



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**DIVERSIDAD FUNCIONAL Y ENSAMBLAJE DE LAS COMUNIDADES  
DE PECES EN HUMEDALES TROPICALES**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**FERNANDO CÓRDOVA TAPIA**

TUTOR PRINCIPAL: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. ALFONSO VALIENTE BANUET  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO, SEPTIEMBRE, 2016



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 3 de junio de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **CÓRDOVA TAPIA FERNANDO** con número de cuenta **303641717** con la tesis titulada: **"Diversidad funcional y ensamblaje de las comunidades de peces en humedales tropicales"**, realizada bajo la dirección del **DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ**:

Presidente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA  
Vocal: DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA  
Secretario: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO  
Suplente: DR. NORMAN MERCADO SILVA  
Suplente DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 16 de agosto de 2016.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).



## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación recibida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca número: 280585.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica por el financiamiento al proyecto: Estructura funcional y taxonómica de las comunidades ícticas de los petenes de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an (IN206114).

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y a Amigos de Sian Ka'an A. C. por el gran apoyo durante el trabajo de campo.

A mi Tutor Principal:

Dr. Luis Zambrano González

A los miembros del Comité Tutor:

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Dr. Alfonso Valiente Banuet

## **Agradecimientos personales**

A Karen, la productora primaria de mi ecosistema. Hermosa, sin ti nada de esto hubiera sido posible. Este doctorado es más tuyo que mío. Te amo tanto.

*So the world goes round and round  
With all you ever knew  
They say the sky high above  
Is Caribbean blue*

A Sebastián, la energía solar que me da vida todos los días.

Mira Mamá, ya soy Doctor.

A mi Papá, por todo lo superado.

A mis hermanos, César y Óscar, con quienes lo he vivido todo.

A Tita, Nini, Jou, Rafa, Go y Seren, mi nueva familia.

A Vic, Ele y Pau, mis otros hermanos.

A Luis, de quien he aprendido tanto desde el primer día en la Facultad hasta hoy, 11 años después, que termino este ciclo académico.

A todos los miembros del Laboratorio de Restauración Ecológica, con quienes ha sido un honor trabajar, aprender y colaborar: Rodrigo, Ángel, Daniel, Abi, Horacio, Cristina, Carlos, Maya, Armando, Claudia, Jorge, Shanty, Nuria, Tonantzi, Pablo, Perla, Inari, Marcelo, Caro, Sara y Fer. Gracias a todos los que me ayudaron en campo. Nunca te olvidaré, camioneta.

A quienes formaron parte de los comités de evaluación y de quienes aprendí que no hay nada más valioso que una revisión por pares: Jorge Meave, Alfonso Valiente, Patricia Ornelas, Sébastien Villéger, Jaime Zúñiga, Norman Mercado y Carlos Martorell.

*Si se elimina una especie, un ambiente, un hábitat,  
es como retirar un remache de un aeroplano.  
Si se quitan unos cuantos, el avión seguirá volando.  
Si se retiran unos cuantos más, es posible que todavía vuele.  
Pero en algún momento se quitará uno de más y el avión caerá en picada.*

Jacques Cousteau



## Índice

Resumen .....	1
Abstract .....	3
Capítulo I	
Introducción general .....	5
Objetivos e hipótesis .....	11
Capítulo II	
La diversidad funcional en la ecología de comunidades.....	12
Capítulo III	
Fish functional groups structure in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico .....	23
Capítulo IV	
The dynamic role of environmental filtering in the structure of fish communities in tropical wetlands.....	34
Capítulo V	
Discusión general .....	53
Literatura citada .....	60

## Resumen

Cada vez existe más evidencia empírica de cómo el estudio de la diversidad funcional puede ayudar a esclarecer muchos patrones observados en las comunidades y de ligarlos con los procesos que las estructuran. Aun cuando se han logrado grandes avances en la comprensión de la estructura de las comunidades, sigue sin estar clara la relación que existe entre ésta y las diversidades taxonómica y funcional en sistemas naturales. Para lograr un mejor entendimiento de esta relación, es necesario que los estudios incorporen más de un nivel trófico. Los peces son un modelo excelente para estudiar comunidades con diferentes niveles tróficos en ambientes naturales. Actualmente, el estudio funcional de las comunidades ícticas cuenta con una aproximación sólida, tanto teórica como analíticamente, que permite analizar los atributos funcionales por medio de un enfoque ecomorfológico.

Los humedales dulceacuícolas de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an (RBSK) proporcionan una oportunidad única para estudiar comunidades de peces en un ambiente libre de alteraciones antropogénicas. Estos humedales están constituidos por pozas permanentes y temporales cuya interconexión depende de las condiciones hidrometeorológicas. Durante la temporada de lluvias, el aumento en el nivel del agua permite la dispersión de los peces y la colonización de nuevos hábitats en toda el área. Durante la temporada seca, el nivel del agua disminuye tanto que las pozas temporales pueden secarse por completo dependiendo de la severidad de la estación. Sin embargo, existen pozas permanentes que están conectadas al sistema de agua subterránea y sirven de refugios para las comunidades de peces. Además, la dinámica de parches del sistema genera réplicas naturales en el hábitat de los peces. Estas características hacen del sitio un modelo muy adecuado para probar cómo la dinámica de contracción y expansión modifica la estructura funcional de las comunidades, así como para poner a prueba hipótesis sobre las reglas de ensamblaje de las comunidades.

En este trabajo se analiza el enfoque de la diversidad funcional como herramienta teórica para el estudio de la ecología de las comunidades de peces. En primer lugar, se llevó a cabo una revisión de literatura con el objetivo de brindar un panorama general del concepto de diversidad funcional y su aplicación en el estudio de la ecología de comunidades (Capítulo II). En este capítulo se examinan los conceptos de rasgo funcional, nicho funcional y redundancia funcional. Asimismo, se analizan los alcances de la clasificación de especies en grupos funcionales, la relación que existe entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional, y la aplicación de la diversidad funcional para poner a prueba reglas de ensamblaje.



En segundo lugar, se estudiaron las comunidades de peces de la RBSK con el objetivo de entender cómo la dinámica de contracción y expansión modifica la estructura funcional de las comunidades (Capítulo III). Las especies fueron clasificadas según su similitud en dos funciones: obtención de alimento y locomoción. También se analizaron los cambios en la estructura de los grupos funcionales entre hábitats (permanentes y temporales) y temporadas (lluvias y secas). Se detectaron seis grupos funcionales con características ecológicas distintas: dos de los grupos presentaron una alta redundancia funcional, mientras que tres de ellos están representados por una sola especie con una función ecológica particular. En las pozas permanentes y durante la temporada de secas, tanto la riqueza como la diversidad de grupos funcionales fueron menores. Durante la temporada de lluvias se detectaron todos los grupos funcionales y la estructura de los grupos fue similar entre los hábitats. Estos resultados sugieren que los filtros ambientales tienen un efecto durante la temporada de secas en la estructura de las comunidades, mientras que la complementariedad de nicho actúa durante la temporada de lluvias.

En tercer lugar, se realizó un estudio para analizar si los filtros ambientales son responsables de la estructura de las comunidades en un gradiente ambiental (Capítulo IV). Las comunidades se analizaron utilizando un índice de dispersión funcional contrastado contra un modelo nulo. Este método se llevó a cabo en cinco pozas permanentes al inicio, a la mitad y al final de la temporada de secas. Se encontró una clara diferencia en las condiciones ambientales entre el humedal y las pozas, así como un gradiente ambiental con el paso de la temporada de secas. Durante el inicio de la temporada, ninguna comunidad difirió significativamente de lo esperado por el azar. Sin embargo, conforme avanzó la temporada se encontró que la dispersión funcional era significativamente menor que el azar en todos los sitios excepto en uno. Estos resultados son evidencia de que los filtros ambientales son responsables de la estructuración de las comunidades durante la temporada seca. Además, muestran que los filtros ambientales tienen un papel dinámico a lo largo del gradiente ambiental.

En síntesis, esta investigación permite concluir que: 1) los procesos que estructuran las comunidades lo hacen a nivel de funciones y no de especies; 2) los filtros ambientales no determinan qué especies sobreviven en un sitio, sino cuál es la combinación más adecuada de rasgos funcionales que permiten a un organismo sobrevivir en él; y 3) las reglas de ensamblaje operan de forma dinámica sobre las comunidades, tanto espacial como temporalmente; esta heterogeneidad podría explicar el mantenimiento de la biodiversidad en sistemas naturales. Estas tres conclusiones inciden de manera directa en la teoría ecológica y pueden ser puestas a prueba en otras comunidades biológicas.

## **Abstract**

There is growing empirical evidence as to how the study of functional diversity has the potential to clarify some observed community patterns and to link them with the processes involved. Although great advances have been made in order to understand the structure of communities, the relationship between the structure and the taxonomic and functional diversities in natural systems remains unclear. To gain a better understanding of these relationships, studies need to incorporate more than one trophic level. Fish communities are an excellent model to study communities with different trophic levels in natural systems. Currently, the functional study of fish communities has a solid theoretical and analytically approach based on an ecomorphological method.

Freshwater wetlands of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an (SKBR) provide a unique opportunity to study fish communities in an environment free from anthropogenic disturbances. These wetlands consist of permanent and temporary pools whose interconnection depends on hydro-meteorological conditions. During the wet season, the water level raises, allowing fish dispersal and colonization of new habitats throughout the area. During the dry season, the water level decreases and some temporary pools completely dry-out depending on the duration and severity of the season. However, there are permanent pools that are connected to the groundwater system and serve as refuges for fish communities. These characteristics make this site an excellent model to test how the dynamics of contraction and expansion modifies the functional structure of communities, and to test hypotheses related to assembly rules in communities.

This thesis analyzes the use of functional diversity as a tool for studying fish community ecology. First, a literature review is presented with the aim of providing an overview of the concept of functional diversity and its application in the study of community ecology (Chapter II). In this chapter the concepts of functional trait, functional niche and functional redundancy are examined. We also analyze the classification of species into functional groups, the relationship between taxonomic diversity and functional diversity, and the usefulness of functional diversity to test assembly rules.

Second, we studied the fish communities of the SKBR in order to understand how the dynamics of contraction-expansion modifies the functional structure of communities (Chapter III). Species were classified according to their similarity in two multidimensional functions: food acquisition and

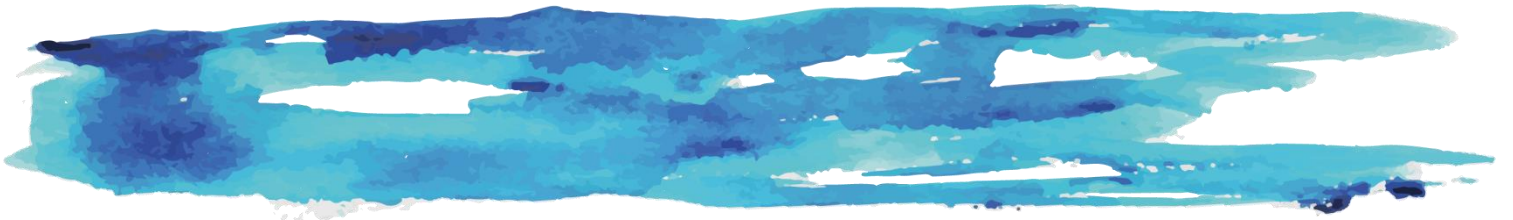
locomotion. Changes in the structure of functional groups between habitats (permanent and temporary) and seasons (rainy and dry) were analyzed. Six functional groups with different ecological characteristics were identified, two of which had a high functional redundancy, while three of them were represented only by a single species with a particular ecological function. In permanent pools during the dry season, functional group richness and diversity were lower, while evenness was higher. During the wet season, all functional groups were detected and a similar functional group structure was found between habitats. These results suggest an effect of environmental filtering during the dry season and of niche complementarity during the wet season.

Next, a study was performed to test whether environmental filters are responsible for the structure of communities in an environmental gradient (Chapter IV). We analyzed fish communities using a functional dispersion index weighted by the relative abundance of species and the results were compared against a null model. This method was performed in five permanent pools at the beginning, middle and end of the dry season. Clear differences were found in environmental conditions between the wetland and pools, as well as an environmental gradient during the course of the dry season. In the beginning of the dry season, no single community differed significantly from the random expectation. However, as the season progressed a significant lower functional dispersion was in all sites except one. These results provide evidence that environmental filters are responsible for structuring communities during the dry season. Also, they show the dynamic role of environmental filtering along an environmental gradient.

In summary, this research allows us to conclude that: 1) the processes that determine communities structure operate at a functional level nor at a species level; 2) environmental filters do not determine which species survive on a site, but which is the most appropriate combination of functional traits that allow an organism to survive; and 3) the role of assembly rules on communities is dynamic, both spatially and temporally; this heterogeneity could explain the maintenance of biodiversity in natural systems. These three conclusions have a direct impact on the ecological theory and can be tested in other biological communities.

# Capítulo I

## Introducción general



## Introducción general

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 (Tilman, 2004; 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), lo que genera, en muchos casos, resultados poco claros y en ocasiones contradictorios (Tilman *et al.*, 1997; Duffy, 2002). Estas diferencias han generado un amplio debate sobre si la estructura de las comunidades es resultado de procesos deterministas o estocásticos (Tilman, 1982; Hubbell, 2001).

Las hipótesis que consideran los procesos estocásticos sugieren que la distribución de la abundancia de las especies en las comunidades es el resultado del reemplazo aleatorio entre individuos de las distintas especies (Hubbell 2001). Por otro lado, existen dos hipótesis principales con respecto a los procesos deterministas (reglas de ensamblaje) que pueden estructurar las comunidades: la similitud limitante y los filtros ambientales (MacArthur y Levins, 1967; Zobel, 1997). El proceso de similitud limitante ocurre cuando hay exclusión competitiva entre especies similares. De acuerdo con esta hipótesis, cuando la disponibilidad de recursos es homogénea, las especies con un alto traslape de nicho deberían ser menos abundantes que las especies con un menor traslape (Loreau, 2000; Mason *et al.*, 2008). Por otro lado, la hipótesis de filtro ambiental establece que las condiciones ambientales actúan como filtros, permitiendo la persistencia de las especies que tienen los rasgos necesarios para tolerarlos. En este caso, se espera que las especies más abundantes tengan un alto traslape de nicho (Zobel, 1997; Mason *et al.*, 2008). Ambas hipótesis han sido apoyadas por estudios empíricos (Götzenberger *et al.*, 2012; HilleRisLambers *et al.*, 2012), por lo que la pregunta es cuál de ellos tiene una mayor influencia en la estructura de las comunidades en diferentes escalas espaciales y temporales en hábitats naturales (Mouillot *et al.*, 2007).

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 (Chave, 2004; Hubbell, 2006). Sin embargo, cada especie posee atributos específicos que le permiten influir de manera directa o indirecta en el

funcionamiento de los ecosistemas, atributos que no son considerados ni en los procesos neutrales ni en la diversidad taxonómica (Mouchet *et al.*, 2010; Cadotte *et al.*, 2011). Debido a la falta de inclusión de los atributos de cada especie, el estudio de la diversidad funcional ha surgido como una propuesta para entender las relaciones entre la abundancia de cada especie con respecto a los atributos funcionales que ésta posee (Rosenfeld, 2002). Los atributos funcionales son las características que determinan el desempeño de una especie, 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 (Tilman *et al.* 1997; Chapin *et al.*, 2000; Díaz y Cabido, 2001; Naeem y Wright, 2003).

El análisis de la diversidad funcional puede ser utilizado para entender los patrones que surgen en las comunidades y cómo cambian con respecto a las variaciones ambientales (Mason *et al.*, 2005; Bellwood *et al.*, 2006; Cadotte *et al.*, 2011). La mayoría de los estudios que contrastan la diversidad funcional con la diversidad taxonómica se han realizado experimentalmente y utilizan como modelo principalmente a comunidades vegetales, o consisten en pruebas a nivel de microcosmos (Srivastava y Vellend, 2005; Feld *et al.*, 2009). A pesar de que estos experimentos han logrado grandes avances en la comprensión de la estructura de las comunidades, sigue sin ser clara la relación entre la diversidad taxonómica, la diversidad funcional y la estructura de las comunidades en sistemas naturales (Loreau *et al.*, 2001; Naeem y Wright, 2003; Hooper *et al.*, 2005).

Para lograr un mejor entendimiento de la relación entre la estructura de las comunidades y la diversidad funcional es necesario que los estudios incorporen más de un nivel trófico (Petchey *et al.*, 2002; Raffaelli *et al.*, 2002). En este sentido, los peces son un excelente modelo para estudiar comunidades con diferentes niveles tróficos en ambientes naturales. El estudio de la diversidad funcional en comunidades ícticas es reciente y los resultados que se han obtenido han permitido conocer de manera más detallada la estructura de las comunidades acuáticas (Mason *et al.*, 2007; Mason *et al.*, 2008). Actualmente, el estudio de las comunidades ícticas cuenta con una aproximación sólida, tanto teórica como analítica, que permite analizar los atributos funcionales por medio de una aproximación ecomorfológica, la cual toma en cuenta la relación entre la forma, el desempeño y la ecología de los organismos (Dumay *et al.*, 2004; Montaña *et al.*, 2014). Por ejemplo, el largo del intestino y largo del cuerpo (rasgos morfológicos)



se relacionan para generar un índice ecomorfológico (i.e. rasgo funcional, largo intestino/largo cuerpo) que puede ser utilizado como un indicador del nivel trófico de los peces. Este rasgo funcional es uno de los descriptores de la obtención de alimento que es una función clave para los organismos. Una de las ventajas de esta aproximación es que puede ser aplicada a un gran número de 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). También ha sido utilizada para entender los cambios en la estructura de las comunidades con relación a los impactos antropogénicos (Villéger *et al.*, 2010). 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).

