentes de diversidad.

Recientes trabajos han propuesto la estimación de la *originalidad funcional*, la cual hace referencia a aquellas especies que presentan valores de rasgos funcionales por encima del promedio de la *rareza funcional* o que presentan combinaciones únicas de rasgos funcionales y que por consiguiente podrían tener papeles únicos



en el ecosistema (Mouillot et al. 2008). Se ha puesto en evidencia que incluso en ecosistemas megadiversos como los arrecifes de coral y los bosques húmedos tropicales, las especies que presentan combinaciones únicas de rasgos funcionales corresponden en un alto porcentaje a especies raras en su distribución local y regional (Mouillot et al. 2013). Esto es interesante ya que en general para los sistemas con alta diversidad taxonómica se esperaba por probabilidad tener una alta redundancia funcional y por ende una menor vulnerabilidad funcional a la perdida de especies. No obstante, los estudios de Mouillot y colaboradores (2013, 2014) ponen en evidencia la vulnerabilidad de los ecosistemas megadiversos a la pérdida de procesos ecológicos con la de especies raras. Estos resultados recalcan la necesidad de considerar la medición de rasgos funcionales en las especies que no son las más abundantes pero que sí pueden estar contribuyendo con papeles únicos en el ecosistema.

La ecología funcional aporta información adicional a los otros componentes de la diversidad y permite identificar estrategias efectivas para la conservación de la biodiversidad que requieren no sólo la inclusión del valor de la diversidad taxonómica, sino también el valor funcional. De esta manera se incorporaría en la identificación de áreas prioritarias para la conservación una mayor capacidad de respuesta de la biodiversidad –resiliencia y resistencia- a factores de cambio global (Díaz y Cabido 2001, McGill et al. 2006, Trindade-Filho et al. 2012) y áreas con rasgos particulares que mantengan determinados procesos de los ecosistemas. Incorporar el enfoque funcional y la conservación de procesos ecológicos a la planificación territorial y al Sistema Nacional de Áreas Protegidas –SINAP- implica aún un gran esfuerzo en la generación de conocimiento relacionado con la distribución de las especies, sus rasgos funcionales y su historia evolutiva (Trindade-Filho et al. 2012). La generación e integración de este conocimiento requiere la acción articulada de las entidades académicas con los responsables de la planificación del territorio y tomadores de decisiones.

INCORPORANDO LAS INTERACCIONES ECOLÓGICAS EN EL MANEJO DE ESPECIES INVASORAS

Las invasiones biológicas son consideradas la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel global, después de la pérdida de hábitat con la cual está estrechamente relacionada. Su dinámica se entiende como la interacción de tres factores: 1. La presión de propágulos o individuos, lo que hace referencia al número de introducciones de la especie en un sitio (Lockwood et al. 2005). 2. Los rasgos funcionales y la historia de vida de las especies exóticas –invasividad–, que pueden promover la colonización y establecimiento de la especie invasora de manera exitosa (Williamson y Fitter 1996). 3. Los atributos de los ecosistemas –invasibilidad– que se enfocan en las propiedades de la comunidad, el hábitat y su susceptibilidad a la invasión (Williamson y Fitter 1996, Lonsdale 1999).

Los procesos de invasión por especies exóticas pueden causar alteraciones y fuertes cambios en la estructura y procesos de los ecosistemas (Kaiser 1997, Catford et al. 2009, Ehrenfeld 2010). Esto se refleja en desequilibrios ecológicos en las poblaciones de especies nativas –cambios en composición de ensambles, patrones de dominancia, estructura trófica y viabilidad poblacional–, cambios en las interacciones bióticas –competencia, mutualismo, depredación o parasitismo–, cambios en los procesos ecosistémicos –ciclado de nutrientes, productividad primaria– y en la alteración del régimen de disturbios naturales –regímenes de fuego o enfermedades emergentes– (Charles y Dukes 2007).

La invasividad está determinada por los rasgos funcionales de las especies exóticas y, por lo tanto, su estudio permitiría entender los mecanismos que promueven las invasiones biológicas, los efectos sobre las especies y procesos de los ecosistemas naturales y el diseño de estrategias para su manejo (Cronk y Fuller 1995, Pysek y Richardson 2007). A pesar de su importancia, estudios comparativos de rasgos funcionales entre especies nativas y exóticas invasoras han mostrado resultados contrastantes. Por ejemplo, rasgos morfométricos y de desempeño en ocho especies invasoras y nativas de la familia Commelinaceae mostraron que las especies invasoras tienen mayor reproducción sexual y vegetativa, mayor área foliar específica y mayores tasas relativas de crecimiento que sus parientes no invasoras (Burns y Winn 2006). Por su parte, Ordoñez y colaboradores (2010), en un análisis de la vegetación en 66 ecoregiones del planeta, encontraron que las especies exóticas presentaron una combinación de rasgos que difiere significativamente de los rasgos que caracterizan a las comunidades donde son introducidas. No obstante, otros estudios han revelado resultados ambiguos donde no hay evidencia



de las diferencias funcionales entre especies nativas y exóticas (Pysek y Richardson 2007). Estos resultados indican que la respuesta de las especies y los ecosistemas a la invasión no es del todo predecible, pero que existen rasgos que promueven los procesos de invasión bajo diferentes circunstancias (van Kleunen et al. 2010).

