

DOCUMENTO DE PROTOCOLO Y MAPA DE DIVERSIDAD FUNCIONAL

Programa de Ciencias de la Diversidad



Convenio interadministrativo 13-014 (FA 005 de 2013) Instituto de Investigación de Recursos
Biológicos Alexander von Humboldt - Fondo Adaptación

Subdirección de Servicios Científicos y Proyectos Especiales
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt
Bogotá, D.C., 2015

**Proyecto: insumos técnicos para la delimitación de
ecosistemas estratégicos priorizados (páramos y humedales)**

**DOCUMENTO DE PROTOCOLO Y MAPA DE DIVERSIDAD
FUNCIONAL**

Programa de Ciencias de la Diversidad
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

Bogotá, Octubre de 2015

Sede Principal: Calle 28A#15-09 Bogotá, D.C., Colombia | PBX: (57)(1) 3202767 | NIT 820000142-2





Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

AUTORES

Programa Ciencias de la Diversidad

Instituto de Investigación en Recursos Naturales Alexander von Humboldt

Beatriz Salgado

Investigador titular

Mailyn A. Gonzalez Herrera

Investigador titular

Elkin Tenorio

Investigador asistente

Paola Montoya

Investigador Invitado

Henry Arenas

Investigador asistente

Sede Principal: Calle28A#15-09 Bogotá, D.C., Colombia | PBX: (57)(1) 3202767 | NIT 820000142-2



1. Introducción

En las áreas montañosas del norte de la región tropical se presenta un fenómeno generalizado, en donde predominan especies de distribución restringida (Renjifo et al. 1997). En los Andes de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, desde el Piedemonte (500 m) hasta la línea de nieve, existen más de 2000 especies de aves, y cerca del 28% de estas no se encuentran en otro lugar de la tierra (Renjifo et al. 1997). Además de estos elevados niveles de endemismo, las avifaunas de montaña también son únicas en cuanto a sus roles ecológicos, como queda evidenciado por la riqueza de aves nectarívoras y plantas polinizadas por aves (Renjifo et al. 1997, Kromer et al 2006). En Colombia, se han registrado 1889 especies de aves, según el Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia (SIB 2014), llegando a ser el país con mayor diversidad de aves del mundo (BirdLife International 2014).

Tradicionalmente la diversidad taxonómica ha dominado los estudios en ecología y ha sido el objeto de estudio de la biología de la conservación. Sin embargo, en la actualidad es reconocido que no solo el número de especies sino su identidad y roles ecológicos son componentes clave de la diversidad debido a su relevancia para entender los mecanismos que explican la respuesta de las especies a cambios climáticos y el funcionamiento de los ecosistemas (Garnier et al. 2004, Mendez et al. 2012, de Bello et al. 2013, Mouillot et al. 2013, Stuart-Smith et al. 2013). Adicionalmente, se ha demostrado que el componente funcional de la diversidad es más susceptible a cambios ambientales y motores de cambio global que la diversidad taxonómica (Petchey y Gaston 2002, Taylor et al. 2006) y que son dos componentes ortogonales que entregan información independiente (Mouchet et al. 2010, Lyaskevskaya y Farnsworth 2012, de Souza et al. 2013).

La diversidad funcional (DF), es una de las dimensiones de la diversidad que entrega información sobre los roles ecológicos de las especies (Méndez et al. 2012). Puede ser definida como el valor, rango y abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos presentes en un ecosistema determinado (Díaz y Cabido 2001). Estos rasgos funcionales son definidos como cualquier característica morfológica, fisiológica o de historia de vida (o comportamental, en el caso de la fauna), medibles a nivel individual. La diversidad funcional puede ser analizada a través de diferentes aproximaciones (Pla et al. 2012), una de estas es a través de los índices de diversidad



funcional (IDF), los cuales son basados en los valores de los rasgos evaluados a nivel de especies. Idealmente estos índices son analizados frente a la relación que poseen con la riqueza de especies (RS) (Luck et al. 2013).

Recientes estudios han explorado las relaciones entre la diversidad taxonómica y funcional y han resaltado la importancia de entender la distribución espacial y patrones de acoplamiento entre las diferentes dimensiones (Devictor et al. 2010, Mendez et al. 2012, Stuart-Smith et al. 2013). El entendimiento de estos patrones espaciales es clave como herramienta de conservación, debido a que diferentes niveles de dispersión de rasgos entre comunidades y diferentes patrones de acoplamiento/desacoplamiento entre estas dos dimensiones de la diversidad revelan la existencia de diferentes reglas de ensamblaje (Mouillot et al. 2007, Petchey et al. 2007, Thompson et al. 2010), con diferentes consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas (Mendez et al. 2012). Así, altos valores de riqueza taxonómica asociados a bajos valores de riqueza funcional estaría indicando una comunidad con muchas especies con roles ecológicos parecidos, lo que generaría una comunidad poco sensible a la pérdida de especies respecto a su funcionamiento pero probablemente con bajo potencial de respuesta ante perturbaciones (Micheli y Halpern 2005, Luck et al. 2013). Por el contrario, bajos valores de riqueza taxonómica con altos valores de riqueza funcional, indicaría baja redundancia funcional donde las especies tienen roles ecológicos “únicos”, lo que la hace muy sensible a la pérdida de especies pero con diferentes capacidades de respuesta ante las variaciones ambientales (Luck et al. 2013). Sin embargo, las causas y consecuencias de las complementariedades entre esos componentes son poco claros (Devictor et al. 2010).

En este documento exploramos los patrones espaciales de la diversidad taxonómica y funcional de aves en ecosistemas altoandinos y humedales de Colombia y discutimos las consecuencias teóricas, de manejo y conservación del acoplamiento/desacoplamiento de ambas dimensiones de la biodiversidad. Se construyeron modelos de distribución híbridos usando los modelos de nicho contruidos por el Laboratorio de Biogeografía y Bioacústica del IAvH y los mapas de distribución de especies de Birdlife. Se midieron rasgos funcionales para 328 especies de páramos y 73 especies de humedales desde colecciones biológicas. Se encontró alta variabilidad espacial en la riqueza funcional en los dos ecosistemas estudiados y no se encontró un patrón definido respecto



al acoplamiento espacial de las dos dimensiones de la diversidad, evidenciando la existencia de diferentes mecanismos de ensamblaje de las comunidades en los dos ecosistemas con diferentes consecuencias para el funcionamiento de los ecosistemas.

2. Marco conceptual

2.1. Diversidad funcional

La diversidad funcional (DF) es definida como el valor, rango y abundancia relativa de los rasgos funcionales en un determinado sistema (Díaz et al. 2007). Estos rasgos funcionales son las características morfológicas, fisiológicas o fenológicas medidas a escala individual (Viollé et al. 2007). Algunas características importantes de los rasgos funcionales son:

- Cada valor particular tomado por un rasgo en un espacio y tiempo determinado se denomina atributo (Lavorel et al. 1997). Los rasgos pueden mostrar diferentes atributos a través de gradientes espaciales (ambientales) o temporales. Por lo tanto, el atributo es generalmente valorado para una población en un espacio y tiempo determinados, y en este sentido es clave la medición de la información ambiental (precipitación, temperatura, humedad suelo, nutrientes, entre otros) donde fue tomado el rasgo para su posterior interpretación ecológica y/o evolutiva (Viollé et al. 2007).
- Los rasgos pueden ser cualitativos o cuantitativos. Los datos cualitativos o categóricos se asocian a variables multiestado, por ejemplo el agente polinizador (aves, insectos, murciélagos, viento); mientras que los datos cuantitativos o numéricos pueden ser obtenidos a partir de conteos (discretos) o mediciones que se expresan en unidades (continuos).
- Los rasgos funcionales pueden ser clasificados como respuesta o efecto si determinan la respuesta de las especies a factores ambientales (climáticas, perturbaciones, entre otras) o si afectan procesos ecosistémicos respectivamente (Lavorel y Garnier 2002, Suding et al. 2008). Así, los rasgos funcionales exhibidos por los organismos reflejan por un lado la acción de interacciones bióticas (competencia, facilitación) y abióticas (filtros ambientales), y por otro lado esos rasgos afectan las propiedades de los ecosistemas (Pla et al. 2011) (ver punto 2c: funcionamiento ecosistémico).



2.2. Evolución de las mediciones de la diversidad funcional

La medición de la DF ha evolucionado con el tiempo. Los primeros estudios se enfocaron en la identificación de grupos funcionales (iniciaron en las plantas), los cuales son grupos de especies que responden de manera similar al ambiente (*grupos respuesta*) y/o tienen efectos similares en el funcionamiento de los ecosistemas (*grupos efecto*) (Díaz y Cabido 2001). Con este enfoque de grupos funcionales es posible obtener como medida de DF, el número de grupos presentes en una comunidad determinada (Petchey y Gaston 2006). Estos grupos pueden ser identificados a partir de dos formas, los métodos *a priori* y los métodos *a posteriori*. Los métodos *a priori* se basan en uno o unos pocos rasgos para su definición, como es la clasificación de las plantas en hierbas C₄, hierbas C₃, leguminosas fijadoras e hierbas no fijadoras de nitrógeno (Hooper y Vitousek 1997, Tilman et al. 1997, Symstad et al. 1998, Hector et al. 1999). En cambio los métodos *a posteriori* se basan en la recolección de la información de un conjunto de rasgos (rasgos continuos o categóricos) que permiten definir los grupos funcionales a partir de la consideración simultánea de dichos rasgos usando técnicas multivariadas de agrupación (Díaz y Cabido 1997, Lavorel et al. 2007).

A pesar de las ventajas que tiene la agrupación de las especies en grupos funcionales: reducción de la dimensionalidad y permitir las comparaciones entre floras distintas taxonómicamente pero parecidas ecológicamente, tienen la desventaja de excluir las diferencias funcionales interespecíficas que ocurren dentro del grupo y es altamente subjetivo en la decisión de cuántos grupos son funcionalmente válidos (Petchey y Gaston 2006). Adicionalmente, los grupos funcionales son identificados para un proceso ecosistémico particular, por lo tanto una especie puede pertenecer a otro grupo funcional si se seleccionan diferentes rasgos relacionados con otro proceso ecosistémico, y en la mayoría de los casos se ignora la abundancia de las especies, cuando las especies dominantes pueden tener un mayor impacto sobre el funcionamiento ecosistémico (Díaz y Cabido 2001).

Considerando las limitaciones de los grupos funcionales y reconociendo la importancia de mantener la variabilidad propia de los rasgos, se reconoció la importancia del uso de rasgos



continuos y de la generación de métricas que consideren esa variabilidad. En este sentido, existen dos tipos de índices para medir la DF: i) índices basados en incidencia de especies (presencia/ausencia), que son comparables con las mediciones de riqueza funcional y que evidencian el rango total de estrategias funcionales presentes en una comunidad; y ii) índices basados en abundancia de especies, los cuales enfatizan el papel de las especies dominantes (Lohbeck et al. 2012). Actualmente es generalmente aceptado que las medidas de DF deben ser continuas, tener en cuenta la abundancia de las especies y tener estimaciones de múltiples dimensiones de la DF.

2.3. Aplicaciones de la diversidad funcional

La DF tiene aplicaciones a través de diferentes escalas de organización biológica (población, comunidad y ecosistema) y en temas tan variados que van desde la ecología (respuesta de las especies a motores de cambio global y mecanismos de estructuración comunitaria) hasta temas relacionados con conservación y ordenamiento territorial (Figura 1).



Figura 1. Aplicaciones de la DF a través de las diferentes escalas de organización biológica.