Las comunidades ícticas en pozas de agua dulce, inmersas en un sistema de humedales, son un excelente modelo para comprender la importancia de los procesos de ensamblaje de las comunidades, así como para identificar los factores relacionados en dichos procesos (Chase, 2007; Fukami, 2004). Los humedales de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an (RBSK) constituyen un ambiente único para estudiar comunidades de peces en un ambiente libre de alteraciones antropogénicas (Figura 1; Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010). Estos humedales tienen una dinámica de parches compuesta por pozas permanentes (petenes con conexión al acuífero) y pozas temporales, las cuales están inmersas en un sistema de humedales muy variable y con una marcada estacionalidad hídrica. La conectividad y el aislamiento entre las pozas permanentes y el resto del humedal están relacionados con el régimen hídrico (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010; Zambrano *et al.*, 2006). Durante la temporada de secas, el nivel del agua disminuye y se pierde la conectividad entre sitios, por lo que, en esta época, las pozas permanentes funcionan como refugios para los peces. La temporada de secas dura aproximadamente tres meses (de febrero a abril), en los cuales se estructuran comunidades particulares en cada una de las pozas permanentes (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010). En época de lluvias, el hábitat se expande y los peces sobrevivientes se dispersan desde los refugios hacia nuevos humedales (Galacatos *et al.*, 2004). Los cambios drásticos en el sistema modifican constantemente la estructura de la comunidad (Cuadro 1). Por ejemplo, en época de lluvias, la dispersión y la reproducción juegan un papel importante, pero en época de secas, debido a la reducción del hábitat y a las condiciones ambientales adversas, los atributos funcionales de las especies deben de jugar un papel fundamental en la estructura de las comunidades y en el mantenimiento de la diversidad.

Además, la dinámica de parches del sistema genera réplicas naturales en el hábitat de los peces. Por estas razones, los humedales de la RBSK son un modelo ideal para poner a prueba teorías ecológicas en ambientes naturales. Algunos estudios previos han demostrado que la estructura de la comunidad y la composición taxonómica varía a lo largo del tiempo en cada una de las pozas permanentes, y sugieren que los atributos funcionales de las especies podrían explicar el mantenimiento y la dinámica de la diversidad en estos humedales tropicales (Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010). Estas características hacen del sitio un excelente modelo para probar cómo la dinámica de contracción y expansión modifica la estructura funcional de las comunidades, así como para poner a prueba hipótesis sobre las reglas de ensamblaje de las comunidades en distintas condiciones ambientales.

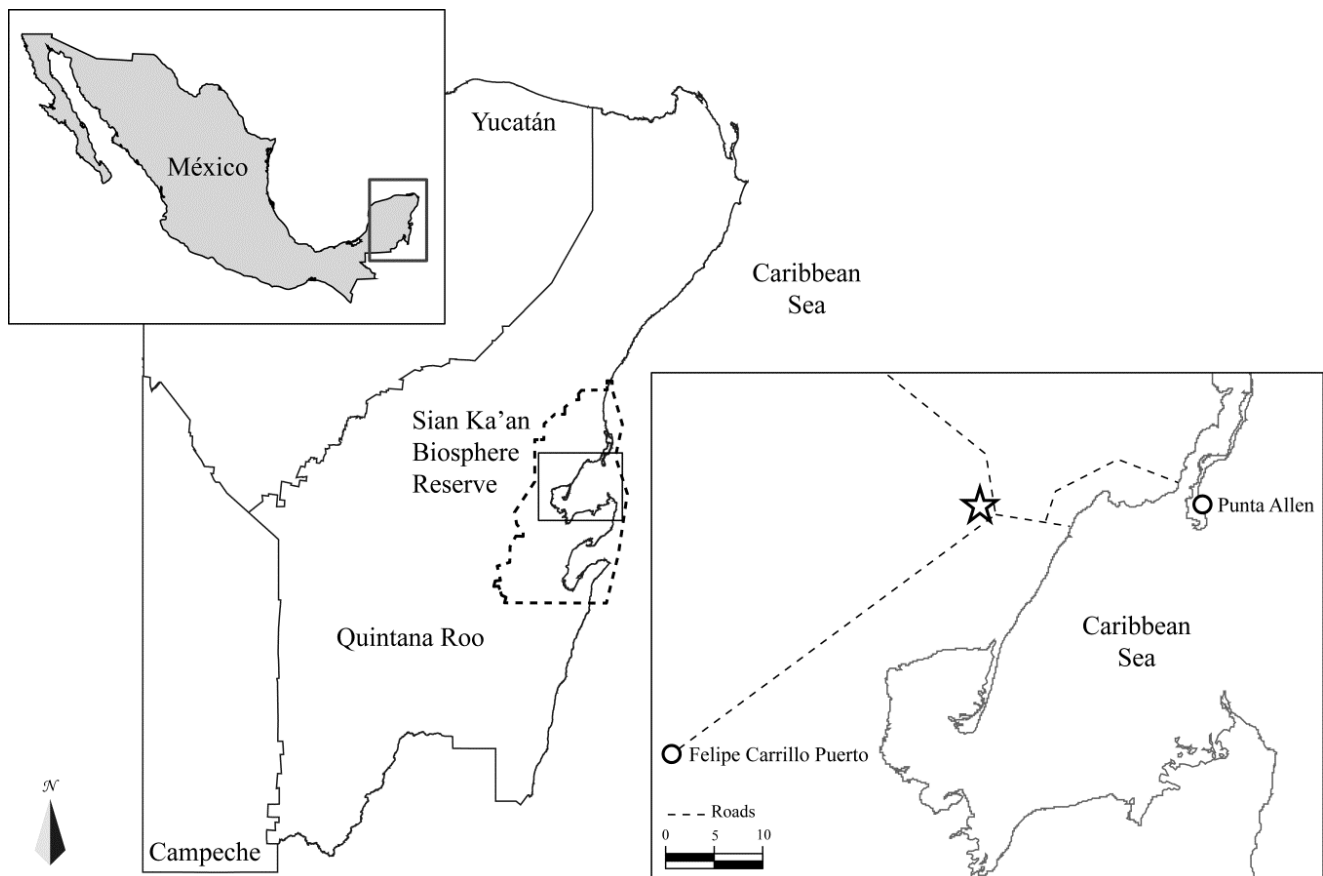
















Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio (estrella blanca) en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, México.

Cuadro 1. Especies de peces registradas durante el presente estudio.

Orden	Familia	Especie	Forma y talla*
Characiformes			
	Characidae	<i>Astyanax aeneus</i> (Günther, 1860)	
Cyprinodontiformes			
	Poeciliidae	<i>Belonesox belizanus</i> (Kner, 1860)	
		<i>Gambusia yucatana</i> (Hubbs, 1936)	
		<i>Heterandria bimaculata</i> * (Heckel, 1848)	
		<i>Poecilia mexicana</i> (Steindachner, 1863)	
		<i>Poecilia orri</i> (Fowler, 1943)	
		<i>Xiphophorus maculatus</i> (Günther, 1866)	
	Rivulidae	<i>Cynodonichthys tenuis</i> (Meek, 1904)	
Perciformes			
	Cichlidae	<i>Cichlasoma urophthalmus</i> (Günther, 1862)	
		<i>Rocio octofasciata</i> (Regan, 1903)	
		<i>Thorichthys friedrichsthalii</i> (Heckel, 1840)	
		<i>Thorichthys meeki</i> (Brind, 1918)	
Siluriformes			
	Heptapteridae	<i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther, 1864)	
Synbranchiformes			
	Synbranchidae	<i>Ophisternon aenigmaticum</i> (Rosen & Greenwood, 1976)	

\*La forma se dibujó con base en fotografías digitales de los individuos recolectados en el sitio de estudio; la talla corresponde al largo patrón promedio registrado durante todo el estudio. \**Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Agorreta *et al.*, 2013) Los especímenes de referencia se encuentran en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM con los números de catálogo: CNP: IBUNAM: 20642 – 52.

## **Objetivos e hipótesis**

### **Objetivo general**

Analizar la diversidad funcional y poner a prueba las reglas de ensamblaje en las comunidades de peces de los humedales de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an.

### **Objetivos particulares**

- Realizar un estudio de revisión sobre los conceptos teóricos relacionados con la diversidad funcional y su aplicación en el estudio de la ecología de comunidades.
- Determinar la redundancia funcional de las especies de peces de los humedales de la RBSK mediante la definición de grupos funcionales de acuerdo con su similitud en las funciones de obtención de alimento y locomoción.
- Evaluar los cambios en la estructura de grupos funcionales entre hábitats (permanentes y temporales) y temporadas (secas y lluvias).
- Determinar el papel de los filtros ambientales en la estructura de las comunidades a lo largo de un gradiente de estrés por medio del análisis de la dispersión funcional y modelos nulos.

### **Hipótesis**

- Debido a que la dinámica de contracción y expansión del sistema modifica la disponibilidad de alimento y las características fisicoquímicas de las pozas, se espera que los filtros ambientales sean el factor determinante para la estructura funcional de las comunidades durante la temporada de secas, pero que la complementariedad de nicho sea el factor determinante durante la temporada de lluvias.
- Cuando los filtros ambientales son fuertes impulsores de la estructura de las comunidades, las especies más abundantes tienden a presentar nichos funcionales similares que les permiten tolerar las condiciones que los filtros imponen. Por lo tanto, se espera que conforme la severidad del gradiente ambiental aumente, la dispersión funcional de las comunidades sea significativamente menor que lo esperado por el azar.

## Capítulo II

### La diversidad funcional en la ecología de comunidades

Fernando Córdova-Tapia y Luis Zambrano

Publicado en la revista *Ecosistemas*, 2015



# La diversidad funcional en la ecología de comunidades

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

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

\* Autor de correspondencia: L. Cayuela [[luis.cayuela@urjc.es](mailto:luis.cayuela@urjc.es)]

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

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

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

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

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

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

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

## Introducción

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

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



## Rasgos funcionales, nicho funcional y redundancia funcional

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

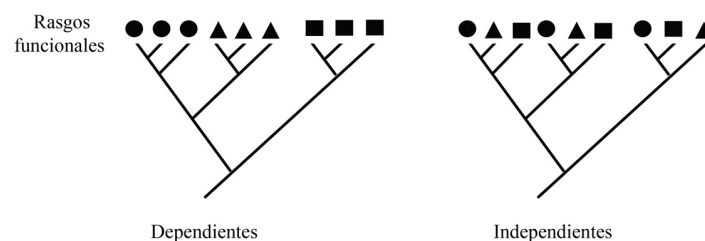
El primer paso para evaluar la diversidad funcional de una comunidad consiste en identificar los rasgos funcionales que se tomarán en cuenta para el análisis. Los rasgos funcionales son rasgos biológicos que influyen en el desempeño de los organismos y que pueden estar relacionados con los procesos ecosistémicos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

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

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

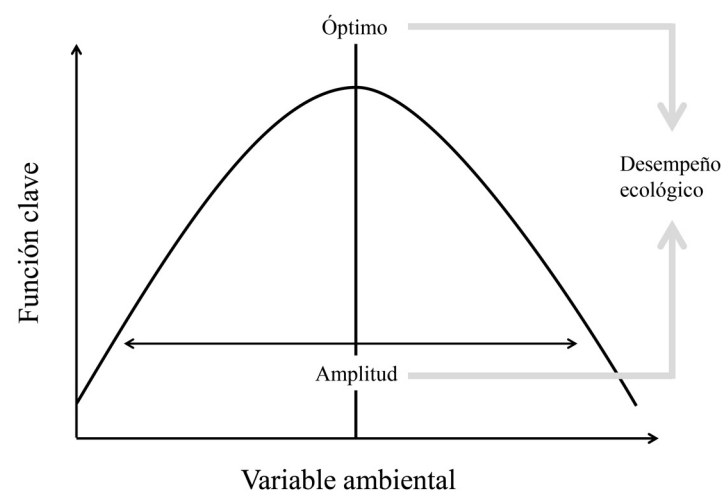
dancia de especies se reduce cuando se consideran diversas funciones simultáneamente (Gamfeldt et al. 2008). Por lo tanto, para que dos especies sean realmente redundantes tendrían que pertenecer al mismo grupo funcional, poder sustituir sus poblaciones y presentar los mismos intervalos de tolerancia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

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



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

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



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

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

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

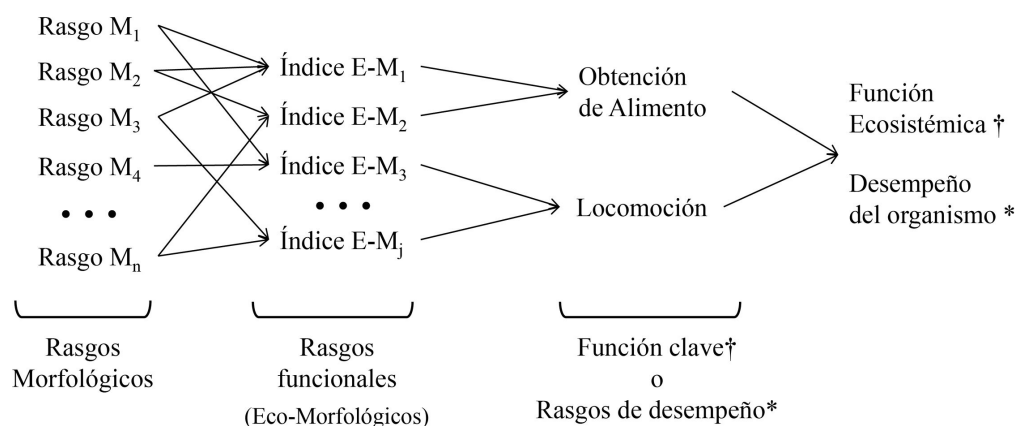
En el caso de los animales, la descripción funcional basada en rasgos eco-morfológicos toma en cuenta la relación entre la forma, el desempeño y la ecología de los organismos ([Arnold 1983](#); [Bellwood et al. 2002](#); [Dumay 2004](#)). El uso de estos rasgos ha permitido entender patrones de distribución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

## Grupos funcionales

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

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

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



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

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

## Diversidad Funcional

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

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

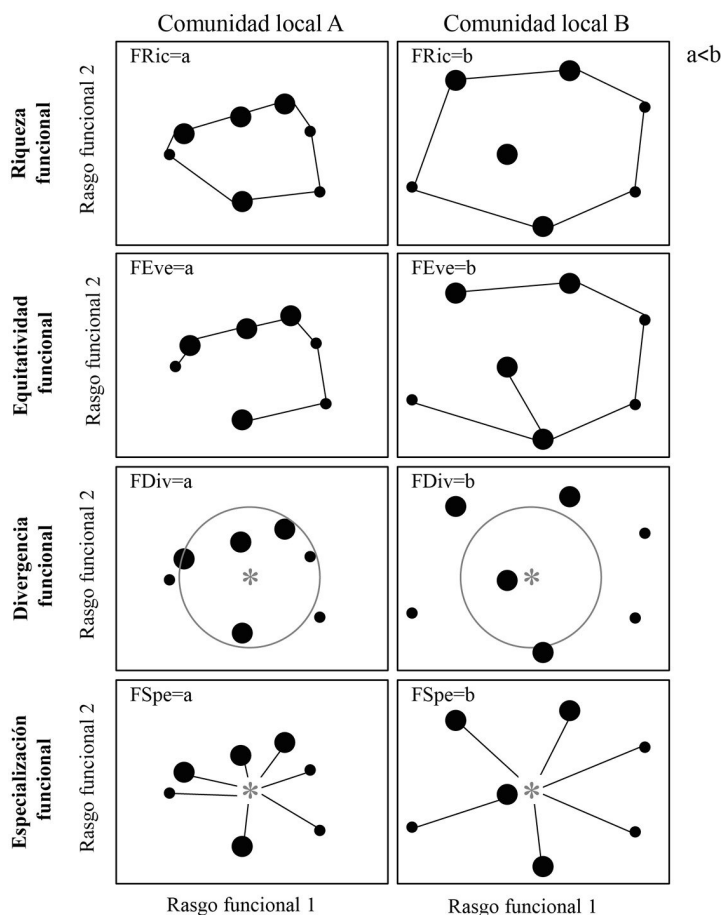
La equitatividad funcional es la homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad en un espacio funcional (índice FEve) ([Villéger et al. 2010](#)). Una baja equitatividad implicaría que algunas partes del nicho funcional están siendo ocupadas, pero subutilizadas. Esto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

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

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

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

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



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

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

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

## Relación entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional

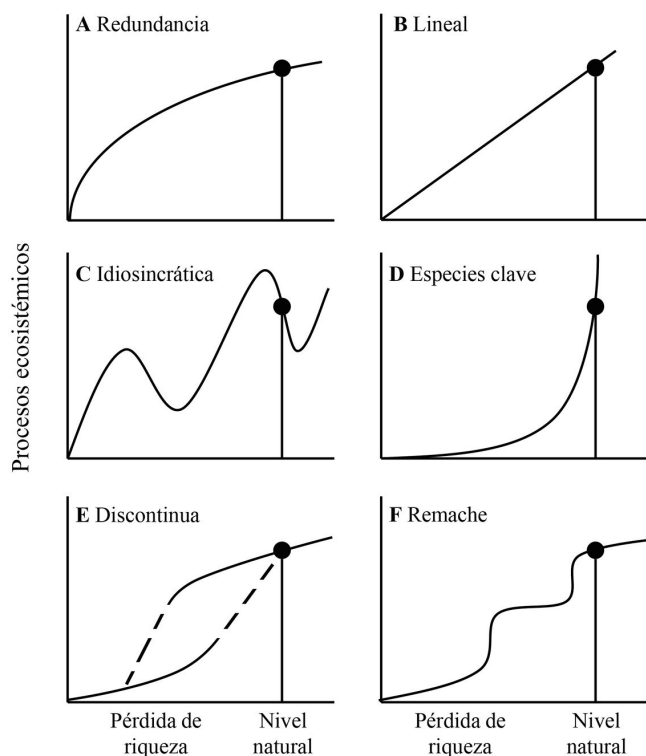
La relación entre la riqueza de especies y el funcionamiento de los ecosistemas aún no es clara, sin embargo, el enfoque de la diversidad funcional puede ser utilizado para explicar esta relación ([Cadotte et al. 2011](#)). De acuerdo con [Scherer-Lorenzen \(2005\)](#), las hipótesis que relacionan la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