Desde la invasibilidad, la vulnerabilidad de una comunidad a la invasión refleja los mecanismos de resistencia, los cuales podrían estar relacionados con su diversidad funcional y filogenética (Pokorný et al. 2005, Strauss et al. 2006, Cianciaruso et al. 2009). Se ha reportado que la deforestación, degradación o fragmentación de los ecosistemas naturales generan la homogenización y simplificación de los hábitats e incrementan la probabilidad de invasión de las especies exóticas (*sensu* Kaiser 1997). Lo anterior debido a la liberación de recursos y espacio que puede ser ocupado por especies con gran capacidad de adaptación. Existen dos hipótesis que hacen referencia a la influencia de las condiciones ambientales sobre las estrategias funcionales de las especies: 1. *Try-harder*, que propone que las especies invasoras son más eficientes que las especies nativas residentes, lo que implica que las exóticas presentan estrategias más conservativas de recursos en ambientes pobres y estrategias más adquisitivas en ambientes ricos en recursos –ver la introducción del capítulo Protocolo para la medición de rasgos funcionales en plantas– (Crawley et al. 1996, Leishman et al. 2007, Funk y Vitousek 2007). 2.

Join-the-locals, que enfatiza la importancia de los filtros ambientales –perturbaciones, clima, suelos, etc.– en el ensamblaje de las comunidades y por lo tanto predice una alta similitud funcional entre especies nativas y exóticas (Thompson et al. 1995, Thompson y McCarthy 2008, Tecco et al. 2010).

Conocer la estrategia funcional de las especies invasoras ayuda a entender las implicaciones en el uso de los recursos y los procesos de los ecosistemas, esperando un mayor impacto a medida que incrementa la diferencia funcional entre las especies invasoras y la comunidad nativa (Strauss et al. 2006). Por ejemplo, se ha reportado que la invasión de comunidades por especies con estrategias adquisitivas –hojas delgadas de alta calidad nutricional– pueden incrementar la dinámica de descomposición de la hojarasca y por lo tanto el flujo de nutrientes en el suelo (Ehrenfeld 2003). Boudiaf y colaboradores (2013) reportaron alteraciones en los procesos químicos y microbiales que reducen la aparición de especies nativas en bosques del Norte de África. También se han evidenciado alteraciones en la liberación de nitrógeno debido al cambio en los rasgos funcionales de las especies exóticas que generan una retroalimentación positiva para el crecimiento de especies invasoras (Shuster y Dukes 2014). Otros estudios reportan menor descomposición en especies exóticas a causa de la presencia de metabolitos secundarios, que inhiben la actividad microbiana del suelo y generan un drástico empobrecimiento de los mismos (Castro-Díez et al. 2012).

El estudio de los rasgos funcionales de las especies nativas y exóticas en una comunidad permite entender los mecanismos que promueven las invasiones biológicas, sus efectos sobre procesos de los ecosistemas naturales y el diseño de estrategias para su manejo.

Desde la ecología funcional se han propuesto algunas hipótesis que buscan explicar el éxito de las invasiones biológicas combinando elementos de invasividad e invasibilidad: 1. La hipótesis de similitud límite predice que una comunidad tendrá mayor riesgo a la invasión si las especies invasoras tienen diferentes estrategias funcionales que las nativas, debido a que especies con los mismos requerimientos y tolerancias no pueden coexistir (Dukes 2001, Fargione et al. 2003, Emery 2007). 2. La hipótesis de plasticidad fenotípica propone que la alta flexibilidad de respuestas de las especies exóticas les permite expresar fenotipos ventajosos en un amplio rango de ambientes (Richards et al. 2006, Davidson et al. 2011). 3. La hipótesis de cambios en los filtros ambientales propone que las perturbaciones pueden liberar hábitats y recursos que estarían disponibles para el establecimiento de nuevas especies (Funk et al. 2008). 4. La hipótesis de jerarquías competitivas propone la existencia de atributos que son competitivamente más exitosos en los diferentes ambientes (Mayfield y Levine 2010, Laughlin 2014), como es el caso de bosques en los que las especies con alta densidad de madera y área foliar específica tienen una ventaja sobre sus vecinos (Kunstler et al. 2012) y, por lo tanto, la presencia de especies nativas con estos rasgos disminuiría los riesgos de invasión de la comunidad (Funk et al. 2008). Existe poca evidencia empírica sobre las hipótesis mencionadas y son alternativas que no son excluyentes.

Las consideraciones prácticas y el abordaje de las invasiones biológicas en la toma de decisiones han estado centradas en las pérdidas económicas del sector agrícola y especialmente enfocadas en especies consideradas como plagas de cultivos (Mathews 2005). Sin embargo, posterior a la Evaluación de Ecosistemas del Milenio –EEM–, la introducción de especies ha llamado la atención de conservacionistas y tomadores de decisiones debido a que implica cambios y alteraciones en la estructura y procesos de los ecosistemas que pueden traer consecuencias para el bienestar humano (MEA 2005). Algunas de las aplicaciones en contextos de toma de decisiones involucran la restauración funcional de comunidades que limitan la invasión de especies exóticas (D'Antonio y Chambers 2006, Funk et al. 2008), el estudio de los impactos de introducciones de especies con fines comerciales (Matzaki et al. 2013) sobre procesos ecológicos a nivel de paisaje y la respuesta de los bosques tropicales en diferente estado de sucesión a la invasión de especies exóticas (Dechoum et al. 2014).

