

DIVERSIDAD FUNCIONAL DE PECES EN AMBIENTES ANTROPIZADOS

Fernando Córdova-Tapia^{1*}
Norman Mercado-Silva¹

¹ Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Nacional Autónoma de Morelos. Av. Universidad, núm. 1001, col. Chamilpa, Cuernavaca Morelos, México C. P. 62209.

* Autor para correspondencia: fernando.cordova.tapia@gmail.com

Resumen

Uno de los principales retos en la teoría ecológica es el entendimiento de los factores, mecanismos y procesos que influyen en la estructura de las comunidades naturales y cómo éstos pueden ser modificados por la antropización de los ecosistemas. La conceptualización de una especie desde un punto de vista funcional está cambiando la visión de los ecólogos al medir la diversidad. La diversidad funcional ha surgido como una propuesta para entender las relaciones entre la abundancia de las especies con respecto a los rasgos funcionales que éstas poseen. El análisis de grupos funcionales ha sido útil para medir el efecto que tiene la pérdida de especies en el funcionamiento de los ecosistemas y para identificar equivalencias funcionales entre las mismas. En la actualidad se busca que la diversidad funcional pueda ser representada en una escala continua de variación por medio del análisis de la distribución de las especies y su abundancia en un espacio funcional multidimensional. El análisis de la diversidad funcional puede ser utilizado para estudiar los patrones que surgen en las comunidades y cómo cambian éstas con respecto a las variaciones ambientales antrópicas. Los peces son un modelo adecuado para analizar el cambio en la estructura de las comunidades en gradientes de perturbación. Los resultados sobre la funcionalidad de las especies en ecosistemas acuáticos muestran que aun cuando se presentan cambios significativos en la composición taxonómica, la composición funcional puede permanecer estable. La diversidad funcional permite, a partir de datos morfológicos y de abundancia, ampliar nuestro entendimiento sobre cómo la antropización puede modificar el funcionamiento de los ecosistemas.

Introducción

Uno de los principales retos en la teoría ecológica es el entendimiento de los factores, mecanismos y procesos que influyen en la estructura de las comunidades naturales y cómo éstos pueden ser modificados por la antropización de los ecosistemas (Chase, 2007). Las aproximaciones clásicas para entender los

cambios de la diversidad en el tiempo y en el espacio se basan en el análisis de abundancia y riqueza de especies e índices de diversidad y equidad. De la misma forma, el estudio de las comunidades también suele partir del análisis de la diversidad taxonómica de sus componentes. Sin embargo, estas aproximaciones no toman en cuenta las diferentes funciones ecológicas de cada una de las especies dentro de la dinámica de los ecosistemas (Villéger *et al.*, 2010). Tanto el concepto de diversidad taxonómica como la teoría neutral de Hubbell (2001) suponen una equivalencia ecológica entre las especies. Este supuesto implica que todas las especies tienen las mismas probabilidades de supervivencia y reproducción. Sin embargo, cada grupo posee atributos específicos que le permiten influir de manera directa o indirecta en el funcionamiento de los ecosistemas. En general, éstos no son considerados ni en los procesos neutrales ni en el concepto de diversidad taxonómica (Mouchet *et al.*, 2010; Cadotte *et al.*, 2011). Desde el punto de vista ecológico, una especie es un conjunto de individuos con rasgos fenotípicos y de comportamiento similares que determinan cuándo y dónde sobreviven, y cómo interactúan con individuos de otras especies (McGill *et al.*, 2006). La conceptualización de una especie desde un punto de vista funcional está cambiando la visión de los ecólogos al medir la diversidad (Fukami, 2004).

Diversidad funcional

La diversidad funcional ha surgido como una propuesta para entender las relaciones entre la abundancia de las especies con respecto a los rasgos funcionales que éstas poseen (Rosenfeld, 2002). A éstos también se les conoce como atributos funcionales y son las características que determinan el desempeño de una especie en sus diferentes etapas ontogénicas, y pueden estar relacionados con los procesos ecosistémicos (i.e., flujo de materia y energía), la estabilidad ecosistémica (i.e., resistencia y resiliencia), las interacciones biológicas (intraespecíficas e interespecíficas) y la contribución de la especie a la modificación del hábitat (Villéger *et al.*, 2010; Cadotte *et al.*, 2011). Se ha propuesto que la diversidad funcional es clave para entender la relación entre la biodiversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz y Cabido, 2001; Naeem y Wright, 2003).