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

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

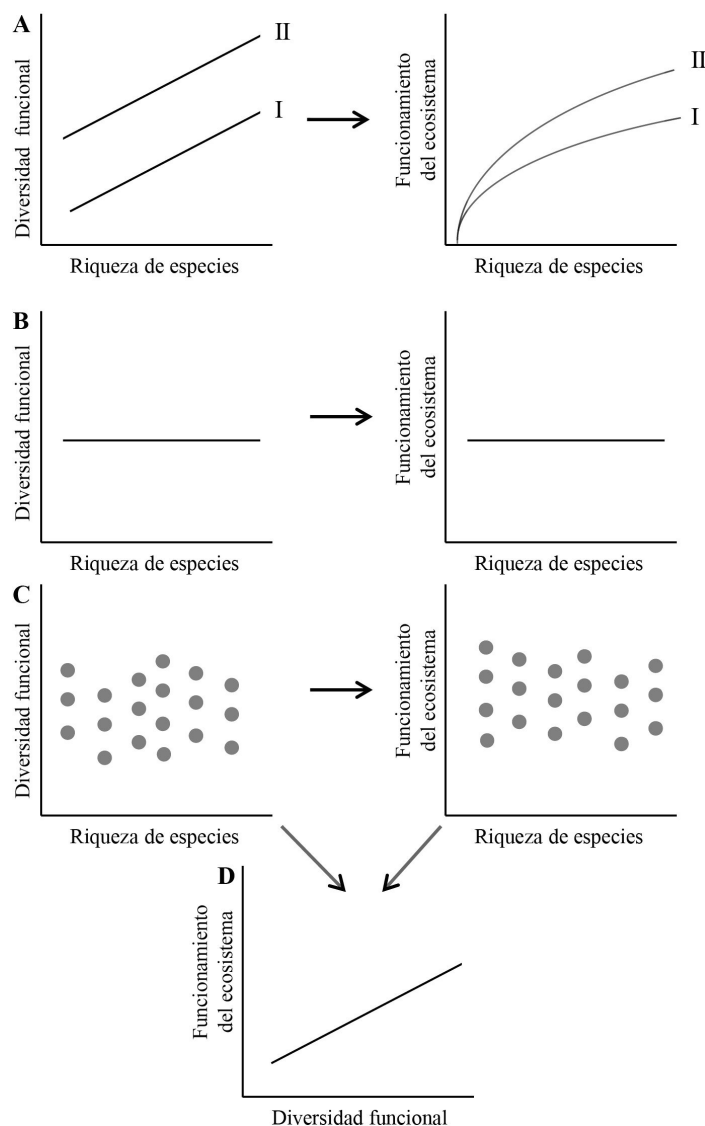
La correlación entre la riqueza de especies y la diversidad funcional determina la forma en la que se relacionan la riqueza y el funcionamiento de los ecosistemas. De acuerdo con Cadotte y colaboradores (2011), una relación positiva entre la riqueza de es-



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

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

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



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

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

## La diversidad funcional en el estudio de las comunidades

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

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

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

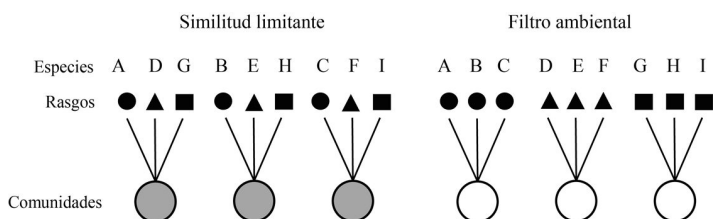
priorizar las decisiones de conservación, puesto que la diversidad de rasgos funcionales, la riqueza de especies y la dominancia de especies son necesarias para sostener los procesos ecosistémicos, y por ello se debe adoptar una aproximación integral para la conservación de la biodiversidad (Srivastava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

## Reglas de ensamblaje de las comunidades

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

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

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



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

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

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

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

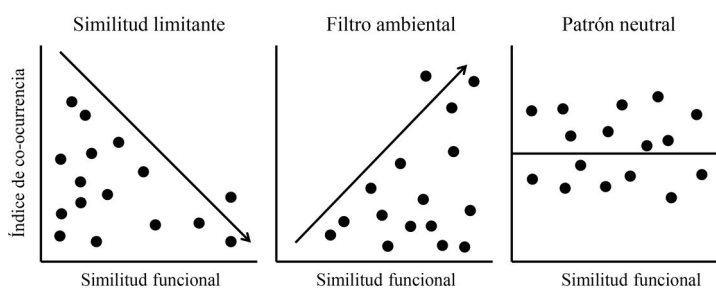
Una comunidad puede tener cambios en la diversidad taxonómica y mantenerse estable en cuanto a la diversidad funcional (Villéger et al. 2010). Esto sugiere que las reglas de ensamblaje podrían estar actuando a nivel funcional, por lo que su detección a nivel taxonómico sería poco probable. Consecuentemente,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

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

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

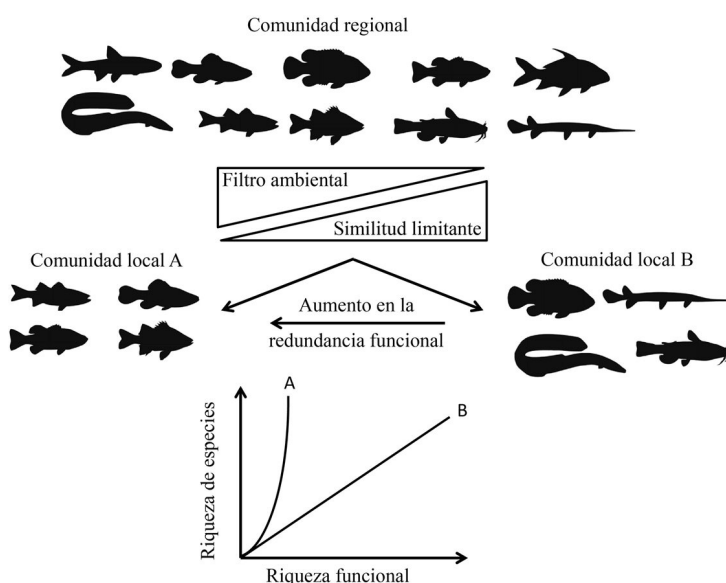
Mouillot y colaboradores (2007) presentan una aproximación que se basa en calcular la similitud funcional de una comunidad y contrastarla con la similitud funcional de comunidades generadas al azar (Fig. 10). Este estudio considera la presencia-ausencia de las especies en las comunidades y calcula un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

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



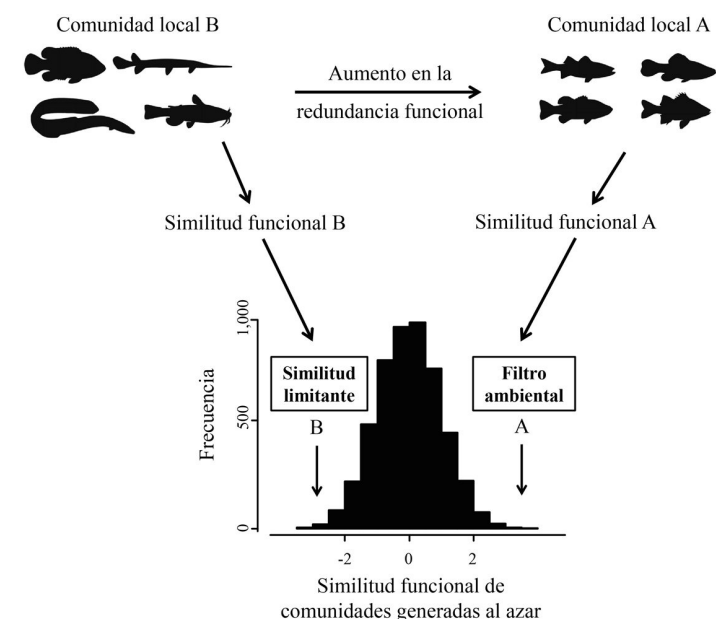
**Figura 9.** La relación entre la similitud funcional y el índice de co-ocurrencia provee una herramienta para poner a prueba las reglas de ensamblaje de las comunidades (adaptado de Mouchete et al. 2013).

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



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

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



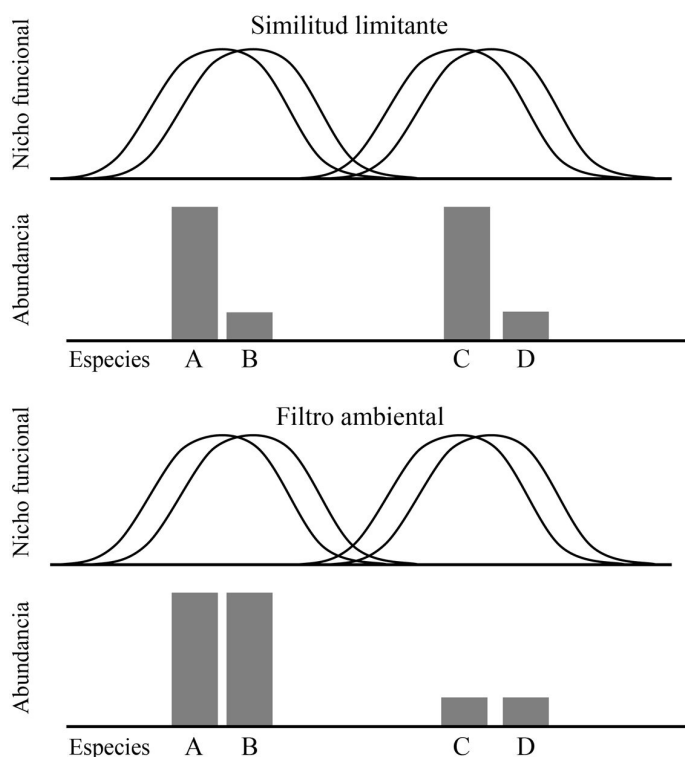
**Figura 10.** Marco conceptual para poner a prueba las reglas de ensamblaje utilizando rasgos funcionales y un modelo nulo (basado en el estudio de Mouillot et al. 2007).

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



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

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



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

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

## Consideraciones para esfuerzos futuros

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

## Agradecimientos

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

## Referencias

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

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

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

## Capítulo III

### Fish functional groups structure in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico

Fernando Córdova-Tapia y Luis Zambrano

Publicado en la revista *Neotropical Ichthyology*, 2016

# Fish functional groups in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico

Fernando Córdova-Tapia and Luis Zambrano

The characterization of species' functional traits is a major step in the understanding and description of communities in natural habitats. The classification of species into functional groups is a useful tool to identify redundancy and uniqueness. We studied the fish community of a pristine freshwater wetland in the Sian Ka'an Biosphere Reserve by analysing two multidimensional functions: food acquisition and locomotion. We investigated changes in the functional group structure between habitats (permanent and temporary pools) and seasons (dry and wet). Six functional groups with different ecological characteristics were detected, two of which had high functional redundancy and three of them were represented by single species with unique ecological functions. In permanent pools during the dry season, functional group richness and diversity were lower, while evenness was higher. During the wet season, all functional groups were detected and similar functional group structure was found between habitats. These results suggest an effect of environmental filtering during the dry season and niche complementarity during the wet season.

La caracterización de los rasgos funcionales de las especies es un paso importante en la comprensión y descripción de las comunidades en hábitats naturales. La clasificación de especies en grupos funcionales es una herramienta útil para identificar la redundancia y la especialización. Se estudió la comunidad de peces de un humedal prístino de agua dulce en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, analizando dos funciones multidimensionales: adquisición de alimento y la locomoción. Analizamos los cambios en la estructura de los grupos funcional entre hábitats (permanentes y temporales) y temporadas (lluvias y secas). Seis grupos funcionales con características ecológicas distintas fueron detectados, dos de los cuales presentaron una alta redundancia funcional y tres de ellos están representados únicamente por una especie con una función ecológica particular. En las pozas permanentes durante la temporada de secas, la riqueza y diversidad de grupos funcionales fueron menores; mientras que la equitatividad de grupos funcionales fue mayor. Durante la temporada de lluvias se detectaron todos los grupos funcionales y la estructura de los grupos fue similar entre los hábitat. Estos resultados sugieren que los filtros ambientales tienen un efecto durante la temporada de secas y la complementariedad de nicho durante la temporada de lluvias.

**Keywords:** Community ecology, Environmental filtering, Functional groups, Functional redundancy, Freshwater wetland.

## Introduction

Classical approaches to understand changes in diversity are based on the analysis of species richness, abundance, and diversity/evenness indices (Morin, 2011). However, describing communities using traditional diversity measures ignores among-taxa differences in ecological function (Chave, 2004; Villéger *et al.*, 2010). Recently, the study of functional diversity has emerged with the objective of incorporating specific attributes of species into the analysis of changes in taxonomic diversity (Tilman *et al.*, 1997; Rosenfeld, 2002; Scherer-Lorenzen,

2005; Cadotte *et al.*, 2011). Furthermore, functional diversity has been proposed as a useful framework for the understanding of relations among diversity, community structure and ecosystem functioning (Díaz & Cabido, 2001; Naeem & Wright, 2003).

Functional niche and functional redundancy are two main concepts of functional diversity. A functional niche is analogous to an ecological niche and represents a n-dimensional hypervolume in a functional space, where the axes represent the key functions associated with different functional traits (Rosenfeld, 2002). Functional traits are those biological traits that influence



the performance of organisms (Hooper *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2010) and that may be related to ecosystem processes (flow of energy and matter), ecosystem stability (resistance and resilience), biological interactions (intra- and interspecific), and habitat modification. In turn, functional redundancy is based on the idea that some species may play similar roles in communities and ecosystems (*i.e.*, similar functional niches). Therefore, the loss of a redundant species in a local community is likely to have a smaller impact on ecosystem processes because other species share its functional niche (Lawton & Brown, 1994; Fonseca & Ganade, 2001).

One way to assess the functional redundancy among species within a community is based on the classification of species into functional groups (Dumay *et al.*, 2004), which consists in conforming discrete sets of species according to the similarity of their functional traits (Tilman, 2001). Some limitations have been recognized for this method as it depends on the functional traits that are selected for analysis, it cannot detect ontogenetic changes in function, it is not sensitive to changes in feeding ecology and habitat use during the life cycle, and it assumes that the interspecific variation exceeds intraspecific variation (Rosenfeld, 2002; Hubbell, 2005; Hoeinghaus *et al.*, 2007). Yet, this method presents important advantages: it is flexible rather than arbitrary because functional traits can be added exhaustively (Rosenfeld, 2002), taxonomic similarity is not a prerequisite for the existence of functional similarity (Morin, 2011), and its construction in a given community can be achieved with a relatively small investment of time (Fonseca & Ganade, 2001; Dumay *et al.*, 2004). Previous studies have shown that the effect of functional groups on ecosystem processes is greater than that of species richness (Tilman *et al.*, 1997; Scherer-Lorenzen, 2005; Srivastava & Vellend, 2005; Balvanera *et al.*, 2006). Also, this method has been useful to understand assembly patterns of communities (Brown *et al.*, 2000; Bellwood *et al.*, 2002; Hoeinghaus *et al.*, 2007), to analyse the effect of species loss on ecosystem functioning (Naeem, 2002), and to identify functional equivalences among species (Rosenfeld, 2002; Dumay *et al.*, 2004).

Fish communities represent an excellent model to investigate functional diversity with different trophic levels in natural environments (Duffy, 2002; Córdova-Tapia & Zambrano, 2015). Studies of functional groups in fish communities have shown highly congruent patterns of habitat use, assemblage structure and functional redundancy at global biogeographic (Bellwood *et al.*, 2002), regional (Aguilar-Medrano & Calderon-Aguilera, 2015), and local scales (Hoeinghaus *et al.*, 2007; Teresa & Casatti, 2012; Bordignon *et al.*, 2015). A useful tool to understand the ecological function of fish consists in the analysis of functional traits by means of an ecomorphological approach (Mason *et al.*, 2007; Mouillot *et al.*, 2006; Villéger *et al.*, 2010; Mouchet *et al.*, 2013). Two key functions have been recognized: locomotion and

food acquisition. Locomotion is related to fish swimming behaviour and habitat use, whereas food acquisition describes the trophic position and foraging behaviour in the water column (Dumay *et al.*, 2004; Boyle & Horn, 2006; Villéger *et al.*, 2010).

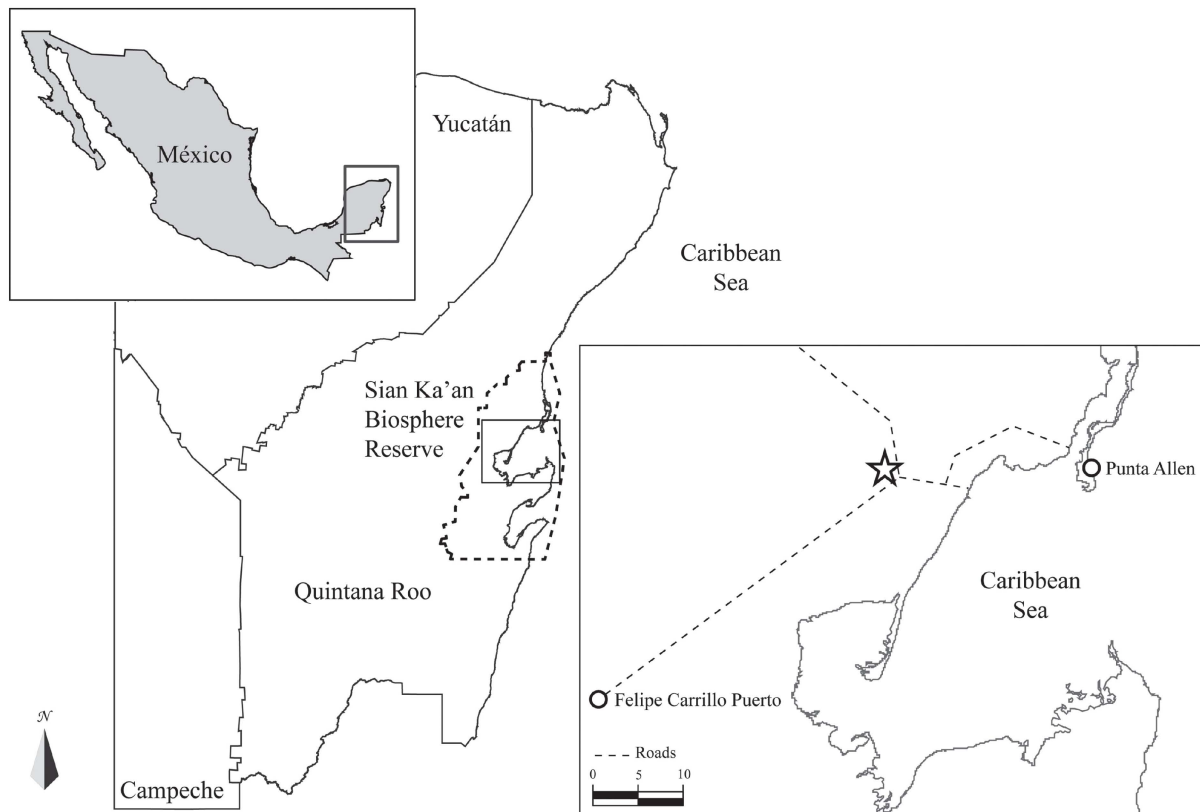
The Sian Ka'an Biosphere Reserve (SKBR) is located on the east coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. It provides a unique opportunity for the study of the structure and drivers of fish communities in a freshwater wetland that lacks anthropogenic alterations (Zambrano *et al.*, 2006). These wetlands have a clear seasonal hydroperiod (wet and dry seasons), therefore fish communities experience habitat contractions and a high mortality rate during the dry season (Loftus & Kushlan, 1987; Trexler *et al.*, 2005). In SKBR, wetlands are constituted by permanent and temporary pools and their connection depend on hydro-meteorological conditions (Zambrano *et al.*, 2006). During the wet season, flood allows fish dispersion and colonization of new habitats (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010). During the dry season, some temporary pools completely dry-out depending on the duration and severity of the season. In contrast, permanent pools are always connected to the groundwater system and serve as refuges for fish. The dynamic of this annual system provides an excellent model to test how habitat contraction/expansion changes the functional structure of fish assemblages.