Respuesta a perturbaciones y motores de cambio global

La DF permite entender la respuesta de las especies a perturbaciones y cambios en las condiciones



ambientales. Ejemplos de esto es como los cambios en la disponibilidad y calidad de hábitat por tala selectiva en bosques tropicales (Ernst et al. 2006) o la intensificación de la agricultura en agropaisajes europeos (Guerrero et al. 2011) disminuyen la DF en comunidades de anfibios y aves respectivamente. En las plantas también se han reportado cambios importantes en la DF en respuesta al estrés ambiental. Cornelissen (1999) reportó disminución en las tasas de crecimiento, masa de las semillas y las hojas en especies de zonas templadas, Fonseca et al. (2002) en zonas áridas del sureste de Australia y Thuiller et al. (2004) en la Región florística del Cabo, evidenciando cambios en la capacidad de dispersión de las especies y por lo tanto en su respuesta a cambios climáticos.

Estructuración comunitaria

La distribución de los rasgos funcionales en las comunidades puede ayudarnos a explicar sus mecanismos de estructuración. La teoría propone que en un sitio determinado ciertos procesos permiten que algunos y evitan que otros tipos de especies coexistan exitosamente (Diamond 1975). Esos procesos que son el resultado de las interacciones entre rasgos de especies, condiciones abióticas e interacciones bióticas, pueden ser divididos principalmente en dos categorías basados en las distribuciones de los rasgos dentro de los sitios en comparación con la distribución de los rasgos bajo modelos nulos: filtros ambientales o competencia (Weiher y Keddy 1995, Petchey et al. 2007, Cornwell y Ackerly 2009) (Figura 2).

Los filtros ambientales (que pueden ser variables ambientales o interacciones bióticas) pueden restringir el rango de los valores de rasgos posibles en un sitio determinado (Díaz et al. 1998, Weiher y Keddy 1995, Cornwell et al. 2006, Ding et al. 2013). Así, en sitios donde la sequía es extrema, especies vegetales que no tengan rasgos que les permitan tolerar o evadir la sequía como hojas pequeñas y gruesas, deceduosidad foliar, pequeños vasos conductores, raíces profundas, entre otros, serán excluidas, generando una reducción en el rango de los rasgos (tolerantes o evitadoras de sequía) en ese sitio. Así, habrá menor dispersión de los valores de los rasgos que lo esperado por azar (Figura 2). Por el contrario, el principio de similitud límite sugiere que especies coexistiendo deben exhibir mayor rango en la distribución de sus rasgos que lo



esperado por azar debido a que la teoría de nicho afirma que la coexistencia de dos especies no es posible si el solapamiento de nicho es muy grande (Weiher et al. 1995). Es importante mencionar que los mecanismos de ensamblaje de las comunidades dependerán de los rasgos seleccionados, la escala de análisis y del tipo de hábitat que está siendo estudiado (Weiher y Keddy 1995).

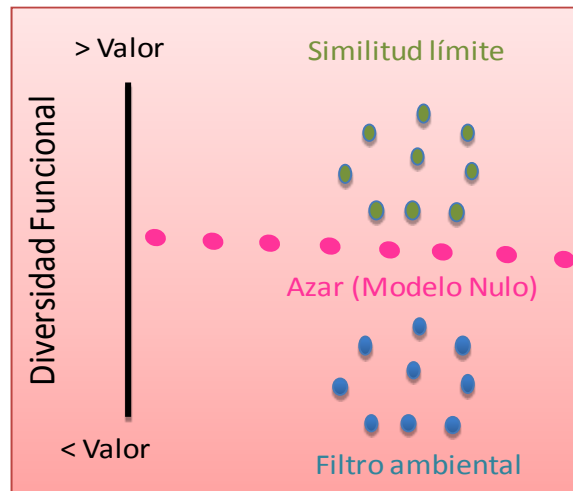


Figura 2. Esquema de los mecanismos que estructuran las comunidades: filtros ambientales y similitud límite.

Funcionamiento ecosistémico

Escalar desde los rasgos funcionales medidos a nivel de individuo a mayores niveles de organización como los procesos ecosistémicos, es uno de los principales retos de la ecología funcional (Viollé et al. 2007). La influencia de los rasgos funcionales sobre los procesos ecosistémicos es mediado por las dinámicas comunitarias a través del esquema basado en rasgos funcionales de respuesta y efecto, el cual integra dos componentes: i) cómo las comunidades responden al cambio, y ii) cómo ese cambio en las comunidades puede afectar los procesos ecosistémicos (Suding et al. 2008) (Figura 3). La respuesta de la comunidad a filtros o cambios ambientales es mediada por los rasgos respuesta, por ejemplo las bajas temperaturas en ecosistemas altoandinos generan especies de plantas con hojas pubescentes y pequeñas y bajos tamaños. La selección de los individuos con rasgos de respuesta apropiados para sobrevivir y reproducirse bajo esas condiciones ambientales determinará el ensamble comunitario y esta comunidad alterada impactará los procesos ecosistémicos vía cambios en la representación de los



rasgos efecto (Figura 3). Rasgos respuesta y efecto no son necesariamente los mismos. Así, la respuesta comunitaria a perturbaciones ambientales puede depender de rasgos relacionados con fecundidad, regeneración y dispersión, mientras que esos rasgos en sí mismos no son determinantes directos de los procesos ecosistémicos (Suding et al. 2008).

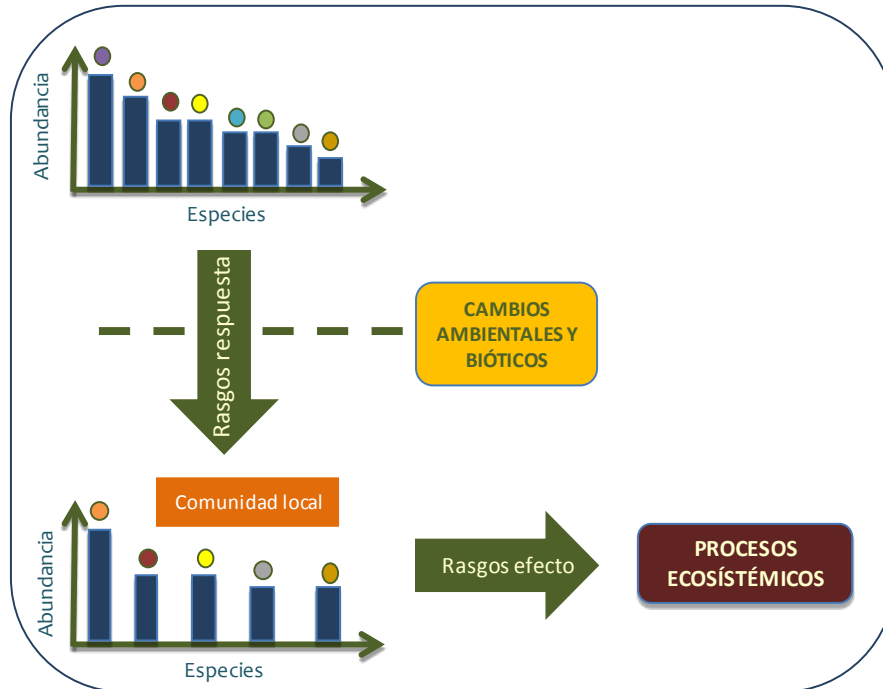


Figura 3. Relación entre los rasgos funcionales medidos a nivel individual y el funcionamiento ecosistémico mediante el esquema basado en rasgos funcionales efecto y respuesta (modificado de Lavorel y Garnier 2002; Suding et al. 2008).

Herramientas para la conservación

Tradicionalmente la diversidad taxonómica ha sido el principal criterio para la priorización de áreas para la conservación, debido en parte al supuesto que la riqueza de especies era un buen sustituto para otros componentes de la biodiversidad como la historia evolutiva o diversidad de roles funcionales de las especies. En la actualidad está demostrado que los componentes taxonómicos y funcionales de la diversidad entregan información independiente (Mouchet et al. 2010, Lyashevskaya y Farnsworth 2012, de Souza et al. 2013) y que esa ortogonalidad está determinada por el impacto de la DF sobre los procesos de los ecosistemas (Lavorel y Garnier 2002). Hay evidencias del desacoplamiento espacial de los diferentes componentes de la diversidad (Devictor



et al. 2010, Stuart-Smith et al. 2013) y de la respuesta diferencial de la diversidad taxonómica y funcional a perturbaciones y/o motores de cambio global (Flynn et al. 2009). Por lo tanto, está más que justificada la exploración de nuevas aproximaciones que aporten al diseño de estrategias de conservación y restauración de ecosistemas.

Artículos científicos publicados recientemente han incluido la DF como un insumo clave en la identificación de áreas prioritarias para la conservación. Stuart-Smith et al. (2013) compararon la distribución de la diversidad taxonómica con la diversidad funcional (rasgos funcionales y sus abundancias relativas) en peces de arrecifes marinos en 1844 sitios alrededor del mundo, encontrando desacoplamiento entre la diversidad taxonómica y funcional e identificando nuevos hot spots funcionales en áreas poco diversas taxonómicamente. Trindae-Filho et al. 2012 identificaron grupos de aves que fueron buenos sustitutos de la DF, recomendándolos para la identificación y monitoreo de áreas y garantizando de esta manera la conservación de los procesos ecosistémicos. También se han incorporado análisis de rasgos funcionales para evaluar si las categorías de las listas rojas de especies conservan la DF y filogenética de comunidades, encontrando que estas categorías de amenaza no incorporan ni capturan otros aspectos de la biodiversidad, debido a que fueron basadas en variables demográficas solamente (Hidasi-Neto et al. 2013). Desde la restauración ecológica también se están incorporando elementos de la DF. Es así como se han logrado seleccionar especies de árboles con rasgos funcionales que tienen mejor desempeño en pasturas, logrando restaurar estas áreas en México (Martínez-Garza et al. 2013); y se ha desarrollado un marco conceptual y metodológico para restaurar comunidades que resistan las invasiones de especies exóticas (Funk et al. 2008).

Se ha demostrado que la DF se puede perder más rápidamente que la diversidad taxonómica (Petchey y Gaston 2002; Taylor et al. 2006; Purvis 2008). Es así como estrategias efectivas para la conservación de la biodiversidad requieren no solo la inclusión de especies individuales, sino también conjuntos de especies que aseguren el funcionamiento del ecosistema, su resiliencia y estabilidad (Trindae-Filho et al. 2012). Sin embargo, el gran reto para la incorporación de otros componentes de la biodiversidad, es la generación de conocimiento relacionado con la distribución de las especies, su historia evolutiva y sus rasgos funcionales (Trindae-Filho et al. 2012), conocimiento que aún es incipiente.



3. Materiales y métodos

3.1. Construcción de comunidades

Las comunidades en ecosistemas altoandinos y humedales fueron construidas a partir de mapas de distribución de especies. En el caso de los ecosistemas altoandinos se utilizaron modelos de distribución de especies (MDE) contruidos por el Laboratorio de Biogeografía y Bioacústica (LBAV) del IAVH. Con el fin de corregir la sobre-predicción de los MDE, se superpuso cada modelo de nicho con el mapa de distribución Birdlife (BirdLife International y NatureServe 2011), de la misma especie. La sobreposición de los dos modelos permitió detectar las zonas continuas de predicción del modelo y dejar solo aquellas que tuvieran un punto de intersección con el mapa de distribución Birdlife. Aquellos parches predichos por el MDE que no estuvieron soportados por zonas de presencia definidas en los mapas Birdlife fueron eliminados. El argumento detrás de este criterio consistió en que aquellas áreas que son predichas por los modelos pero que no son áreas soportadas o reconocidas por registros o el conocimiento del experto, son consideradas sobre-predicciones. Adicionalmente, como la sobre-predicción puede ocurrir también a nivel de elevación, se llevó a cabo un filtro por altura, el cual consistió en eliminar aquellas áreas de presencia por fuera de la elevación conocida para cada especie. La información de altura fue extraída del libro de las aves del mundo (Handbook of the birds of the world, Del Hoyo et al. 1992), siendo usada la altura reportada para Colombia cuando estuvo disponible. Los listados de especies usadas para generar los mapas de páramos y humedales se encuentran en el anexo 1 y 2.