Dos de los conceptos centrales de la diversidad funcional son: el nicho y la redundancia funcional. El primero es análogo a un nicho ecológico y representa un hipervolumen n-dimensional en un espacio funcional, donde los ejes representan las fun-

ciones clave asociadas con diferentes rasgos funcionales (Rosenfeld, 2002). Éstos son aquellos caracteres biológicos que influyen en el rendimiento de los organismos (Hooper *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2010) y que pueden estar relacionados con procesos de los ecosistemas, interacciones biológicas (intra e interespecíficas) y la modificación del hábitat. A su vez, la redundancia funcional se basa en la idea de que algunas especies biológicas pueden desempeñar papeles similares en comunidades y ecosistemas (es decir, tienen nichos funcionales similares). Por lo tanto, es probable que la pérdida de una especie redundante en una comunidad local tenga un impacto bajo en los procesos de los ecosistemas porque otras especies comparten su nicho funcional y podrían suplantarle (Fonseca y Ganade, 2001).

Rasgos funcionales

Para comenzar a analizar la diversidad funcional de una comunidad es necesario elegir los rasgos funcionales que serán objeto de estudio. Sin embargo, determinar qué rasgos son los más adecuados para describir la función de un organismo dentro de un ecosistema puede resultar una tarea compleja. Además, algunos autores consideran que es necesario distinguir entre rasgos funcionales duros y rasgos funcionales suaves (Hodgson *et al.*, 1999). Los primeros son aquellos que miden directamente la función de interés y generalmente están asociados a la fisiología de los organismos; por ejemplo, la tasa de asimilación y desecho de los recursos alimenticios (Violle *et al.*, 2007); y los segundos evalúan la función de manera indirecta y requieren métodos de medición sencillos y rápidos. Por ejemplo, las características morfológicas representan rasgos suaves que pueden utilizarse como indicadores de la función de los organismos con respecto al uso de los recursos (Ricklefs y Travis, 1980). Para poder seleccionar rasgos suaves efectivos es recomendable utilizar características morfológicas que tengan relevancia funcional y sean fáciles de medir (Dumay *et al.*, 2004; Mouillot *et al.*, 2007).

Para los peces se han reconocido al menos dos funciones clave: la obtención de alimento y la locomoción (Córdova-Tapia y Zambrano, 2016). Cada una de estas funciones está descrita por varios rasgos funcionales que a su vez se calculan utilizando medidas morfo-anatómicas (figura 1, tabla 1). Para una guía de la implementación metodológica, se sugiere consultar el estudio de Villéger *et al.* (2010). Así, al clasificar especies de acuerdo con sus rasgos funcionales es posible la recapitulación

de algunos patrones que se observan con la diversidad taxonómica porque ciertos atributos pueden ser conservados desde el punto de vista filogenético. Sin embargo, no todos los rasgos funcionales son dependientes de estas relaciones y nuevos patrones pueden ser observados (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