In this study, we characterized the fish community by analysing two multidimensional functions, namely food acquisition and locomotion, to: i) determine functional redundancy by defining functional groups, and to ii) evaluate changes in the functional group structure between habitats (permanent and temporary pools) and seasons (dry and wet). Our hypothesis is that, during the dry season, environmental filters change functional groups structure due to harsh conditions. These changes are likely related to food availability and water column height, which affect the survival of each species according to their ecological functions.

## Material and Methods

**Study site.** The Sian Ka'an Biosphere Reserve (SKBR, 5281 km<sup>2</sup>) is located on the east coast of the Yucatan Peninsula, Mexico, a calcareous low plateau (Fig. 1). Approximately 30% of its total area consists of wetlands with a clear hydroperiod marked by a wet (May to February) and dry season (March and April) (Gondwe *et al.*, 2010; Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010), with an annual rainfall of 1,898.5 mm (CONAGUA, 2013). During the wet season, storms help to interconnect wetlands, freshwater swamp forests and a variety of freshwater systems. These wetlands are relatively free from anthropogenic alterations (*i.e.*, non-native species and land-use change), leaving the hydrological regime unmodified (Zambrano *et al.*, 2006).





**Fig. 1.** Geographic location of the study site (white star) in Sian Ka'an Biosphere Reserve, Mexico.

Our study was carried out in 11 pools within a continuous freshwater wetland ( $\sim 5 \text{ km}^2$ ;  $19^\circ 48' 27.11'' \text{N}$ ,  $87^\circ 40' 58.17'' \text{W}$ ) covered with periphyton mats (Zambrano *et al.*, 2006) and a flooded dense matrix of sawgrass (*Cladium jamaicense* Crantz, 1766), gulf-coast spikerush (*Eleocharis cellulosa* Torrey, 1836), and cattail (*Typha domingensis* Persoon, 1807) (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010). In this wetland, there are small permanent pools ( $\sim 3 \text{ m}^2$  and  $\sim 50 \text{ cm}$  deep) called 'petenes', which are surrounded by islands that are populated mainly by palm tree (*Acoelorrhaphes wrightii* Grisebach and Wendland, 1907). In this wetland, we sampled six permanent pools along with five temporary pools that were spatially close and that had at least 40 cm deep; the mean distance between pools was 75 m. At the beginning of the wet season habitats expand but permanent and temporary pools may remain isolated until the maximum water level is reached (August-September), which depends on the rainfall pattern.

**Fish sampling.** Sampling took place at the end of the dry season (April 2013) and at the maximum water level in the wet season (September 2013). Fish sampling was performed using un-baited Gee's minnow traps set for 24 hours (42 cm, 2 mm mesh and a funnel-entrance diameter of 3 and 4 cm), and repeated for three consecutive days in each pool and season. Due to differences in pool sizes between habitats and seasons, six traps were set in permanent pools during the dry season and eight during the wet

season; for temporary pools, eight and ten traps were set, respectively. To standardized data, catch per unit effort was used (CPUE; total biomass/ number of traps) and relative biomass abundance was calculated. In each pool, half of the traps were placed along near-shore macrophytes and half in open water; they were placed partially submerged to avoid fish mortality due to low oxygen concentrations during the night. After each 24-hour period, individuals were collected and identified according to Schmitter-Soto (1998), measured, weighed and then released *in situ*. Due to the small size of pools ( $\sim 3 \text{ m}^2$  in area and  $\sim 50 \text{ cm}$  deep) this method has proved to be efficient and robust to sample fish in this system (Zambrano *et al.*, 2006; Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010). Furthermore, in this wetland, most of the fish species are relatively short-lived and do not reach large sizes ( $< 10 \text{ cm}$  total length); all species recorded in the system have been caught using this method. Voucher specimens were deposited at the Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Table 1).

**Functional characterization.** In order to reduce the effect of fish removal on community structure analysis, the functional characterization was performed with individuals captured during an additional sampling period at the end of the dry season (May 2013). Fish sampling was performed in other pools using 25 un-baited minnow traps set for 24 hours for five consecutive days. Functional characterization was

performed on a maximum of 15 adult individuals randomly selected from each species (Table 1). In the laboratory, fish were anesthetized with benzocaine (250 mg/L) before they were euthanized by overdose (Hinojosa-Garro *et al.*, 2013). Immediately, mouth traits were measured and high-quality photographs were taken. Later, we measured additional morphological measurements that require dissection (gut length and length of the longest gill raker), and photographs were analysed using ImageJ Software (U.S.–NIH). The functional characterization of fish species was based on the method proposed by Villéger *et al.* (2010) using two key functions: food acquisition and locomotion. Food acquisition considers functional traits related to the size of food items, feeding method in the water column, filtering ability, prey detection and trophic position (Kramer & Bryant, 1995; Sibbing & Nagelkerke, 2001; Karpouzi & Stergiou, 2003; Boyle & Horn, 2006; Villéger *et al.*, 2010). Likewise, locomotion is a measure related to habitat use, vertical position in the water column, hydrodynamism, fin use for manoeuvrability, and propulsion and acceleration efficiency (Webb, 1984; Sibbing & Nagelkerke, 2001; Dumay *et al.*, 2004; Fulton *et al.*, 2001; Villéger *et al.*, 2010).

For food acquisition, 10 morphological measurements were used (mouth width and depth, body width and depth, distance from the top of the mouth to the bottom of the head, head depth, length of the longest gill raker, gut length, standard length and eye diameter) in order to calculate six ecomorphological indices (functional traits) (Table 2). Similarly, for locomotion, biomass of each individual and 11 morphological measurements were used (body depth and width, distance between the centre of the eye to the bottom of the head, head depth, distance between the insertion of the pectoral fin to the bottom of the body, body depth at the level of the pectoral fin insertion, pectoral fin length and surface, caudal fin depth and surface, and caudal peduncle minimal depth) in order to calculate nine ecomorphological indices (functional traits) (Table 2). The small size of individuals (< 2 cm) of *Cynodonichthys tenuis* prevented the characterization of its food acquisition function; therefore, this species was only characterized for locomotion. *Ophisternon aenigmaticum* has no external gills and displays anguilliform locomotion, so traits related to fins and the gill raker were considered to be zero for this species. For a complete description of the method, morphological measurements and ecomorphological indices used for functional characterization, see Villéger *et al.* (2010).

**Functional groups.** One of the first steps to estimate functional diversity consists of classifying species by functional similarities (Tilman *et al.*, 1997; Diaz & Cabido, 2001; Dumay *et al.*, 2004). According to Fonseca & Ganade (2001), classification of species into functional groups requires five steps: (i) defining the classification criteria, in this case, a group of species with similarities in diet and habitat use; (ii) establishing an inclusion criteria (*i.e.*, defining the biological community), in this study

the whole fish assemblage; (iii) choosing key functions, here, locomotion and food acquisition; (iv) choosing the appropriate functional traits that describe the key functions, here summarized as 21 morphological measurements and 15 functional traits (Table 2); (v) constructing a species-trait matrix and applying appropriate multivariate methods to produce functional groups. In this process, each decision can potentially affect the recognition of the functional groups (Fonseca & Ganade, 2001). Therefore, it is necessary to seek further support for the functional groups based on additional biological information (Dumay *et al.*, 2004). Here, we contrasted functional groups with published gut contents data (Soto-Galera, 2006; Miller, 2009; Schmitter-Soto *et al.*, 2011; Hinojosa-Garro *et al.*, 2013) to determine trophic groups (Table 1).

**Data analysis.** We decided to analyse independently similarities in locomotion and in food acquisition in order to achieve a higher detail in niche partitioning. For example, two species may be redundant in one aspect of the niche (*i.e.*, trophic position) but may differ in the other (*i.e.*, habitat use). In order to give the same weight to each functional trait, matrices (individuals x functional traits) were standardized (*z*-transformation), so that the mean of each trait = 0 and its standard deviation = 1 (Villéger *et al.*, 2010). A principal component analysis (PCA) was performed separately for each key function using the standardized matrix to identify those functional traits that account for more variation. A cluster analysis based on Ward's Minimum Variance method and Euclidean distances was performed for each key function using the mean values of the first three principal components (Dumay *et al.*, 2004). We used the merging cost to determine the best cut-off distance for each dendrogram (Fränti *et al.*, 2002). To corroborate statistical differences among these groups, we used the first three PCA components and performed a multivariate analysis of variance (MANOVA) with Hotelling's pairwise comparisons, applying the Bonferroni correction. Next, we used locomotion and food acquisition clustering results to delimitate functional groups, *i.e.*, only species that were clustered in the same group for both functions belonged to the same functional group. In order to compare functional groups richness, diversity and evenness between habitats and seasons, species diversity indices were applied to functional groups (Stevens *et al.*, 2003; Schleuter *et al.*, 2010). Functional groups richness (FG-richness) represents the number of functional groups found in each pool; functional groups diversity (FG-diversity) was estimated based on the Shannon index; and functional groups evenness (FG-evenness) was estimated using Pielou's evenness index (Morin, 2011). For each index, differences among the four groups (permanent-dry, permanent-wet, temporary-dry and temporary-wet) were analysed performing a Kruskal-Wallis test followed by a Mann-Whitney U test for pairwise comparisons. All statistical analyses were performed using R software (R Core Team).

**Table 1.** List of species and principal food items. \*Based on: Soto-Galera (2006); Miller (2009); Schmitter-Soto *et al.* (2011); Hinojosa-Garro *et al.* (2013).

Order and family	Species	Diet*	Voucher specimens
Characiformes			
Characidae	<i>Astyanax aeneus</i> (Günther, 1860)	Plants, algae, invertebrates, fish	CNP:IBUNAM:20647
Cyprinodontiformes			
Poeciliidae	<i>Belonesox belizanus</i> Kner, 1860	Fish	CNP:IBUNAM:20646
	<i>Gambusia yucatana</i> Hubbs, 1936	Insects, crustacean	CNP:IBUNAM:20649
	<i>Heterandria bimaculata</i> (Heckel, 1848)	Plants, algae	CNP:IBUNAM:20642
	<i>Poecilia mexicana</i> Steindachner, 1863	Plants, algae	CNP:IBUNAM:20645
	<i>Poecilia orri</i> Fowler, 1943	Plants, algae	CNP:IBUNAM:20648
Rivulidae	<i>Xiphophorus maculatus</i> (Günther, 1866)	Plants, algae, insects	-
	<i>Cynodonichthys tenuis</i> Meek, 1904	Unknown	-
Perciformes			
Cichlidae	<i>Cichlasoma urophthalmus</i> (Günther, 1862)	Invertebrates, fish	CNP:IBUNAM:20644
	<i>Parachromis friedrichsthalii</i> (Heckel, 1840)	Insects, fish	CNP:IBUNAM:20651
	<i>Rocio octofasciata</i> (Regan, 1903)	Insects, crustacean	-
	<i>Thorichthys meeki</i> Brind, 1918	Gastropod, small crustaceans, detritus	CNP:IBUNAM:20643
Siluriformes			
Heptapteridae	<i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther, 1864)	Insects, crustaceans, fish	CNP:IBUNAM:20650
Synbranchiformes			
Synbranchidae	<i>Ophisternon aenigmaticum</i> Rosen & Greenwood, 1976	Crustaceans, gastropod, fish	CNP:IBUNAM:20652

**Table 2.** List of functional traits and their ecological meaning. For details of how functional traits were calculated see Villeger *et al.* (2010). Bw: body width; Bd: body depth; PFs: pectoral fin surface; CFs: caudal fin surface; 1: Karpouzi & Stergiou (2003); 2: Villéger *et al.* (2010); 3: Sibbing & Nagelkerke (2001); 4: Kramer & Bryant (1995); 5: Boyle & Horn (2006); 6: Gatz (1979); 7: Dumay *et al.* (2004); 8: Fulton *et al.* (2001); 9: Webb (1984).

Functional trait	Calculation	Ecological meaning	Reference
Food acquisition			
Oral gape surface	Mouth width multiplied by mouth depth divided by body width multiplied by body depth	Nature/size of food items	1,2
Oral gape shape	Mouth depth divided by mouth width	Capturing method of food items	1
Oral gape position	Distance from the top of the mouth to the bottom of the head divided by head depth	Feeding method in the water column	2, 3
Gill raker length	Length of the longest gill raker divided by head depth	Filtering ability or gill protection	2, 3
Relative gut length	Gut length divided by body standard length	Processing of energy poor resources	4
Relative eye size	Eye diameter divided by head depth	Prey detection	2, 5
Locomotion			
Eye position	Distance between the eye to the bottom of the head divided by head depth	Vertical position in the water column	6
Body transversal shape	Body depth divided by body width	Vertical position in the water column and hydrodynamism	3
Body transversal surface	$\frac{\ln\left(\frac{\pi}{4} \times Bw \times Bd\right) + 1}{(\ln biomass + 1)}$	Mass distribution along the body for hydrodynamism	2
Pectoral fin position	Distance to the insertion of the pectoral fin divided by body depth	Pectoral fin use for maneuverability	7
Aspect ratio of the pectoral fin	Square of pectoral fin length divided by pectoral fin surface	Pectoral fin use for propulsion	2, 8
Caudal peduncle throttling	Caudal fin depth divided by caudal peduncle minimal depth	Caudal propulsion efficiency through reduction of drag	9
Aspect ratio of the caudal fin	Square of caudal fin depth divided by caudal fin surface	Caudal fin use for propulsion and/or direction	9
Fin surface ratio	Two times the pectoral fin surface divided by caudal fin surface	Main type of propulsion between caudal and pectoral fins	2
Fin-surface to body-size ratio	$\frac{(2 \times PFs) + CFs}{\pi/4 \times Bw \times Bd}$	Acceleration and/or manoeuvrability efficiency	2

## Results

During the study, we captured 3,169 individuals representing 14 species in six families (Table 1). These species represent the entire set of species reported for the system in 14 years of sampling (Zambrano *et al.*, 2006; Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010). For food acquisition, the first three Principal Components described 77 % of the total variation (Table 3). The first Component was strongly correlated with gut length and oral gape shape, which varied inversely. The second Principal Component had a strong correlation with oral gape position and eye size. The third principal component was correlated with the length of the gill raker. For the key function of locomotion, the first three Principal Components accounted for 69 % of the total variation (Table 3). The first Component correlated with aspect ratio of the caudal fin and caudal peduncle throttling. The second Component correlated with fin surface to body size ratio and pectoral fin position. The third Component was correlated with the fin surface ratio.

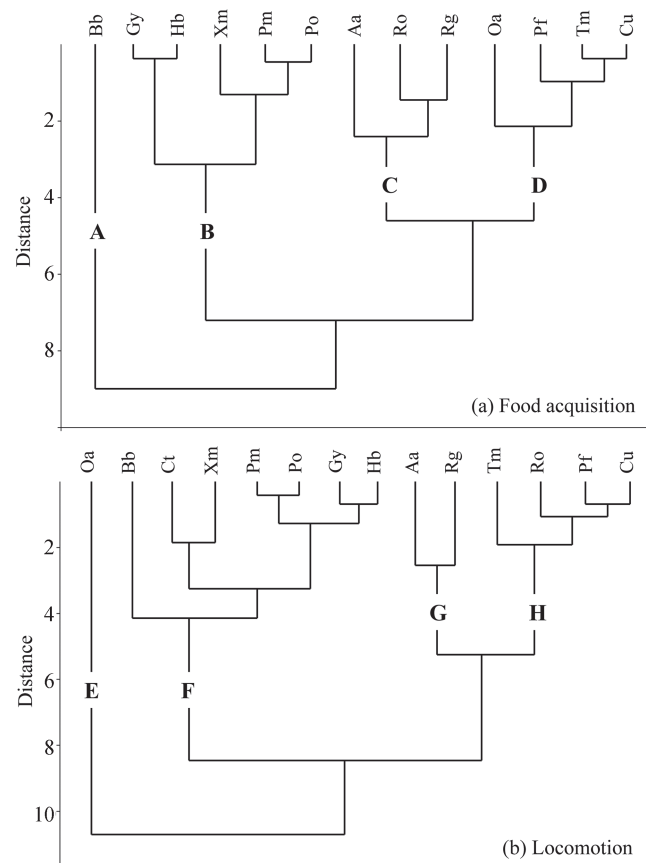
**Table 3.** Results of the Principal Component Analysis for the functional traits of the key functions: food acquisition and locomotion. For each Principal Component, the highest correlations (>50) are highlighted in bold.