En el caso particular de los ecosistemas de humedales, la poca información geográfica y puntos de registro no permitió la construcción de MDE para la mayoría de las especies, por lo que se usaron únicamente los mapas de Birdlife corregidos por altura en lugar de los mapas híbridos utilizados para ecosistemas altoandinos. Aunque se reconoce las limitaciones y sesgos de estos mapas, también es sabido que estos sesgos son dados principalmente en sistemas montañosos respecto a las tierras bajas, donde están distribuidos la mayoría de los humedales del país (Hurlbert et al. 2005).



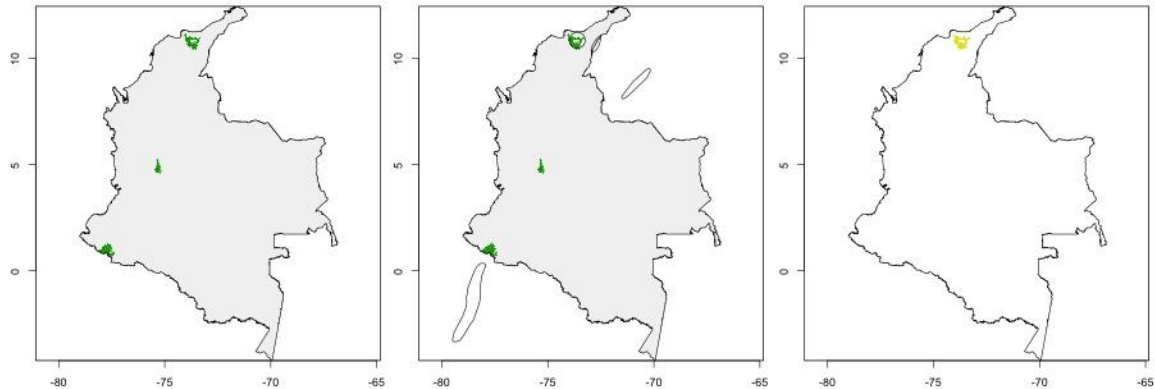


Figura 4. Construcción del modelo híbrido de distribución para cada especie (a-c). (a) Mapa de distribución de una especie según BirdLife. (b) Modelo de distribución (MDE) en verde, generado por el Laboratorio de Biogeografía y Bioacústica al cual se le sobrepone la figura del mapa de experto de la figura a. (c) Distribución final para la especie eliminando las áreas de sobre-predicción potencial. (d) Los mapas de distribución de todas las especies fueron sobrepuestos para generar los índices de riqueza de especies por comunidad (pixel).

3.2. Cálculo de riqueza por comunidad (pixel): Para calcular la riqueza en ecosistemas de páramos, se superpusieron todos los modelos híbridos y se cortaron usando la cartografía oficial de los complejos de páramo a escala 1:100000 (Sarmiento et al. 2013). Cada comunidad y su riqueza fue definida como las especies presentes en celdas de 1 km^2 que se encontraran dentro de los límites demarcados por la capa de páramos. Se usó la riqueza como el índice de diversidad taxonómica y fue estimada como la sumatoria de las especies presentes en cada celda.

En el caso de los humedales, se generó una capa de humedales con una resolución de 25 Km^2 , a partir del mapa de probabilidad de humedales con una resolución de $30\text{m} \times 30\text{m}$ (versión 0.1 de 2014 construida por la unidad ejecutora). Al mapa de probabilidad de humedales fue sobrepuesta una cuadrícula de 25 Km^2 , sobre la cuál se estimó el promedio de la probabilidad de los pixeles que cayeron en cada celda usando la función “resample” del paquete *raster* en el programa RStudio v 0.98.977 (2013). Los pixeles seleccionados como zonas de humedales en la nueva capa generada, fueron aquellos donde la probabilidad promedio fue igual o superior a 20%. El resultado del proceso se ilustra en la Figura 5. La riqueza de especies en humedales corresponde a la suma de las especies presentes en cada pixel de 25 Km^2 . La manipulación de las capas, construcción de



mapas híbridos y la sumatoria de especies se realizó usando los paquetes raster y maptools del programa RStudio.

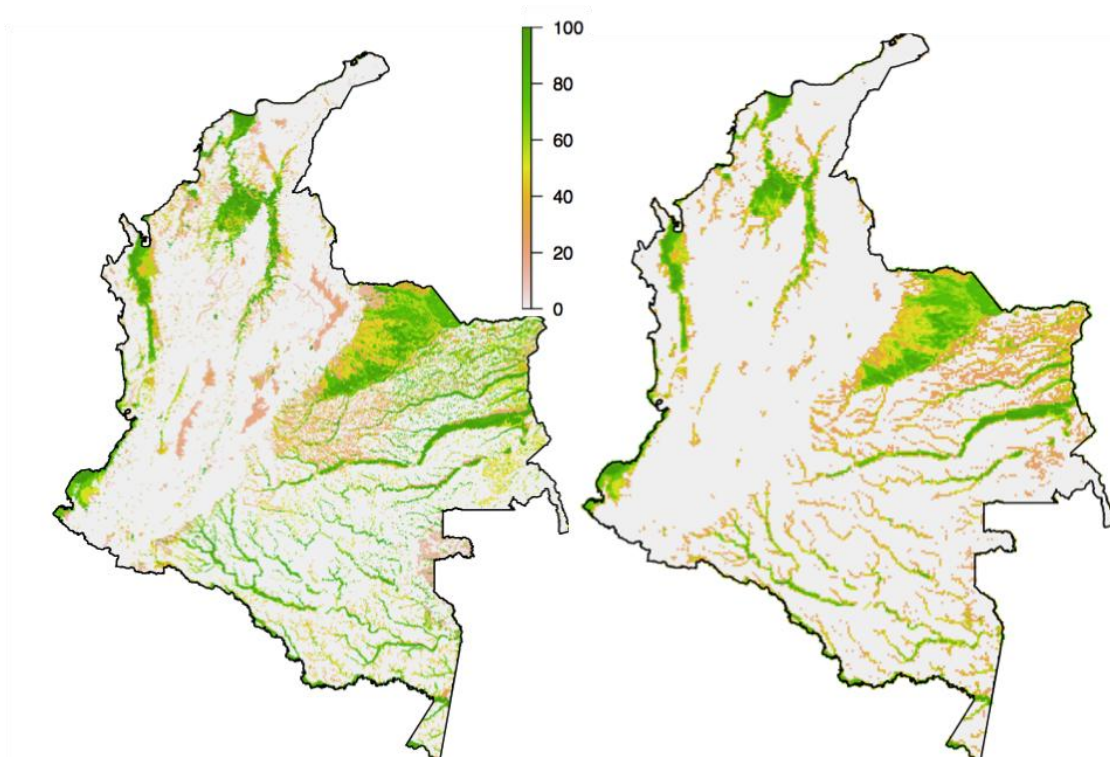


Figura 5. A la izquierda se encuentra el mapa de probabilidad de humedales versión 0.1 a una resolución de 30 m x 30 m. A la derecha la capa de humedales utilizado en este estudio. En este caso se mantuvieron todos los píxeles de 25 Km² que presentaron un promedio de probabilidad de humedal superior o igual a 20%.

3.3. Criterios de selección de especies y rasgos funcionales medidos

La selección de especies se realizó mediante visitas a las colecciones biológicas más representativas del país (colecciones con el mayor número de especímenes reportados en el SiB Colombia), donde se incluyeron individuos de aquellas especies que cumplieran alguno de los siguientes criterios: i) localidad de colecta asociada a algún páramo, y/o ii) altitud de colecta superior a 2400 m. La altitud superior a 2400 m se seleccionó reconociendo la existencia de páramos a diferentes altitudes según la cordillera, vertiente, latitud, entre otros aspectos y la alta movilidad de estos organismos. En este estudio se incluyeron datos de siete colecciones biológicas



(Tabla 1). Adicionalmente se incluyeron rasgos funcionales de 123 especies que no fueron reportadas o que tuvieron pocos individuos medidos en colecciones mediante información secundaria (<http://datadryad.org/>).

Tabla 1. Número de especies e individuos medidos en las principales colecciones biológicas (ornitología) del país.

Colección	No. Especies	No. Total individuos medidos
Colección ornitológica Universidad Nacional	373	3001
Colección ornitológica Instituto Humboldt	340	1940
Universidad del Valle	179	681
Colección ornitológica Universidad del Cauca	177	534
Instituto Tecnológico Metropolitano	117	238
Universidad de Antioquia	79	146
Universidad Industrial de Santander	24	50

A los individuos seleccionados en las colecciones biológicas se les midieron 12 rasgos funcionales en total. Los rasgos funcionales fueron medidos siguiendo el “Protocolo de medición de rasgos funcionales de aves” (López et al. in press) del libro titulado “La ecología funcional con aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones” a ser publicado por el Instituto Humboldt (Tabla 2). La masa corporal fue registrada según lo reportado en las etiquetas (Tabla 2). Los rasgos morfométricos fueron seleccionados luego de una revisión bibliográfica y consulta con expertos, ya que estos rasgos aportan información acerca del uso de recursos y dispersión de las aves en el territorio (Luck et al. 2012). En la estimación del índice de diversidad funcional solo se incluyeron los seis índices menos correlacionados: longitud del culmen total, alto y ancho (gape) del pico, longitud del hallux, hand-wing index y masa corporal. Los datos fueron registrados en una matriz de Excel y almacenados en la Infraestructura



de datos (I2D) del instituto Humboldt.

Tabla 2. Listado de rasgos funcionales morfométricos medidos en aves de tres colecciones biológicas.

Rasgos	Importancia para el funcionamiento del ecosistema	Bibliografía
Longitud del ala (mm)	Relacionados con la capacidad de dispersión, influencia el uso de recursos, dispersión de semillas y ciclaje de nutrientes	Luck et al. 2012; Edwards et al. 2013.
Distancia entre primarias y secundarias (mm)		Luck et al. 2012: López com. pers; Styles com. pers.
Longitud de la cola (mm)		Gasc et al. 2013
Graduación de la cola (mm)		López com. pers; Styles com. pers.
Longitud del culmen total (mm)	Influencian la efectividad en la polinización , la selección de frutos y semillas consumidas y dispersadas, así como el tamaño	Luck et al. 2012; Edwards et al. 2013.
Longitud del culmen expuesto (mm)	Rasgos relacionados con el uso de los recursos.	Luck et al. 2012
Alto del pico (mm)		
Ancho del pico (mm)		
Ancho del pico (GAPE) (mm)		
Longitud del hallux (mm)	Rasgos que influyen en el comportamiento de forrajeo.	López com. pers; Styles com. pers.