En general, los estudios relacionados con los mecanismos que explican las invasiones de especies exóticas y sus impactos sobre los procesos o servicios de los ecosistemas no han sido del todo explorados. Por ejemplo, es necesario promover estudios en ecosistemas como las sabanas tropicales, en los que la introducción de pastos exóticos se considera la única alternativa para el mantenimiento de su productividad ganadera (Ospina et al. 2012). Son aún más escasos los estudios relacionados con umbrales de los procesos de ecosistemas en respuesta a perturbaciones o cambio climático, la interacción –sinergismos– de las invasiones con otros motores de cambio global o los procesos o servicios generados por ecosistemas nuevos –*novel ecosystems*– que son dominados por especies invasoras de difícil erradicación. La gestión de ecosistemas cada vez más transformados, que soportan sistemas productivos y procesos ecológicos claves para la regulación de la productividad de los suelos y la disponibilidad de agua, debe comprender los determinantes que facilitan el establecimiento de especies introducidas con alta invasibilidad y las consecuencias derivadas de estas nuevas especies sobre los servicios derivados de estos ecosistemas.



RASGOS FUNCIONALES INTEGRADOS A LA ECOLOGÍA DE LA RESTAURACIÓN

La restauración de ecosistemas degradados es uno de los mayores retos ambientales de este siglo, con metas ambiciosas a nivel global que comprometen la recuperación de más de 300 millones de hectáreas al 2020 (Metas AICHI, TARGET 15, Dobson et al. 1997, Hobbs y Harris 2001). Cambios en el uso del suelo, especies invasoras, sobreexplotación y cambio climático han generado grandes modificaciones en los ecosistemas, alterando su funcionamiento y reduciendo la capacidad para ofrecer servicios ecosistémicos (Chapin et al. 2000). En este sentido, la ecología de la restauración, definida como la ciencia asociada con la intervención humana intencional que promueve la recuperación de los ecosistemas después de la perturbación, adquiere gran relevancia. Sin embargo, existe poca claridad conceptual sobre cómo recuperar dinámicas de comunidades y ecosistemas (Hobbs y Cramer 2008, Laughlin 2014) debido a la falta de un marco conceptual que incorpore enfoques a estas escalas de organización (Young et al. 2005). En este sentido, la ecología funcional se convierte en un insumo clave para la restauración funcional de las comunidades y ecosistemas pues permite entender la respuesta de las especies a las condiciones ambientales –p. ej. sombra, sequía, perturbación– y su papel en los procesos de los ecosistemas –p. ej. ciclado de nutrientes o productividad primaria, entre otros–.

Existen algunas investigaciones que han incorporado el enfoque funcional en el marco conceptual de la ecología de la restauración (Pywell et al. 2003, Gondard et al. 2003, D'Antonio y Chambers 2006, Chazdon 2008, Funk et al. 2008, Laughlin 2014, Ostertaga et al. 2015). Se ha reconocido la importancia de entender la respuesta de los rasgos funcionales a la variación ambiental dado que el ambiente selecciona determinados rasgos que promueven el mejor desempeño de los individuos bajo esas condiciones, lo que le permite a la ecología de la restauración diseñar comunidades con mayores probabilidades de establecimiento en condiciones actuales o futuras de cambio climático (Laughlin 2014). La ecología funcional también se ha utilizado para evaluar la eficacia de la restauración; por ejemplo, Pywell y colaboradores (2003) mostraron que las tasas de germinación de las semillas y de crecimiento de las plantas estuvieron positivamente relacionadas con el éxito de las especies en la restauración por siembra, indicando que la habilidad competitiva y colonizadora de las especies puede ser predicha desde sus rasgos, lo que sugiere la existencia de grandes ventajas en el momento de seleccionar las especies para la restauración. Muchos de los trabajos mencionados son esquemas conceptuales y metodológicos y hay escasez de investigaciones que pongan a prueba las diferentes hipótesis en campo y que utilicen la ecología funcional para diseñar los planes de restauración.

Funk y colaboradores (2008) propusieron un esquema conceptual en el cual incorporan el marco teórico de la ecología funcional –esquema efecto-respuesta, ver capítulo Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos– en el diseño de estrategias de restauración. Los autores reconocen que las comunidades biológicas están estructuradas a través de filtros ambientales y bióticos que operan a diferentes escalas, también que la respuesta de las especies a cada filtro permite manipular, a través de la restauración, la riqueza funcional de la comunidad. Así, filtros a la dispersión pueden ser superados mediante la siembra y trasplante de especies con menores capacidades de dispersión –p. ej. dispersión por grandes mamíferos– pero que a su vez sean capaces de tolerar los filtros ambientales a menor escala. Los filtros ambientales pueden ser manejados sembrando plantas nodrizas que reduzcan la radiación y temperatura en el caso de ecosistemas sujetos a déficit hídrico. Por su parte, las interacciones bióticas pueden ser influenciadas adicionando micorrizas para disminuir la competencia de las raíces (Funk et al. 2008). Esta diversidad de rasgos funcionales en las comunidades, generada a través de las estrategias de restauración anteriormente mencionadas, estaría influenciando los procesos de los ecosistemas (Laughlin 2014). Por ejemplo, la baja disponibilidad hídrica en ecosistemas secos favorece especies de plantas con maderas densas y hojas esclerófilas, lo que a su vez influye en procesos de los ecosistemas como la reducción de las tasas de descomposición de detritos y hojarasca. Si procesos de los ecosistemas como productividad primaria o ciclado de nutrientes dependen de los rasgos funcionales de las especies en una comunidad, como postula la ecología funcional, y la restauración logra ensamblar comunidades con rasgos particulares, entonces a través de la restauración se podrían recuperar estos procesos de los ecosistemas.