Functional trait	PC 1	PC 2	PC 3
Food acquisition			
Explained variance (%)	34.31	24.24	18.13
Oral gape surface	-0.36	0.48	-0.30
Oral gape shape	<b>-0.53</b>	0.24	0.21
Oral gape position	0.27	<b>0.62</b>	-0.24
Gill raker length	0.01	0.20	<b>0.89</b>
Gut length	<b>0.57</b>	-0.17	0.003
Eye size	0.44	<b>0.51</b>	0.13
Locomotion			
Explained variance (%)	30.66	20.92	17.58
Eye position	0.06	-0.33	0.07
Body transversal shape	0.33	-0.12	0.46
Body transversal surface	0.17	-0.09	0.41
Pectoral fin position	-0.17	<b>0.60</b>	0.03
Aspect ratio of the pectoral fin	0.48	0.09	-0.33
Caudal peduncle throttling	<b>0.53</b>	0.17	-0.06
Aspect ratio of the caudal fin	<b>0.54</b>	0.14	-0.20
Fin surface ratio	0.14	0.14	<b>0.67</b>
Fins surface to body size ratio	-0.08	<b>0.66</b>	0.11

For the two key functions, four groups were recognized using cluster analysis (Fig. 2). For food acquisition, *B. belizanus* was the only member of group A (piscivore). All species of group B were identified as omnivore-herbivore and belonged to the same family (Poeciliidae). Group C included three omnivore-carnivore taxonomically unrelated species (*A. aeneus*, *R. octofasciata* and *R. guatemalensis*). Despite taxonomical differences, three species of Cichlidae and the obscure swamp eel (*O.*

*aenigmaticum*) were clustered in the group D (omnivore-carnivore). For locomotion, *O. aenigmaticum* was the only member of group E (anguilliform locomotion). All species of group F belonged to the same family (Poeciliidae) except *C. tenuis* (Rivulidae). Group G included two taxonomically unrelated species, *A. aeneus* (Characidae) and *R. guatemalensis* (Pimelodidae). Group H included all species of the Cichlidae family. The MANOVA showed significant differences between every group for food acquisition ( $F(18)=407.8$ ;  $\Lambda=0.006$ ;  $p<0.01$ ) and locomotion ( $F(27)=435.8$ ;  $\Lambda=0.002$ ;  $p<0.01$ ).

Considering food acquisition and locomotion together, we determined six functional groups with different ecological characteristics (Table 4). The functional group VI had the highest number of redundant species (5) all of which belong to the Poeciliidae family. Similarly, high redundancy was found within the functional group V, grouping all species from the Cichlidae family, except for *R. octofasciata*. In contrast, three functional groups were represented by single species: *B. belizanus* (I), *O. aenigmaticum* (III) and *R. octofasciata* (IV). Regardless of taxonomical differences, *A. aeneus* and *R. guatemalensis* were representatives of the same functional group (II).



**Fig. 2.** Cluster analyses of the functional traits data. Dendrograms show groups for food acquisition (A, B, C, and D) and locomotion (E, F, G, and H). Species identities (IDs) correspond to the first letter of the genus and species names.



We recorded all functional groups in both seasons. However, permanent pools during the dry season presented a significant lower FG-richness ( $H(3)=956$ ,  $p<0.05$ ), lower FG-diversity ( $H(3)=7.86$ ,  $p<0.05$ ) and higher FG-evenness ( $H(3)=11.82$ ,  $p<0.01$ ) (Table 5). During the dry season permanent pools were dominated by group VI (Poeciliidae), and temporary pools by group IV (*R. octofasciata*) (Fig. 3). Group II (*A. aeneus* and *R. guatemalensis*) presented low

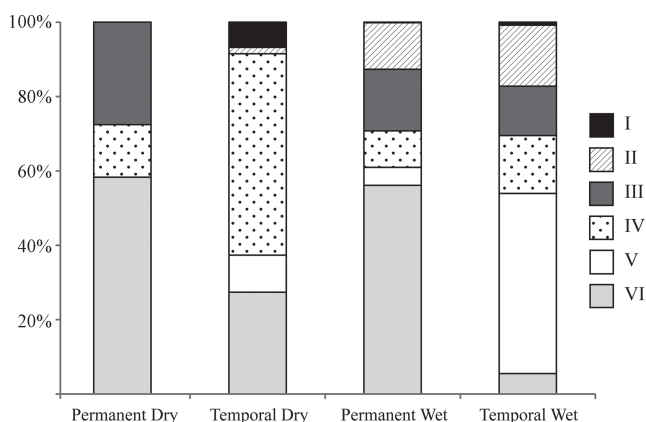
biomass abundance during the dry season and Group I (*B. belizanus*) was only present in temporary pools, with low biomass abundance. During the wet season functional group VI dominated in the permanent pools, but group V (Cichlidae) dominated in the temporary pools. All functional groups were detected in temporary pools during the wet season and similar structure was found between habitats, except for an inverse proportion between group V and VI.

**Table 4.** Functional groups and their ecological characteristics. Letter A-H: result from clustering analysis. \*Based on functional analysis and fish diet presented in Table 1.

Species	Food acquisition	Locomotion	Functional group	Ecological characteristics*
<i>Belonesox belizanus</i>	A	F	I	Piscivore, open water habitat in middle and high water column level, principally uses pectoral fins for motility.
<i>Astyanax aeneus</i> <i>Rhamdia guatemalensis</i>	C	G	II	Omnivore-carnivore, open water (Aa) and benthic (Rg) habitat, principally uses caudal fin for motility.
<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	D	E	III	Primarily carnivore, anguilliform locomotion, benthic habitat.
<i>Rocio octofasciata</i>	C	H	IV	Carnivore, shelter habitat, middle-low water column level.
<i>Parachromis friedrichsthalii</i> <i>Thorichthys meeki</i> <i>Cichlasoma urophthalmus</i>	D	H	V	Primarily carnivore, shelter habitat, middle-low water column level.
<i>Gambusia yucatana</i> <i>Heterandria bimaculata</i> <i>Poecilia mexicana</i> <i>Poecilia orri</i> <i>Xiphophorus maculatus</i>	B	F	VI	Omnivore-herbivore, forages near the surface, principally uses pectoral fins for motility.
<i>Cynodonichthys tenuis</i>	—	F	—	Principally uses pectoral fins for motility. Essentially nothing is known about its feeding habits.

**Table 5.** Diversity indices applied to functional groups. \*Significant differences among the four groups ( $p<0.05$ ).

Water body	Season	FG-richness	FG-diversity	FG-evenness
Permanent	Dry	1.6±0.5*	0.37±0.3*	0.95±0.04*
Temporal	Dry	4.2±0.8	0.92±0.2	0.62±0.15
Permanent	Wet	3.8±1.3	0.74±0.4	0.59±0.09
Temporal	Wet	3.6±1.1	0.8±0.4	0.65±0.08



**Fig. 3.** Relative biomass abundance of functional groups among habitats and seasons.

## Discussion

Our results show functional niche segregation among groups, in both food acquisition and locomotion. After constructing functional groups, high functional redundancy was found within group VI and group V, which are represented by members of the Poeciliidae and Cichlidae families, respectively. Functional redundancy in local communities may lead to greater stability of abundance and biomass over time (Rice *et al.*, 2013), since the loss of one species can be compensated by another with a similar function (Tilman *et al.*, 1997; Hooper *et al.*, 2005). In contrast, group I, III and IV were formed by a single species (*B. belizanus*, *O. aenigmaticum* and *R. octofasciata*, respectively), which represent unique ecological functions in this wetland. The loss or addition of functional unique species directly affects ecosystem processes (Scherer-Lorenzen, 2005), thus, these three species are key to maintain some aspects of the ecosystem functioning.

Not all species were functionally grouped with taxonomical related species. For example, *A. aeneus* and *R. guatemalensis* occurred in the same functional group despite being taxonomically unrelated. The classification of species in functional groups transcends taxonomic boundaries, but they are not independent of phylogeny

in the sense that frequently species in the same family or genus tend to share common traits (Bellwood *et al.*, 2002; Dumay *et al.*, 2004; Devictor *et al.*, 2010). Our results showed this dependency between phylogeny and functional attributes within Poeciliidae (omnivore-herbivore and middle-high water column level) and Cichlidae (omnivore-carnivore and middle-low water column level) families. A remarkable exception is *B. belizanus* (Poeciliidae); the only strict piscivore of the community, this species exhibits a unique function for food acquisition but shares functional attributes of locomotion with other members of the Poeciliidae family (middle-high water column level). Similarly, *O. aenigmaticum* is the only species with anguilliform locomotion but has food-acquisition attributes similar to members of the Cichlidae family (omnivore-carnivore). These results support the advantages of clustering species independently for locomotion and food acquisition to achieve a higher detail in niche partitioning.

The concept of functional redundancy implies that some species may play similar roles in ecosystems (Rosenfeld, 2002). However, the functional niche of a given species not only depends on ecological processes related to morphology or physiology but also is modified by demographic attributes and responses to environmental factors (Rosenfeld, 2002; Violle *et al.*, 2007). Additionally, different species may have the same characteristics in some functional aspect, but they can differ in others; therefore, redundancy is reduced among species when considering various functions simultaneously (Gamfeldt *et al.*, 2008). In this sense, to be more redundant, two species should belong to the same functional group and have the same range of tolerance to the environment (Rosenfeld, 2002). Under this assumption, it is always possible to separate two species choosing an appropriate niche axis (Morin, 2011). However, a relevant task for future research consists in identifying the most relevant functional traits linked to ecosystem functioning.

Ours results suggest that environmental conditions during the dry season in permanent pools may act as environmental filters for the fish community, as they had a strong effect on FG-richness, FG-diversity and FG-evenness. Environmental filters restrict both the occurrence and abundance of species (Hooper *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2006; Mason *et al.*, 2008). Therefore, when environmental filters are strong drivers of community structure, the most abundant species have similar niches, allowing them to tolerate harsh conditions (Zobel, 1997; Mason *et al.*, 2008). Previous studies have shown that even though permanent pools are connected to groundwater, environmental conditions are characterized by a very low concentration of dissolved oxygen (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010). These pools were dominated by functional group VI (Poeciliidae), which can tolerate extreme conditions of salinity, temperature and hypoxia (Meffe & Snelson, 1989), whereas the species of group III (*O. aenigmaticum*) is a facultative air-breather (Ishimatsu, 2012).

As we hypothesized, functional group structure was modified in permeant pools during the dry season, when low dissolved oxygen concentration may act as an environmental filter. In contrast, during the wet season, substantial expansion of habitat occurred and all pools were completely connected for at least two months (August and September). During this season, our results show a stable functional group structure between habitats, a higher FG-richness and FG-diversity, and niche partitioning among the structure of functional groups. These results support the idea that floods reduce spatial variability among local communities (Thomaz *et al.*, 2007), and suggest a high availability of food sources and favourable environmental conditions. Functional niche partitioning may result in a compatible use of resources (Tilman, 1982; Mason *et al.*, 2007; Córdova-Tapia *et al.*, 2015), which allow species to coexist (MacArthur & Levins, 1967), thus leading to an increase in ecosystem productivity and nutrient retention (Hooper *et al.*, 2005; Scherer-Lorenzen, 2005). Further research is needed to test these particular hypotheses related to assembly rules in different habitats and seasons.

Functional groups based on species similarities in food acquisition and locomotion allowed us to understand niche partitioning within a community. This was useful to determine functional redundancy, which was not strictly dependent on taxonomical identities. In this tropical wetland, the hydrological dynamic changes functional groups structure, particularly in permanent pools during the dry season, where environmental filtering may play an essential role shaping community assembly.

### Acknowledgements

Research funded by Universidad Nacional Autónoma de México - Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIT-IN206114) and Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología (CONACYT) through Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM; Scholarship 280585). We thank Amigos de Sian Ka'an A. C. and the Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) for facilities and support. Thanks to Karen Levy, Luis Escalera and Angel Merlo for their comments on an early version of the manuscript. We are grateful to Rodrigo Pacheco, Daniel Manzur, Julio Díaz, Carlos Sumano, Nuria Pérez, Pablo López, Víctor Hernández, Shanty Acosta and Jorge Jiménez for their hard work during field sessions. Sampling permit: SEMARNAT FAUT-0112.

### References

- Aguilar-Medrano, R. & Calderon-Aguilera L. E. 2015. Redundancy and diversity of functional reef fish groups of the Mexican Eastern Pacific. *Marine Ecology*, 37: 119-133.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli & B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9: 1146-1156.

- Bellwood, D. R., P. C. Wainwright, C. J. Fulton & A. Hoey. 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology*, 16: 557-562.
- Bordignon, C. R., L. Casatti, M. A. Pérez-Mayorga, F. B. Teresa & G. L. Brejão. 2015. Fish complementarity is associated to forests in Amazonian streams. *Neotropical Ichthyology*, 13: 579-590.
- Boyle, K. S. & M. H. Horn. 2006. Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 319: 65-84.
- Brown, J. H., B. J. Fox & D. A. Kelt. 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *The American Naturalist*, 156: 314-321.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden & N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48: 1079-1087.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7: 241-253.
- CONAGUA, 2013. Reporte del Clima en México. Servicio Meteorológico Nacional. México, 23p.
- Córdova-Tapia, F., M. Contreras & L. Zambrano. 2015. Trophic niche overlap between native and non-native fishes. *Hydrobiologia*, 746: 291-301.
- Córdova-Tapia, F. & L. Zambrano. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24: 78-87.
- Devictor, V., D. Mouillot, C. Meynard, F. Jiguet, W. Thuiller & 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.
- Díaz, S. & M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 646-655.
- Duffy, J. E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99: 201-219.
- Dumay, O., P. S. Tari, J. A. Tomasini & D. Mouillot. 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, 64: 970-983.
- Escalera-Vázquez, L. H. & L. Zambrano. 2010. The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in a tropical wetland. *Freshwater Biology*, 55: 2557-2569.
- Fonseca, C. R. & G. Ganade. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89: 118-125.
- Fränti, P., O. Virtajoki & T. Kaukoranta. 2002. Branch-and-bound technique for solving optimal clustering. *International Conference on Pattern Recognition*, 2: 232-235.
- Fulton, C. J., D. R. Bellwood & P. C. Wainwright. 2001. The relationship between swimming ability and habitat use in wrasses (Labridae). *Marine Biology*, 139: 25-33.
- Gamfeldt, L., H. Hillebrand & P. R. Jonsson. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89: 1223-1231.
- Gatz, A. J., Jr. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60: 711-718.
- Gondwe, B. R. N., S. H. Hong, S. Wdowski & P. Bauer-Gottwein. 2010. Hydrologic dynamics of the ground-water-dependent Sian Ka'an wetlands, Mexico, derived from InSAR and SAR data. *Wetlands*, 30: 1-13.
- Hinojosa-Garro, D., J. Arceo-Gómez, L. Zambrano & L. H. Escalera-Vázquez. 2013. Fish diet composition in permanent and semi-permanent pools in tropical wetlands of the Yucatan Peninsula. *Neotropical Ichthyology*, 11: 881-890.
- Hoinghaus, D. J., K. O. Winemiller & J. S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblages structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34: 324-338.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, III, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer & D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3-35.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19: 166-172.
- Ishimatsu, A. 2012. Evolution of the cardiorespiratory system in air-breathing fishes. *Aqua-BioScience Monographs*, 5: 1-28.
- Karpouzi, V. S. & 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.
- Kramer, D. L. & M. J. Bryant. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet - the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes*, 42: 129-141.
- Lawton, J. H. & V. K. Brown. 1994. Redundancy in ecosystems. Pp. 255-270. In: Schulze, E. D. & H. A. Mooney (Eds.). *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin, Springer, 525p.
- Loftus, W. F. & J. A. Kushlan. 1987. Freshwater fishes of southern Florida. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 31: 147-344.
- MacArthur, R. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, P. Irz & C. Argillier. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, 153: 441-452.
- Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, J. B. Wilson & C. Argillier. 2008. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology*, 77: 661-669.
- Meffe, G. K. & F. F. Snelson (Eds.). 1989. *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Englewood Cliffs, Prentice Hall, 424p.
- Miller, R. R. (Ed.). 2009. *Peces dulceacuicolas de México*. Ciudad de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 559p.



- Morin, P. J. (Ed.). 2011. Community ecology. Oxford, Wiley Blackwell, 424p.
- Mouchet, M. A., M. D. M. Burns, A. M. Garcia, J. P. Vieira & D. Mouillot. 2013. Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos*, 122: 247-257.
- Mouillot, D., O. Dumay & J. A. Tomasini. 2006. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71: 443-456.
- Naem, S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology*, 83: 1537-1552.
- Naem, S. & J. P. Wright. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6: 567-579.
- Rice, J., N. Daan, H. Gislason & J. Pope. 2013. Does functional redundancy stabilize fish communities?. *ICES Journal of Marine Science*, 70: 734-742.
- Rosenfeld, J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98: 156-162.
- Scherer-Lorenzen, M. 2005. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. In: Barthlott, W., E. Linsenmair & S. Porembski (Eds.). *Biodiversity: Structure and Function*. Oxford, EOLSS Publishers.
- Schleuter, D., M. Daufresne, F. Massol & C. Argillier. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80: 469-484.
- Schmitter-Soto, J. J. (Ed.). 1998. *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. San Cristóbal de las Casas, ECOSUR, 239p.
- Schmitter-Soto, J. J., L. E. Ruiz-Cauich, R. L. Herrera & D. González-Solís. 2011. An index of biotic integrity for shallow streams of the Hondo River basin, Yucatan Peninsula. *Science of the Total Environment*, 409: 844-852.
- Sibbing, F. A. & L. A. J. Nagelkerke. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10: 393-437.
- Soto-Galera, E. 2006. *Ictiofauna de los corredores biológicos Sierra Madre del Sur y Selva Maya Zoque*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Y026.
- Srivastava, D. S. & M. Vellend. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation?. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 267-294.
- Stevens, R. D., S. B. Cox, R. E. Strauss & M. R. Willig. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6: 1099-1108.
- Teresa, F. B. & L. Casatti. 2012. Influence of forest cover and mesohabitat types on functional and taxonomic diversity of fish communities in Neotropical lowland streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 21: 433-442.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini & R. L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579: 1-13.
- Tilman, D. (Ed.). 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton, Princeton University Press, 296p.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In: Levin, S. A. (Ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*. San Diego, Academic Press.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.
- Trexler, J. C., W. F. Loftus & S. Perry. 2005. Disturbance frequency and community structure in a twenty-five year intervention study. *Oecologia*, 145: 140-152.
- Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernández & 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 & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116: 882-892.
- Webb, P. W. 1984. Form and function in fish swimming. *Scientific American*, 251: 72-82.
- Zambrano, L., E. Vázquez-Domínguez, D. García-Bedoya, W. F. Loftus & J. C. Trexler. 2006. Fish community structure in freshwater karstic water bodies of the Sian Ka'an Reserve in the Yucatan peninsula, Mexico. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17: 193-206.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence?. *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 266-269.