Longitud del tarso		Luck et al. 2012; Edwards et al. 2013; Gasc et al. 2013
Hand-wing index o índice de Kipp	Rasgo relacionado con la capacidad de dispersión y aerodinámica de vuelo de las especies. Aves con alas largas y puntiagudas tienen una mayor capacidad de dispersión comparadas con aves de alas cortas y redondeadas	Lockwood et al. 1998, Pennycuik 2008, Dawideit et al. 2009.
Masa corporal (g)	Fuertemente relacionado con otros rasgos en aves que incluyen la tasa metabólica y de consumo de recursos, comportamiento de forrajeo, longevidad y tamaño del territorio.	Flynn et al. 2009; Devictor et al. 2010; Davies et al. 2010; Luck et al. 2012; Edwards et al. 2013; Gasc et al.2013; Belmaker & Jetz 2013.

3.4. Construcción matriz especies - rasgo

Los datos de las diferentes colecciones fueron compilados en una única matriz de especies-rasgos. La matriz fue depurada eliminando los individuos con ausencias de información (localidad o ausencia de más de cuatro rasgos) y se realizaron gráficas de dispersión para verificar la veracidad de aquellos valores extremos o raros. Se verificaron las sinonimias y se actualizaron los nombres científicos según Remsen et al. (2014).

Se realizaron análisis de correlación de Pearson, un análisis que mide la magnitud de la asociación entre pares de rasgos, para seleccionar aquellos rasgos que entregan información independiente y evitar que los pixeles en el mapa tengan mayor número de rasgos que de especies (restricción de los índices). Los valores de los rasgos fueron transformados a logaritmo, escala que hace las medidas de dispersión independientes de las unidades en que fueron medidos pero manteniendo las varianzas de las muestras, para evitar que las diferentes unidades de medición sesguen los



análisis (Cornwell et al. 2006, Casanoves et al. 2011).

3.5. Estimación de la diversidad funcional

La diversidad funcional se calculó con el índice de diversidad denominado *Entropía Cuadrática de Rao*. Este índice mide la diversidad ponderada por la distancia funcional (disimilitud morfológica) entre especies de una comunidad. Las distancias corresponden a medidas de similitud entre especies obtenidas de matrices de distancia, típicamente Euclidianas. La estimación del índice se hizo a través de la función “mpd” del paquete *picante* en R Software.

$$Rao = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i p_j d_{ij}$$

Una forma de evaluar si las comunidades presentan algún tipo de estructuración funcional consiste en evaluar si la diversidad observada es significativamente diferente respecto al valor obtenido en comunidades ensambladas al azar. Las comunidades aleatorias conservan el mismo número de especies que la comunidad observada y son construidas de manera aleatoria a partir de un pool regional (Gonzalez et al. 2010, Forest et al. 2007). Para este ejercicio es necesario definir el pool regional de especies que consiste en el listado de especies que se encuentran en un área geográfica determinada y que se considera tienen el potencial de hacer parte de la comunidad biológica de estudio (Warren et al. 2014; Figura 7). La definición del pool regional es de gran importancia, ya que puede cambiar los patrones y mecanismos de estructuración funcional encontrados (Cartensen et al. 2013, Kraft y Ackerly 2010).

Para los análisis en ecosistemas altoandinos, se identificaron dos pool regionales: i) las especies presentes en la cordillera Oriental y ii) las especies presentes en las cordilleras Central y Occidental unidas, decisión basada en resultados preliminares que muestran que estas dos cordilleras tienen una historia evolutiva de aves más estrecha entre ellas respecto a la cordillera Oriental (A. Cuervo, Com. pers.). Para el caso de humedales se definieron tres pool regionales con base en las cinco regiones zoogeográficas definidas siguiendo un análisis de agregación evolutiva. Para este análisis



se utilizaron 1590 especies de aves distribuidas en todo el país y para las cuales existen mapas de BirdLife. Los mapas de las 1590 especies fueron sobrepuestos y a una resolución de 33 Km * 33 Km se generó una matriz de distancia de similitud, o Beta, entre todos los pixeles con la función `phylosor` en R. A partir de la matriz de distancia Beta se aplicó el algoritmo de agregación “Ward” y se hizo un corte en 5 grupos. Con base en estos grupos, se identificaron tres regiones correspondientes a: i) Orinoquia y Amazonia; ii) Caribe, Andes y valles interandinos; y iii) Chocó biogeográfico.

El modelo nulo consistió en que en un determinado pixel con 100 especies, se seleccionaron aleatoriamente 100 especies del pool regional definido y se calculó el valor de Rao para esta “nueva” comunidad. Este procedimiento se repitió 10000 veces. El valor de diversidad funcional observado para el pixel fue comparado con los 10000 valores obtenidos en cada comunidad construida al azar para evaluar si el valor observado era significativamente superior o inferior a una distribución al azar. Si los resultados muestran una comunidad con una diversidad funcional superior a lo esperado dado su número de especies estaría indicando una sobredispersión de los rasgos y probablemente el mecanismo de estructuración comunitaria es la competencia, mientras que si la diversidad es inferior a lo esperado dado su número de especies estaría indicando agrupamiento de rasgos y probablemente la presencia de filtros ambientales (Weiher y Keddy 1995).

4. Resultados y discusión

4.1. Diversidad funcional alfa en ecosistemas altoandinos

En total se midieron 6590 individuos pertenecientes a 325 especies. Las mediciones de los rasgos funcionales se realizaron en individuos colectados entre el año 1935 y 2013, por lo tanto, la estimación de la diversidad funcional estimada en este estudio, es solo una mirada general a la diversidad funcional alfa de los páramos de Colombia.

La riqueza taxonómica presentó valores intermedios en todas las cordilleras oscilando entre 50 y 120 especies por pixel. Los menores valores se reportaron en la zona norte de las tres cordilleras en los complejos de páramo del Cocuy y Los Nevados (Mapa 1). Se destacan algunas zonas con alta



riqueza taxonómica como el flanco oriental del complejo Doña Juana – Pastascoy. La Sierra Nevada de Santa Marta no se incluyó en los análisis debido a un sesgo en el número de especies que cuentan con modelos de distribución (MDE) en esta zona. La riqueza funcional fue intermedia en las tres cordilleras, pero la zona norte de la cordillera Central y zonas en el flanco occidental de la cordillera Oriental presentaron los mayores valores (Mapa 2).

Hubo desacoplamiento entre la riqueza taxonómica y funcional (Mapas 1 y 2), por ejemplo el complejo las hermosas presentó baja diversidad taxonómica con altos valores de diversidad funcional, contrario a lo reportado por el complejo Doña Juana – Pastascoy, que presentó alta riqueza taxonómica pero baja funcional. Este desacoplamiento espacial entre los dos componentes de la diversidad ya había sido reportado en otros estudios a diferentes escalas espaciales (Devictor et al. 2010). El mapeo de la dimensión funcional de la diversidad y el estudio de su acoplamiento con riqueza de especies, es una herramienta clave para el diseño de estrategias de conservación relacionadas con el diseño de áreas protegidas (Naidoo et al. 2008, Cumming y Child 2009, Stuart-Smith et al. 2013).

El análisis de estructuración funcional (mapa de residuos riqueza funcional) mostró que todos los complejos que presentaron valores significativamente diferentes a lo esperado por azar estuvieron sobredispersos (áreas verdes), es decir, hubo mayor diversidad a lo esperado por un modelo nulo (Mapa 3) y esto aplicó a zonas con riqueza funcional intermedia principalmente, los demás complejos no difirieron del modelo nulo (áreas grises). La sobredispersión en la mayoría de los complejos indica que las especies coexistentes son funcionalmente diferentes, es decir, tienen diferentes papeles en los ecosistemas.

4.2. Ecosistemas de humedales

De las 204 especies pertenecientes a humedales en Colombia según la Asociación Calidris, únicamente el 36% (73 especies) presentaron rasgos funcionales debido a que la mayoría de las especies no tuvieron ejemplares en las colecciones biológicas. Esto genera una subestimación en la riqueza taxonómica y funcional y en los patrones de distribución de las mismas.

Teniendo en cuenta las restricciones antes mencionadas, los puntos de mayor riqueza taxonómica



se encontraron en la zona Caribe y el norte de la Orinoquía, mientras que los valores intermedios se encontraron en el Chocó Biogeográfico y en la Amazonía (Mapa 4).

Los valores de diversidad funcional variaron entre humedales, pero estos resultados están limitados por la baja riqueza de especies con rasgos funcionales. Los mayores valores funcionales se reportaron en la Amazonía y los valores intermedios en el Caribe y el Chocó Biogeográfico (Mapa 5). Los menores valores los registró la Orinoquía (Mapa 5). Estos resultados muestran un fuerte desacoplamiento espacial entre la diversidad taxonómica y funcional.

En cuanto a la estructura funcional, la mayoría de los humedales no presentaron estructuración funcional, es decir, presentaron valores de diversidad funcional que no difirieron a lo reportado por una comunidad ensamblada aleatoriamente (Mapa 6). Solo se reportaron tres comunidades en la zona sur del Chocó Biogeográfico que presentaron una estructuración diferente al azar (Mapa 6).

5. Limitaciones y perspectivas

- Los resultados y conclusiones obtenidos con las aves son específicos a este grupo taxonómico. No hay claridad sobre el comportamiento que podrían presentar otros grupos biológicos como plantas o anfibios que tienen historias biogeográficas y restricciones fisiológicas diferentes. En este sentido, es importante extender estos análisis a otros grupos de interés.

- Los análisis para ecosistemas de humedales se hicieron con una baja representatividad de las especies reportadas para estos ecosistemas debido a que estas especies no tienen especímenes en colecciones biológicas para la medición de los rasgos funcionales. En este sentido, estos resultados deben interpretarse con cuidado y representan un análisis muy preliminar y sesgado del comportamiento de estas especies en estos ecosistemas.

- Los resultados en humedales están con un tamaño de pixel de 25 km² lo que restringe el tipo de análisis e inferencias que se puedan realizar.

- Los análisis no incorporaron la abundancia de las especies en cada comunidad. Es importante reiterar que el papel funcional de las especies en las comunidades generalmente es proporcional a



su abundancia o biomasa, por lo cual la ponderación de los rasgos de las especies por su abundancia reflejaría de manera más adecuada la estructura funcional comunitaria, los mecanismos de estructuración y su potencial efecto en el funcionamiento de los ecosistemas que las métricas usadas en este estudio basadas en inventarios de especies (Stuart-Smith et al. 2013). Sin embargo, Devictor et al. (2010) encontraron patrones similares de acoplamiento/desacoplamiento entre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética en aves en Francia, sugiriendo que los patrones reportados a gran escala fueron el resultado del recambio de especies entre las comunidades más que de las variaciones de las abundancias. Es importante dejar claro que la importancia de la inclusión de la abundancia depende de la pregunta de investigación, la escala y la disponibilidad de la información.

- Es importante incorporar otros rasgos no morfométricos como de historia de vida, debido a que entregan información adicional sobre el papel funcional de las especies en los ecosistemas, por ejemplo rasgos como la agregación están relacionados con el impacto localizado sobre el uso de los recursos de un territorio (regulación de invertebrados), donde especies gregarias son muy sensibles a la pérdida de hábitat (Luck 2002); rasgos como la dieta influyen el comportamiento de forrajeo y organismos especialistas son más susceptibles a las variaciones ambientales (Luck et al. 2012).

- Es importante utilizar otras métricas de diversidad funcional para explorar la variación de los resultados entre los índices, e incorporar métricas relacionadas con la distintividad funcional o de vulnerabilidad funcional (Mouillot et al. 2013). Adicionalmente, se pueden incorporar análisis con grupos funcionales, donde quede más clara la distribución de roles específicos de especies a través de los complejos de páramo.