Los vínculos entre ecología de la restauración y la ecología funcional están siendo abordados en estudios de fauna, aunque estos son escasos. Por ejemplo, Stoll y colaboradores (2004) mostraron que en 18 sistemas riverenos restaurados en Alemania, los rasgos funcionales de los peces son una variable importante

• **Incorporar el estudio de los rasgos funcionales en los proyectos de restauración permitirá ensamblar comunidades con rasgos particulares y recuperar los procesos ecosistémicos de interés.**

• para explicar la composición de especies en estas zonas restauradas; incluso, estos rasgos aportaron un mayor porcentaje de explicación que las variables ambientales. Otros estudios en fauna se han enfocado en relacionar cómo el uso del suelo y la fragmentación afectan la diversidad funcional y los procesos ecológicos asociados. En este sentido, Öckinger y colaboradores (2010) mostraron que las especies de mariposas con baja movilidad, nicho alimenticio restringido y bajas tasas de reproducción son más afectadas por la pérdida de hábitat; mientras que Barragán y colaboradores (2011) reportaron una disminución de la diversidad funcional de las comunidades de escarabajos copronecrófagos como resultado de

los cambios en el uso del suelo. Por otro lado, Luck y colaboradores (2013) determinaron que los cambios en el uso del suelo no reducen la diversidad funcional de aves o los gremios alimenticios de una manera consistente, sugiriendo que la polinización y el control de plagas se mantienen incluso en paisajes altamente

modificados. Sin embargo, se ha reportado que en la medida en que se incremente la densidad de árboles en los sistemas productivos lo hará también la abundancia y tasa de forrajeo en las aves que persiguen invertebrados al vuelo ayudando a reducir la densidad de plagas (Luck et al. 2012).

La ecología de la restauración soportada por la ecología funcional promete dar respuestas a necesidades reales en acciones de restauración de ecosistemas claves para el mantenimiento de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos. Una aproximación basada especialmente en trayectorias funcionales mas que en la recuperación de especies facilitará la toma de decisiones en programas de restauración, enfocados en la recuperación de la productividad del suelo, el enriquecimiento de comunidades biológicas y la conectividad ecológica.

SERVICIOS ECOSISTÉMICOS A LA LUZ DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL

El funcionamiento y los procesos de los ecosistemas derivados de la complejidad ecológica intrínseca de un ecosistema, permiten la provisión natural de bienes y servicios para satisfacer las necesidades humanas (Figura 1). En este sentido, las sociedades humanas y su bienestar asociado dependen significativamente de los servicios que proveen los ecosistemas (MEA 2005). El concepto de servicios ecosistémicos tiene sus orígenes en la década de los años sesenta y, aunque ha tenido diferentes nombres, siempre ha tratado de vincular los ecosistemas con los beneficios a la humanidad (King 1966). El reconocimiento de este importante vínculo entre ecosistemas, servicios y bienestar humano ha aumentado sustancialmente en las últimas décadas, luego de la publicación en 1997 del libro "Nature's Services: societal dependence on natural ecosystems", editado por Gretchen Daily, y del reporte "Millennium Ecosystem Assessment" -MEA- en 2005. Daily y Matson (2008) definieron los servicios ecosistémicos como "las condiciones y procesos a través de los cuales ecosistemas naturales, y las especies que los conforman, sostienen y satisfacen la vida humana". En esta definición aparece una referencia explícita a la importancia tanto de la estructura como de los procesos de los sistemas naturales para la provisión de servicios ecosistémicos, sin desconocer que los ecosistemas transformados pueden proveer servicios, aunque no en la misma magnitud que los naturales (Foley et al. 2005).



Figura 1. Marco conceptual que integra los sistemas ecológico y social y su influencia en la oferta de servicios ecosistémicos (Modificado de Díaz et al. 2006, Fu et al. 2013).

El MEA (2005) definió los servicios ecosistémicos como "los beneficios que las personas obtienen de los ecosistemas" y los agruparon en cuatro categorías: 1. Provisión –alimento, madera, agua, fibras, recursos ornamentales, recursos genéticos, etc.–. 2. Regulación –regulación de la calidad del aire, del clima, del agua, la erosión, de enfermedades y plagas, etc.–. 3. Soporte –formación de suelo, ciclo de nutrientes, ciclo del agua, etc.–. 4. Cultural –diversidad cultural, valores religiosos y espirituales, recreación, valores estéticos, valores educativos–. Y es así como, a partir de las investigaciones del grupo multidisciplinario del MEA, se ha apreciado el estado y las tendencias de los ecosistemas en el mundo y los servicios que prestan, reiterando la relación de la biodiversidad con los procesos y los servicios ecosistémicos. A pesar de que estos dos enfoques no evolucionaron separadamente sí tomaron diferentes direcciones, el primero realizado a escalas espaciales más pequeñas –experimentos controlados–, ha desarrollado gran cantidad de experimentos y modelos matemáticos describiendo cómo la variedad de genes, especies o rasgos funcionales controlan procesos ecológicos básicos en los ecosistemas (Hector et al. 1999, Díaz et al. 2007, Flynn et al. 2011, Dias et al. 2013); mientras el segundo se ha enfocado a escala de paisaje y se ha centrado en la evaluación económica o cultural de cómo modificaciones importantes de los hábitat influyen los servicios de provisión y regulación principalmente (Cardinale et al. 2012).



