

## DIVERSIDAD FUNCIONAL: UN ASPECTO CLAVE EN LA PROVISIÓN DE SERVICIOS ECOSISTÉMICOS

### FUNCTIONAL DIVERSITY: A KEY ASPECT IN THE PROVISION OF ECOSYSTEM SERVICES

BALLESTEROS CORREA JESÚS,<sup>1\*</sup> Ph.D, PÉREZ-TORRES JAIRO,<sup>2</sup> Ph.D.

<sup>1</sup>Universidad de Córdoba, Departamento de Biología. Facultad de Ciencias Básicas, Grupo Investigación Biodiversidad, Montería, Colombia.

<sup>2</sup>Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Laboratorio de Ecología Funcional, Grupo de investigación UNESIS, Bogotá, Colombia.

#### Key words:

Functional ecology, functional diversity, functional traits of species, ecosystem services, ecosystem properties.

#### Abstract

Functional diversity is one of the crucial aspects of the functioning of ecosystems and the provision of ecosystem services. In this review paper, we analyze how biodiversity contributes to human well-being through the provision of goods and ecosystem services, and related aspects of ecological processes and their relationship with the functional diversity of ecosystems are presented. It aims to explain in a simple way, the concepts related to functional diversity, the importance of the functional groups and the role of functional traits of the species as a key element in the responses of organisms to environmental changes. Understanding the relationship between ecosystem processes, functional diversity of species and providing ecosystem services, allow better management of natural ecosystems and their biodiversity, enabling conservation and sustainable use of different types of services provided by ecosystems.

#### Palabras Clave:

Ecología funcional, diversidad funcional, rasgos funcionales de las especies, servicios ecosistémicos, propiedades de los ecosistemas.

#### Resumen

La diversidad funcional es uno de los aspectos de crucial importancia en el funcionamiento de los ecosistemas y la provisión de servicios ecosistémicos. En este documento de revisión, se analiza cómo la biodiversidad contribuye al bienestar humano a través de la provisión de bienes y servicios de los ecosistemas y, se presentan aspectos relacionados con los procesos ecológicos y su relación con la diversidad funcional de los ecosistemas. Se pretende explicar, de manera sencilla, los conceptos relacionados con la diversidad funcional, la importancia de los grupos funcionales y el papel de los rasgos funcionales de las especies como elemento clave en las respuestas de los organismos ante los cambios ambientales. La comprensión de la relación entre los procesos ecosistémicos, la diversidad funcional de las especies y la provisión de servicios ecosistémicos, permite una mejor gestión de los ecosistemas naturales y su biodiversidad, posibilitando la conservación y uso sostenible de los diferentes tipos de servicios que ofrecen los ecosistemas.

#### INFORMACIÓN

Recibido: 26-10-2015;

Aceptado: 20-01-2016.

Correspondencia autor:

[jballescor@yahoo.com](mailto:jballescor@yahoo.com)

## Introducción

Los ecosistemas naturales son reservorios de una gran biodiversidad, especialmente en los bosques tropicales donde se encuentra la mayor concentración de especies. Esta biodiversidad comprende la variabilidad de organismos vivos terrestres y acuáticos, además de los complejos ecológicos de los que hacen parte, incluyendo la diversidad funcional, definida como el grado de las diferencias de los caracteres funcionales intra-específicas e inter-específicas (MASON y DE BELLO, 2013), un aspecto importante en el funcionamiento de los ecosistemas. Un ecosistema podría definirse como el resultado de la integración de un conjunto de poblaciones de diferentes especies que cohabitan en un sitio determinado, que interactúan entre sí y con el medio ambiente físico y químico en el que se desarrollan.

El funcionamiento de los ecosistemas abarca una variedad de fenómenos biológicos, además de las propiedades de los ecosistemas, así como los bienes y servicios conocidos actualmente como servicios ecosistémicos (SE). Los SE integran los beneficios tangibles e intangibles, que se derivan de la naturaleza para el provecho humano y que tienen un valor de mercado directo (COSTANZA *et al.*, 1997; CAMACHO y RUÍZ, 2012). Servicios que incluyen alimentos, materiales de construcción, medicinas, tipos de plantas silvestres para la cría de animales domésticos, especies ornamentales o de importancia ceremonial, los genes producto de la biotecnología, el turismo, la recreación, entre otros (BALVANERA, 2012). Un ejemplo de esto son los ecosistemas de humedales que pueden proveer importantes servicios ecosistémicos de regulación, tales como: albergar alta riqueza de especies, purificar y mantienen la calidad del agua, previenen las inundaciones, pueden mitigar los efectos de eventos meteorológicos extremos y captura de carbono atmosférico (MARTÍN-LÓPEZ *et al.*, 2007; CASANOVES *et al.*, 2011).

Así, en este contexto, todos los bienes que provienen de los ecosistemas y que son usados cotidianamente por las personas, hacen parte de estos servicios de los ecosistemas. Los SE tales como el mantenimiento de los ciclos hidrológicos, la regulación del clima, la limpieza del aire y del agua, el mantenimiento de la composición atmosférica, la polinización, la génesis del suelo y el almacenamiento y ciclo de los nutrientes, son propiedades de los ecosistemas que directa o indirectamente benefician a las sociedades humanas (LAVOREL *et al.*, 2011; CASANOVES *et al.*, 2011; BALVANERA, 2012). Las propiedades de los ecosistemas dependen de la biodiversidad en términos de las características funcionales y de la abundancia y distribución espacio-temporal de los organismos

(HOOPER *et al.*, 2005; VIOLLE *et al.*, 2007). Esta biodiversidad con sus distintos componentes juega un importante papel en la generación de funciones en la dinámica natural y provisión de SE (HOOPER *et al.*, 2005; BENNETT *et al.*, 2009; CARDINALE *et al.*, 2011), donde la riqueza de especies tiene impactos positivos sobre algunas funciones ecosistémicas (ZABALETA *et al.*, 2010; CARDINALE *et al.*, 2012; VENAIL *et al.*, 2015). Sin embargo, se ha encontrado que es la diversidad funcional el aspecto que explica en mayor medida los efectos de la diversidad biológica en la provisión de SE (DÍAZ *et al.*, 2006; CAVENDER-BARES y REICH, 2012; NARWANI, 2015; SALGADO-NEGRET, 2016).

Para entender cómo los cambios en la riqueza y composición de especies y la biodiversidad en general afectan a las propiedades de los ecosistemas, es necesario comprender los rasgos funcionales de las especies involucradas. Por definición, las características funcionales de los organismos son las que influyen en las propiedades del ecosistema o en las respuestas de las especies a las condiciones ambientales (DÍAZ *et al.*, 2004; CARDINALE *et al.*, 2011; SALGADO-NEGRET, 2016). Las especies se agrupan con frecuencia según sus características funcionales, lo que permite comprender los mecanismos generales de los procesos ecosistémicos; aunque los tipos funcionales pueden ser muy útiles, la definición y cuantificación de diversidad funcional puede ser difícil.

En los últimos años se ha presentado un creciente interés por la diversidad funcional de los ecosistemas, que se define como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales de los organismos de un ecosistema (COSTANZA *et al.*, 1997; DÍAZ *et al.*, 2007; CASANOVES *et al.*, 2011; SALDAÑA, 2013). Los rasgos funcionales son las características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas medibles a nivel individual, desde el nivel celular hasta un organismo, que influyen en su crecimiento, reproducción y supervivencia de dicho organismo en el ecosistema (VIOLLE *et al.*, 2007); rasgos que están relacionados con un efecto sobre procesos ecológicos o respuestas a factores ambientales (MARTÍN-LÓPEZ *et al.*, 2007). Los valores que expresa un rasgo funcional en un ecosistema y época determinada, se conocen como atributos (LAVOREL *et al.*, 1997). Este concepto de diversidad funcional se ha aplicado en estudios que relacionan las comunidades biológicas con los beneficios que las sociedades humanas obtienen de los ecosistemas y de las especies que los integran (DÍAZ *et al.*, 2011; LAVOREL *et al.*, 2011).

La respuesta de las especies ante la perturbación puede ser predicha mediante la medición y análisis de algunos de sus atributos, que en el marco de la diversidad funcional se conocen como rasgos funcionales. La

relación entre la biodiversidad y los servicios de apoyo al ecosistema depende de la composición, la abundancia relativa, la diversidad funcional y, en menor medida, de la diversidad taxonómica. Por tanto, la disminución de la biodiversidad, especialmente de la diversidad funcional dentro de un ecosistema, puede disminuir la estabilidad de los servicios ecosistémicos (MEA, 2005; HOOPER *et al.*, 2005; BALVANERA *et al.*, 2006).

A pesar de la importancia de los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales y los ecosistemas naturales en general, estos muestran evidentes signos de deterioro en muchas regiones del mundo. La pérdida y fragmentación de hábitats como consecuencia de la transformación de los bosques en paisajes agropecuarios, el establecimiento de cultivos ilícitos, la extracción de madera, los incendios forestales, entre otros, han causado graves efectos negativos sobre la biodiversidad (HOFFMANN *et al.*, 2010; BENNETT y SAUNDERS, 2010). La fragmentación de los ecosistemas puede afectar a las poblaciones de plantas y animales, por los cambios en las condiciones ambientales del hábitat (luz, humedad, temperatura, flujo de nutrientes) o porque simplemente son incapaces de sobrevivir en hábitats reducidos. Con el tiempo, muchas especies restringidas a estos fragmentos de ecosistemas pueden desaparecer, empobreciéndose la biodiversidad regional, un aspecto que conduce a la disminución o pérdida de bienes y servicios ecosistémicos (MEA, 2005).