6. Referencias bibliográficas

Belmaker J, Jetz W. 2013. Spatial scaling of functional structure in bird and mammal assemblages. *The American Naturalist* 181:464-478

BirdLife International. 2014. Country profile: Colombia. Available from: <http://www.birdlife.org/datazone/country/colombia>. Checked: 2014-04-30

BirdLife International and NatureServe. 2011. Bird species distribution maps of the world. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.

Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA, Diaz S. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2:233-237.

Cartensen DW, Lessard JP, Holt BG, Borregaard MK, Rahbek C. 2013. Introducing the biogeographic species pool. *Ecography* 36:1310-1318.

Cornelissen JHC. 1999. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia* 118:248-255.

Cornwell WK, Schwiik D, Ackerly DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87:1465-1471.

Cornwell WK, Ackerly DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.

Cumming, GS, Child MF. 2009. Contrasting spatial patterns of taxonomic and functional richness offer insights into potential loss of ecosystem Services. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Biological Sciences* 364:1683-1692.

Davies K.F., Melbourn B.A., James C.D., Cunningham R.B. 2010. Using traits of species to understand responses to land use change: Bird and livestock grazing in the Australian arid zone. *Biological Conservation* 143:78-85

Dawideit B. A., A. B. Phillimore, I. Laube, B. Leisler, y K. Bohning-Gaese. 2009. Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *Journal of Animal Ecology* 78:388-395.

De Bello F, Thuiller W, Leps J, Choler P, Clément JC, Macek P, Sebastia MT, Lavorel S. 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science* 20:475-486.

de Souza DM, Flynn DFB, DeClerck F, Rosenbaum RK, de Melo Lisboa H, Koellner T. 2013. Land use impacts on biodiversity in LCIA: proposal of characterization factors based on functional diversity. *International Journal of Life Cycle Assessment* 18:1231-1242.

Devictor V, Mullot 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.

Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. En: *Ecology and evolution of communities*. Cody ML, Diamond M (eds). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.



Díaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113–122.

Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 18:646–655.

Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, et al. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:20684–20689.

Ding Z, Feeley KJ, Wang Y, Pakeman RJ, Ding P. 2013. Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology* 82:781–790

Edwards FA, Edwards DP, Hamer KC, Davies RG. 2013. Impacts of logging and conversion of rainforest to oil palm on the functional diversity of birds in Sundaland. *IBIS* 155: 313–326

Fonseca CR, Ganade G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89:118–125.

Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies TJ, Cowling RM, Faith DP, Balford A, Manning JC, Proches S, van der Bank M, Reeves G, Hedderson TAJ, Savolainen V. 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* 445:757–760.

Flynn FBk, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, Simpson N, Mayfield MM, DeClerck F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12:22–33.

Funk JL, Cleland EE, Suding KN, Zavaleta ES. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23:695–703.

Gasc A, Sueur J, Jiguet F, Devictor V, Grandcolas P, Burrow C, Depraetere M, Pavoine S. 2013. Assessing biodiversity with sound: Do acoustic diversity indices reflect phylogenetic and functional diversities of bird communities?. *Ecological Indicators* 25:279–287.

Gotelli NJ, Graves GR. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.

Guerrero I, Morales MB, Oñate JJ, Aavik T, Bengtsson J, Berendse F, Clement LW, Dennis C, Eggers S, Emmerson M, Fischer C, Flohre A, Geiger F, Hawro V, Inchausti P, Kalamees A, Kinks R, Liira J, Mlendez L, Part T, Thies C, Tscharrntke. 2011. Taxonomic and functional diversity of farmland bird communities across Europe: effects of biogeography and agricultural intensification. *Biodiversity and Conservation* 20:3663–3681.

Gonzalez MA, Roger A, Courtois EA, Jabot F, Norden N, Paine CET, Baraloto C, Thebaud C, Chave J. 2010. Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicates negative density-dependence in a Neotropical forest. *Journal of Ecology* 98:137–146.

Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Cladeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Hogberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Korner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European



grasslands. *Science* 286:1123-1127.

Hidasi-Neto J, Loyola RD, Cianciaruso MV. 2013. Conservation actions based on Red List do not capture the functional and phylogenetic diversity of birds in Brazil. *PLoS ONE* 8:e73431

Hooper DU, Vitousek PM. 1997. The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science* 227:1302-1305.

Hooper DU, Solan M, Symstad AJ, Diaz S, Gessner MO, Buchmann N, Degrange V, Grime P, Hulot F, Mermillod-Blondin F, Roy J, Spehn E, van Peer L. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. *Biodiversity and ecosystem functioning: syntheses and perspectives*. M. Loreau, S. Naeem and P. Inchausti (eds.), pp. 195–208, Oxford University Press, Oxford.

Hubbell SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. United Kingdom. 371 p.

Hurlbert AH, White EP. 2005. Disparity between range map-and survey-based analyses of species richness: patterns, processes and implications. *Ecology Letters* 8:319-327.

IAVH. 2012. Identificación cartográfica de los páramos de Colombia a escala 1:100.000 (versión a junio de 2012). Proyecto: Actualización del Atlas de Páramos de Colombia. Convenio Interadministrativo de Asociación 11-103, Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Bogotá D.C. Colombia.

Kraft NJB, Ackerly DD. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian Forest. *Ecological Monographs* 80:401-422.

Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474-478.

Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.

Lawton JH. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177-192.

Lockwood R, Swaddle JP, Rayner JMV. 1998. Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology* 29:273-292.

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.

Luck GW. 2002. The dynamics and conservation of a spatially subdivided avian population in a fragmented landscape. *Pacific Conservation Biology* 8:159–169.

Luck GW, Carter A, Smallbone L. 2013. Changes in bird functional diversity across multiple land uses: interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *Plos One* 8:e63671.

Luck GW, 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

Lyaskevskaya O, Farnsworth DG. 2012. How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecological*



Indicators 18:485-492.

Martínez-Garza C, Bongers F, Poorter L. 2013. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management* 303:35-45

Mendez V, Gill JA, Burton NHK, Austin GE, Petchey OL, Davies RG. 2012. Functional diversity across space and time: trends in wader communities on British estuaries. *Diversity and Distributions* 18:356-365.

Micheli F, Halpern BS. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters* 8:391-400.

Mouchet MA, Vileger S, Mason NW, 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, Tomasini JA. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71:443-456.

Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N, Paine CET, Renaud J, Thuiller W. 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *Plos Biology* e1001569.

Naidoo R, Balmford A, Costanza R, Fisher B, Green RE, Lehner B. 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States* 105:9495-9500.

Pennyquick, C. J. 2008. *Modelling the flying bird*. Academic Press, Amsterdam.

Petchey O, Gaston KJ. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5:402-411.

Petchey OL, Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741-758.

Petchey OL, Evans KL, Fishburn IS, Gaston KJ. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 76:977-85.

Pla L, Casanoves F, Di Rienzo J. 2012. *Quantifying functional Biodiversity*. SpringerBriefs in Environmental Science. New York. 98p.

Purvis A. 2008. Phylogenetic approaches to the study of extinction. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:301-319.

R Core Team 2012. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Disponible en <http://www.R-project.org>

Remsen JV Jr, Cadena CD, Jaramillo A, Nores M, Pacheco JF, Pérez-Emán J, Robbins MB, Stiles FG, Stotz DF, Zimmer KJ. Version [febrero 2014]. *A classification of the bird species of South America*. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>



Renjifo LM, Servat GP, Goerck JM, Loiselle BA, Blake JG. 1997. Patterns of species composition and endemism in the northern Neotropics: a case for conservation of montane avifaunas. *Ornithological Monographs* 48:577-594.

Sarmiento CE, Cadena CE, Sarmiento MV, Zapata JA (2013) Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia: actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000

Stuart-Smith RD, Bates AE, Lefcheck JS, Duffy JE, Baker SC, Thomson RJ, Stuart-Smith JF, Hill NA, Kininmoth SJ, Airoidi L, Becerro MA, Campbell SJ, Dawson TP, Navarrete SA, Soler GA, Strain EMA, Willis TJ, Edgar GJ. 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501:539-542.

Suding KN, Lavorel S, Chapin II FS, Cornelissen JHC, Díaz S, Garnier E, Goldbers D, Hooper DU, Jackson ST, Navas ML. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14:1125-1140.

Sturm H, Rangel O. 1985. *Ecología de los páramos andinos. Una visión preliminar integrada.* Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Biblioteca José Jerónimo Triana No.9

Symstad AJ, Tilman D, Willson J, Knops JMH. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects on species identity and community composition. *Oikos* 81:389-397.

Taylor BW, Flecker AS, Hall Jr RO. 2006. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science* 313:833-836.

Thompson K, Petchey OL, Askew AP, Dunnett NP, Beckerman AP, Willis AJ. 2010. Little evidence for limiting similarity in a long-term study of a roadside plant community. *Journal of Ecology* 98: 480-487.

Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85:1688-1699.

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.

Trindade-Filho J, Sobral FL, Cianciaruso MV, Loyola RD. 2012. Using indicator groups to represent bird phylogenetic and functional diversity. *Biological Conservation* 146:155-162.

Villéger S, Manson NWH, Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-2301

Viollé C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.

Walker BH. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6:18-23.

Walker B. 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9: 747-752.

Warren DL, Cardillo M, Rosauer DF, Bolnick DI (2014) Mistaking geography for biology: inferring processes from species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 29:572-580.



Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual of Review in Ecology and Systematics* 33:475–505

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

Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual of Review in Ecology and Systematics* 36:519–539

Weiher E, Keddy PA. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions front old patterns. *Oikos* 74: 159–164.



Listado de mapas

Mapa 1. Valores de riqueza de especies de aves de páramos usadas en las estimaciones de diversidad funcional.

Mapa 2. Valores de diversidad funcional para las aves de páramos basado en índice de Rao.