Aunque el trabajo del MEA constituye una interesante síntesis conceptual y académica, el no comprender la relación entre los procesos ecológicos y los servicios de los ecosistemas podría conllevar a que la clasificación de los servicios sugerida no sea operativa para la toma de decisiones frente al manejo de los recursos, la contabilidad ambiental, la valoración (Fisher et al. 2009) o para el desarrollo de políticas socioecológicas adecuadas (Fu et al. 2013). Lo anterior es un aspecto fundamental, porque la posible confusión entre servicios, procesos y funciones conllevaría a una sobrevaloración de los servicios ecosistémicos como resultado de una doble contabilidad.

La riqueza de especies puede contribuir a la prestación de múltiples servicios a través de la complementariedad de las misma (Isbell et al. 2011). Una vía muy prometedora para explicar este tipo de relaciones se refiere a la consideración de la diversidad de rasgos funcionales que sustentan, directa o indirectamente, diferentes servicios y las características espaciales de la distribución potencial de los mismos (Lavorel et al. 2011), permitiendo el mapeo de procesos que pueden apoyar la oferta de servicios específicos. En los últimos años ha incrementado la evidencia empírica que apoya la influencia de la diversidad funcional en la oferta de servicios ecosistémicos (Díaz et al. 2007, Luck et al 2009, de Bello et al. 2010, Díaz et al. 2010, Lavorel et al. 2011, Mace et al. 2012, Dias et al. 2013, Lavorel 2013), demostrando una relación directa entre rasgos funcionales de diferentes grupos taxonómicos con servicios de los ecosistemas (de Bello et al. 2010). Por ejemplo, los trabajos de Shennan (2008) y Tomich y colaboradores (2011) muestran los efectos de la diversidad funcional de plantas sobre la producción agrícola. De estos es posible concluir que: 1. La biodiversidad apoya la oferta de servicios ecosistémicos y actúa como un seguro contra el cambio ambiental, donde una mayor redundancia funcional asociada con altos índices de diversidad puede amortiguar los impactos del cambio sobre los ecosistemas, contribuyendo a una mayor capacidad de recuperación del mismo (Hooper et al. 2005). 2. La diversidad de especies puede suministrar directamente algunos servicios tales como alimento, animales y plantas útiles de uso directo (MEA 2005). Hooper y colaboradores (2005) afirman que un pequeño subconjunto de la diversidad funcional es responsable de la oferta de los servicios ecosistémicos, mientras otros señalan la necesidad de conservar múltiples especies para proporcionar distintos servicios ecosistémicos, en diversos lugares e intervalos de tiempo (Isbell et al. 2011, Lugnot y Martin 2013). Por lo tanto, la relación entre biodiversidad y servicios ecosistémicos depende en gran medida de la perspectiva utilizada para su análisis (Díaz et al. 2007, Lavorel y Grigulis 2012). Más allá de los estudios que se centran en el valor económico como un proxy para el bienestar humano, poco se sabe sobre los vínculos entre diversidad funcional y oferta de servicios ecosistémicos específicos de impacto en el bienestar humano (Vihervaara et al 2012).

El conocimiento de los servicios de los ecosistemas de Colombia, e incluso de la región de América Latina y el Caribe, sigue siendo insuficiente (Balbanera et al. 2012). No se cuenta aún con marcos metodológicos homogéneos que permitan usar esta información en la toma de decisiones (Grunewald y Bastian 2010, Bastian et al. 2012a, Bastian et al. 2012b, Seppelt et al. 2012, van Oudenhoven et al. 2012, Bastian et al. 2013, Crossman et al. 2013), su valor es pobremente entendido y estos servicios siguen siendo subvalorados por los mercados y los gobiernos

La diversidad funcional influencia la oferta de servicios ecosistémicos a través de su impacto en los procesos de los ecosistemas. Sin embargo, no hay marcos metodológicos homogéneos que permitan usar esta información en la toma de decisiones lo que ha generado que estos sean subvalorados por los mercados y los gobiernos.

(Nelson y Daly 2010, Raudsepp-Hearne et al. 2010). Es claro que no contamos aún con el conocimiento suficiente sobre cómo y en qué medida la diversidad funcional aporta a la oferta de servicios ecosistémicos. Para llenar este vacío, la investigación de la complementariedad y la heterogeneidad de los rasgos funcionales dentro de grupos de especies o entre niveles tróficos es particularmente relevante. Tal comprensión facilitará el mapeo de las áreas de coocurrencia de múltiples servicios de los ecosistemas, así como de los *trade off* críticos entre servicios, así se lograrán insumos que aportarán a la mejora de políticas y a la ordenación socioambiental del territorio (Nagendra et al. 2013, Fu et al. 2013).