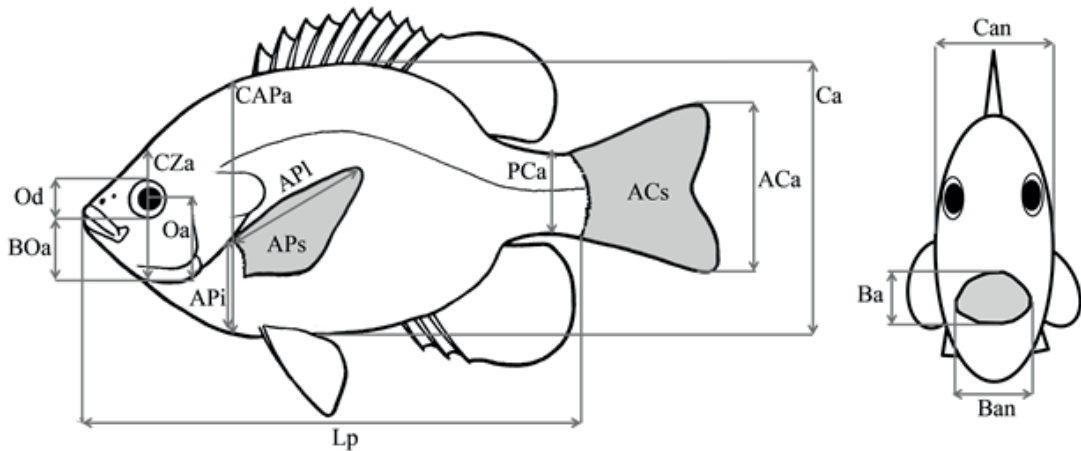


Figura 1. Medidas morfo-anatómicas utilizadas para la caracterización funcional de los peces. Od: diámetro del ojo; BOa - distancia entre la parte alta de la boca y la base de la cabeza; CZa - altura de la cabeza a lo largo del eje vertical del ojo; Oa - distancia entre el centro del ojo y la base de la cabeza; CAPa - altura del cuerpo al nivel de la inserción de la aleta pectoral; API - distancia entre la inserción de la aleta pectoral y la base del cuerpo; API - largo de la aleta pectoral; APs - superficie de la aleta pectoral; PCa - altura mínima del pedúnculo caudal; Lp - largo patrón; ACs - superficie de la aleta caudal; ACa - altura de la aleta caudal; Ca - alto del cuerpo; Can - ancho del cuerpo; Ba - altura de la boca; Ban - ancho de la boca. Figura elaborada a partir de Nelson (2006) utilizando los rasgos propuestos por Villéger *et al.* (2010).

Tabla 1. Lista de rasgos funcionales para las funciones clave (obtención de alimento y locomoción), cómo calcularlos y su significado ecológico. Para una guía de la implementación metodológica, se sugiere consultar el estudio de Villéger *et al.* (2010). Las claves corresponden a las medidas morfo-anatómicas de la figura 1. Además, ABl - Largo del arco branquial más grande; Il - Largo del intestino.

Rasgo funcional	Cálculo	Significado ecológico
Obtención de alimento		
Superficie bucal	$\frac{Ban \times Ba}{Can \times Ca}$	Naturaleza / Tamaño del alimento
Forma bucal	Ba / Ban	Método de captura de alimentos
Posición bucal	Boa / CZa	Método de alimentación en la columna de agua
Longitud branquial	ABl / CZa	Capacidad de filtrado o protección de branquias
Largo del intestino	Il / Lp	Procesamiento de recursos con escasa energía
Tamaño del ojo	Od / CZa	Detección de presas
Locomoción		
Posición del ojo	$OBCZ / CZa$	Posición vertical en la columna de agua
Forma transversal del cuerpo	Ca / Can	Posición vertical en la columna de agua e hidrodinamismo
Superficie transversal del cuerpo	$\ln((\pi/4 \times Can \times Ca) + 1)$ $\log (Peso + 1)$	Distribución del peso a lo largo del cuerpo para hidrodinamismo
Posición de la aleta pectoral	$APi / CAPa$	Aleta pectoral utilizada para la maniobrabilidad

Relación de aspecto de la aleta pectoral	APl^2 / APs	Aleta pectoral utilizada para la propulsión
Compresión del pedúnculo caudal	ACa / PCa	Eficiencia de la propulsión caudal con respecto a la reducción de resistencia
Relación de aspecto de la aleta caudal	ACa^2 / ACs	Aleta caudal utilizada para la propulsión y/o la dirección
Índice de la superficie de las aletas	$\frac{2 \times APs}{ACs}$	Principal fuente de propulsión entre las aletas pectorales y caudales
Relación entre la superficie de las aletas y el tamaño del cuerpo	$\frac{(2 \times APs) + ACs}{(\pi/4) \times Can \times Ca}$	Eficiencia de la aceleración y/o maniobrabilidad

Análisis de la diversidad funcional

Grupos funcionales

Una vez caracterizados los distintos rasgos funcionales de una comunidad, es posible evaluar la redundancia funcional entre las especies con base en su clasificación en grupos (Dumay *et al.*, 2004). Esto consiste en generar conjuntos discretos de acuerdo a la similitud de los rasgos encontrados en los miembros de la comunidad mediante el uso de métodos de agrupamiento multivariado (Córdova-Tapia y Zambrano, 2016). Es importante tener en cuenta que la generación de grupos funcionales tiene algunas limitaciones como son: que los resultados de la agrupación varíen de acuerdo con los rasgos funcionales elegidos, dificultad para contemplar cambios ontogenéticos y que se asume que la variación interespecífica excede la variación intraespecífica. Pero, sin embargo, el uso de grupos funcionales también tiene ventajas importantes, como son: que representa un método flexible e independiente de la similitud taxonómica y que se puede realizar mediante una inversión relativamente pequeña de tiempo (Dumay *et al.*, 2004). Con base en lo anterior, se sugiere que la clasificación de especies, en grupos, se utilice como una primera aproximación a la diversidad funcional y que sea también utilizada como un método exploratorio para entender las diferen-