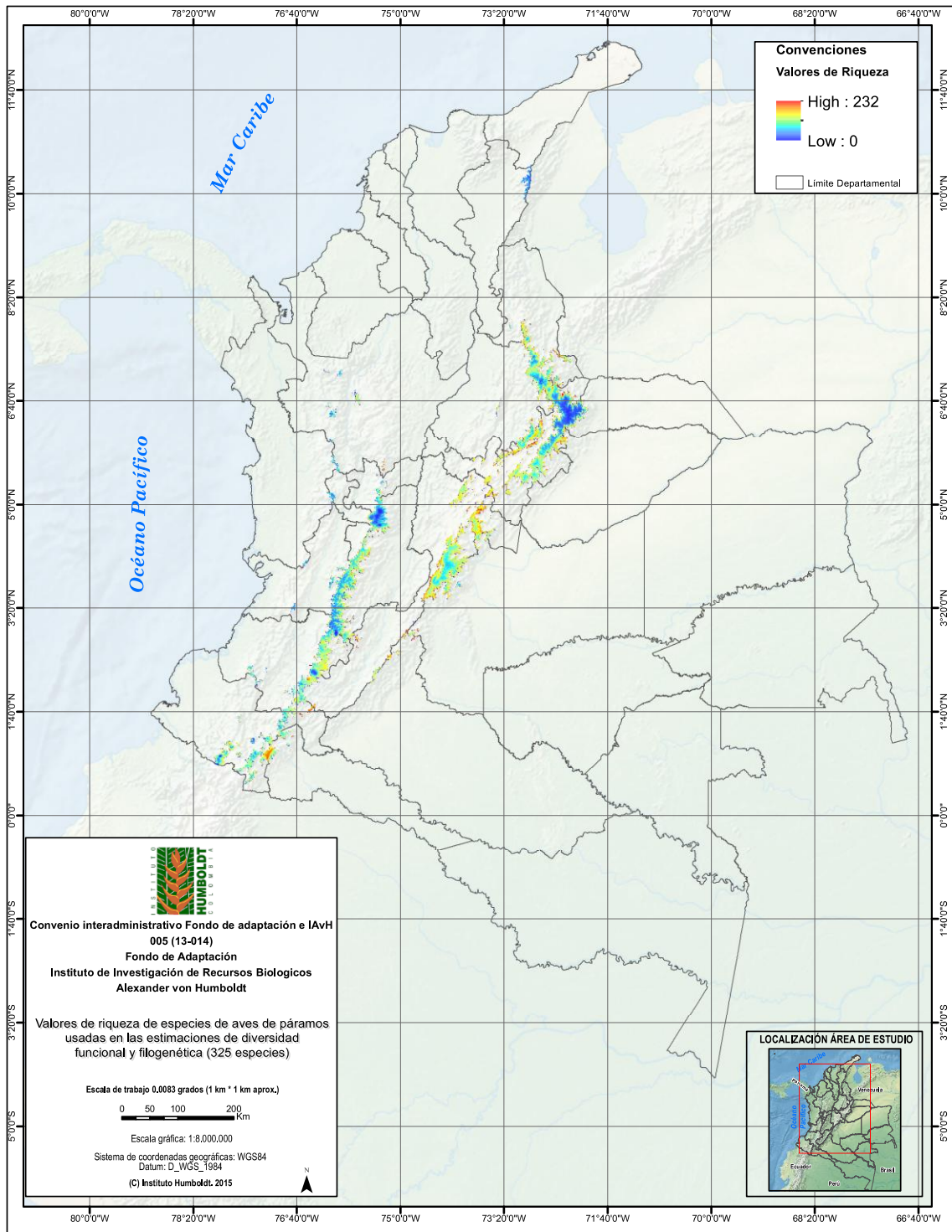
Mapa 3. Significancia de la estructura funcional para páramos. Pool regional: especies en la Cordillera Oriental y especies en la cordillera Central-Occidental.

Mapa 4. Valores de riqueza de especies de aves de humedales usadas en las estimaciones de diversidad funcional (73 especies).

Mapa 5. Valores de diversidad funcional para las aves de humedales basado en el índice de Rao.

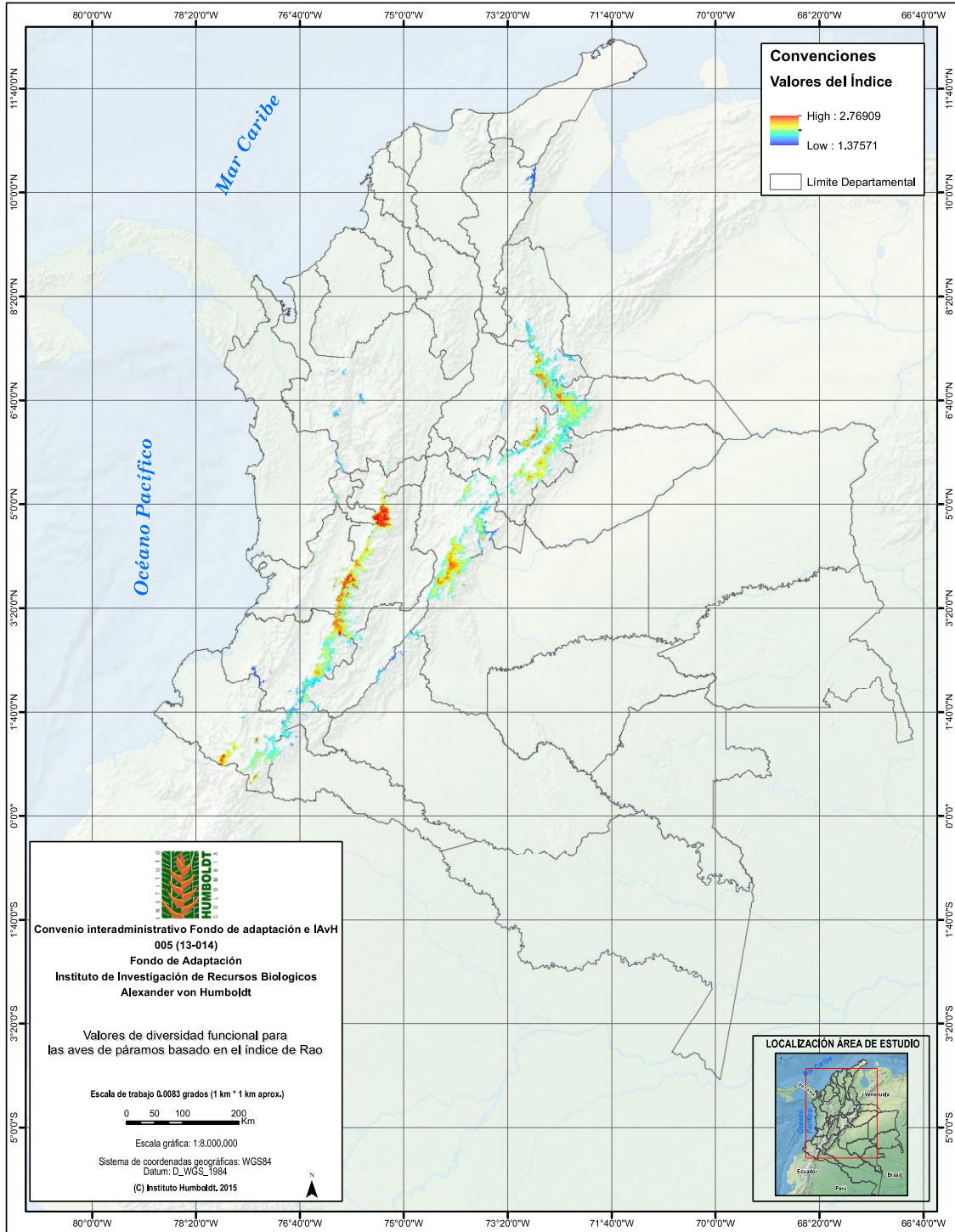
Mapa 6. Significancia de la estructura funcional para humedales. Pool regional: tres regiones zoogeográficas obtenidas por phylosor para aves de Colombia.





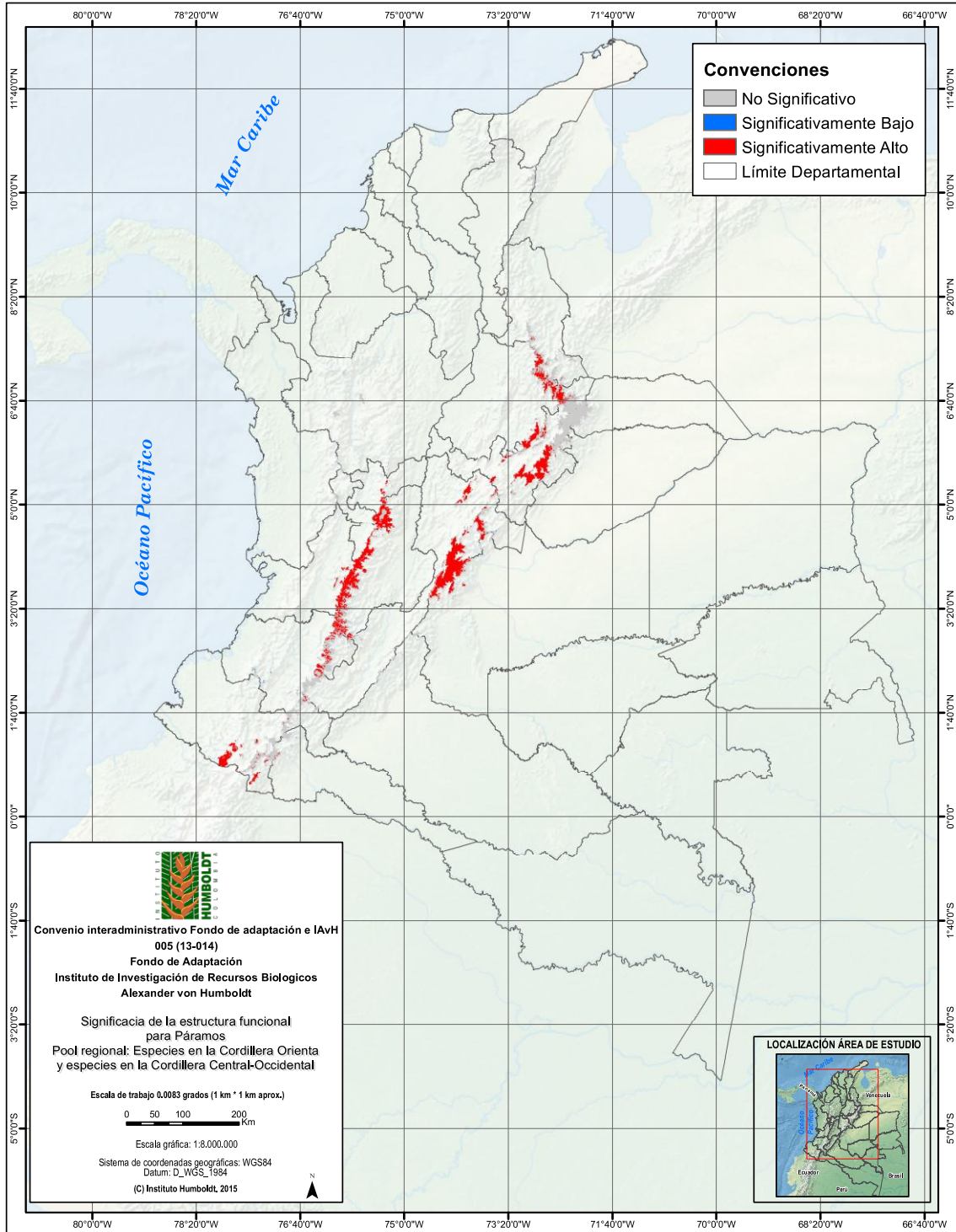
Mapa 1.