SÍNTESIS

La ecología funcional provee una información clave para la evaluación del estado de vulnerabilidad o resiliecia de los sistemas biológicos y los servicios ecosistémicos asociados a estos. Esta consideración es importante frente a los retos actuales de manejo integral del territorio que involucran la declaración de áreas protegidas, la restauración de procesos ecológicos y el manejo de especies invasoras, entre otros. La consideración de la diversidad de rasgos funcionales que sustentan, directa o indirectamente, diferentes servicios ecosistémicos y las características espaciales de la distribución potencial de los mismos, permiten el mapeo de procesos que pueden apoyar la oferta de servicios específicos. Su conocimiento e investigación es fundamental sobre todo en los países cuya diversidad biológica es un pilar para el desarrollo socioeconómico y el bienestar humano. El reto actual consiste en aumentar la información generada a partir de rasgos funcionales que sea puesta a disposición de la comunidad científica, también traducida e integrada en recomendaciones que disminuyan la pérdida de la función ecosistémica en el territorio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Balvanera, P., M. Uriarte, L. Almeida-Lenero, A. Altesor, F. DeClerk, T. Gardner, H. Jefferson, A. Lara, P. Laterra, M. Peña-Claros, D.M. Silva, y colaboradores. 2012. Ecosystem services research in Latin America: the state of the art. *Ecosystem Services* 2:56-70.
- Barragán, F., C.E. Moreno, F. Escobar, G. Halffter, y D. Navarrete. 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE* 6:e17976.
- Bastian, O., D. Haase, y K. Grunewald. 2012a. Ecosystem properties, potentials and services - the EPPS conceptual framework and an urban application example. *Ecological Indicators* 21:7–16.
- Bastian, O., K. Grunewald, y R.U. Syrbe. 2012b. Space and time aspects of ecosystem services, using the example of the EU water framework directive. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management* 8:5-16.
- Bastian, O., R.U. Syrbe, M. Rosenberg, D. Rahe y K. Grunewald. 2013. The five pillar EPPS framework for quantifying, mapping and managing ecosystem services. *Ecosystem Services* 4:15–24.
- Boudiaf, I., E. Baudoin, H. Sanguin, A. Beddiar, J. Thioulouse, A. Galiana, Y. Prin, C. Le Roux, M. Lebrun, R. Duponnois. 2013. The exotic legume tree species, *Acacia mearnsii*, alters microbial soil functionalities and the early development of a native tree species, *Quercus suber*, in North Africa. *Soil Biology and Biochemistry* 65:172–179.
- Burns, J. H., y A. A. Winn. 2006. A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions* 8:797-807.
- Cardinale, B.J., J.E. Duffy, A. Gonzalez, D.U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G.M. Mace, D. Tilman, D.A. Wardle y colaboradores. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67.
- Castro-Díez, P., N. Fierro-Brunnenmeister, N. González-Muñoz, y A. Gallardo. 2012. Effects of exotic and native tree leaf litter on soil properties of two contrasting sites in the Iberian Peninsula. *Plant and Soil* 350:179-191.
- Catford, J.A., R. Jansson y C. Nilsson. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15:22–40.
- Chapin III, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hooper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, y colaboradores. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242.
- Charles H., y J.S. Dukes. 2007. Impacts of invasive species on ecosystem services. Páginas 217-237 en W. Nentwig, editor. *Biological Invasions*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

- Chazdon R. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320:1458-1460.
- Cianciaruso, M.V., M.A. Batalha, K.J. Gaston, y O.L. Petchey. 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology* 90:81-89.
- Crawley, M., P. Harvey, y A. Purvis. 1996. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 351:1251-1259.
- Cronk C.B. y Fuller J. 1996. Plantas Invasoras, la amenaza a los ecosistemas naturales. WWF-UK. UNESCO. Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido. Nordan. 205pp.
- Crossman, N.D., B. Burkhard, S. Nedkov, L. Willemen, K. Petz, I. Palomo, E.G. Drakou, B. Martín-Lopez, T. McPhearson, K. Boyanova y colaboradores. 2013. Blueprint for mapping and modeling ecosystem services. *Ecosystem Services* 4:4-14.
- Cumming, G.S., y M.F. Child. 2009. Contrasting spatial patterns of taxonomic and functional richness offer insights into potential loss of ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364:1683-1692.
- Davidson, A.M., M. Jennions, y A.B. Nicotra. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14:491-431.
- D'Antonio, C.M., J.C. Chambers. 2006. Using ecological theory to manage or restore ecosystems affected by invasive plant species. Páginas 260-270 en Falk, D.A., M.A. Palmer, J.B. Zedler. editores. *Foundations of restoration ecology*. Island Press, Covelo, CA, USA.
- Daily, G.D., y P.A. Matson. 2008. Ecosystem services: from theory to implementation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105:9455-9456.
- De Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J.H. Cornelissen, R.D. Bardgett, M. Berg, P. Cipriotti, C. Feld, D. Hering, P.M. da Silva, S.G. Potts, L. Sandin, J.P. Sousa, J. Storkey, D.A. Wardle, P.A. Harrison. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873-2893.
- Dechoum, M.S., T.T. Castellani, S.M. Zalba, M. Rejmánek, N. Peroni, y J.Y. Tamashiro. 2014. Community structure, succession and invasibility in a seasonal deciduous forest in southern Brazil. *Biological Invasions* 17:1697-1712.
- Devictor, V., D. Mouillot, C. Meynard, F. Jiguet, W. Thuiller y N. Mouquet. 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.



- Dias, A.T.C., M.P. Berg, F. de Bello, A.R. Van Oosten, K. Bilá, y M. Moretti. 2013. An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology* 101:29-37.
- Díaz, S., J. Fargione, F. S. Chapin III, y D. Tilman. 2006. Bioversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4:e277
- Díaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quétier, K. Grigulis, y T.M. Robson. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:20684-20689.
- Díaz, S., F. Quétier, D. Cáceres, S. Trianor, N. Pérez-Harguindeguy, S. Bret-Harte, M. Peña-Claros, y I. Pooter. 2010. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinay analysis of nature's to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108: 895- 902.
- Díaz, S., y M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646-655.
- Dobson, A.P., A.D. Bradshaw y A.J.M. Baker. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277:515-522.
- Dukes, J.S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* 126:563-568.
- Ehrenfeld J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6:503-523.
- Ehrenfeld J. G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasion. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41:59-80.
- Emery, S. M. 2007. Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? *Journal of Ecology* 95:1027-1035.
- Fargione, J., C.S. Brown, y D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceeding National Academy of Sciences of USA* 100:8916-8920.
- Fisher, B., R.K. Turner, y P. Morling. 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics* 68:643-653.
- Foley J.A., R. DeFries, G.P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S.R. Carpenter, F.S. Chapin, M.T. Coe, G.C. Daily, H.K. Gibbs, y colaboradores. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570-574.
- Flynn, D.F.B., N. Mirochnick, M. Jain, M.I. Palmer, y S. Naeem. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity ecosystem function relationships. *Ecology* 92: 1573-1581.
- Forest, F., R. Grenyer, M. Rouget, T.J. Davies, M. Cowling, D.P. Faith, A. Balmford, J.C. Manning, S. Proche, M. van der Bank y colaboradores. 2007. *Nature* 445:757-760.