La ampliación de sistemas de producción agropecuaria actual, permite asegurar que se ha incrementado el abastecimiento de los servicios ecosistémicos de provisión (alimentos y madera), pues actualmente se produce una gran cantidad de productos alimenticios en forma de granos, vegetales y carne. Sin embargo, el costo de este incremento en la producción ha sido la transformación y degradación de muchos ecosistemas naturales y su biodiversidad.

La prestación de los SE está relacionado con la calidad del suelo, un capital natural de gran importancia en el mundo, formado por minerales, materia orgánica, agua, aire y microorganismos donde se establecen y crecen las plantas. La biodiversidad del suelo es parte importante de su riqueza, donde se encuentran millones de microorganismos (bacterias, protozoarios, algas y hongos), raíces de plantas y materia orgánica en descomposición. Los procesos de degradación de los suelos a causa de las actividades humanas, reducen su capacidad para el mantenimiento de los ecosistemas, y la calidad del aire y del agua (TURBÉ *et al.*, 2010). Las consecuencias ambientales de la pérdida y degradación de los suelos, pueden llevar a la pérdida y degradación de los ecosistemas y su biodiversidad, con graves consecuencias para la sociedad humana que depende de los SE que allí se generan.

## Procesos ecológicos y los servicios ecosistémicos

La estructura de un ecosistema tiene que ver con la distribución espacial de materiales, y la función se refiere a los procesos ecológicos o evolutivos, desde el flujo génico hasta ciclos biogeoquímicos, y se relaciona con los flujos temporales de esos materiales. Estos procesos ecológicos sinónimos de funciones ecológicas se consideran como SE (FISCHER *et al.*, 2009; MONTES y LOMA, 2010); por lo que los ecosistemas tienen la capacidad de generar una cascada de SE, mediante el mantenimiento de sus funciones (MONTES, 2007; MARTÍN-LÓPEZ *et al.*, 2009; HAINES-YOUNG y POSTCHING, 2010).

En varios trabajos donde se reconoce la multidimensionalidad del valor de los servicios ecosistémicos, incorporando el valor ecológico, socio-cultural y económico (MARTÍN-LÓPEZ *et al.*, 2007; TEEB, 2008). Los diferentes componentes de la cascada de SE están relacionados con cada una de las dimensiones de esos SE; por lo que la dimensión ecológica está íntimamente relacionada con la biodiversidad y su capacidad de producir funciones ecológicas, que dependen de la diversidad funcional que cada especie y su papel en el funcionamiento de los ecosistemas (LUCK *et al.*, 2009; MARTÍN-LÓPEZ *et al.*, 2009; DE BELLO *et al.*, 2010).

A pesar de su importancia de los SE, la composición de las comunidades biológicas están siendo alteradas como consecuencia de las actividades humanas, con un creciente aumento de las tasas de invasión de especies exóticas y la extinción de muchas especies nativas, desde la escala local a global, lo que potencialmente puede alterar importantes procesos ecológicos y propiedades de los ecosistemas (HILLEBRAND y MATTHIESSEN, 2009; HOOPER *et al.*, 2005; BALVANERA *et al.*, 2006; CARDINALE *et al.*, 2006; WORM *et al.*, 2006), así como los bienes y los servicios ecosistémicos involucrados (HOOPER *et al.*, 2005; HECTOR y BAGCHI, 2007; VIHVERVAARA *et al.*, 2010).

Para comprender la relación entre la diversidad y la estabilidad de los ecosistemas se requiere conocer cómo las especies interactúan entre sí, y cómo cada una se ve afectada por los cambios en el ambiente (IVES y CARPENTER, 2007; DUFFY *et al.*, 2007; SALDAÑA, 2013). Se han evaluado los efectos de la perturbación del hábitat sobre la diversidad taxonómica (GIBSON y SODHI, 2011; PUTZ *et al.*, 2012), pero los cambios en la diversidad funcional y la relación entre los caracteres funcionales de las especies y los procesos ecosistémicos no han sido evaluados (SALGADO-NEGRET, 2016). En un estudio experimental CARREÑO-ROCADADO *et al.* (2012), evaluaron durante 8 años cómo un

gradiente de perturbación causada por la extracción de madera y tratamientos silvícolas, afectan la diversidad taxonómica y la diversidad funcional de árboles en un bosque tropical de Bolivia. Los resultados muestran efectos no significativos sobre la diversidad taxonómica de las especies, y efectos de alteración poco claros sobre los rasgos funcionales relacionados con la productividad primaria neta y la tasa de descomposición de la hojarasca. Por supuesto, estos resultados pueden cambiar a medida que avanza la sucesión.

Las propiedades de los ecosistemas dependen en gran parte de la diversidad biológica en términos de las características funcionales de los organismos presentes, así como de su distribución y abundancia en el espacio y tiempo (GAMFELDT *et al.*, 2008; TANAKA, 2012). Los primeros estudios argumentan que la riqueza de grupos funcionales es más importante que la riqueza de especies (HOOPER *et al.*, 2002; DÍAZ *et al.*, 2006; CAVENDER-BARES y REICH, 2012; NARWANI, 2015), mientras que estudios recientes abordan el efecto de la riqueza intra-específica (genotipos) sobre la respuesta de las especies a la variación ambiental, como un factor importante de los procesos ecológicos en los ecosistemas (CRUTSINGER *et al.*, 2008; EHLERS *et al.* 2008; CORNWELL y ACKERLY 2009; CLARK 2010; JUNG *et al.* 2010; PEARMAN *et al.* 2010; BENITO-GARZÓN *et al.* 2011; SCHREIBER *et al.* 2011; ONEY *et al.* 2013). Así, las especies pueden generar un efecto sinérgico con los efectos del clima, la disponibilidad de recursos y los regímenes de perturbación para influir en las características del ecosistema; mientras que las actividades humanas pueden modificar todos estos factores (HOOPER *et al.*, 2005).

Modelos de ecuaciones estructurales fueron capaces de mostrar que la diversidad de funciones de los ecosistemas (producción, polinización, depredación, etc.) se incrementa con el aumento de la heterogeneidad espacial en la distribución de recursos (TYLIANAKIS *et al.*, 2008). La medición de la diversidad funcional debería permitir predecir los cambios en el ecosistema, especialmente de aquellos procesos basados en los cambios en la composición de la comunidad (HILLEBRAND y MATTHIESSEN, 2009).

### Los servicios ecosistémicos como producto de la diversidad funcional

Los procesos ecológicos que se producen en un ecosistema son generados principalmente por los organismos presentes. Sin embargo, muchos de los procesos que regulan la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas no pueden asignarse a una especie particular, o determinar su contribución a un proceso ecológico determinado. En muchos años

de investigación, los estudios más avanzados se han interesado en relacionar el funcionamiento de los ecosistemas con la riqueza de especies, pero faltan elementos para entender la dinámica funcional de los ecosistemas; por lo que actualmente, más investigaciones se enfocan a establecer relaciones causales entre los rasgos funcionales de las especies y los procesos ecológicos y servicios ecosistémicos (HOOPER *et al.*, 2005; KUNZ *et al.*, 2011; SALGADO-NEGRET, 2016).

Si bien todas las investigaciones coinciden en estudiar el papel funcional de los organismos en un ecosistema, en algunos casos, la atención ha recaído directamente sobre especies individuales, especies clave o las llamadas especies ingenieras del ecosistema; y en otros casos, sobre grupos funcionales o respuestas similares de las especies a factores ambientales (GITAY y NOBLE, 1997).

Los SE están asociados a las funciones de los ecosistemas (COSTANZA *et al.*, 1997), estrechamente relacionados con la capacidad de los procesos y componentes naturales para proporcionar bienes y servicios (CAMACHO y RUÍZ, 2012). A partir de la interdependencia de las funciones ecológicas y los SE, se describen cuatro categorías principales de funciones básicas de los ecosistemas: (1) Funciones de regulación de procesos ecológicos, (2) funciones de hábitat que permite la conservación de la diversidad biológica y genética, (3) funciones de producción de biomasa que abastece los requerimientos orgánicos como alimento y materias primas, y (4) funciones de información que contribuyen al mantenimiento de la salud humana.

El carácter o rasgo funcional de las especies determina el tipo de respuesta frente a los diferentes grados de perturbación (carácter de respuesta) o su efecto sobre el mantenimiento de determinados procesos ecosistémicos (carácter de efecto). Los rasgos funcionales de las especies reflejan su respuesta a la alteración del hábitat (HARRINGTON *et al.*, 2010; CASANOVES *et al.*, 2011; SALDAÑA 2013), por lo que la clasificación de los diferentes grupos funcionales basados en los rasgos funcionales de organismos proporciona un poderoso enfoque para entender la respuesta frente a factores ambientales (SUDING *et al.*, 2008; PAINE *et al.* 2011; BUISSON *et al.* 2013; LOHBECK *et al.* 2013; SALGADO-NEGRET *et al.* 2013; SALGADO-NEGRET, 2016). La respuesta de una comunidad a los cambios ambientales es mediada por el carácter de respuesta, que determinará la composición y dominancia relativa de las especies, y esta comunidad alterada impactará los procesos del ecosistema (SALGADO-NEGRET, 2016).