cias funcionales entre distintos sitios de estudio y en gradientes de antropización (Córdova-Tapia y Zambrano, 2016). Estudios previos han demostrado que el efecto de los grupos funcionales sobre los procesos de los ecosistemas es mayor que el de la riqueza de especies (Tilman *et al.*, 1997; Scherer-Lorenzen, 2005). Además, el análisis de estos grupos ha sido útil para entender el efecto que tiene la pérdida de especies en el funcionamiento de los ecosistemas (Naeem, 2002) y para identificar equivalencias funcionales entre especies (Dumay *et al.*, 2004).

Los componentes de la diversidad funcional

La clasificación de especies en grupos funcionales ha sido utilizada comúnmente para aproximarse a la diversidad funcional. En la actualidad, se busca que esta diversidad pueda ser representada en una escala continua de variación y no en grupos discretos. Se ha observado que la evaluación de la distribución de las especies y su abundancia en un espacio funcional multidimensional constituye una aproximación robusta para analizar la diversidad funcional (Villéger *et al.*, 2008). Como consecuencia, se ha concluido que esta diversidad no debe ser resumida en un sólo índice, sino que se debe estudiar por medio de sus componentes (Mason *et al.*, 2005). Así, en los últimos años se han reconocido cinco elementos principales de la diversidad funcional: la riqueza, la equitatividad, la divergencia, la especialización y la dispersión (Córdova-Tapia y Zambrano 2015; Córdova-Tapia *et al.*, 2018). Al analizar esta diversidad por medio de sus componentes se obtiene un alto nivel de detalle sobre los procesos ecosistémicos y los estudios pueden ir dirigidos a entender el cambio en alguno de estos componentes como consecuencia de actividades antropogénicas (Mouchet *et al.*, 2010; Perrone *et al.*, 2017).

La *riqueza funcional* (índice Fric) es la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad independientemente de su abundancia. Por tanto, una baja riqueza funcional nos indica que algunos de los recursos potencialmente disponibles no están siendo explotados. La *equitatividad funcional* (índice FEve) es la homogeneidad en la distribución de la abundancia de las especies de una comunidad en un espacio funcional. Una baja equitatividad implicaría que algunas partes del nicho funcional están siendo ocupadas, pero subutilizadas. Esto podría reducir la productividad e incrementar la oportunidad de que posibles invasores se establezcan. La *divergencia funcional* (índice FDiv) es una medida de similitud funcional entre las

especies dominantes de una comunidad. Una alta divergencia refleja, por ende, un alto grado de diferenciación de nicho en las especies dominantes, lo que podría reducir la competencia como resultado de un uso más eficiente de los recursos. La divergencia decrece conforme la proporción de biomasa se acerca más al centro de gravedad del espacio funcional de la comunidad. La *especialización funcional* (índice FSpe) es una medida de las diferencias generales entre las especies, independientemente de su abundancia. Una especie es funcionalmente más especialista mientras más alejada se encuentre del centro de gravedad de la comunidad regional. La *dispersión funcional* (índice FDis) es una medida que combina la equitatividad y la divergencia; es independiente de la riqueza de especies pero dependiente de la abundancia. Un aumento en la dispersión funcional indica que las especies más abundantes de una comunidad tienen rasgos funcionales distintos entre sí. La información sobre cómo calcular estos índices puede ser consultada en Bellwood *et al.* (2006), Villéger *et al.* (2010) y Córdova-Tapia *et al.* (2018).