- Fu, B-J., S. Wang, C. Su, y M. Forsius. 2013. Linking ecosystem processes and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5:4-10.
- Funk, J.L., y P.M. Vitousek. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446:1079–1081.
- Funk, J.L., E.E. Cleland, K.N. Suding, y E.S. Zavaleta. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23:695-703.
- Gondard, H., S. Jauffret, J. Aronson, y S. Lavorel. 2003. Plant functional types: a promising tool for management and restoration of degraded lands. *Applied Vegetation Science* 6:223-234.
- Grunewald, K., y O. Bastian. 2010. Ökosystem dienst leistungen analysieren – begriff-licher undkonzeptioneller Rahmenauslands chafts ökologischer Sicht. *GEOÖKO* 31:50-82.
- Hargrave, C.W. 2009. Effects of fish species richness and assemblage composition on stream ecosystem function. *Ecological Freshwater Fish* 18:24–32.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M.C. Caldeira, M. Diemer, P.G. Dimitrakopoulos, J.A. Finn, H. Freitas, P.S. Giller, J. Good, R. Harris, y colaboradores 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hobbs, R.J., y V.A. Cramer. 2008. Restoration ecology: interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change. *Annual Review of Environmental Resources* 33:39–61.
- Hobbs, R.J., y J.A. Harris. 2001. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9:239–246.
- 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, y colaboradores. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3–35.
- Isbell, F., V. Calcagno, A. Hector, J. Connolly, W.S. Harpole, P.B. Reich, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, D. Tilman, J. van Ruijven y colaboradores. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477:199-202.
- Kaiser, H. 1997. Origins and introductions of the Caribbean frog, *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae): management and conservation concerns. *Biodiversity and Conservation* 6:1391-1407.
- King, R. 1966. Valuation of wildlife resources. *Regional Studies* 3:41- 47.

- Kunstler, G., S. Lavergne, B. Courbaud, W. Thuiller, G. Vieilledent, N. E. Zimmermann, J. Kattge, y D. A. Coomes. 2012. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology Letters* 15:831–840.
- Laughlin, D.C. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters* 17:771-784.
- Lavorel, S., y K. Grigulis. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128-140.
- Lavorel, S., K. Grigulis, P. Lamarque, M-P. Colace, D. Garden, J. Girel, G. Pellet, y R. Douzet. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape-scale distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99:135-147.
- Lavorel, S. 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology* 101:4-8.
- Leishman, M., T. Haslehurst, A. Ares, y Z. Baruch. 2007. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist* 176:635–643.
- Lockwood, J.L., P. Cassey, y T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:223-228.
- Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80:1522-1536.
- Luck, G.W., R. Harrington, P.A. Harrison, C. Kremen, P.M. Berry, R. Bugter, T.P. Dawson, F. de Bello, S. Diaz, C.K. Feld, y colaboradores. 2009. Quantifying the Contribution of Organisms to the Provision of Ecosystem Services. *Bioscience* 59: 223-235.
- Luck, G.W., A. Carter, y L. Smallbone. 2013. Changes in bird functional diversity across multiple land uses: interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *PLoS ONE* 8: e63671.
- Luck, G.W., S. Lavorel, S. McIntyre, y K. Lumb. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81:1065–1076.
- Lugnot, M., y G. Martin. 2013. Biodiversity provides ecosystem services: scientific results versus stakeholders' knowledge. *Regional Environmental Change* 13:1145–1155.
- Mace, G., K. Norris, y A.H. Fitter. 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution* 27:19-26.
- Margules, C.R., y R.L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405:243-253.

- Mathews, S. 2005. SudAmérica Invadida. Programa Mundial sobre Especies Invasoras- GISP. El creciente peligro de las especies exóticas invasoras. 80p.
- Mayfield, M.M., y J.M. Levine. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13:1085-1093.
- McGill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178-185.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington. DC.
- Mouillot, D., C. Albouy, F. Guilhaumon, F.B.R. Lasram, M. Coll, V. Devictor, C.N. Meynard, D. Pauly, J.A. Tomasini, M. Troussellier, y colaboradores. 2011. Protected and threatened components of fish diversity in the Mediterranean Sea. *Current Biology* 21:1044-1050.
- Mouillot, D., D.R. Bellwood, C. Baraloto, J. Chave, R. Galzin, M. Harmelin-Vivien, M. Kulbicki, S. Lavergne, S. Lavorel, N. Mouquet, C.E.T. Paine, y colaboradores. 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *Plos Biology* 11:e1001569.
- Mouillot, D., J.M. Culjoli, D. Pelletier, y J.A. Tomasina. 2008. Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation* 141:1569-1580.
- Mouillot, D., S. Villeger, V. Parravicini, M. Kulbicki, J.E. Arias-González, M. Bender, P. Chabanet, S.R. Floeter, A. Friedlander, L. Vigliola, y D.R. Bellwood. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111:13757-13762.
- Nagendra, H., B. Reyers, y S. Lavorel. 2013. Impacts of land change on biodiversity: making the link to ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5:503-508.
- Nelson, E.J., y G. Daly. 2010. Modelling ecosystem services in terrestrial systems. *F1000 Biology Reports* 2:53.
- Öckinger, E., O. Schweiger, T.O. Crist, D.M. Debinski, J. Krauss, M. Kuussaari, J.D. Petersen, J. Pöyry, J. Settele, K.S. Summermerville, y E. Bommarco. 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13: 969-979.
- Ordoñez, A., I. J. Wright, y H. Olff. 2010. Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. *Functional Ecology* 24:1353-1361.
- Ospina, S., G. M. Rusch, D. Pezo, F. Casanoves, y F. L. Sinclair. 2012. More stable productivity of semi natural grasslands than sown pastures in a seasonally dry climate. *PLoS ONE* 7:e35555.