En plantas, los caracteres funcionales incluyen: rasgos fenológicos, morfológicos, ecofisiológicos, bioquímicos y regenerativos, incluyendo además caracteres demográficos y las tasas vitales de los individuos (SALGADO-NEGRET, 2016). Dentro de una población, el carácter funcional de los organismos puede mostrar diversos atributos a través de gradientes ambientales o diferentes épocas de año; por lo que puede el atributo para un determinado carácter funcional puede variar. Es decir, diferentes fenotipos, ecotipos o estadios ontogenéticos de una misma especie puede hacer parte de distintos grupos funcionales (MARTÍN-LÓPEZ *et al.*, 2007; HARRINGTON *et al.*, 2010).

La naturaleza y magnitud de los aportes cada especie al funcionamiento de los ecosistemas están en función del ecosistema o proceso ecosistémico involucrado; pero, los mecanismos a través de los cuales la biodiversidad influye en la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas están más relacionados con los rasgos funcionales, que con la riqueza de especies (CRUTSINGER *et al.*, 2008; HILLEBRAND y MATTHIESSEN, 2009). Varios índices han sido desarrollados para cuantificar la diversidad funcional de los ecosistemas (WALKER *et al.*, 1999; MASON *et al.*, 2005; RICOTTA, 2005; PETCHEY y GASTON, 2006; VILLÉGER *et al.*, 2008; LALIBERTÉ y LEGENDRE, 2010; MOUQUET *et al.*, 2010; PLA *et al.*, 2012; MASON *et al.*, 2013), los cuales están basados fundamentalmente en la diversidad funcional de atributos o de los caracteres funcionales ecológicamente significativos con capacidad de reflejar la acción de diferentes presiones selectivas. A través de estos índices se logra ver que la diversidad funcional se relaciona directamente con la generación potencial de servicios ecosistémicos.

Muchos servicios ecosistémicos dependen de la diversidad funcional, por lo que diversos estudios han profundizado sobre cómo distintos caracteres y grupos funcionales se relacionan con las distintas propiedades y servicios ecosistémicos (DÍAZ *et al.*, 2007; QUÉTIER *et al.*, 2007; DE BELLO *et al.*, 2010; KUNZ *et al.*, 2011; LAVOREL *et al.*, 2011; CADOTTE *et al.*, 2011; CASANOVES *et al.*, 2011). Se han identificado tres componentes de la diversidad funcional a saber: (1) los atributos de las especies más abundantes en el ecosistema; (2) El rango del valor de los caracteres funcionales (atributos) de las especies; y (3) la presencia de ciertos atributos o especies con particular importancia ecológica, simbólica o espiritual (DÍAZ *et al.*, 2007, 2011). Todos estos componentes podrían ser importantes para determinar el estado de ciertos servicios ecosistémicos en determinadas situaciones. Así que, los rasgos funcionales de las especies y su abundancia en una comunidad, son factores determinantes de la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas.

## Importancia de los grupos funcionales en el funcionamiento de los ecosistemas

Las diversas especies de bacterias, protozoos, hongos, líquenes, algas, musgos, plantas vasculares y animales difieren en algún grado en la forma de obtener y utilizar la energía y los recursos durante el desarrollo de sus funciones vitales, y por ende, en el papel que tienen en el funcionamiento de los ecosistemas (DUFFY *et al.*, 2007; MARTÍNEZ-RAMOS, 2008). Dentro de esta variación, existen especies funcionalmente semejantes a lo que se denomina grupo funcional, que se refiere a cómo un recurso o cualquier otro componente ecológico es procesado por diferentes especies para proporcionar un servicio ecosistémico o una función específica, que eventualmente realizan a través de la explotación de recursos. La asignación de una especie a un grupo funcional es independiente de las relaciones filogenéticas, aunque las especies tienden a compartir rasgos y adaptaciones a través de una historia evolutiva común (BLONDEL, 2003).

Los grupos funcionales son agrupaciones de especies similares que poseen atributos semejantes (morfológicos, fisiológicos, conductuales, historia de vida y adaptaciones a través de una historia evolutiva común) y que desempeñan papeles ecológicos equivalentes, tales como polinización, producción o descomposición, proporcionando así una cierta redundancia funcional (HOOPER y VITOUSEK, 1997; HOOPER *et al.*, 2002; BLONDEL, 2003) y aporte en la prestación de los mismos SE (CARDOSO *et al.*, 2011). Estos grupos funcionales pueden identificarse por sus efectos sobre las propiedades de las comunidades bióticas y de los ecosistemas, así como por sus respuestas a cambios en el ambiente, a consecuencia de disturbios naturales o de origen antrópico (HOOPER *et al.*, 2002; LAVOREL y GARNIER, 2002).

El estudio de grupos funcionales incluye el análisis de la biodiversidad, las comunidades bióticas y ecosistemas, y explora la forma en que diferentes grupos de organismos afectan la estructura y dinámica de las comunidades bióticas, así como su importancia en las funciones de los ecosistemas (DUFFY *et al.*, 2007). El conocimiento de los grupos funcionales es fundamental para las sociedades humanas, en la medida que, los servicios de los ecosistemas, p.ej. la provisión de agua dulce, la fertilidad de suelos, la regulación del clima, el control de plagas y enfermedades, la producción de alimentos, y la regeneración de la vegetación (VOIGT y PERNER, 2004), entre otros, dependen de manera crítica de la actividad de diferentes grupos funcionales (TOWNSEND, 2007) y de la biodiversidad contenida en ellos (BALVANERA *et al.*, 2006). La identificación de estos grupos funcionales y estudios relacionados con los caracteres funcionales de las especies, ha mostrado

ser útil para la comprensión del papel de las especies en el funcionamiento del ecosistema (DÍAZ *et al.*, 2002; DUFFY, 2002; HOOPER *et al.*, 2005).

La diversidad funcional no está necesariamente correlacionada con la riqueza de especies (HOOPER *et al.*, 2005); puesto que las especies que dominan los procesos funcionales del ecosistema no son necesariamente las especies más numerosas en el sistema (DÍAZ *et al.* 2003; HILLEBRAND y MATTHIESSEN, 2009). Por esta razón es importante entender qué especies son las que más contribuyen a mantener los flujos de bienes y servicios ecosistémicos. Así, La pérdida de especies funcionales en ausencia de redundancia funcional, tiene consecuencias negativas para el ecosistema que puede llegar hasta el punto de colapso de los ecosistemas (CHAPIN *et al.*, 1997; MARTÍNEZ-RAMOS, 2008).

Distintas investigaciones han explorado las relaciones entre los rasgos funcionales y los SE en diferentes ambientes y grupos de especies, con una clara relación direccional entre los rasgos funcionales y la oferta de SE (WALKER y SALT, 2006; DE BELLO *et al.*, 2010; KUNZ *et al.*, 2011; SALDAÑA, 2013). De igual manera, la diversidad funcional se ha utilizado en el estudio de la estructura y funcionamiento de las comunidades en una amplia gama de estudios ecológicos, que han abarcado varios grupos taxonómicos y tipos de hábitats, como en plantas (CHAZDON *et al.*, 2010; WRIGHT *et al.*, 2010; BISWAS y MALLIK, 2010; PAKERMAN, 2011; MARKESTEIJN *et al.*, 2011; MCCULLOH *et al.*, 2011; RUÍZ-JAEN y POTVIN, 2011; LAWES *et al.*, 2011; PAULA y PAUSAS, 2011; JASTRZĘBSKA *et al.*, 2012; ROSCHER *et al.*, 2013; CONTI y DÍAZ, 2013; BHASKAR *et al.*, 2014; SCHITTKO *et al.* 2014), peces (PEASE *et al.*, 2012; STUART-SMITH *et al.*, 2013; HITT y CHAMBERS, 2014; WIEDMANN *et al.*, 2014), anfibios (HADDAD y PRADO, 2005; DE BELLO *et al.*, 2010; WHILES *et al.*, 2013; CORTÉS-GÓMEZ *et al.*, 2015; URBINA-CARDONA *et al.*, 2015; TRIMBLE y VAN AARDE, 2015), aves (ALTSHULER, 2006; DALSGAARD *et al.*, 2011; ANDERSON *et al.*, 2011; LUCK *et al.*, 2012; GRANT y GRANT, 2014; JARVIS *et al.*, 2014), murciélagos (KUNZ *et al.*, 2011), comunidades de suelos (CONCOSTRINA *et al.*, 2014; LI *et al.*, 2014), islas oceánicas (WHITTAKER *et al.*, 2014), invertebrados bentónicos (PAGANELLI *et al.*, 2012), fitoplancton (LONGHI y BEISNER, 2010; PALFFY *et al.*, 2013; VOGT *et al.*, 2013) y Zooplancton marino (POMERLEAU *et al.*, 2015), entre otros.

### La biodiversidad, fuente de servicios ecosistémicos

La biodiversidad está muy asociada a la riqueza de especies y la distribución de sus abundancias relativas

en la comunidad biótica, además la variedad de formas en que los organismos usan los recursos, y formas en que con su actividad transforman el ambiente. De esta forma la diversidad funcional es clave para entender los mecanismos de los ensamblajes de especies y de los procesos de los ecosistemas (SALGADO, 2016). Uno de los retos científicos en la valoración de los SE es entender el papel de los ecosistemas y su biodiversidad en el suministro de estos SE (HAINES-YOUNG y POSTCHIN, 2010). Varios trabajos se han enfocado en aclarar las relaciones entre la biodiversidad, las funciones de los ecosistemas y los SE; y especialmente, en determinar cómo los diferentes componentes de la diversidad biológica contribuyen a la prestación de servicios ecosistémicos (DÍAZ *et al.*, 2007; LUCK *et al.*, 2009; FISCHER *et al.*, 2009).