Submitted October 02, 2015

Accepted April 11, 2016 by Fernando Pelicice

## Capítulo IV

# The dynamic role of environmental filtering in the structure of fish communities in tropical wetlands

Fernando Córdova-Tapia, Víctor Hernández-Marroquín y Luis Zambrano

Sometido a la revista *Functional Ecology*

# The dynamic role of environmental filtering in the structure of fish communities in tropical wetlands

(Sometido a la revista *Functional Ecology*)

Fernando Córdova-Tapia<sup>\*a</sup>, Víctor Hernández-Marroquín<sup>b</sup> and Luis Zambrano<sup>a</sup>

## Summary

1. Understanding the mechanisms that structure communities has been a major challenge in ecological theory. There are two main hypotheses regarding the deterministic processes that can structure communities: limiting similarity and environmental filtering. In wetlands with a clear seasonal hydroperiod (wet and dry seasons), fish communities experience successive habitat contractions and expansions, with a high mortality rate during the dry season. In the Sian Ka'an Biosphere Reserve, several permanent pools serve as refuges for fish during the dry season, when they must tolerate harsh conditions.
2. In this study, we tested the role of environmental filtering in structuring fish communities along an environmental gradient in permanent pools. We analyzed fish communities using a functional dispersion index weighted by the relative abundance of species, and the results were compared against a null model. This method was performed for five permanent pools in three successional stages of the dry season.
3. There was clear environmental differentiation between the wetland and the pools, and an environmental gradient became evident as the dry season progressed. At the beginning of the dry season, no single community differed significantly in its functional dispersion relative to the random expectation. However, as the season progressed, significantly lower functional dispersion was recorded at all sites except one. As the season progressed, the community structure shifted from a scenario with high functional diversity to a scenario in which dominant species share functional attributes that are suited to withstand harsh conditions (herbivore-omnivores, forage near the surface and tolerance to extreme environmental conditions).
4. Our study supports the idea that environmental filters have a major role in community structure during the dry season. Additionally, it shows the dynamic role of environmental filtering along an environmental gradient. We suggest that the functional approach used in this study can be applied to a broad range of biological communities to understand the dynamic role of assembly rules in structuring communities.

## Introduction

Understanding the mechanisms that structure communities has been a major challenge in ecological theory (Morin, 2011). In the past decade, there has been a resurgence of interest in community assembly theory (HilleRisLambers *et al.*, 2012) related to the recognition that the processes behind community assembly are key to understanding ecosystem function and biodiversity maintenance (Fukami, 2004; Mason *et al.*, 2008). According to the assembly rules theory, non-random patterns in the composition of species suggest assembly processes; thus, when a combination of species taken randomly from a regional community cannot exist locally, it can be inferred that an assembly rule is acting on the local community (Morin, 2011). There are two main hypotheses regarding the deterministic processes that can structure communities: limiting similarity and environmental filters. Both hypotheses have been supported by empirical studies (Götzenberger *et al.*, 2012; HilleRisLambers *et al.*, 2012), so the question is which of them has a greater influence on the structure of communities at different spatial and temporal scales (Mouillot *et al.*, 2007).

The limiting similarity process occurs when there is competitive exclusion among similar species (MacArthur & Levins, 1967). Assuming homogenous resource availability, species with high niche overlap should be less abundant than species with less overlap (Loreau, 2000; Mason *et al.*, 2008), facilitating niche complementarity (Tilman, 1982; Stubbs & Wilson, 2004; Mason *et al.*, 2007). In turn, the environmental filtering hypothesis establishes that harsh conditions act as filters, allowing the persistence of traits that are necessary to tolerate them; thus, a lower functional diversity is expected than would occur by chance (Zobel, 1997). Environmental filters limit both species occurrences and abundances (Hooper *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2007; Mason *et al.*, 2008). Therefore, if environmental filters are responsible for the structure of a community, the most abundant species are expected to have similar niches, which allow them to tolerate the conditions imposed by the filter (Zobel, 1997; Mason *et al.*, 2008). Studies have shown that environmental conditions drive community structure patterns at a regional scale, while interactions between species prevail locally (Brown *et al.*, 2000; Silvertown *et al.*, 2006; Mason *et al.*, 2007). However, the mechanisms by which assembly rules structure natural communities along an environmental gradient remain unclear (Mouchet *et al.*, 2013).

The study of functional diversity today aims to incorporate functional traits in ecological studies (Balvanera *et al.*, 2006; Cadotte *et al.*, 2011; Córdova-Tapia & Zambrano, 2015). Furthermore, functional diversity has been proposed as a useful framework for understanding the relations among diversity,

community structure, and ecosystem functioning (Tilman *et al.*, 1997; Chapin *et al.*, 2000; Díaz & Cabido, 2001; Naeem & Wright, 2003). Previous studies have shown the usefulness of functional traits in elucidating assembly rules in communities (Bellwood *et al.*, 2002; Hoinghaus *et al.*, 2007; Mason *et al.*, 2008; Götzenberger *et al.*, 2012). Thus, functional diversity is an excellent tool for studying the fish communities at different trophic levels in natural environments (Duffy, 2002; Petchey *et al.*, 2002; Raffaelli *et al.*, 2002; Córdova-Tapia).

Recent approaches attempt to test assembly rules in fish communities using functional diversity and co-occurrence null models (see Mouillot *et al.*, 2007; Mouchet *et al.*, 2013). However, assembly rules can be difficult to detect through co-occurrence patterns due to two reasons: (i) competitive exclusion between pairs of species with similar niches may have occurred before the study, and (ii) two similar species are likely to coexist regardless of whether one species has a high abundance while the other has low abundance or both species have low abundances (Mason *et al.*, 2008). Accordingly, the use of abundance rather than co-occurrence patterns could be the key for detecting the effect of assembly rules in the structuring of communities (Mason *et al.*, 2008; Laliberté & Legendre, 2010). Similarly, functional richness is strongly influenced by the presence/absence of species; thus, a more appropriate approach to test assembly rules is based on the functional dissimilarity of species weighted by their relative abundance (i.e., functional dispersion, FDis).

The Sian Ka'an Biosphere Reserve (SKBR) provides a unique opportunity for the study of freshwater fish communities that do not experience anthropogenic alterations (Zambrano *et al.*, 2006) to understand how communities are shaped by assembly rules. In wetlands with a clear seasonal hydroperiod (wet and dry seasons), fish communities experience successive habitat contractions and expansions, with a high mortality rate during the dry season (Loftus & Kushlan, 1987; Trexler *et al.*, 2005). In SKBR, several permanent pools are connected with the groundwater system and serve as refuges for fish during the dry season, when they must tolerate harsh conditions (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010). During the wet season, the whole area is flooded, allowing fish dispersion and the colonization of new habitats. Previous studies have suggested that assembly rules have a dynamic role in structuring fish communities, in which niche complementarity has a stronger effect during the wet season while environmental filtering acts during the dry season. In this study, we combine a functional dissimilarity index weighted by relative abundance and contrasted with null models (standardized effect size of functional dispersion, SESFDis; Mason *et al.*, 2013) to provide a reliable test for environmental

filtering along a stress gradient during the dry season (beginning, middle and end of the season). We hypothesize that if the effect of environmental filtering increases in strength while the intensity of harsh conditions rises, then a reduction in functional dispersion is expected as the dry season progresses.

## Materials and methods

### *Study site*

Our study was carried out in a freshwater wetland located inside the Sian Ka'an Biosphere Reserve (SKBR, total area  $\sim 5,300 \text{ km}^2$ ), on the eastern coast of the Yucatán Peninsula, Mexico, a calcareous low plateau (Fig. 1). Approximately 30 % of the SKBR consists of wetlands with a hydroperiod marked by a distinct wet (May to January; maximum rainfall of 377 mm) and a distinct dry season (February to April; minimum rainfall of 19 mm) (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010; CONAGUA, 2013). During the wet season, heavy rainfall leads to the interconnection of wetlands, freshwater swamp forests and a variety of freshwater systems. These wetlands are relatively free from anthropogenic effects, non-native species, and have an unaltered hydrological regime (Zambrano *et al.*, 2006). The particular wetland area used in our study ( $\sim 5 \text{ km}^2$ ;  $19^\circ 48' 27.11'' \text{N}$ ,  $87^\circ 40' 58.17'' \text{W}$ ) is covered with periphyton mats (Zambrano *et al.*, 2006) and a flooded dense matrix of sawgrass (*Cladium jamaicense* Crantz), gulf-coast spikerush (*Eleocharis cellulosa* Torrey), and cattail (*Typha domingensis* Persoon) (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010). Scattered throughout the wetland, there are small permanent pools ( $\sim 3 \text{ m}^2$  and  $\sim 50 \text{ cm}$  deep) called 'petenes', which are surrounded by islands that are populated mainly by palm trees (*Acroelorrhaphis wrightii* Grisebach & Wendland). During the dry season these pools disconnect from the wetland and serve as refuges for fish species, which must tolerate harsh conditions (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010). We sampled five of these permanent pools with a mean between-pool distance of 75 m.

### *Sampling*

Sampling took place at the beginning (February), middle (March) and end (April) of the 2015 dry season. To examine changes in environmental conditions during the dry season, we measured depth, temperature, dissolved oxygen (DO) and pH in each of the five pools. Depth (cm) was measured with a pre-measured heavy rope. Temperature, DO, and pH were measured using a multiparameter sonde (HANNA HI-9828) placed at 20 cm below water surface. Three independent samples were taken within each pool between 10:00 and 13:00 hours. This procedure was repeated for three consecutive days. For comparison, we used the same protocol in one temporal pool of the main wetland. This pool was located at 50 meters from the nearest permanent pool. This site was selected as previous studies have

shown that its depth (>60 cm) allow it to maintain water during the dry season (Córdova-Tapia & Zambrano, 2016).

Fish sampling was performed using four un-baited Gee's minnow traps (42 cm, 2 mm mesh), two of which had a funnel-entrance diameter of 3 cm, and two with an entrance of 4 cm. Traps were set for 24 hours (a sampling period) and repeated for three consecutive days in each pool. Traps were only partially submerged to avoid fish mortality due to low oxygen concentrations prevailing at night. At the end of each sampling period, individuals were collected, identified according to Schmitter-Soto (1989) and then released *in situ* to avoid disturbing the community structure. This method has proved to be efficient and robust to sample fish in this system due to the small size of the pools (~3 m<sup>2</sup> in area and ~50 cm deep), and the relatively short life-span and small size (< 10 cm total length) of the fish species; all species recorded in the system have been caught using this method in previous studies (Zambrano *et al.*, 2006; Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010; Córdova-Tapia & Zambrano, 2016).

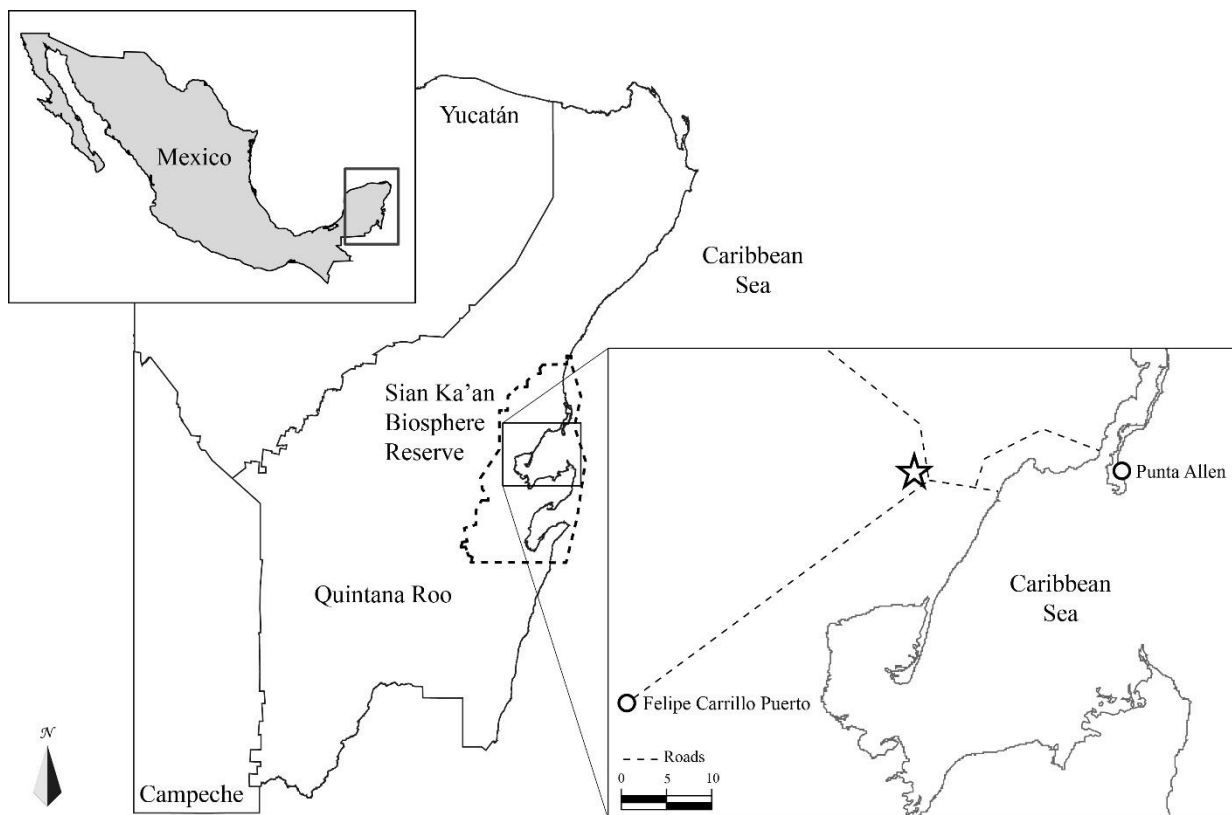


Fig. 1. Geographic location of study site (white star) in Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo State, Eastern Mexico. Dotted lines in state map depict the SKBR. Dotted lines in detail map are unpaved roads.



### *Functional characterization*

The functional characterization of the species was derived from the database in Córdova-Tapia & Zambrano (2016). The sampling for that study was performed using 25 un-baited minnow traps set for 24 hours for five consecutive days during May 2013. The functional characterization of fish species was based on the method proposed by Villéger *et al.* (2010), which considers 21 morphological measurements to calculate 15 functional traits (ecomorphological indices). For our analysis, however, we did not divide traits into different key functions (food acquisition and locomotion) to account for the complete functional variation in each species (Table 1) (Gatz 1979, Webb 1984, Kramer & Bryant 1995, Fulton *et al.* 2001, Sibbing & Nagelkerke 2001, Karpouzi & Stergiou 2003, Dumay *et al.* 2004, Boyle & Horn 2006, Villéger *et al.* 2010). See Córdova-Tapia & Zambrano (2016) for a complete description of the method, morphological measurements and ecomorphological indices used for functional characterization.

**Table 1.** List of functional traits and their ecological meaning.

Functional trait	Ecological meaning	Reference
Oral gape surface	Nature/size of food items	1,2
Oral gape shape	Capturing method of food items	1
Oral gape position	Feeding method in the water column	2, 3
Gill raker length	Filtering ability or gill protection	2, 3
Gut length	Processing of energy poor resources	4
Eye size	Prey detection	2, 5
Eye position	Vertical position in the water column	6
Body transversal shape	Vertical position in the water column and hydrodynamism	3
Body transversal surface	Mass distribution along the body for hydrodynamism	2
Pectoral fin position	Pectoral fin use for maneuverability	7
Aspect ratio of the pectoral fin	Pectoral fin use for propulsion	2, 8
Caudal peduncle throttling	Caudal propulsion efficiency through reduction of drag	9
Aspect ratio of the caudal fin	Caudal fin use for propulsion and/or direction	9
Fin surface ratio	Main type of propulsion between caudal and pectoral fins	2
Fin surface to body size ratio	Acceleration and/or maneuverability efficiency	2

1: Karpouzi & Stergiou 2003; 2: Villéger *et al.* 2010; 3: Sibbing & Nagelkerke 2001; 4: Kramer and Bryant 1995; 5: Boyle & Horn 2006; 6: Gatz 1979; 7: Dumay *et al.* 2004; 8: Fulton *et al.* 2001; 9: Webb 1984.

### *Data analysis*

For the statistical comparisons of depth, temperature, dissolved oxygen and pH, the mean of each variable was calculated for each pool in every stage of the dry season. As small differences were found among the permanent pools, we decided to group all pools and compare them to the main wetland. To test for differences in environmental variables (depth, temperature, dissolved oxygen and pH) a t-test was performed for each stage to compare the group of pools and the wetland. To test for significant differences among the stages for the pools and the wetland, a generalized linear model (GLM) with repeated measures was performed.

The use of functional traits combined with null models can provide a strong tool for testing assembly rules in communities (Götzenberger *et al.*, 2011). In this study, we used functional dispersion as an indicator of functional dissimilarity within communities and calculated the standardized effect size based on a randomized procedure. Functional dispersion (FDis) is an index that combines functional evenness (i.e., the regularity of the abundance distribution in the functional space) and functional divergence (i.e., the functional similarity of the dominant species in a community); it is independent of species richness and can be calculated by using any distance or dissimilarity measure, any number of traits, and from different trait types (Laliberté & Legendre, 2010). FDis is the mean distance of individual species to the centroid of all species in a multidimensional trait space; it accounts for species abundances by positioning the centroid toward the more abundant species and weighting the distances of individual species by their relative abundance. According to Laliberté and Legendre (2010), the weighted centroid of the species  $\times$  trait matrix ( $X=[x_{ij}]$ ) is computed as follows:

$$c = [c_i] = \frac{\sum a_j x_{ij}}{\sum a_j} \quad (\text{eqn 1})$$

where  $c$  is the weighted centroid in the  $i$ -dimensional space,  $a_j$  is the abundance of species  $j$ , and  $x_{ij}$  is the attribute of species  $j$  for trait  $i$ . FDis is the weighted mean distance to the weighted centroid,  $c$ , and is computed as

$$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j} \quad (\text{eqn 2})$$

where  $a_j$  is the abundance of species  $j$  and  $z_j$  is the distance of species  $j$  to the weighted centroid,  $c$ . The computations were performed using the R package FD (Laliberté *et al.*, 2015).