Aplicaciones en ambientes antropizados

El análisis de la diversidad funcional puede ser utilizado para entender los patrones que surgen en las comunidades y cómo cambian éstas con respecto a las variaciones ambientales antrópicas. Las actividades humanas son responsables de muchos cambios importantes en los ecosistemas acuáticos. Por ejemplo, de acuerdo con Bunge (2010), en México el 72% de las aguas residuales municipales generadas por el uso público-urbano se vierten sin ningún tipo de tratamiento en los cuerpos de agua; asimismo, se vierten sin tratamiento el 82% de las aguas residuales industriales. El aporte de contaminantes puede generar cambios en la cantidad y calidad de los recursos existentes en el medio, lo que a su vez puede llevar a cambios en los atributos funcionales de las comunidades que en él habitan (Pool *et al.*, 2010).

En este sentido, los peces han mostrado ser un modelo adecuado para entender el cambio en la estructura de las comunidades en gradientes de perturbación (Córdova-Tapia *et al.*, 2018). En la actualidad, el estudio de las comunidades de peces posee métodos sólidos, tanto en la teoría como en el análisis, lo que facilita el estudio de los rasgos funcionales mediante una aproximación eco-morfológica que toma en cuenta la relación entre la forma, el desempeño de los organismos y sus relaciones ecológicas (Montaña *et al.*, 2014). Por ejemplo, el largo del intestino y el largo del cuerpo de los

peces (rasgos morfológicos) se relacionan para generar un índice ecomorfológico que es un indicador del nivel trófico, pues intestinos relativamente más cortos están relacionados con hábitos más carnívoros. Este rasgo funcional es uno de los descriptores del mecanismo de obtención de alimento, que es una función clave para los organismos (figura 1, tabla 1). Otro ejemplo es la relación entre la altura de la boca con respecto a la altura de la cabeza (rasgos morfológicos) que se utiliza como indicador de la posición bucal (rasgo funcional). En términos ecológicos este atributo es indicador del método que utiliza la especie para alimentarse en la columna de agua, pues existe una estrecha relación entre la posición de la boca y el tipo de hábitat en el que forrajea las especies (arriba-superficie, centro-columna de agua y bajo-bentos).

Una de las principales ventajas del estudio de la diversidad funcional por medio de estos índices es que pueden ser utilizados homogéneamente en la mayoría de las especies de peces (Villéger *et al.*, 2010). El uso de esta técnica ha permitido clasificar comunidades de especies en grupos funcionales (Dumay *et al.*, 2004) para un mejor entendimiento de las reglas de ensamblaje (Mouillot *et al.*, 2007). Además, los resultados sobre la funcionalidad de las especies en ecosistemas acuáticos muestran que aun cuando se presentan cambios significativos en la composición taxonómica, la composición funcional puede permanecer estable (Villéger *et al.*, 2010). Esta información también puede ser aplicada para guiar esfuerzos de conservación y para encaminar acciones de restauración ecológica en los que se priorice el mantenimiento o restitución de funciones y no únicamente de especies (Cadotte *et al.*, 2011).

La diversidad funcional en un ecosistema puede ser afectada de varias formas dependiendo de cómo una acción antropogénica altere la estructura funcional de la comunidad (Pool *et al.*, 2010). Por ejemplo, la canalización de afluentes naturales para la dotación de agua dirigida a poblaciones humanas puede reducir la diversidad de hábitats disponibles en un afluente (Sondergaard y Jeppesen, 2007). Pueden, así, eliminarse especies de peces bentónicas y ovíparas en el medio; ambas eliminadas por la ausencia de diversidad de sustratos en el fondo. También, un incremento en la concentración de materia orgánica, debido al aumento en los aportes de aguas residuales a los ríos, puede ocasionar la reducción de la abundancia de especies con altos requerimientos de oxígeno o que requieren alta transparencia del agua para encontrar su alimento (Mercado-Silva *et al.*, 2002). Por lo tanto, el estudio de los componentes de la diversidad funcional puede ser utilizado para entender los cam-

bios que ocurren en un ecosistema como consecuencia de la antropización. Autores como Villéger *et al.* (2010) estudiaron la comunidad de peces de la Laguna de Términos y evaluaron los cambios en la diversidad funcional con 18 años de diferencia. Encontraron que en algunos sitios, a pesar de tener cambios evidentes en la diversidad taxonómica, éstos no se reflejaban directamente en la diversidad funcional. Asimismo, analizando los distintos componentes de la diversidad funcional detectaron un declive en la abundancia de las especies especializadas, es decir con rasgos funcionales únicos, mientras que las especies de reciente aparición en la laguna eran redundantes con las ya existentes. Asimismo, las especies que disminuyeron en abundancia tenían rasgos funcionales vinculados con hábitats de pastos marinos, los cuales también habían disminuido debido al aumento de la eutrofización. Así, la diversidad funcional permite, a partir de datos morfológicos y de abundancia, ampliar nuestro entendimiento sobre cómo la antropización puede modificar el funcionamiento de los ecosistemas.