Se ha planteado que la alta riqueza de especies, es uno de los aspectos de importancia para mantener las funciones de los ecosistemas (BALVANERA, 2006; QUIJAS *et al.*, 2010). Sin embargo, varios estudios indican que los grupos funcionales presentan una mayor relación con el funcionamiento y los procesos ecosistémicos, que la riqueza de especies (DÍAZ y CABIDO, 2001; HOOPER *et al.*, 2002; DÍAZ *et al.*, 2004; VANDEWALLE *et al.*, 2010). Las alteraciones en los ecosistemas son comunes y pueden afectar el ensamblaje y la composición de especies, la diversidad funcional y por lo tanto, los procesos del ecosistema. Aún no está claro en qué medida las perturbaciones mediadas por cambio de las especies afectan las propiedades funcionales de la comunidad, especialmente para las especies de los bosques tropicales (CARREÑO-ROCADADO *et al.*, 2012).

Varios estudios han tenido como objetivo documentar el efecto de la biodiversidad sobre el suministro de los servicios de los ecosistemas (QUIJAS *et al.*, 2010; CASANOVES *et al.*, 2011; PLA *et al.*, 2012), y se ha documentado la relación entre rasgos funcionales y los servicios de los ecosistemas (MEA, 2005; CARPENTER *et al.*, 2009; LAVOREL *et al.*, 2011; POLANIA *et al.*, 2011). De igual manera, se ha tratado de determinar el papel funcional en el suministro de servicios de los polinizadores (KREMEN *et al.*, 2007), el papel de las plantas leguminosas como fijadoras de nitrógeno (SPEHN *et al.*, 2002), la importancia de la microfauna y macrofauna en la formación y fertilidad del suelo (WALL, 2004), la utilidad de las plantas acuáticas en la descontaminación y regulación hídrica (ENGELHARDT y RITCHIE, 2002); sin embargo, falta información para una gestión adecuada de los ecosistemas y la biodiversidad (CARPENTER *et al.*, 2009).

En el suministro de SE para la sociedad humana, se tiene claro el papel que tienen la diversidad funcional, las poblaciones, comunidades y gremios (KREMEN, 2005;

KUNZ *et al.*, 2011). Y al definir los gremios como grupos de especies que explotan el mismo recurso en una manera similar, se reconoce la importancia de los rasgos funcionales en los procesos del ecosistema (LUCK *et al.*, 2012). La alteración o pérdida de cualquiera de estos componentes de la biodiversidad puede generar efectos negativos en el funcionamiento de los ecosistemas (LOHBECK *et al.*, 2012), y en la provisión de los SE; aunque parece ser que la **diversidad funcional** es el componente clave de la biodiversidad para proveer servicios ecosistémicos, especialmente los servicios de regulación (PETCHEY y GASTON, 2006; DÍAZ *et al.*, 2007; MARTÍN-LÓPEZ, 2007).

En general, se reconocen tres tipos de servicios ecosistémicos: servicios de aprovisionamiento, servicios de regulación y servicios culturales (KREMEN, 2005; HEIN *et al.*, 2006; GÓMEZ-BAGGETHUN y DE GROOT, 2007; MARTÍN-LÓPEZ *et al.*, 2007; BRAUMAN *et al.*, 2007; CARPENTER *et al.*, 2009; DÍAZ *et al.*, 2009; DE BELLO *et al.*, 2010; CASANOVES *et al.*, 2011). Los **servicios de aprovisionamiento** son los productos obtenidos directamente de la estructura biótica de los ecosistemas y que pueden ser aprovechados directamente por los seres humanos (alimentos, combustibles, madera, fibra, agua potable, recursos genéticos o medicinas naturales); los **Servicios de regulación** son aquellos servicios derivados de la regulación de los procesos ecosistémicos como resultado de su funcionamiento (regulación climática, purificación del agua, control de erosión, fertilidad del suelo, polinización de plantas, control de plagas, provisión de hábitat para animales de importancia económica o simbólica; y los **Servicios culturales** se refieren a los beneficios no materiales que la gente obtiene a través de las experiencias estéticas y que enriquecen la calidad de vida (valores estéticos, religiosos y espirituales, sentido de pertenencia, recreación y turismo asociado a la naturaleza. En la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA, 2005) se hace una descripción detallada de estos servicios ecosistémicos.

### La diversidad funcional y la resiliencia de los ecosistemas

La resiliencia es una propiedad emergente de los ecosistemas que resulta de su biodiversidad a múltiples escalas, y en particular de la diversidad genética, de la diversidad funcional de especies, de la diversidad de ecosistemas a través del paisaje y de los procesos dentro del sistema (THOMPSON *et al.*, 2009). Esta propiedad que depende de la diversidad biológica, se define como la capacidad que tienen las especies para recuperar la estructura, funcionamiento y mecanismos de auto-regulación de los ecosistemas, después de que se ha producido un cambio por perturbaciones

naturales o actividades antrópicas (WALKER *et al.*, 2004; THOMPSON, 2011). Diversos estudios han establecido que la resiliencia de los ecosistemas está relacionada con la diversidad biológica y la capacidad que le confiere para mantener procesos del ecosistema (LOREAU *et al.*, 2001; HOOPER *et al.*, 2005; DREVER *et al.*, 2006; BODIN y WIMEN, 2007), y la mayoría de los procesos de los ecosistemas están controlados por, o son el resultado de la biodiversidad.

La capacidad de resiliencia ecológica está relacionada con la presencia de diferentes grupos funcionales y sus interacciones (PETERSON *et al.*, 1998); por tanto, si desaparece un grupo funcional, ocurrirán cambios en las propiedades de los ecosistemas. Esto permite entender que la **redundancia funcional** (presencia de varias especies dentro de cada grupo funcional) puede incrementar la capacidad de respuesta o de adaptación a los cambios ambientales (WALKER, 1992; HOOPER *et al.*, 2005). Si se presenta baja redundancia funcional, la pérdida de especies podría llevar a la pérdida completa de un grupo funcional (DÍAZ *et al.*, 2005), y los SE que de ellos dependen. Por otra parte, la presencia de especies con diferentes caracteres de respuesta ante cambios ambientales, contribuiría positivamente a la capacidad de los ecosistemas para recuperarse de tales perturbaciones; por el contrario, una biodiversidad empobrecida altera la estabilidad de los ecosistemas (THOMPSON *et al.*, 2009; CARDINALE *et al.*, 2011), debido a las consecuencias que acarrea para la resiliencia de los ecosistemas.

### La biodiversidad y su relación con el bienestar de las sociedades humanas

La biodiversidad es un componente esencial como soporte de los servicios de los ecosistemas, y va más allá de la provisión de materiales y de medios de vida para el bienestar humano. Muchas personas se han beneficiado de la conversión de extensos ecosistemas naturales a agroecosistemas y de la explotación de su biodiversidad. Tal aprovechamiento ha causado pérdidas en la diversidad biológica y cambios asociados con los servicios, causado a otras personas la disminución de su bienestar, y algunos grupos sociales han sido empujados a la pobreza (MEA, 2005).

Muchos trabajos han demostrado que la biodiversidad ha sido severamente afectada por la alteración de los ecosistemas naturales a causa de las actividades humanas, presentándose cambios en el uso del suelo, alteración de los ciclos biogeoquímicos, destrucción y fragmentación de hábitats para el establecimiento de sistemas agropecuarios, sobreexplotación de recursos, contaminación, introducción de especies exóticas y alteración de las condiciones climáticas, entre otros (MEA, 2005). Se estima que cerca del

75% de la diversidad genética de los cultivos se han perdido desde el comienzo del siglo pasado; y en los sistemas naturales, millones de poblaciones de especies silvestres se extinguen cada año debido a la conversión del uso del suelo (MOONEY, 2010). Las evidencias de la pérdida de diversidad biológica es abrumadora en prácticamente todos los niveles de la organización (MEA, 2005; UNEP, 2007), y algunos ecosistemas regionales han sido especialmente afectados, principalmente los bosques tropicales (MEA, 2005).

Está entendido que cambios en la biodiversidad puede comprometer la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas, así como la capacidad de generar servicios ecosistémicos esenciales para la sociedad humana (DÍAZ *et al.*, 2006; RANDES *et al.*, 2010; CARDINALE *et al.*, 2012), disminuyéndose la contribución que hace la biodiversidad a la calidad de vida y bienestar humano. Si bien estos conductores varían en su importancia entre los ecosistemas y regiones, las tendencias actuales de deforestación y ampliación de la frontera agropecuaria sugieren una pérdida continua de la biodiversidad.

Las modificaciones de los ecosistemas para mejorar un servicio ambiental producen efectos negativos sobre otros servicios, así que de 24 servicios ecosistémicos evaluados por MEA (2005), solo se han mejorado los cultivos, la ganadería, la acuicultura y últimamente, el secuestro de carbono. Muchos servicios ecosistémicos han sido degradados, entre ellos, la pesca, producción de madera, suministro de agua, tratamiento de residuos y desintoxicación, purificación del agua, protección de los riesgos naturales, regulación de la calidad del aire, regulación del clima regional y local, regulación de la erosión, y muchos beneficios culturales.

Esta acelerada disminución de biodiversidad es de particular importancia, en la medida que la pérdida permanente e irreversible de especies, llevan a la pérdida de los elementos constitutivos del bienestar humano (MEA, 2005). La extirpación de especies y la pérdida de hábitat son especialmente importantes a nivel local y nacional, puesto que la mayoría de los servicios ecosistémicos se suministran en estos niveles, y dependen firmemente del tipo y abundancia relativa de las especies, así como de su carácter funcional (HOOPER *et al.*, 2005; BENNETT *et al.*, 2009; CADOTTE *et al.*, 2011).