The FDis values were compared to a null model in which the abundances were randomized across species but remained fixed within sites (after Mason *et al.*, 2008). This procedure maintains the total abundance, species richness and functional richness of the observed communities identical to the randomized communities, thus producing a pure measure of the functional divergence based on the distribution of abundance (Laliberté & Legendre, 2010). We computed 1000 randomized communities for each site, and the FDis was calculated for each of these communities; the mean and standard deviation were used to calculate the standardized effect size of FDis (SESFDis) (Gotelli & McCabe, 2002). The SESFDis index provides a reliable test for changes in assembly processes along stress gradients (Mason *et al.*, 2013). This method was repeated separately for each site as follows:

$$SESFDis = \frac{Obs_{FDis} - exp_{FDis}}{SDexp_{FDis}} \quad (\text{eqn 3})$$


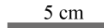











where  $Obs_{FDis}$  is the FDis from the observed data,  $exp_{FDis}$  is the mean of FDis for the 1000 randomized communities and  $SDexp_{FDis}$  is the standard deviation of FDis for the 1000 simulated communities. To determine if the observed FDis was lower than expected by chance, we used a one-tailed test, in which values below the confidence interval (-1.645) are considered statistically significant at  $P < 0.05$  (Veech, 2012). Additionally, we analyzed the overall effect among stages using a Mann-Whitney U test at  $\alpha = 0.05$ . This method provides an empirical test for the environmental filter hypothesis, as local communities with negative SESFDis values indicate a lower functional dispersion than expected by chance, thus implying that dominant species have a higher functional similarity.

## Results

A total of 2,828 individuals representing 12 species in six families were captured (Table 2). Only two species that had been previously reported in this system, *Cichlasoma urophthalmus* and *Poecilia orri* (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010; Córdova-Tapia & Zambrano, 2016) were absent from our collections. Overall, the relative abundance of species showed a shift in the dominant species structure along the successional stages of the dry season (Table 3). As the dry season progressed, a clear decline in abundance was observed for *A. aeneus* and *R. octofasciata*. In contrast, a clear increase in the abundance of

*H. bimaculata* and *X. maculatus* occurred. In February, the functional group VI (represented by members of the Poeciliidae family; Córdova-Tapia & Zambrano, 2016) accounted for 51% of the total fish abundance, whereas in April, this group represented 91% of the total abundance. In general, at the end of the dry season, the communities were dominated by three species, *X. maculatus*, *H. bimaculata*, and *G. yucatanana*.

**Table 2.** List of species, authorities and body forms in scale (grey bars represent 5 cm).

Family	Species (authorities)	Body Form
Characiformes		
Characidae	<i>Astyanax aeneus</i> (Günther, 1860)	 
Cyprinodontiformes		
Poeciliidae	<i>Belonesox belizanus</i> (Kner, 1860)	
	<i>Gambusia yucatanana</i> (Hubbs, 1936)	
	<i>Heterandria bimaculata</i> (Heckel, 1848)	
	<i>Poecilia mexicana</i> (Steindachner, 1863)	
	<i>Xiphophorus maculatus</i> (Günther, 1866)	
Rivulidae	<i>Cynodonichthys tenuis</i> (Meek, 1904)	
Perciformes		
Cichlidae	<i>Rocio octofasciata</i> (Regan, 1903)	
	<i>Thorichthys friedrichsthalii</i> (Heckel, 1840)	
	<i>Thorichthys meeki</i> (Brind, 1918)	
Siluriformes		
Heptapteridae	<i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther, 1864)	
Synbranchiformes		
Synbranchidae	<i>Ophisternon aenigmaticum</i> (Rosen & Greenwood, 1976)	

**Table 3.** Relative abundance of species and functional groups in pools among stages.

Species	Functional			
	Group*	February	March	April
<i>Belonesox belizanus</i>	I	0.4	0.3	0.1
<i>Astyanax aeneus</i>	II	12.7	3.8	2.5
<i>Rhamdia guatemalensis</i>		1.3	0.0	0.0
<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	III	0.1	0.6	0.5
<i>Rocio octofasciata</i>	IV	30.4	6.5	5.8
<i>Thorichthys friedrichsthalii</i>	V	3.5	0.0	0.3
<i>Thorichthys meekei</i>		0.9	0.2	0.0
<i>Gambusia yucatana</i>	VI	16.8	23.1	15.1
<i>Heterandria bimaculata</i>		19.3	28.7	30.8
<i>Poecilia mexicana</i>		1.0	3.9	2.2
<i>Xiphophorus maculatus</i>		13.6	32.8	42.8

\*Functional groups according to Córdova-Tapia & Zambrano, 2016.

There was clear environmental differentiation between the wetland and the pools (t-test; Table 4). Except for depth, these differences were statistically significant, and this occurred right from the onset of the dry season. In general, the wetland had a lower depth and a higher temperature, while the pools had a lower dissolved oxygen concentration and a lower pH. As the season progressed, the pools showed an environmental gradient, with a significant reduction (GLM repeated measure) in depth ( $F=5.32$ ,  $P<0.05$ ), an increase in temperature ( $F=6.64$ ,  $P<0.05$ ), and a reduction in pH ( $F=11.93$ ,  $P<0.05$ ); the dissolved oxygen concentration did not show a clear trend among the stages. The wetland conditions, on the other hand, showed a reduction in depth ( $F=75.64$ ,  $P<0.05$ ) and a decrease in the dissolved oxygen concentration ( $F=308$ ,  $P<0.05$ ).

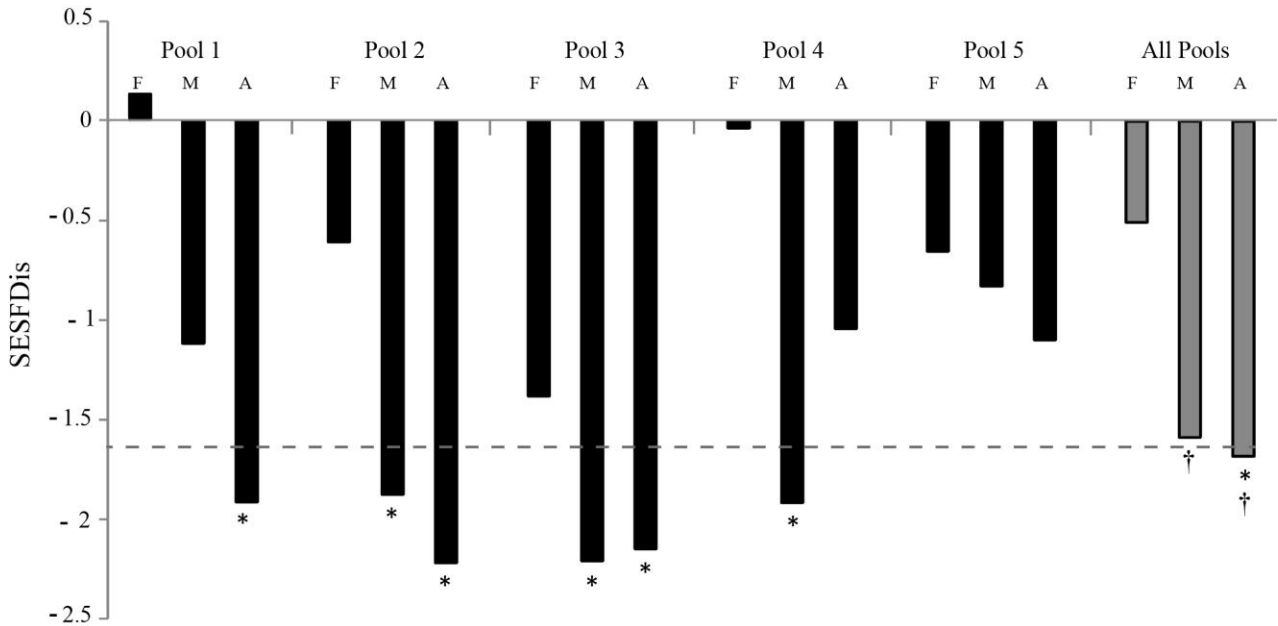
The functional dispersion in most pools (4/5) decreased significantly by the end of the dry season (Figure 2). At the beginning of the dry season, no single community differed significantly in its FDis relative to the random expectation. However, as the season progressed, significant differences were recorded at all sites except for site 5. Individually, these sites showed a lower FDis than expected by chance. The same effect became apparent when the five pools were considered together.



**Table 4.** Mean and standard deviation of environmental variables in pools and the wetland during each stage of the dry season.

		February	March	April
Depth (cm)	Pools	60±14 <sup>a</sup>	59±12 <sup>aϕ</sup>	50±7 <sup>bϕ</sup>
	Wetland	62±5.3 <sup>a</sup>	38±2.1 <sup>b</sup>	35±0.6 <sup>b</sup>
Temperature (°C)	Pools	26.1±0.3 <sup>aϕ</sup>	27±1.2 <sup>aϕ</sup>	27.4±0.7 <sup>bϕ</sup>
	Wetland	27.7±0.4	29.1±1.6	29.8±1.7
Dissolved Oxygen (mg/l)	Pools	0.8±0.2 <sup>aϕ</sup>	1.1±0.3 <sup>bϕ</sup>	0.7±0.01 <sup>aϕ</sup>
	Wetland	6.0±0.1 <sup>a</sup>	4.3±0.2 <sup>b</sup>	1.7±0.2 <sup>c</sup>
pH	Pools	7.4±0.1 <sup>aϕ</sup>	7.3±0.1 <sup>bϕ</sup>	7.2±0.1 <sup>bϕ</sup>
	Wetland	7.6±0.2	7.8±0.1	7.7±0.1

Different superscript letters (a, b, c) indicate significant differences among stages (GLM repeated measure), and superscript  $\phi$  indicates differences between pools and wetland (t-test). Significant differences at  $P < 0.05$ .



**Figure 2.** Standardized effect size values for functional dispersion (SESFDIs) across communities for each pool. Negative SESFDIs indicates that the observed value was lower than that expected at random. F: February; M: March; A: April; \*: One-tailed test  $P < 0.05$ ; †: Mann-Whitney test  $P < 0.05$ .

## Discussion

Our study supports the idea that environmental filters have a major role in community structure as environmental conditions worsen. We found a reduction in functional dispersion among the successional stages of the dry season. Furthermore, at the end of the dry season, no single pool had a significantly higher functional dispersion than expected by chance, indicating that niche complementarity effects did not play a dominant role in structuring the communities in this season. Biologically, this means that as the season progresses, the community structure shifted from a scenario with high functional diversity to a scenario in which dominant species share functional attributes that are suited to withstand harsh conditions (herbivore-omnivore, forage near the surface and tolerance to extreme environmental conditions). The consistency of these results across sites with different community structures at the beginning of the season supports the environmental filtering hypothesis. Additionally, these results suggest that environmental filtering increases in importance as environmental conditions worsen because significant differences between the observed and the null model were found only during the middle and end of the dry season.

Environmental filters restrict both the occurrence and abundance of species (Hooper *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2007; Mason *et al.*, 2008). When environmental filters are strong drivers of community structure, the most abundant species have similar niches, allowing them to tolerate harsh conditions (Zobel, 1997; Mason *et al.*, 2008). Our results are consistent with studies that explore the role of environmental filters in structuring communities in coastal lagoons (Mouillot *et al.*, 2007; Mouchet *et al.*, 2013) but contrast with those conducted in lakes, where niche complementarity has been found to be important for species coexistence (Mason *et al.*, 2008). In spite of the clear differences in the dynamics of the environmental characteristics in lakes, lagoons and wetlands, studies using functional traits to test assembly rules in wetlands have been scarce. Wetlands can be studied as a disturbance-influenced system, which may prevent competitive exclusion among species with similar niches (Roxburgh *et al.*, 2004; Mouillot *et al.*, 2013). Thus, disturbance dynamics in wetlands may be the key to understanding when environmental filtering has a strong effect on community assembly. A previous study in the same wetland based on functional groups showed that niche complementarity may be an important driver of community structure in the wet season, when there is a high availability of food sources and favorable environmental conditions (Córdova-Tapia & Zambrano, 2016).

The environmental gradient in this system is related to a decrease in water level, an increase in temperature, and a decrease in the dissolved oxygen concentration. These environmental conditions are interdependent: a reduction in depth has an effect on the temperature, as the Sun can heat a greater proportion of the water, and as a result, a decrease in the dissolved oxygen concentration is expected (Wetzel, 2001). In addition to important changes over time, we found clear differences in the environmental conditions between the wetland and the pools that follow this same pattern. Previous studies have shown that even though permanent pools are connected to the groundwater, they are characterized by a low concentration of dissolved oxygen (Escalera-Vázquez & Zambrano, 2010), most likely because of high temperatures. Low oxygen concentration is a direct threat to aquatic organisms and may have lethal effects on aquatic organisms (fish, macroinvertebrates and zooplankton) (Rao *et al.*, 2014; Ding *et al.*, 2016). The dissolved oxygen concentration in the pools was consistently lower than 1 mg/l throughout the season, suggesting that the communities within the pools were experiencing harsh conditions prior to the beginning of the study. What is clear, however, is that the DO concentration is highly likely to be working as an environmental filter that is gaining a more important role as time passes and the intensity of harsh conditions increases (Mouillot *et al.*, 2013).

Disturbances tend to affect some species differentially as a likely result of their disparities in biology and physiology (Mouillot *et al.*, 2013). Among the multiple causes of interspecific variation in species responses to environmental disturbances (e.g., historical abundance or geographical range), species biological attributes (i.e., phylogeny, ecology and physiology) most likely play a central role (Purvis *et al.*, 2000; Mercado-Silva *et al.*, 2012; Sirot *et al.*, 2015). Different species may share some functional characteristics but can differ in others; therefore, redundancy is reduced among species when considering various functions simultaneously (Gamfeldt *et al.*, 2008). In this sense, two species that belong to the same functional group can differ in their range of tolerance to the environment, making them less redundant (Rosenfeld, 2002). According to a previous study, the three species that were dominant at the end of the dry season (*X. maculatus*, *H. bimaculata*, and *G. yucatanana*) are members of the same functional group and belong to the same family (Poeciliidae); their functional traits can be summarized as follows: they are herbivore-omnivores, forage near the surface, and principally use pectoral fins for motility (Córdova-Tapia & Zambrano, 2016). The fact that these species are functionally similar is relevant in showing that competition between them does not play a central role in community structure during the months over which environmental conditions worsen. Indeed, members of the Poeciliidae family can tolerate extreme conditions of salinity, temperature and hypoxia

(Meffe & Snelson, 1989). Thus, these species may tolerate a reduction in food availability because they have a broad trophic niche and can feed from allochthonous food items that fall from the surrounding vegetation. This functional group may be considered redundant in functional traits related to locomotion and food acquisition, two of the biological functions used for classifying them in the same group; however, they can also be considered redundant in functional traits related to the tolerance of low oxygen concentrations, the main environmental stressor found at this particular site.

Our results show that the role of the environmental filters in structuring communities is dynamic along the successional stages of the dry season; therefore, an interesting topic for further research is to determine if assembly rules change with the beginning of the wet season, when a substantial expansion of habitat occurs and all pools are completely connected. In contrast to the dry season, previous studies suggest that the spatial variability among local communities is reduced during the wet season, and there is a high availability of food sources and favorable environmental conditions (Córdova-Tapia *et al.*, 2016). The functional approach used in this study allowed us to test assembly rules along an environmental gradient that develops over time as seasons progress over the year. We suggest that the functional approach used in this study can be applied to a broad range of biological communities to understand the dynamic role of assembly rules in structuring communities.

### **Acknowledgements**

Research funded by Universidad Nacional Autónoma de México - Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPPIIT-IN206114) and Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología (CONACYT) through Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM; Scholarship 280585). We thank Amigos de Sian Ka'an A. C. and the Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) for facilities and support. Thanks to Jorge A. Meave and Alfonso Valiente for their guidance during the development of the project. Thanks to Sébastien Villéger, Patricia Ornelas, Norman Mercado, Jaime Zuñiga and Edson Flores for their comments on an early version of the manuscript. We are grateful to Jorge Jiménez for his hard work during field sessions. Sampling permit: SEMARNAT FAUT-0112.

## References

- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli & B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9: 1146-1156.
- Bellwood, D. R., P. C. Wainwright, C. J. Fulton & A. Hoey. 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology*, 16: 557-562.
- Brown, J. H., B. J. Fox & D. A. Kelt. 2000. Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *The American Naturalist*, 156: 314-321.
- Boyle, K. S. & M. H. Horn. 2006. Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 319: 65-84.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden & N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48: 1079-1087.
- 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. Salal, S. E. Hobbie, M. C. Mack & S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- Córdova-Tapia, F. & L. Zambrano. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24: 78-87.
- Córdova-Tapia, F. & L. Zambrano. 2016. Fish functional groups in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 14: e150162.
- CONAGUA. 2013. Reporte del Clima en México. Servicio Meteorológico Nacional. México, 23p.
- Díaz, S. & M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 646-655.
- Ding, Y., Rong, N. & B. Shan. 2016. Impact of extreme oxygen consumption by pollutants on macroinvertebrate assemblages in plain rivers of the Ziya River Basin, north China. *Environmental Science and Pollution Research*, DOI 10.1007/s11356-016-6404-z.
- Duffy, J. E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99: 201-219.
- Dumay, O., P. S. Tari, J. A. Tomasini & D. Mouillot. 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, 64: 970-983.
- Escalera-Vázquez, L. H. & L. Zambrano. 2010. The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in tropical wetland. *Freshwater Biology*, 55: 2557-2569.
- Fukami, T. 2004. Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology*, 85: 3234-3242.
- Fulton, C. J., D. R. Bellwood & P. C. Wainwright. 2001. The relationship between swimming ability and habitat use in wrasses (Labridae). *Marine Biology*, 139: 25-33.