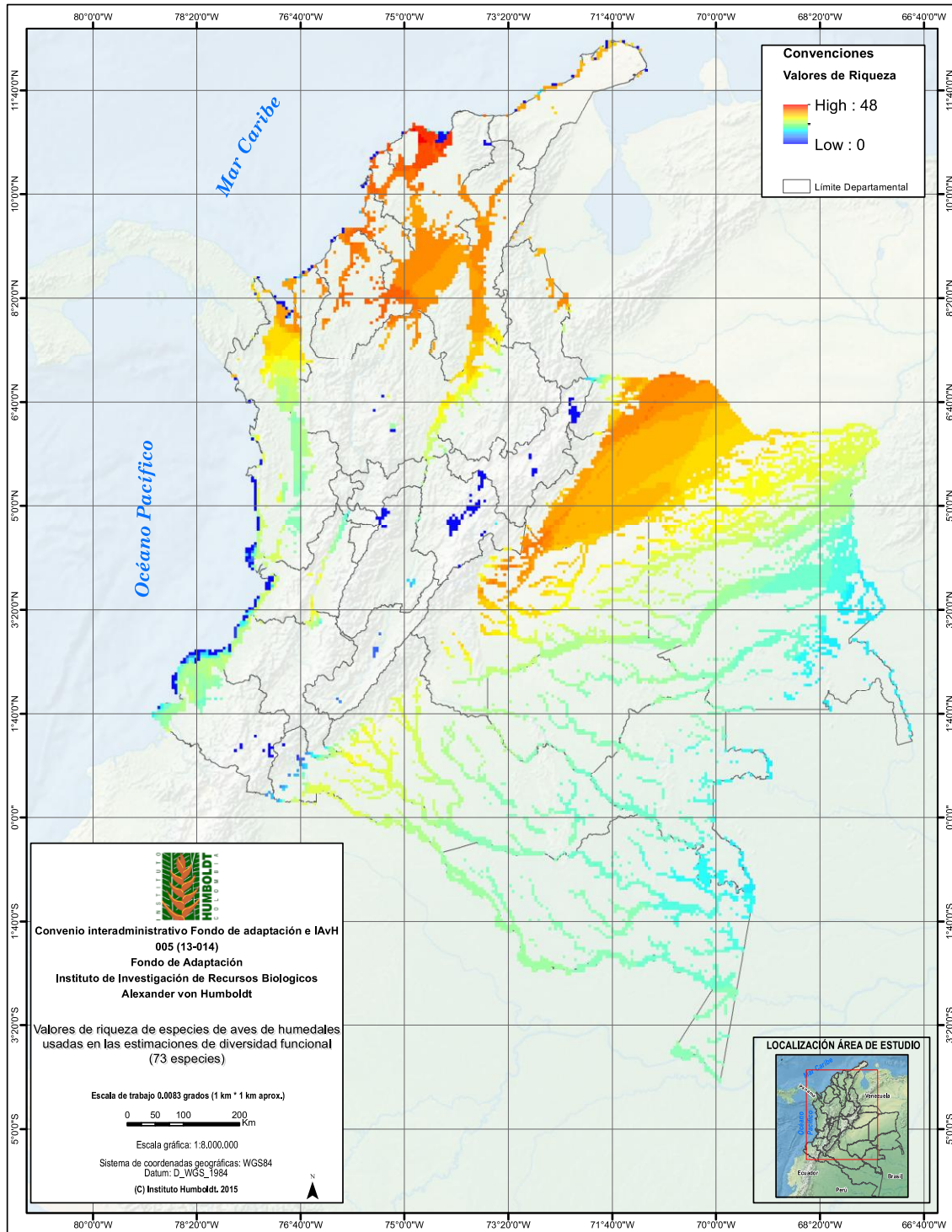
Mapa 2.





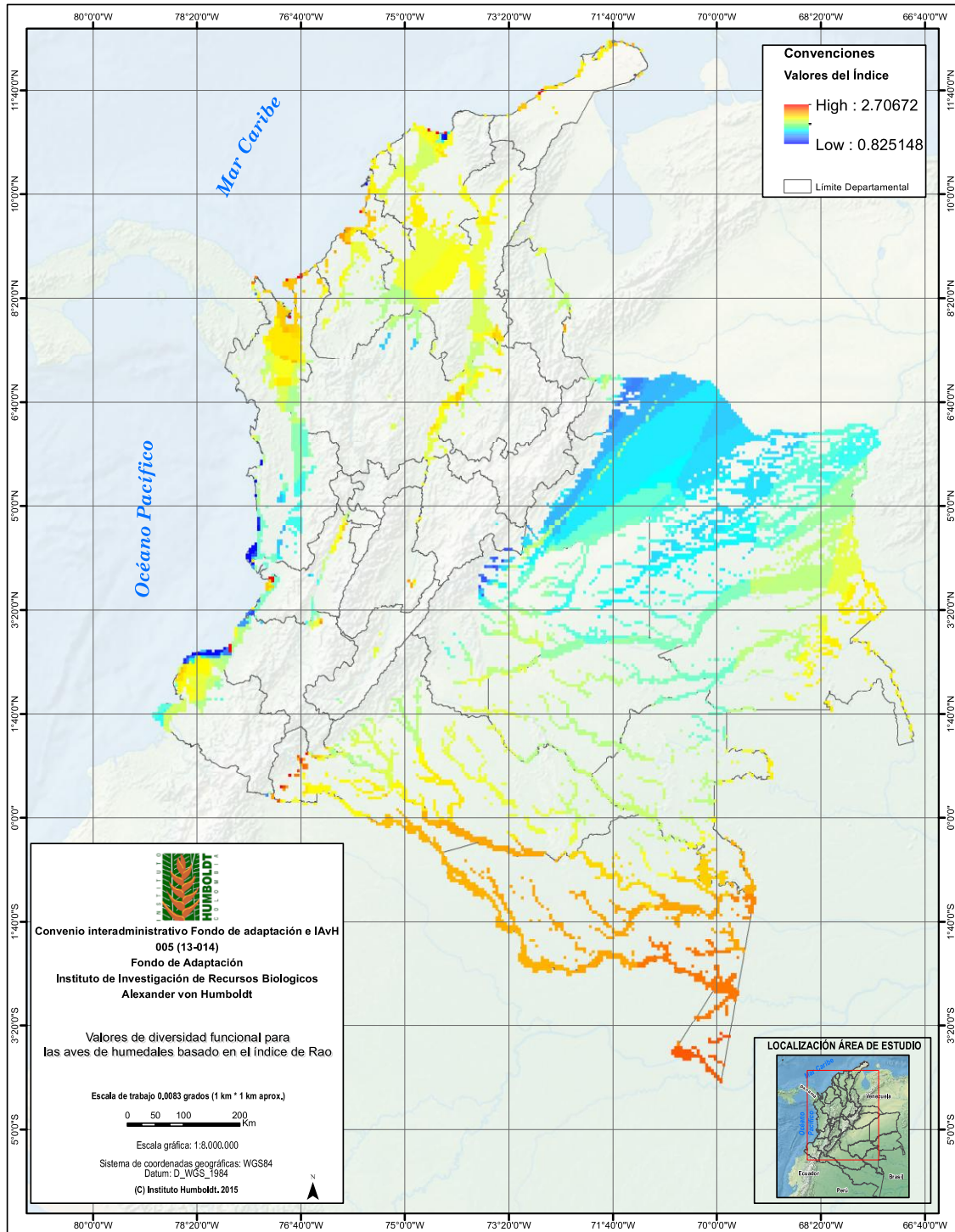
Mapa 3.





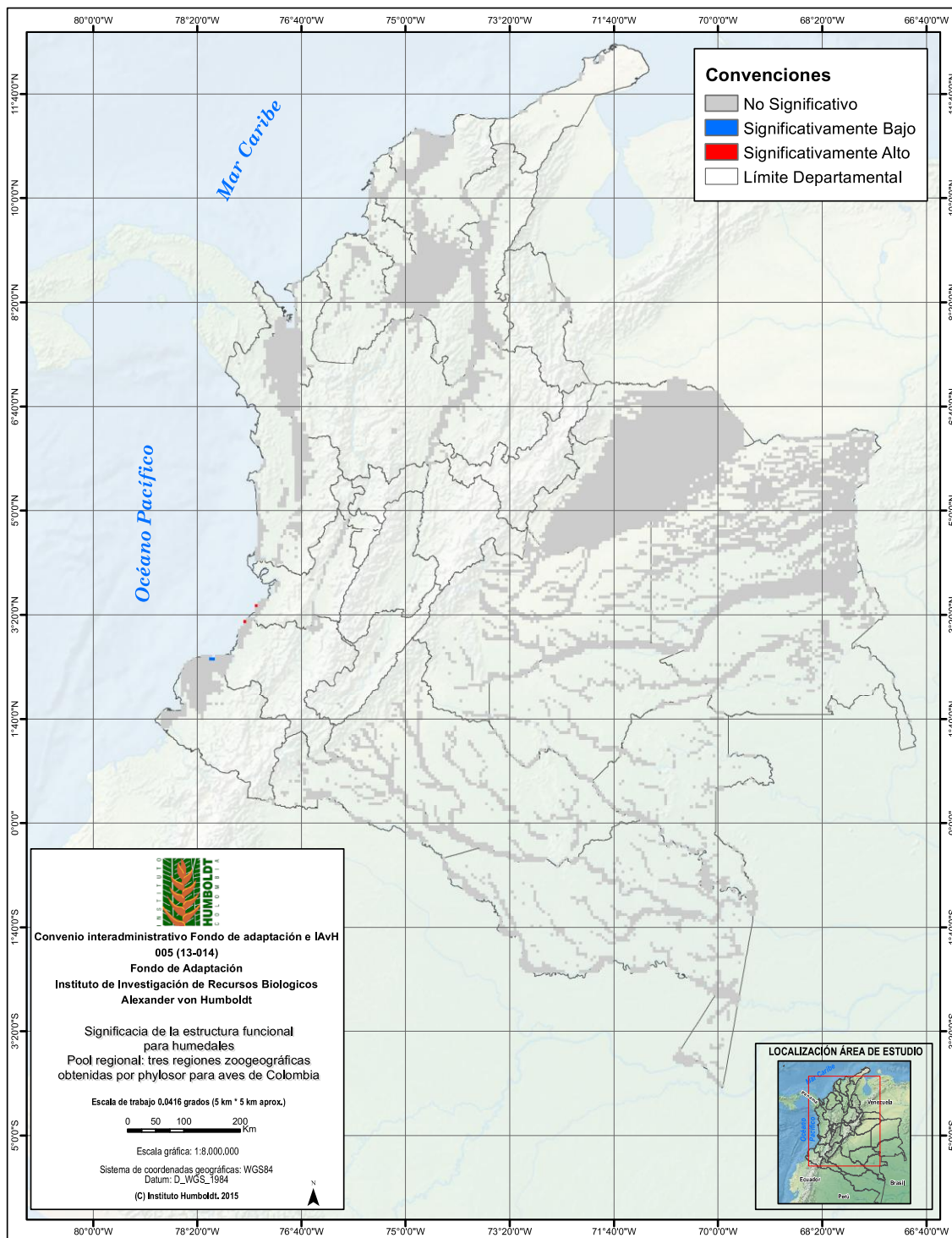
Mapa 4.





Mapa 5.





Mapa 6.



ANEXO 1. Listado de las especies de aves utilizadas en los análisis de páramos.