A pesar de que se reconoce la gran importancia que tiene la conservación de los ecosistemas y toda su biodiversidad adjunta, procesos de degradación por actividades antrópicas continúan, incluso a gran escala (BUTCHART *et al.*, 2010); por lo que en programas de conservación basados en valores intrínsecos de los ecosistemas, es necesario introducir criterios que tengan

en cuenta los valores instrumentales, así como el aporte de la biodiversidad a la calidad de vida y bienestar humano. Cualquier toma de decisiones relativa a la gestión de los servicios de los ecosistemas, puede afectar la estructura y funcionamiento de los ecosistemas naturales.

### La gestión de los ecosistemas y la conservación de los servicios ambientales

En la gestión de los ecosistemas, por lo general se trata de maximizar la producción de servicios ambientales como alimentos, madera, fibra, entre otros (FOLEY *et al.*, 2005; KAREIVA *et al.*, 2007; MO NFRIDA *et al.*, 2008; RAMANKUTTY *et al.*, 2008); pero se ignora el hecho de que los ecosistemas son redes complejas dinámicas que pueden proveer simultáneamente muchos servicios (PETERSON *et al.*, 2003; CHAN *et al.*, 2006; RODRÍGUEZ *et al.*, 2006; BRAUMAN *et al.*, 2007). Esto se traduce en una disminución sustancial en la prestación de los servicios ecosistémicos (BENNETT *et al.*, 2009), y en un descenso en otros servicios ambientales, como el control de inundaciones, los recursos genéticos, o la polinización (MEA, 2005), una consecuencia no deseada en la domesticación de los ecosistemas. Un enfoque limitado de los servicios que prestan los ecosistemas, puede llevar a la degradación y pérdida inesperada de importantes servicios ecosistémicos (GORDON y ENFORS, 2008). Algunos estudios suelen asumir una relación lineal entre la estructura de los ecosistemas y la provisión de servicios, una suposición poco válida (KOCH *et al.*, 2009), lo que indica que la comprensión de la relación entre los procesos de los ecosistemas y la provisión de los servicios ambientales sigue siendo pobre (CARPENTER *et al.*, 2009).

Investigaciones realizadas en la última década impulsan el desarrollo de la comprensión teórica detrás de las múltiples relaciones no lineales entre los servicios de los ecosistemas (KREMEN y OSTFELD, 2005; TALLIS y KAREIVA, 2005; CARPENTER *et al.*, 2009; KOCH *et al.*, 2009; NARWANI *et al.*, 2015), trabajos que buscan entender las relaciones entre los múltiples servicios de los ecosistemas y de los mecanismos detrás de estas relaciones. Aunque algunos estudios han evaluado las amenazas sobre los servicios de los ecosistemas (TILMAN *et al.*, 2001; MEA, 2005), sobre el valor de los servicios prestados (GALLAI *et al.*, 2009; COSTANZA *et al.*, 1997), y sobre el estado actual y potencial de los servicios de los ecosistemas (CARPENTER *et al.*, 2006; BARBIER *et al.*, 2008), aun se cuenta con poca comprensión de la ecología detrás de la prestación de servicios ecosistémicos (KREMEN y OSTFELD, 2005).

PRETTY *et al.* (2006) a través del análisis de 280 estudios de caso, muestra que algunos tipos de agricultura y sistemas de manejo pueden mejorar los servicios ecosistémicos

múltiples; y varios trabajos exploran patrones espaciales de la prestación de servicios a través de múltiples paisajes como una oportunidad para la conservación de los servicios ecosistémicos múltiples y la biodiversidad (CHAN *et al.*, 2006; EGOH *et al.*, 2008; NAIDOO *et al.*, 2008; NELSON *et al.*, 2009), sus resultados muestran la existencia de importantes relaciones entre los servicios de los ecosistemas. Para comprender la sostenibilidad de los SE es importante tener en cuenta que la mayor biodiversidad en ecosistemas neotropicales, comparada con los ecosistemas templados, define en su dinámica natural múltiples componentes o redes muy complejas. Sin embargo, los ecosistemas del Neotrópico presentan una capacidad de carga “frágil” debido a su interdependencia, y porque la producción de SE aprovechables no se ajusta a los volúmenes de demanda de la sociedad, ni el sistema de mercado que regula el uso de los SE por la sociedades locales o externas no es coherente con la capacidad productiva de los ecosistemas.

Con base en lo anterior, si se pretende realizar una buena gestión en el manejo de los ecosistemas para producir un suministro de múltiples servicios ecosistémicos, es necesario entender mejor la dinámica del funcionamiento de los ecosistemas, así como de las relaciones entre los servicios ecosistémicos (BENNETT *et al.*, 2009). Tal conocimiento puede permitir el manejo adecuado de los ecosistemas para reducir las compensaciones, mejorar sinergias, mantener la capacidad de resiliencia y fomentar el uso sostenible de los servicios ecosistémicos.

## Conclusiones

La biodiversidad en términos de las características funcionales de las especies que operan en diferentes contextos, son el soporte de las propiedades de los

ecosistemas. Así que, una alta diversidad de especies con diferentes efectos funcionales y tipos de respuestas funcionales diferentes a distintas perturbaciones ambientales, puede asegurar un suministro estable de bienes y servicios ecosistémicos. Sin embargo, las diversas actividades humanas pueden producir disturbios que afectan los diferentes niveles de la biodiversidad y la funcionalidad ecológica de las especies, llevando a la degradación de los ecosistemas con la consecuente pérdida de servicios ecosistémicos.

Apesar de reconocerse la importancia de la biodiversidad, aún existen grandes vacíos de información sobre la diversidad funcional y su papel en el funcionamiento de los ecosistemas; por tanto, se requiere de mayores esfuerzos de investigación que tengan como objetivo entender el papel funcional de las especies en los servicios ecosistémicos. Entender las relaciones entre la diversidad taxonómica, diversidad funcional y la estructura de la comunidad, puede permitir identificar los mecanismos de los efectos de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas.

En la comprensión de la diversidad funcional en los servicios ecosistémicos, se hace necesario el desarrollo de modelos que permitan entender de forma sencilla que los postulados pueden ser probados, y que las relaciones pueden ser encontradas y cuantificadas. Esta necesidad de modelar las relaciones nos lleva a ampliar los modelos determinísticos a modelos estocásticos, aplicación de redes neuronales como soportes de esas correlaciones, para lo cual se hace necesario innovar y poner a prueba los modelos tradicionales de relaciones tales como competencia y simbiosis, e incorporar aspectos como la compartimentalización de recursos como nuevas fuentes de información.

## Referencias

- ALTSHULER, D.L. 2006. Flight performance and competitive displacement of hummingbirds across elevational gradients. *The American Naturalist* 167:216-229.
- ANDERSON, S.H.; KELLY, D.; LADLEY, J.J.; MOLLOY, S.; TERRY, J. 2011. Cascading effects of bird functional extinction reduce pollination and plant density. *Science* 331:1068-1071.
- BALVANERA, P. 2012. Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas* 21 (1-2):136-147.
- BALVANERA, P.; PFISTERER, A.B.; BUCHMANN, N.; HE, J.; NAKASHIZUKA, T.; RAFFAELLI, D.; SCHMID, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156.
- BARBIER, E.B.; KOCH, E.W.; SILLIMAN, B.R.; HACKER, S.D.; WOLANSKI, E.; PRIMAVERA, J.; *et al.* 2008. Coastal ecosystem-based management with nonlinear ecological functions and values. *Science* 319:321-323.
- BENITO-GARZÓN, M.; ALÍA, R.; ROBSON, T.M.; ZAVALA, M.A. 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 20:766-778.