Conclusiones

La diversidad funcional es una aproximación novedosa que ofrece una alternativa robusta para estudiar los cambios en las comunidades en ambientes antropizados. Como una primera aproximación es posible clasificar a las especies de una comunidad de acuerdo a sus similitudes funcionales para la generación de grupos discretos (grupos funcionales). Éstos son útiles para entender el efecto que tiene la pérdida o adición de especies en una comunidad. Recientemente, se han reconocido cinco componentes principales de la diversidad funcional: la riqueza, la equitatividad, la divergencia, la especialización y la dispersión. Estudiar estos componentes de manera independiente permite obtener un alto nivel de detalle sobre como las actividades antropogénicas generan cambios en los procesos ecosistémicos. Así, la diversidad funcional permite, a partir de datos morfológicos y de abundancia, ampliar nuestro entendimiento sobre cómo la antropización puede modificar el funcionamiento de los ecosistemas.

Literatura citada

- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J. y Hoey, A. S. (2006). Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society*, 273, 101-107.
- Bunge, V. (2010). El estado de saneamiento en las cuencas de México. En Cotler-Ávalos, H. (Ed.), *Las cuencas hidrográficas de México: diagnóstico y priorización*. Instituto Nacional de Ecología. México.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K. y Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079-1087.
- Chase, J. M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 17430-17434.
- Córdova-Tapia, F. y Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24, 78-87.
- Córdova-Tapia, F. y Zambrano, L. (2016). Fish functional groups in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 14, e150162.
- Córdova-Tapia, F., Hernández-Marroquín, V. y Zambrano, L. (2018). The role of environmental filtering in the functional structure of fish communities in tropical wetlands. *Ecology of Freshwater Fish*, 27, 522-532.
- Díaz, S. y Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 646-655.
- Dumay, O., Tari, P. S., Tomasini, J. A. y Mouillot, D. (2004). Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, 64, 970-983.
- Fonseca, C. R. y Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89, 118-125.
- Fukami, T. (2004). Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology*, 85, 3234-3242.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P. y Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 85, 282-294.

- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. y Wardle, D. A. (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: Princeton University Press, 448 pp.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G. y Wilson, B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118.
- McGill, B.J., Enquist, B. J., Weiher, E. y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 178-185.
- Mercado-Silva N., Lyons, J. D., Salgado-Maldonado, G. y Medina-Nava, M. (2002). Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of central Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12, 179-191.
- Montaña, C. G., Winemiller, K. O. y Sutton, A. (2014). Intercontinental comparison of fish ecomorphology: null model tests of community assembly at the patch scale in rivers. *Ecological Monographs*, 84, 91-107.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H. y Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867-876.
- Mouillot, D., Dumay, O. y Tomasini, J. A. (2007). Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in brackish lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 443-456.
- Naeem, S. (2002). Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology*, 83, 1537-1552
- Naeem, S. y Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6, 567-579.
- Nelson, J. S., Grande, T. C. y Wilson, M. V. (2016). *Fishes of the World*. New Jersey: John Wiley & Sons. 709 pp.
- Perronne, R., Munoz, F., Borgy, B., X. Rebound, y Gaba, S. (2017). How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: insights and guidelines from a literature review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 25, 29-44.

- Pool, T. K., Olden, J. D., Whittier, J. B. y Paukert, C. P. (2010). Environmental drivers of fish functional diversity and composition in the Lower Colorado River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 1791-1807.
- Ricklefs, R. E. y Travis, J. (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*, 97, 321-338.
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156-162.
- Scherer-Lornzen, M. (2005). Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. En Barthlott, W., E. Linsenmair y Porembski, S. (Eds.), *Biodiversity: Structure and Function*. Oxford: Eolss Publishers.
- Sondergaard, M. y Jeppesen, E. (2007). Anthropogenic impacts on lake and stream ecosystems, and approaches to restoration. *Journal of Applied Ecology*, 44, 1089-1094.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. y Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302.
- Villéger, S., Mason, N. W. H. y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F. y Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20, 1512-1522.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.