Ostertag, R., L. Warman, S. Cordell, y P.M. Vitousek. 2015. Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 52:805-809.

Pokorny, M.L., R.L. Sheley, C.A. Zabinski, R.E. Engel, T.J. Svejcar, y J.J. Borkowski. 2005. Plant functional group diversity as a mechanism for invasion resistance. *Restoration Ecology* 13:448-459.

Pyšek, P., D.M. Richardson. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand?. Páginas 97–126 En: Nentwig W., editor. *Biological invasions, Ecological Studies* 193, Springer-Verlag, Berlin & Heidelberg.

Pywell, R.F., J.M. Bullock, D.B. Roy, L. Warman, K.J. Walker, P. Rothery. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 40:65–77.

Raudsepp-Hearne C., G.D. Peterson, M. Tengö, E.M. Bennett, T. Holland, K. Benessaiah, G.K. MacDonald, y L. Pfeifer. 2010. Untangling the environmentalist's paradox: why is human well-being increasing as ecosystem services degrade?. *BioScience* 60: 576-589.

Richards, C.L., O. Bossdorf, N.Z. Muth, J. Gurevitch, y M. Pigliucci. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9:981-993.

Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology and Evolution* 21:464–471.

Seppelt, R., B. Fath, B. Burkhard, J.L. Fisher, A. Grêt-Regamey, S. Lautenbach, P. Pert, S. Hotes, J. Spangeberg, P.H. Verburg, A.P.E. Van Oudenoven. 2012. Form follows function? Proposing a blue print for ecosystem service assessments based on reviews and cases studies. *Ecological Indicators* 21: 145–154.

Shennan, C. 2008. Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363:717–729.

Schuster, M.J., J.S. Dukes. 2014. Non-additive effects of invasive tree litter shift seasonal N release: a potential invasion feedback. *Oikos* 123:1101–1111.

Spector, S. 2002. Biogeographic crossroads as priority areas for biodiversity conservation. *Conservation Biology* 16:1480-1487.

Stoll, S., J. Kail, A.W. Lorenz, A. Sundermann, P. Haase. 2014. The importance of the regional species pool, ecological species traits and local habitat conditions for the colonization of restored river reaches by fish. *PLoS ONE* 9:e84741.

Strauss, S.Y., C.O. Webb, y N. Salamin. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103:5841-5845.

- Stuart-Smith, R.D., A.E. Bates, J.S. Lefcheck, J.E. Duffy, S.C. Baker, R.J. Thomson, J.F. Stuart-Smith, N.A. Hill, S.J. Kininmonth, L. Airolidi, y colaboradores. 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501: 539-542.
- Strecker, A.L., J.D. Olden, J.B. Whittier, y C.P. Paukert. 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional and phylogenetic diversity. *Ecological Applications* 21:3002-3013.
- Tecco, P.A., S. Díaz, M. Cabido, y C. Urcelay. 2010. Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the local sor try harder than them? *Journal of Ecology* 98:17-27.
- Thompson, K., J.G. Hodgson, y T.C.G. Rich. 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* 18:390-402.
- Thompson, K., y A. McCarthy. 2008. Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology* 96:853-859.
- Tomich, T.P., S. Brodt, H. Ferris, R. Galt, W.R. Horwath, E. Kebreab, J. Leveau, D. Liptzin, M. Lubell, P. Merel, y colaboradores. 2011. Agroecology: a review from a global-change perspective. *Annual Review of Environmental Resources* 36:193-222.
- Trindade-Filho, J., F.L. Sobral, M.V. Cianciaruso, R.D. Loyola. 2012. Using indicator groups to represent bird phylogenetic and functional diversity. *Biological Conservation* 146: 155-162.
- van Kleunen, M., E. Weber, y M. Fisher. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non invasive plant species. *Ecology Letters* 13:235-245.
- Van Oudenhoven, A.P.E., K. Petz, R. Alkemade, L. Hein, y R.S. De Groot. 2012. Framework for systematic indicator selection to assess effects of land management on ecosystem services. *Ecological Indicators* 21:110-122.
- Vihervaara, P., T. Kumpula, A. Ruokolainen, A. Tanskanen, y B. Burkhard. 2012. The use of detailed biotope data for linking biodiversity with ecosystem services in Finland. *International Journal of Biodiversity Science and Ecosystem Services Management* 8:169-185.
- Walker, B. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6:18-23.
- Walker, B. 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9:747-752.
- Williamson, M., y A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661-1666.
- Young, T.P., D.A. Petersen, y J.J. Clary. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8:662-673.