- BENNETT, A.F.; SAUNDERS, D.A. 2010. Habitat fragmentation and landscape change. In: Sodhi, N.S.; Ehrlich, P.R. *Conservation Biology for All*. Oxford University Press. New York
- BENNETT, E. M.; PETERSON, G. D.; GORDON, L.J. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters* 12:1–11.
- BHASKAR, R.; DAWSON T. E.; BALVANERA, P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession in a secondary tropical dry forest post-agricultural use. *Functional Ecology* 28:1256-1265.
- BISWAS, S.R.; MALLIK, A.U. 2010. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* 91:28-35.
- BLONDEL, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100 (2):223-231.
- BODIN, P.; WIMEN, B.L. 2007. The usefulness of stability concepts in forest management when coping with increasing climate uncertainties. *Forest Ecology and Management* 242:541-552.
- BRAUMAN, K.A.; DAILY, G.C.; DUARTE, T.K.; MOONEY, H.A. 2007. The nature and value of ecosystem services: an overview highlighting hydrologic services. *Annual Review of Environment and Resources* 32:67-98.
- BUISSON, L.; GRENOUILLET, G.; VILLEGGER, S.; CANAL, J.; LAFFAILLE, P. 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19:387-400.
- BUTCHART, S.H.; WALPOLE, M.; COLLEN, B.; VAN STRIEN, A.; SCHARLEMANN, J.P.; ALMOND, R.E.; BAILLIE, J.E.; *et al.* 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328:1164-1168.
- CADOTTE, M.W.; CARSCADEN, K.; MIROTCHEV, N. 2011. Review. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. British Ecological Society. *Journal of Applied Ecology* 44(5):1079-1087.
- CADOTTE, M.W.; DINNAGE, R.; TILMAN, D. 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology* 93:A223-S233.
- CADOTTE, M.W.; STRAUSS, S.Y. 2011. Phylogenetic patterns of colonization and extinction in experimentally assembled plant communities. *PLoS One* 6:e19363.
- CAMACHO, V.; RUÍZ, A. 2012. Marco conceptual y clasificación de los servicios ecosistémicos. Artículo de revisión. *Revista Bio Ciencias* 4(1):3-15.
- CARDINALE, B. J.; MATULICH, K.L.; HOOPER, D.U.; BYRNES, J.E.; DUFFY, E.; GAMFELDT, L.; BALVANERA, P.; *et al.* 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98(3):572-592
- CARDINALE, B. J.; DUFFY, J.E.; GONZALEZ, A.; HOOPER, D.U.; PERRINGS, C.; VENAIL, P.; NARWANI, A.; *et al.* 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486 (7401):59-67.
- CARDINALE, B.J.; SRIVASTAVA, D.S.; DUFFY, J.E.; WRIGHT, J.P.; DOWNING, A.L.; SANKARAN, M.; JOUSEAU, C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443 (7114):989-992.
- CARDOSO, P.; PEKÁR, S.; JOCQUÉ, R.; CODDINGTON, J.A. 2011. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. *PLoS One* 6 (6):e21710.
- CARPENTER, S.R.; BENNETT, E.M.; PETERSON, G.D. 2006A. Scenarios for ecosystem services: an overview. *Ecology and Society* 11(1):29. (Online) URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art/29>.
- CARPENTER, S.R.; DEFRIES, R.; DIETZ, T.; MOONEY, H.A.; POLASKY, S.; REID, W.V. 2006. Millennium ecosystem assessment: research needs. *Science* 314:257-258.
- CARPENTER, S.R.; MOONEY, H.A.; AGARD, J.; CAPISTRANO, D.; DEFRIES, R.S.; DÍAZ, S.; DIETZ, T.; *et al.* 2009. Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:1305-1312.

- CARREÑO-ROCADADO, G.; PEÑA-CLAROS, M.; BONGERS, F.; ALARCÓN, A.; LICONA, J.C.; POORTER, L. 2012. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology* 100:1453-1463.
- CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J.A. 2011. *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Serie técnica, Informe Técnico 384/ CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- CAVENDER-BARES, J.; RICH, P.B. 2012. Shocks to the system: community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology* 93:S52-S69.
- CHAN, K.M.; SHAW, M.R.; CAMERON, D.R.; UNDERWOOD, E.C.; DAILY, G.C. 2006. Conservation planning for ecosystem services. *PLoS Biology* 4:2138-2152.
- CHAPIN, F.S.; WALKER, B.H.; HOBBS, R.J.; HOOPER, D.U.; LAWTON, J.H.; SALA, O.E.; TILMAN, D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277:500-504.
- CHAZDON, R.L.; FINEGAN, B.; CAPERS, R.S.; SALGADO-NEGRET, B.; CASANOVES, F.; BOUKILI, V.; NORDEN, N. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42:31-40.
- CLARK, J. 2010. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* 327:1129-1132.
- CONCOSTRINA, L.; PESCADOR, D. S.; MARTINEZ, I.; ESCUDERO, A. 2014. Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and Conservation* 23(7):1757-1770.
- CONTI, G.; DÍAZ, S. 2013. Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology* 101:18-28.
- CORNWELL, W.K.; ACKERLY, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.
- CORTÉS-GÓMEZ, A.M.; RUIZ-AGUDELO, C.A.; VALENCIA-AGUILAR, A.; LADLE, R.J. 2015. Ecological functions of Neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum* 20:229-245.
- COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; *et al.* 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253–260.
- CRUTSINGER, G.M.; SOUZA, L.; SANDERS, N.J. 2008. Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecology Letter* 11:16-23.
- DALSGAARD, B.; MAGÅRD, E.; FJELDSA, J.; MARTÍN-GONZÁLEZ, A.M.; RAHBEK, C.; OLESEN, J.M.; OLLERTON, J.; *et al.* 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and Quaternary climate-change velocity. *PLoS ONE* 6:e25891.
- DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; HARRINGTON, R.; CORNELISSEN, J.H.; BARDGETT, R.D.; BERG, M.P.; *et al.* 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873-2893.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem functioning (review). *Trends in Ecology and Evolution* 16:646-655.
- DÍAZ, S.; FARGIONE, J.; CHAPIN III, F.S.; TILMAN, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4:e277.
- DÍAZ, S.; GURVICH, D.E.; PÉREZ, H.N.; CABIDO, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Botánica de Argentina* 37 1-2):135-140.
- DÍAZ, S.; HECTOR, A.; WARDLE, D.A. 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1:55-60.

- DÍAZ, S.; HODGSON, J.G.; THOMPSON, K.; CABIDO, M.; CORNELISSEN, J.H.; JALILI, A.; MONTSERRAT-MARTÍ, G.; *et al.* 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295–304.
- DÍAZ, S.; QUÉTIER, F.; CÁCERES, D.M.; TRAINOR, S.F.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; BRET-HARTED, M.S.; FINEGAN, B.; *et al.* 2011. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA (PNAS)* 108:895-902.
- DIÁZ, S.; SYMSTAD, A.J.; CHAPIN, F.S.; WARDLE, D.A.; HUENNEKE, L.F. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution* 18:140-146.
- DÍAZ, S.; TILMAN, D.; FARGIONE, J.; CHAPIN III, F.S.; DIRZO, R.; KITZBERGER, T.; GEMMILL, B.; *et al.* 2005. *Biodiversity regulation of ecosystem services*. In: *Ecosystems and human well-being: Current state and trends*. Page 297-329. Hassan, R.; Scholes, R.; Ash, N. (Eds.). Island Press. Washington D.C.
- DÍAZ, S.; LAVOREL, S.; DE BELLO, F.; QUÉTIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(52):20684-20689.
- DREVER, C.R.; PETERSON, G.; MESSIER, C.; BERGERON, Y.; FLANNIGAN, M.D. 2006. Can forests management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research* 36:2285-2299.
- DUFFY, J.E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99:201-219.
- DUFFY, J.E.; CARDINALE, B.J.; FRANCE, K.E.; MCINTYRE, P.B.; THÉBAULT, E.; LOREAU, M. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10(6):522-538.
- EGOH, B.; REYERS, B.; ROUGET, M.; RICHARDSON, D.M.; LEMAITRE, D.C.; VAN JAARSVELD, A.S. 2008. Mapping ecosystem services for planning and management. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 127:135-140.
- EHLERS, A.; WORM, B.; REUSCH, T.B. 2008. Importance of genetic diversity in Eelgrass *Zostera marina* for its resilience to global warming. *Marine Ecology Progress Series* 355:1-7.
- ENGELHARDT, K.A.; RITCHIE, M. 2002. The effect of aquatic plant species richness on wetland ecosystem processes. *Ecology* 83:2911-2924.
- FISHER, B.; TURNE, R.K.; MORLING, P. 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics* 68:643-653.
- FOLEY, J.A.; DEFRIES, R.; ASNER, G.P.; BARFORD, C.; BONAN, G.; CARPENTER, S.R.; *et al.* 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570–574.
- GALLAI, N.; SALLES, J.M.; SETTELE, J.; VAISSON, B.E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68(3):810–821.
- GAMFELDT, L.; HILLEBRAND, H.; JONSSON, P.R. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89:1223-1231.
- GIBSON, L.; SODHI, N.S. 2011. Habitats at risk: a step forward, a step back. *Science* 331:1137-1137.
- GITAY, H.; NOBLE, I.R. 1997. *What are functional types and how should we seek them?* Page 3-19. In: Smith, T.M.; Shugart, H.H.; Woodward, F.I. (Eds.). *Plant functional types*. University Press. Cambridge.
- GÓMEZ-BAGGETHUN, E.; DE GROOT, R. 2007. Capital natural y funciones de los ecosistemas: explorando las bases ecológicas de la economía. *Ecosistemas* 16:3 (<http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=496>)
- GORDON, L.G.; ENFORS, E.I. 2008. *Land degradation, ecosystem services, and resilience of smallholder farmers in Makanya catchment, Tanzania*. Page 33-50. In: Bossio, D.; Geheb, K. (Eds.). *Conserving Land, Protecting Water*. CAB., UK.
- GRANT, P.R.; GRANT, B.R. 2014. 40 years of evolution. Darwin's finches on Daphne Major Island. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- HADDAD, C.F.B.; PRADO, C.P.A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience* 55:208-217.
- HAINES-YOUNG, R.; POSTCHIN, M. 2010. *The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being*. Page 110-139. In: Rafaelli, D.; Frid, C. (Eds.) *Ecosystem Ecology: A new synthesis*. BES Ecological Reviews Series, Cambridge University Press. Cambridge.
- HARRINGTON, R.; ANTON, C.; DAWSON, T.P.; DE BELLO, F.; FELD, C.K.; HASLETT, J.R.; KLUVÁNKOVA-ORAVSKÁ, T.; *et al.* 2010. Ecosystem services and biodiversity conservation: concepts and a glossary. *Biodiversity & Conservation* 19:2773-2790.
- HECTOR, A.; BAGCHI, R. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448:188-190.
- HEIN L.; VAN KOOPEN, K.; DE GROOT, R.S.; VAN LERLAND, E.C. 2006. Spatial scales, stakeholders and the valuation of ecosystem services. *Ecological Economics* 57:209-228.
- HILLEBRAND, H.; MATTHIESSEN, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12 (12):1405-1419.
- HITT N.P.; CHAMBERS, D.B. 2014. Temporal changes in taxonomic and functional diversity of fish assemblages downstream from mountaintop mining. *Freshwater Science* 33:915-926.
- HOFFMANN, M.; HILTON-TAYLOR, C.; ANGULO, A; BÔHM, M; BROKS, T.M; BUTCHART, S.H; CARPENTER, K.E; *et al.* 2010. The impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science* 330:1503-1509.
- HOOPER D.U.; VITOUSEK, P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277:1302-1305.
- HOOPER, D.U.; CHAPIN, F.S.; EWEL, J.J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL SLAWTON J.H.; LODGE, D.M.; *et al.* 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1):3-35.
- HOOPER, D.U.; SOLAN, A.; SYMSTAD, S.; DIAZ, M.O.; GESSNER, N.; BUCHMANN, V.; DESGRANGE, P.; *et al.* 2002. *Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning*. Page 195-208. In: Loreau, M.; Naeem, S.; Inchausti (Eds.). *Biodiversity and ecosystem functioning*. University Press, Oxford. UK.
- IUCN, Conservation International, Arizona State University, Texas A & M University, University of Rome, University of Virginia, Zoological Society of London. 2008. *An analysis of mammals on the 2008 IUCN Red List*. (<http://www.iucnredlist.org/mammals>).
- IVES, R.; CARPENTER, S.R. 2007. Stability and Diversity of Ecosystems. *Science* 317:5834-58-62.
- JARVIS, E.D.; MIRARAB, S.; ABERER, A.J.; LI, B.; HOUDE, P.; LI, C.; HO, S.Y.W.; *et al.* 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346:1320-1331.
- JASTRZEBSKA, M.; WANIC, M.; KOSTRZEWSKA, M. K.; TREDER, K.; NOWICKI, J. 2012. An attempt to use functional diversity indices for the assessment of weed communities. *Acta Agrobotanica* 65:129-140.
- JUNG, V.; VIOLLE, C.; MONDY, C.; HOFFMANN, L.; MULLER, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134-1140.
- KAREIVA, P.; WATTS, S.; MCDONALD, R.; BOUCHER, T. 2007. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science* 316:1866-1869.
- KOCH, E.W.; BARBIER, E.B.; SILLIMAN, B.R.; REED, D.J.; PERILLO, G.M.; HACKER, S.D.; GRANEK, E.F.; *et al.* 2009. Non-linearity in ecosystem services: temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7(1):29-37.
- KREMEN, C. 2005. Managing ecosystem services: What do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8:468-479.