- Gamfeldt, L., Hillebrand, H. & P. R. Jonsson. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89: 1223-1231.
- Gatz, A. J. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60: 711–718.
- Götzenberger, L., F. Bello, K. A. Brathen et al. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87: 111-127.
- Gotelli & McCabe 2002 Gotelli, N. J. & D. J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83: 2091–2096.
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M. & M.M. Mayfield. 2012 Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst*, 43: 227–48.
- Hoeinghaus, D. J., K. O. Winemiller & J. S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblages structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34: 324-338.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer & D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3-35.
- Karpouzi, V. S. & 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.
- Kramer, D. L. & M. J. Bryant. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet - the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes*, 42: 129-141.
- Laliberté, E. & P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91: 299-305.
- Loftus, W. F. & J. A. Kushlan. 1987. Freshwater fishes of southern Florida. *Biological Sciences*, 31: 147-344.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91: 3–17.
- MacArthur, R. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot & C. Argillier. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, 153: 441-452.
- Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, B. Wilson & C. Arguiller. 2008. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology*, 77: 661-669.
- Mason, N. W. H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & 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.
- Meffe, G. K. & F. F. Snelson (Eds.). 1989. *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Englewood Cliffs, Prentice Hall, 424p.

- Mercado-Silva, N., E. Díaz-Pardo, S. Navarrete & A. Guitérrez-Hernández. 2012. Environmental factors associated with fish assemblage patterns in a high gradient river of the Gulf of Mexico slope. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 117-128.
- Morin, P. J. (Ed.). 2011. *Community ecology*. Oxford, Wiley Blackwell, 424p.
- Mouchet, M. A., M. D. M. Burns, A. M. Garcia, J. P. Vieira & D. Mouillot. 2013. Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos*, 122: 247-257.
- Mouillot, D., O. Dumay & J. A. Tomasini. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in brackish lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71: 443-456.
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H. & D. R. Bellwood. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28: 167-177.
- Naeem S. & J. P. Wright. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6: 567-579.
- Petchey, O., P. J. Morin, F. D. Hulot, M. Loreau, J. McGrady-Steed & S. Naeem. 2002. Contributions of aquatic model systems to our understanding of biodiversity and ecosystem functioning. Pp. 127-138. In: Loreau M., S. Naeem & P. Inchausti (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. New York, Oxford University Press.
- Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlishaw, G. & G. M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.*, 267: 1947-1952.
- Raffaelli, D., W. H. van der Putten, L. Persson, D. A. Wardle, O. Petchey, J. Koricheva, van der Heijden, J. Mikola & T. Kennedy. 2002. Multi-trophic dynamics and ecosystem processes. Pp. 147-154. In: Loreau M., S. Naeem & P. Inchausti (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. New York, Oxford University Press.
- Rao, Y. R., Howell, T., Watson, S. B. & S. Abernethy. 2014. On hypoxia and fish kills along the north shore of Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 40: 187-191.
- Rosenfeld, J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98: 156-162.
- Roxburgh, S. H., Shea, K. & Wilson, J. B. 2004. The Intermediate Disturbance Hypothesis: Patch Dynamics and Mechanisms of Species Coexistence. *Ecology*, 85: 359-371.
- Sibbing, F. A. & L. A. J. Nagelkerke. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10: 393-437.
- Silvertown, J., Dodd, M., Gowing, D., Lawson, C. & K. McConway. 2006. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology*, 87: 39-49.
- Sirota, C., Villéger, S., Mouillot, D., Darnaude, A. M., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernandez, D. & J. Panfili. 2015. Combinations of biological attributes predict temporal dynamics of fish species in response to environmental changes. *Ecological Indicators*, 48: 147-156.

- Stubbs, W. J. & J. B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92: 557–567.
- Tilman, D. (Ed.). 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton, Princeton University Press, 296p.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.
- Trexler, J. C., W. Loftus & S. Perry. 2005. Disturbance frequency and community structure in a twenty-five year intervention study. *Oecologia*, 145: 140-152.
- Veech J. A. 2012. Significance testing in ecological null models. *Theoretical Ecology*, 5: 611.
- Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernández & D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20: 1512-1522.
- Webb, P. W. 1984. Form and function in fish swimming. *Scientific American*, 251: 72-82.
- Wetzel R. G. (Ed.). 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*. Oxford, Academic Press, 1006p.
- Zambrano, L., E. Vázquez-Domínguez, D. García-Bedoya, W. F. Loftus & J. C. Trexler. 2006. Fish community structure in freshwater karstic water bodies of the Sian Ka'an Reserve in the Yucatan peninsula, Mexico. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17: 193-206.
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12:266-269.

## Capítulo V

### Discusión general



## Discusión general

El enfoque de la diversidad funcional aplicado a la ecología de comunidades ha tenido un gran crecimiento en los últimos años (Capítulo II). Por un lado, hay un conjunto creciente de evidencias empíricas sobre el papel que juega el estudio de la diversidad funcional en el esclarecimiento de la relación entre los patrones de las comunidades y sus procesos; por el otro, existen conceptos provenientes de ese campo que son útiles para entender la relación entre la biodiversidad, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas. Una de las aplicaciones más importantes del concepto de diversidad funcional en la teoría ecológica de comunidades radica en que éste permite poner a prueba las reglas de ensamblaje a diferentes escalas espaciales y temporales.

Uno de los conceptos clave del campo teórico de la diversidad funcional es el de redundancia funcional, el cual implica que varias especies pueden desempeñar funciones similares en los ecosistemas (Rosenfeld, 2002). A pesar de ser central en la diversidad funcional, esta idea necesita algunas puntualizaciones. La primera de ellas es que el nicho funcional de una especie no sólo depende de los procesos ecológicos relacionados con su morfología o fisiología, sino también de sus atributos demográficos y las respuestas a los factores ambientales (Rosenfeld, 2002; Violle *et al.*, 2007). Además, diferentes especies pueden tener las mismas características en algún aspecto funcional, pero pueden diferir en otros. Todo esto implica que se puede reducir la redundancia entre las especies cuando se consideran varias funciones simultáneamente (Gamfeldt *et al.*, 2008). En este sentido, para que dos especies sean más redundantes entre ellas, éstas deben pertenecer al mismo grupo funcional y tener el mismo intervalo de tolerancia al ambiente (Rosenfeld, 2002). Si consideramos que todas las especies son diferentes en alguna de sus características, entonces siempre será posible separarlas con la elección de un eje de nicho apropiado (Morin, 2011). Es decir, si la escala de variación se reduce cada vez más, entonces la clasificación funcional terminaría siendo igual a la taxonómica. Por lo tanto, dos preguntas relevantes que requiere de una mayor profundización son ¿qué tan precisa debe ser la clasificación funcional de las especies? y, ¿qué información ecológica se pierde o se gana con el cambio de escala?

En la comunidad de peces de los humedales de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an se observa una clara segregación de nichos, tanto en la obtención de alimento como en la locomoción (Capítulo III). Por un lado, se observó la existencia de una redundancia funcional alta entre los miembros de las familias Poeciliidae y Cichlidae; por el otro, tres especies (*B. belizanus*, *O. aenigmaticum* y *R. octofasciata*)



representaron funciones ecológicas únicas para este humedal. Los resultados muestran una dependencia entre la filogenia y los atributos funcionales en los poecílidos (omnívoros-herbívoros que forrajean cerca de la superficie y utilizan principalmente las aletas pectorales para desplazarse) y cíclidos (principalmente carnívoros que utilizan refugios como hábitat y se desplazan en la parte media y baja de la columna de agua). A partir de esta dependencia se podrían generar nuevas preguntas relacionadas con la magnitud de la señal filogenética en los distintos atributos funcionales (Sternberg y Kennard, 2013). Estos resultados confirman la necesidad de considerar distintos rasgos o funciones para lograr un mejor entendimiento en la división o separación de los nichos (Gamfeldt *et al.*, 2008; Mason *et al.*, 2008; Villéger *et al.*, 2010). Por ejemplo, el poecílido *B. belizanus* es la única especie estrictamente piscívora de la comunidad. Si bien esta especie representa una función única para la adquisición de alimentos, comparte atributos funcionales de locomoción con otros miembros de la familia Poeciliidae. De forma similar, *O. aenigmaticum* es la única especie que presenta una locomoción anguiliforme, pero comparte atributos de obtención de alimento con miembros de la familia Cichlidae.

El hecho de que una comunidad pueda tener cambios en la diversidad taxonómica y mantener estable su diversidad funcional (Villéger *et al.*, 2010) sugiere que las reglas de ensamblaje podrían estar actuando a nivel funcional, por lo que la detección de estas reglas utilizando una aproximación taxonómica es poco probable (Nyström, 2006). Los resultados de esta investigación muestran que en los humedales de Sian Ka'an la temporalidad modifica tanto la estructura de las comunidades como el papel que juegan las reglas de ensamblaje (Capítulo III). En la temporada de lluvias la estructura de grupos funcionales es estable entre hábitats y existe tanto una mayor riqueza y como una diversidad más grande de grupos funcionales. Esto sugiere que la similitud limitante podría tener un papel importante en la estructura de las comunidades. Durante la temporada de secas el efecto encontrado fue el opuesto; en esta temporada se detectó una disminución en la riqueza y la diversidad de grupos funcionales en las pozas permanentes. Esto sugiere que los filtros ambientales pueden ser los responsables de la estructura de las comunidades de peces durante la época en la que las condiciones ambientales son adversas.

Si los filtros ambientales son responsables de la estructura de una comunidad, se espera que las especies más abundantes tengan nichos funcionales similares que les permitan tolerar las condiciones impuestas por el filtro (Mason *et al.*, 2008). Durante la temporada de secas, en las pozas permanentes se registró una reducción en la dispersión funcional conforme avanza la temporada, lo que indica que el papel que juegan los filtros ambientales en la estructura de la comunidad es dinámico y se vuelve más importante

conforme las condiciones ambientales se tornan más severas (Capítulo IV). El gradiente ambiental que se genera con el paso de la temporada de secas está caracterizado por una reducción en la profundidad, un aumento en la temperatura y una disminución en la concentración de oxígeno. Con el avance de la temporada, las comunidades pasaron de un escenario con diversidad funcional alta a un escenario con redundancia funcional evidente, en el que las especies dominantes comparten los mismos atributos funcionales. Estos atributos son los adecuados para tolerar condiciones extremas de salinidad y temperatura, hipoxia y reducción en la disponibilidad de alimento (Meffe y Snelson, 1989) (Capítulo III).

Uno de los resultados más importantes de este estudio es que, independientemente de la estructura de las comunidades al inicio de la temporada de secas, todas las comunidades presentan una estructura funcional similar al final de la temporada (Capítulo IV). En otras palabras, la estructura funcional de las comunidades se fue transformando hasta coincidir en una región común del espacio funcional. Esto sugiere que los filtros ambientales determinan qué región del espacio funcional es clave para la supervivencia de los organismos. Al final de la temporada de secas, las mismas tres especies fueron dominantes en todos los sitios (*Xiphophorus maculatus*, *Heterandria bimaculata* y *Gambusia yucatanana*), las cuales representan un mismo grupo funcional (Capítulo III). A partir de estos resultados, una de las preguntas que surgen y que requieren de una investigación futura es ¿qué relación tiene la variación intraespecífica de los rasgos con la supervivencia en estas especies dominantes?

A la luz de los resultados obtenidos en esta investigación, se puede, de manera análoga a los paisajes epigenéticos propuestos por Waddington (1957), pensar en paisajes funcionales en ecología de comunidades. Waddington propuso la metáfora del paisaje epigenético para ilustrar la trayectoria de la diferenciación celular durante el desarrollo embrionario. En esta metáfora, una canica es colocada sobre un paisaje cuya topografía está determinada por los distintos factores ontogenéticos. La topografía del paisaje representa los estados (cuencas) con mayor probabilidad de ocurrencia (atractores) (Villareal *et al.*, 2012). En el caso de la ecología de comunidades, la canica representaría la estructura funcional de una comunidad. De manera práctica, Así, esta estructura podría estimarse con base en el centroide ponderado (Capítulo IV), el cual sintetiza tanto los rasgos funcionales como la abundancia de las especies de una comunidad (Laliberté y Legendre, 2010). Así, el paisaje representaría la variación funcional de todas las especies de la comunidad y su topografía estaría determinada por la probabilidad de ocurrencia de las estructuras funcionales de las comunidades naturales. Esta probabilidad podría ser

calculada utilizando los datos de los centroides y aplicando una estimación de funciones de densidad (*p. ej.* Kernel). De esta forma se podría empezar a desarrollar una aproximación para la construcción de paisajes funcionales.

Con base en los resultados de este estudio se puede inferir que la topografía del paisaje sería dinámica y dependería de las condiciones ambientales, las interacciones biológicas y la estocasticidad. Por ejemplo, un paisaje funcional construido con base en las comunidades de peces de las pozas permanentes durante la temporada de secas mostraría un valle en la región del espacio funcional en donde se encuentran los rasgos de la familia Poecillidae, lo que indicaría una mayor probabilidad de encontrar comunidades cuyas especies dominantes tengan rasgos funcionales para tolerar los filtros. Con la llegada de la temporada de lluvias, la topografía del paisaje cambiaría favoreciendo otras estructuras funcionales. La construcción de estos paisajes podría conducir hacia un avance en la forma en la que se describen los mecanismos y los procesos que estructuran las comunidades naturales. Así mismo, podría generar nuevas preguntas relacionadas con las propiedades del paisaje y cómo estas pueden explicar el mantenimiento y pérdida de la biodiversidad.

En síntesis, y en relación con el objetivo principal de esta investigación, el análisis integrado de los tres estudios parciales permite concluir que: 1) los procesos que estructuran las comunidades lo hacen a nivel de funciones y no de especies; 2) los filtros ambientales no determinan qué especies sobreviven en un sitio, sino cuál es la combinación más adecuada de rasgos funcionales que permiten a un organismo sobrevivir en él; y 3) las reglas de ensamblaje operan de forma dinámica sobre las comunidades, tanto espacial como temporalmente; esta heterogeneidad podría explicar el mantenimiento de la biodiversidad en sistemas naturales. Estas tres conclusiones inciden de manera directa en la teoría ecológica y pueden ser puestas a prueba en otras comunidades biológicas.

## Literatura citada

- Agorreta A., Domínguez-Domínguez O., Reina R. G., Miranda R., *et al.* 2013. Phylogenetic relationships and biogeography of Pseudoxiphophorus (Teleostei: Poeciliidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 80-90.
- 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.
- Cadotte M. W., Carscadden K. y Mirotnick N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079-1087.
- Chapin III F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., *et al.* 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chase J. M. 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 17430-17434.
- Chave J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241-253.
- Díaz S. y Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Duffy J. E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99: 201-219.
- 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.
- Escalera-Vázquez L. H. y Zambrano L. 2010. The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in tropical wetland. *Freshwater Biology* 55: 2557-2569.
- Feld C. K., da Silva P. M., Sousa J. P., de Bello F., *et al.* 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* 118: 1862-1871.
- Fukami T. 2004. Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology* 85: 3234-3242.
- Galacatos K., Barriga-Salazar R. y Stewart D. J. 2004. Seasonal and habitat influences on fish communities within the lower Yasuni River basin of the Ecuadorian Amazon. *Environmental Biology of Fishes* 71: 33-51.
- Gamfeldt L., Hillebrand H. y P. R. Jonsson. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89: 1223-1231.
- Götzenberger L., Bello F., Brathen K. A., Davison J., *et al.* 2012. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
- HilleRisLambers J., Adler P. B., Harpole W. S., Levine J. M. y Mayfield M. M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 227-48.
- Hooper D. U., Chapin F. S., Ewel J. J., Hector A., *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. 448p.
- Hubbell S. P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87: 1387-1398.
- Laliberté E. y Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299-305.
- Loreau M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3–17.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., *et al.* 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: 804-808.
- MacArthur R. y Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- 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.
- Mason N. W. H., Lanoiselée C., Mouillot D. y Argillier C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153: 441-452.
- Mason N. W. H., Lanoiselée C., Mouillot D., Wilson B. y Arguiller C. 2008. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology* 77: 661-669.
- Meffe G. K. y Snelson F. F. 1989. *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall. New Jersey. 424p.
- 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.
- Morin P. J. 2011. *Community ecology*. Wiley Blackwell. Oxford. 424p.
- 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. y Wright J. P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567-579.
- Nyström M. 2006. Redundancy and Response Diversity of Functional Groups: Implications for the Resilience of Coral Reefs. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 35: 30-35.
- Petchey O., Morin P. J., Hulot F. D., Loreau M., *et al.* 2002. Contributions of aquatic model systems to our understanding of biodiversity and ecosystem functioning. In: *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives* (Eds. Loreau M., Naeem S. y Inchausti P.). Oxford University Press. Oxford. pp. 127–138.

- Raffaelli D., van der Putten W. H., Persson, L., Wardle D. A., *et al.* 2002. Multi-trophic dynamics and ecosystem processes. In: Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives (Eds Loreau M., Naeem S. y Inchausti P.). Oxford University Press. Oxford. pp. 147–154.
- Rosenfeld J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156-162.
- Srivastava D. S. y Vellend M. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 267-294.
- Sternberg D. y Kennard M. J. 2012. Phylogenetic effects on functional traits and life history strategies of Australian freshwater fish. *Ecography* 37: 54-64.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., *et al.* 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854-10861.
- Villareal C., Padilla-Longoria P. y Alvarez-Buylla E. R. 2012. General Theory of Genotype to Phenotype Mapping: Derivation of Epigenetic Landscapes from N-Node Complex Gene Regulatory Networks. *Physical review letters* 109: 118102.
- 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 Garnie E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Waddington C. H. 1957. *The Strategy of the Genes; a Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*. Allen & Unwin. London. 262p.
- Zambrano L., Vázquez-Domínguez E., García-Bedoya D., Loftus W. F. y Trexler J. C. 2006. Fish community structure in freshwater karstic water bodies of the Sian Ka'an Reserve in the Yucatan peninsula, Mexico. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 17: 193-206.
- Zobel M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12: 266-269.