- KREMEN, C.; OSTFELD, R.S. 2005. A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:540-548.
- KREMEN, C.; WILLIAMS, N.M.; AIZEN, M.A.; GEMMILL-HERREN, B.; LEBUHN, G.; MINCKLEY, R.; PACKER, L.; *et al.* 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10:299–314.
- KUNZ, T.H.; BRAUN DE TORRES, E.; BAUER, D.; LOBOVA, T.; FLEMING, T.H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:1-38
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1):299-305.
- LAVOREL, S.; GARNIER, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- LAVOREL, S.; GRIGULIS, K.; LAMARQUE, P.; COLACE, M.P.; GARDEN, D.; GIREL, J.; PELLET, G.; DOUZET, R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99:135-147.
- LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12:474-478.
- LAWES, M.J.; RICHARDS, A.; DATHE, J.; MIDGLEY, J.J. 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology* 212:2057-2069.
- LI, J.M.; JIN Z.; HAGEDORN, F.; LI, M.H. 2014. Short-term parasite-infection alters already the biomass, activity and functional diversity of soil microbial communities. *Natural Science Report* 4:11085.
- LOHBECK, M.; POORTER, L.; PAZ, H.; PLA, L.; VAN BREUGEL, M.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:89-96
- LOHBECK, M.; POORTER, L.; LEBRIJA-TEJOS, E.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; MEAVE, J.A.; PAZ, H.; PÉREZ-GARCÍA, E.A.; *et al.* 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211-1216.
- LONGHI, M.L.; BEISNER, B.E. 2010. Patterns of taxonomic and functional diversity in Lake Phytoplankton. *Freshwater Biology* 55:1349-1366.
- LOREAU, M.S.; NAEEM, P.; INCHAUSTI, J.; BENGTSSON, J.P.; GRIME, A.; HECTOR, D.U.; HOOPER, M.A.; *et al.* 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808.
- LUCK, G.W.; HARRINGTON, R.; HARRISON, P.A.; KREMEN, C.; BERRY, P.M.; BUGTER, R.; DAWSON, T.P.; *et al.* 2009. Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *Bioscience* 59:223-235.
- LUCK, G.W.; S. LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LUMB, K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81:1065-1076.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; BONGERS, F.; PAZ, H.; SACK, L. 2011. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species drought and shade tolerance. *New Phytologist* 191:480-495.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2008. *Grupos funcionales*. Págs. 365-412. En: Capital natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México.
- MARTÍN-LÓPEZ, B.; GÓMEZ-BAGGETHUN, E.; GONZÁLEZ, J.A.; LOMAS, P.L.; MONTES, C. 2009. *The assessment of ecosystem services provided by biodiversity: re-thinking concepts and research needs*. In: Aronoff, J.B. (Ed.). *Handbook of Nature Conservation: Global, Environmental and Economic Issues*. Nova Science Publishers. New York.
- MARTÍN-LÓPEZ, B.; GONZÁLEZ, J.A.; DÍAZ, S.; CASTRO, I.; GARCÍA-LLORENTE, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16(3):69-80.

- MASON, N.W.H, MOUILLOT, D; LEE, W.G.; BASTOW, W.; 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- 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.
- MCCULLOH, K.A.; MEINZER, F.C.; SPERRY, J.S.; LACHENBRUCH, B.; VOELKER, S.L.; WOODRUFF, D.R.; DOMEK, J.C. 2011. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. *Oecologia* 167:27-37.
- MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- MONFREDA, C.; RAMANKUTTY, N.; FOLEY, J.A. 2008. *Farming the planet: 2. Geographic distribution of crop areas, yields, physiological types, and net primary production in the year 2000*. *Global Biogeochem. Cycles* 22. Doi: 10.1029/2007GB002947.
- MONTES, C. 2007. Del Desarrollo Sostenible a los servicios de los ecosistemas. *Ecosistemas*, Vol.16, No.3 (<http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?id=513>).
- MONTES, C.; LOMAS, P.L. 2010. La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio en España. *Ambiental* 21:56-75.
- MOONEY, H.A. 2010. Review. The ecosystem-service chain and the biological diversity crisis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (365):31-39.
- MOUQUET, M.A.; VILLEGGER 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.
- NARWANI, A.; MATTHEWS, B.; FOX, J.; VENAIL, P. 2015. Using phylogenetic in community assembly and ecosystems functioning research. *Functional Ecology* 29:589-591.
- NELSON, E.; MENDOZA, G.; REGETZ, J.; POLASKY, S.; TALLIS, H.; CAMERON, D.R.; CHAN, K.M.; *et al.* 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:4-11.
- ONEY, B.; REINEKING, B.; O'NEILL, G.; KREYLING, J. 2013. Intraspecific variation buffers projected climate change impacts on *Pinus contorta*. *Ecology and Evolution* 3:437-449.
- PAGANELLI, D.; MARCHINI, A.; OCCHIPINTI-AMBROGI, A. 2012. Functional structure of marine benthic assemblages using Biological Traits Analysis (BTA): a study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine Coastal Shelf Science* 96:245-256.
- PAINE, C.E.; BARALOTO, C.; CHAVE, J.; HÉRAULT, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120:720-727
- PAKERMAN, R.J. 2011. Multivariate identification of plant functional response and effect traits in an agricultural landscape. *Ecology* 92:1353-1365.
- PALFFY, K.; PRESING, M.; VOROS, L. 2013. Diversity patterns of trait-based phytoplankton functional groups in two basins of a large, shallow lake (Lake Balaton, Hungary) with different trophic state. *Aquatic Ecology* 47:195-210.
- PAULA, S.; PAUSAS, J.G. 2011. Root traits explain different foraging strategies between resprouting life histories. *Oecologia* 165:321-331.
- PEARMAN, P.B.; DÁMEN, M.; GRAHAM, C.H.; THUILLER, W.; ZIMMERMANN, N.E. 2010. Within-taxon niche structure: niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography* 33:990-1003.
- PEASE, A.A.; GONZÁLEZ-DÍAZ, A.A.; RODILES-HERNÁNDEZ, R.; WINEMILLER, K.O. 2012. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology* 57:1060-1075.

- PETERSON, G.; ALLEN, C.R.; HOLLING, C.S. 1998. Ecological resilience, biodiversity and scale. *Ecosystems* 1:6-18.
- PETERSON, G.D.; BEARD, D.; BEISNER, B.; BENNETT, E.; CARPENTER, S.; CUMMING, G.; DENT, C.L.; *et al.* 2003. Assessing future ecosystem services: a case study of the northern highland Lake District, Wisconsin. *Conservation and Ecology* 7(3):1.
- PLA, L.; CASANOVES, F.; DI-RIENZO, J. 2012. *Quantifying Functional Biodiversity. Springer Briefs in Environmental Science. Series: Springer Briefs in Environmental Science*, Springer Netherlands, Amsterdam. DOI: 10.1007/978-94-007-2648-2
- POLANIA, C.; PLA, L.; CASANOVES, F. 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos. En: CASANOVES, F.; PLA, L.; DI RIENZO, J.A (Eds.). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Serie Técnica 384, CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- POMERLEAU, C.; SASTRI, A.R.; BEISNER, B.E. 2015. Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the Northeast subarctic Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research* 37(4):712-726.
- PRETTY, J.N.; NOBLE, A.D.; BOSSIO, D.; DIXON, J.; HINE, R.E.; DE VRIES, F.; *et al.* 2006. Resource-conserving agriculture increases yields in developing countries. *Environment Science Technology* 40:1114-1119.
- PUTZ, F.E.; ZUIDEMA, P.A.; SYNNOTT, T.; PEÑA-CLAROS, M.; PINARD, M.A.; SHEIL, D.; VANCLAY, J.K.; *et al.* 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conservation Letters* 5:296-303.
- QUÉTIER, F.; LAVOREL, S.; THULLER, W.; DAVIES, I. 2007. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications* 17(8):2377-2386.
- QUIJAS, S.; SCHMID, B.; BALVANERA, P. 2010. Plant diversity enhances provision of ecosystem services: a new synthesis. *Basic and Applied Ecology* 11:582-593.
- RAMANKUTTY, N.; EVAN, A.T.; MONFREDA, C.; FOLEY, J.A. 2008. *Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000*. *Global Biogeochemical Cycles* 22. Doi: 10.1029/2007 GB002952.
- RANDS, M.R.; ADAMS, W.M.; BENNUN, L.; BUTCHART, S.H.; CLEMENTS, A.; COOMES, D.; ENTWISTLE, A.; *et al.* 2010. Biodiversity Conservation: Challenges Beyond. *Science* 239:1298-1303.
- RICOTTA, C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6:479-486.
- RODRÍGUEZ, J.P.; BEARD, T.D.; BENNETT, E.M.; CUMMING, G.S.; CORK, S.J.; AGARD, J.; *et al.* 2006. Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecology Society* 11 (1):28.
- ROSCHER, C.; SCHUMACHER, J.; LIPOWSKY, A.; GUBSCHE, M.; WEIGELT, A.; POMPE, S.; KOLL, O.; *et al.* 2013. A functional trait-based approach to understand community assembly and diversity-productivity relationships over 7 years in experimental grasslands. *PPEES* 15:139-149.
- RUIZ-JAEN, M.C.; POTVIN, C. 2011. Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytologist* 189:978-987.
- SALDAÑA, A. 2013. Relación entre riqueza de especies y diversidad funcional de atributos foliares en dos ensambles de especies siempre verdes de un bosque templado lluvioso. *Gayana Botanica* 70(2):177-186.
- SALGADO-NEGRET, B. (Ed). 2015. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia.
- SALGADO-NEGRET, B.; PÉREZ, F.; MARKESTEIJN, L.; JIMENEZ-CASTILLO, M.; ARMESTO, J.J. 2013. Diverging drought tolerance strategies explain tree species distribution along a fog-dependent moisture gradient in a temperate rain forest. *Oecologia* 173:625-635.
- SCHITTKO, C.; HAWA, M.; WURS, T.S. 2014. Using a multi-trait approach to manipulate plant functional diversity in a biodiversity-ecosystem function experiment. *PLoS One* 9: e99065.

- SCHREIBER, S.; BÜRGER, R.; BOLNICK, D.I. 2011. The community effects of phenotypic and genetic variation within a predator population. *Ecology* 92:1582-1593.
- SPEHN, E.M.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHMID, B.; HECTOR, A.; CALDEIRA, M.C.; DIMITRAKOPOULOS, P.G.; FINN, J.A.; *et al.* 2002. The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-European study of grassland biomass nitrogen. *Oikos* 98:205-218.
- STUART-SMITH, R.D.; BATES, A.E.; LEFCHECK, J.S.; DUFFY, J.E.; BAKER, S.C.; THOMSON, R.J.; STUART-SMITH, J.F.; *et al.* 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501:539-542.
- SUDING, K.N.; GOLDSTEIN, L.J. 2008. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist* 180:559-562.
- TALLIS, H.; KAREIVA, P. 2005. Ecosystem services. *Current Biology* 15:R746-R748.
- TANAKA, Y. 2012. Trait response in communities to environmental change: effect of interspecific competition and trait covariance structure. *Theoretical Ecology* 5(1):83-98.
- TEEB. 2008. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity*. Interim Report. European Communities (<http://www.teebweb.org/>)
- THOMPSON, I. 2011. Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación forestal. *Unasyuva* 238(62):25-30
- THOMPSON, I.; MACKEY, B.; MCNULTY, S.; MOSSELER, A. 2009. *Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems*. Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Technical Series no. 43. Montreal, Canada.
- TOWNSEND, C.R. 2007. *Ecological applications: Towards a sustainable world*. Blackwell Publishing. Londres.
- TURBÉ, A.; DE TONI, A.; BENITO, P.; LAVELLE, P.; LAVELLE, P.; RUIZ, N.; VAN DER PUTTEN, W.H; *et al.*, 2010. Soil biodiversity: functions, threats and tools for policy makers. Bio Intelligence Service, IRD, and NIOO, Report for European Commission (DG Environment). Doi: 10.2779/14571.
- TRIMBLE, M.J.; VAN AARDE, R.J. 2015. Amphibian and reptile communities and functional groups over a land-use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemism. *Animal Conservation* 17:441-453.
- TYLIANAKIS, J.M.; RAND, T.A.; KAHMEN, A.; KLEIN, A.M.; BUCHMANN, N.; PERNER, J. *et al.* 2008. Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems. *PLoS Biology* 6:947-956.
- UNEP. 2007. *Global environment outlook. GEO4: environment and development*. United Nations Environmental Program. Nairobi, Kenya.
- URBINA-CARDONA, J.N.; BERNAL, E.A. GIRALDO-ECHEVERRY, N.; ECHEVERRY-ALCENDRA, A. 2015. El monitoreo de herpetofauna en los procesos de restauración ecológica: indicadores y métodos. AGUILAR-GARAVITO, M. & RAMÍREZ, W. (Eds.). Monitoreo a procesos de restauración ecológica, aplicado a ecosistemas terrestres. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- VANDEWALLE, M.; DE BELLO, F.; BERG, M.P.; BOLGER, T.; DOLEDEC, S.; DUBS, F.; *et al.* 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19:2921-2947.
- VENAIL, P.; GROSS, K.; OAKLEY, T.H.; NARWANI, A, ALLAN FLOMBAUM, P.; ISBELL, F.; JOSHI, J.; *et al.* 2015. Data from: Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology* 29(5):615-626.
- VIHERVAARA, P., M.; RÖNKÄ, WALLS, M. 2010. Trends in Ecosystem Service Research: Early Steps and Current Drivers. *AMBIO* 39(4):314-324.
- VILLÉGER, S.; MASON, N.W.; MOUILLOT, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8):2290-2301.

- VIOLLE, C.; NAVAS, M.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116:882-892.
- VOGT R. J.; PERES-NETO, P. R.; BEISNER, B. 2013. Using functional traits to investigate the determinants of crustacean zooplankton community structure. *Oikos* 122:1700–1709.
- VOIGT, W.; PERNER, J. 2004. *Functional group interaction patterns across trophic levels in a regenerating and a seminatural grassland*. Page 156-188. In: Temperton, V.M.; Hobbs, R.J.; Nuttle, T.; Halle, S. (Eds.). *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press. Washington, D.C.
- WALKER, B.; HOLLING, C.S.; CARPENTER, S.R.; KINZIG, A. 2004. Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society* 9:5. URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5/>
- WALKER, B.; SALT, D. 2006. *Resilience thinking. Sustaining ecosystems and people in a changing world*. Island Press. Washington D.C.
- WALKER, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6:18–23.
- WALKER, B.H.; KINZING, A.; LANGRIDGE, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- WALL, D.H. (Ed.). 2004. *Sustaining biodiversity and ecosystem services in soils and sediments*. Island Press. Washington, DC.
- WHILES, M.R.; HALL JR., R.O.; DODDS, W.K.; VERBURG, P.; HURY, A.D.; PRINGLE, C.M.; LIPS, K.R.; *et al.* 2013. Disease-driven amphibian declines alter ecosystem processes in a tropical stream. *Ecosystems* 16:146-157.
- WHITTAKER, R. J.; RIGAL, F.; BORGES P. A.; CARDOSO, P.; TERZOPOULOU, S.; CASSANOVES, F.; PLA, L.; *et al.* 2014. Functional biogeography of oceanic islands and the scaling of functional diversity in the Azores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 111:13709-13714.
- WIEDMANN, M. A.; ASCHAN, M.; CERTAIN, G.; DOLGOV, A.; GREENACRE, M.; JOHANNESSEN, E. 2014. Functional diversity of the Barents Sea fish community. *Marine Ecology Progress Series* 495:205-218.
- WORM, B.; BARBIER, E.B.; BEAUMONT, N.; DUFFY, J.E.; FOLKE, C.; HALPERN, B.S.; JACKSON J.B.; *et al.* 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314:787-760.
- WRIGHT, S. J.; KITAJIMA, K.; KRAFT, N.J.B.; REICH, P.B.; WRIGHT, I.J.; BUNKER, D.E.; CONDIT, R.; *et al.* 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91:3664-3674.
- ZABALETA, E.S.; PASARI, J.R.; HULVEY, K.B.; TILMAN, G.D. 2010. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:1443-1446.