Aburria aburri
Accipiter striatus
Actitis macularius
Actitis macularius
Adelomyia melanogenys
Aeronautes montivagus
Aglaeactis cupripennis
Aglaiocercus kingii
Amazona mercenarius
Amblycercus holosericeus
Ampelion rubrocristatus
Anabacerthia striaticollis
Uromyias agilis
Anairetes parulus
Anas cyanoptera
Anas discors
Anas georgica
Andigena hypoglauca
Andigena nigrirostris
Anisognathus igniventris
Anisognathus lacrymosus
Anisognathus somptuosus
Ara militaris
Psittacara wagleri
Arremon brunneinucha
Asio flammeus
Asio stygius
Asthenes flammulata
Atlapetes albinucha
Atlapetes albofrenatus
Atlapetes fuscoolivaceus
Atlapetes latinuchus
Atlapetes pallidinucha
Atlapetes schistaceus
Atlapetes semirufus
Atlapetes tricolor
Bartramia longicauda
Myiothlypis coronata



Myiothlypis luteoviridis
Myiothlypis nigrocristata
Basileuterus tristriatus
Boissonneaua flavescens
Bolborhynchus lineola
Bubo virginianus
Bubulcus ibis
Buteo brachyurus
Parabuteo leucorrhous
Rupornis magnirostris
Buteo platypterus
Buteo swainsoni
Buthraupis montana
Cacicus chrysonotus
Cacicus uropygialis
Calidris bairdii
Calidris melanotos
Campephilus pollens
Antristomus carolinensis
Systellura longirostris
Caracara cheriway
Astragalinus psaltria
Sporagra spinescens
Sporagra xanthogastra
Catamblyrhynchus diadema
Catamenia analis
Catamenia homochroa
Catamenia inornata
Cathartes aura
Catharus fuscater
Catharus fuscescens
Catharus ustulatus
Chaetocercus heliodor
Chaetura pelagica
Chalcostigma herrani
Chamaepetes goudotii
Chamaeza mollissima
Chamaeza turdina
Charadrius vociferus
Chlorophonia pyrrhophrys



Chlorornis riefferii
Chlorospingus canigularis
Chlorospingus semifuscus
Chondrohierax uncinatus
Chordeiles minor
Cinclus leucocephalus
Cinnycerthia olivascens
Cinnycerthia unirufa
Circus cinereus
Cistothorus apolinari
Cistothorus platensis
Cnemoscopus rubrirostris
Coeligena coeligena
Coeligena lutetiae
Coeligena torquata
Colaptes rivolii
Colaptes rubiginosus
Colibri coruscans
Colibri thalassinus
Conirostrum albifrons
Conirostrum cinereum
Conirostrum rufum
Conirostrum sitticolor
Contopus cooperi
Contopus virens
Coragyps atratus
Cranioleuca curtata
Creurgops verticalis
Cyanocorax yncas
Cyanolyca armillata
Cyclarhis gujanensis
Cyclarhis nigrirostris
Cyphorhinus thoracicus
Cypseloides cryptus
Dendrocincla tyrannina
Dendrocolaptes picumnus
Setophaga fusca
Setophaga striata
Diglossa albilatera
Diglossa cyanea



Diglossa gloriosissima
Diglossa humeralis
Diglossa lafresnayii
Diglossa sittoides
Doryfera ludovicae
Dubusia taeniata
Dysithamnus mentalis
Elaenia frantzii
Elaenia pallatangae
Elanoides forficatus
Elanus leucurus
Empidonax alnorum
Empidonax traillii
Empidonax virescens
Ensifera ensifera
Eriocnemis derbyi
Eriocnemis mosquera
Eriocnemis vestita
Euphonia cyanocephala
Falco columbarius
Falco femoralis
Falco peregrinus
Falco sparverius
Fulica americana
Gallinago jamesoni
Gallinago nobilis
Geotrygon frenata
Geotrygon linearis
Geranoaetus melanoleucus
Glaucidium jardinii
Grallaria guatimalensis
Grallaria hypoleuca
Grallaria milleri
Grallaria nuchalis
Grallaria quitensis
Grallaria ruficapilla
Grallaria rufula
Grallaria squamigera
Grallaricula nana
Haplophaedia aureliae



Haplospiza rustica
Heliangelus exortis
Hellmayrea gularis
Hemispingus atropileus
Hemispingus frontalis
Hemispingus melanotis
Hemispingus superciliaris
Hemispingus verticalis
Hemitriccus granadensis
Henicorhina leucophrys
Hirundo rustica
Icterus chrysater
Ictinia plumbea
Iridosornis rufivertex
Lepidocolaptes lacrymiger
Leptosittaca branickii
Leptotila verreauxi
Lesbia nuna
Lesbia victoriae
Leucopternis semiplumbeus
Lipaugus fuscocinereus
Lurocalis rufiventris
Macroagelaius subalaris
Margarornis squamiger
Masius chrysopterus
Mecocerculus leucophrys
Mecocerculus minor
Mecocerculus poecilocercus
Mecocerculus stictopterus
Megascops albogularis
Megascops choliba
Melanerpes formicivorus
Merganetta armata
Metallura tyrianthina
Metallura williami
Mimus gilvus
Mionectes olivaceus
Mionectes striaticollis
Molothrus bonariensis
Momotus aequatorialis



Muscisaxicola alpinus
Muscisaxicola maculirostris
Myadestes ralloides
Myioborus melanocephalus
Myioborus miniatus
Myioborus ornatus
Myiodynastes chrysocephalus
Myiodynastes luteiventris
Myiophobus fasciatus
Myiophobus flavicans
Nephelomyias pulcher
Myiotheretes fumigatus
Myiotheretes striaticollis
Myiotriccus ornatus
Myornis senilis
Nomonyx dominicus
Nothocercus bonapartei
Nothocercus julius
Nycticorax nycticorax
Nyctidromus albicollis
Ochthoeca cinnamomeiventris
Ochthoeca diadema
Ochthoeca frontalis
Ochthoeca fumicolor
Ochthoeca rufipectoralis
Ocreatus underwoodii
Odontophorus atrifrons
Odontophorus hyperythrus
Ognorhynchus icterotis
Oreothraupis arremonops
Ortalis columbiana
Oxypogon guerinii
Pachyramphus versicolor
Pandion haliaetus
Setophaga pitiayumi
Patagioenas subvinacea
Penelope montagnii
Pharomachrus antisianus
Pharomachrus auriceps
Phrygilus unicolor



Phyllomyias cinereiceps
Phyllomyias nigrocapillus
Phyllomyias uropygialis
Phylloscartes poecilotis
Piaya cayana
Pionus chalcopterus
Pionus sordidus
Pipreola arcuata
Pipreola aureopectus
Pipreola riefferii
Piranga olivacea
Piranga rubra
Pluvialis dominica
Podilymbus podiceps
Poecilatriccus ruficeps
Porphyrio martinicus
Porzana carolina
Premnoplex brunnescens
Premnornis guttuliger
Progne subis
Progne tapera
Pseudocolaptes boissonneautii
Pseudotriccus pelzelni
Pseudotriccus ruficeps
Pterophanes cyanopterus
Pyrocephalus rubinus
Pyroderus scutatus
Pyrrhomyias cinnamomeus
Rupicola peruvianus
Saltator striatipectus
Sayornis nigricans
Asthenes fuliginosa
Scytalopus griseicollis
Scytalopus spillmanni
Semnornis ramphastinus
Sericossypha albocristata
Serpophaga cinerea
Sicalis luteola
Sporophila nigricollis
Streptoprocne rutila



Streptoprocne zonaris
Ciccaba nigrolineata
Ciccaba virgata
Sturnella magna
Synallaxis azarae
Synallaxis subpudica
Synallaxis unirufa
Syndactyla subalaris
Tachybaptus dominicus
Tangara arthus
Tangara cyanicollis
Tangara heinei
Tangara nigroviridis
Tangara vassorii
Tangara xanthocephala
Thraupis cyanocephala
Thraupis episcopus
Thraupis palmarum
Thripadectes flammulatus
Thripadectes holostictus
Thripadectes ignobilis
Pheugopedius mystacalis
Tringa flavipes
Tringa melanoleuca
Tringa solitaria
Troglodytes solstitialis
Trogon personatus
Turdus fuscater
Turdus ignobilis
Turdus serranus
Tyrannus melancholicus
Tyrannus savana
Tyrannus tyrannus
Tyto alba
Urochroa bougueri
Uropsalis segmentata
Urothraupis stolzmanni
Vanellus chilensis
Vanellus resplendens
Veniliornis dignus





Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

Veniliornis nigriceps

Vireo altiloquus

Vireo leucophrys

Vultur gryphus

Xenops rutilans

Xiphocolaptes promeropirhynchus

Xiphorhynchus triangularis

Zonotrichia capensis

Sede Principal: Calle28A#15-09 Bogotá, D.C., Colombia | PBX: (57)(1) 3202767 | NIT 820000142-2



ANEXO 2. Listado de las especies de aves utilizadas en los análisis de humedales.

Actitis macularius
Agamia agami
Amaurolimnas concolor
Anas acuta
Anas andium
Anas cyanoptera
Anas discors
Anas georgica
Anhinga anhinga
Aramides cajaneus
Aramus guarauna
Ardea cocoi
Ardea herodias
Aythya affinis
Bubulcus ibis
Busarellus nigricollis
Buteogallus urubitinga
Butorides striata
Cairina moschata
Calidris bairdii
Calidris melanotos
Tringa semipalmata
Charadrius collaris
Charadrius vociferus
Circus cinereus
Cochlearius cochlearius
Dendrocygna autumnalis
Dendrocygna bicolor
Dendrocygna viduata
Egretta caerulea
Egretta rufescens
Egretta thula
Eurypyga helias
Gallinula galeata
Gallinula melanops
Laterallus albigularis
Laterallus melanophaius
Merganetta armata
Micropygia schomburgkii



Neocrex erythrops
Netta erythrophthalma
Nomonyx dominicus
Numenius phaeopus
Nycticorax nycticorax
Pandion haliaetus
Pardirallus maculatus
Phalacrocorax bougainvillii
Phalacrocorax brasilianus
Phimosus infuscatus
Pilherodius pileatus
Platalea ajaja
Pluvialis dominica
Pluvialis squatarola
Podiceps occipitalis
Podilymbus podiceps
Porphyrio flavirostris
Porphyrio martinicus
Porzana albicollis
Porzana carolina
Porzana flaviventer
Rallus limicola
Rallus longirostris
Rynchops niger
Thalasseus maximus
Gelochelidon nilotica
Thalasseus sandvicensis
Tachybaptus dominicus
Tigrisoma lineatum
Tringa flavipes
Tringa melanoleuca
Tringa solitaria
Vanellus chilensis
Vanellus resplendens



ANEXO 3. Relación de información geográfica entregada en la geodatabase

Nombre de archivo	Nombre del mapa	Formato	Descripción
Humedales_Funcional_MPD.tif	Valores de diversidad funcional para las aves de humedales basado en el índice de Rao	GeoTiff	Mapa de estimaciones del índice de Rao funcional por pixel para las aves de humedales de Colombia sobre el mapa "Humedales_5k_mean.tif" como plantilla, a resolución de 25 km ² .
Humedales_Funcional_Significancia.tif	Significancia de la estructura funcional para humedales Pool regional: tres regiones zoogeográficas obtenidas por phylosor para aves de Colombia	GeoTiff	Análisis de significancia de los valores de diversidad funcional (índice de Rao) por comunidad (pixel) respecto a un modelo nulo (comunidad ensamblada al azar). Como pool regional se usaron las especies encontradas en tres regiones zoogeográficas identificadas en la capa "RegionesPoolHumedales.tif", a partir de los mapas de modelos híbridos y la capa de humedales a 25 km ² . Celdas de color rojo y azul corresponden a comunidades con mayor o menor diversidad filogenética de lo esperado al azar respectivamente. Celdas grises son aquellas celdas que no fueron significativamente diferentes a lo esperado por azar.
Humedales_Riqueza_Funcional.tif	Valores de riqueza de especies de aves de humedales usadas en las estimaciones de diversidad funcional (73 especies)	GeoTiff	Estimación de riqueza de especies de humedales por pixel de 25 km ² , basado en la sumatoria de mapas de distribución de 73 especies de aves con rasgos funcionales. Se usó el raster de "Humedales_5k_mean.tif" como plantilla.
Páramos_Funcional_Significancia.tif	Significancia de la estructura funcional para Páramos Pool regional: Especies en la Cordillera Orienta y especies en la Cordillera Central-Occidental	GeoTiff	Análisis de significancia de los valores de diversidad funcional por comunidad (pixel) basado en un modelo nulo (comunidad ensamblada al azar). Como pool regional se usaron las especies de aves de páramos de las tres cordilleras. Por historia biogeográfica se unió la Cordillera Central y Occidental en un pool regional, independiente de la Cordillera Oriental. En este análisis se excluyó la Sierra Nevada de Santa Marta. Celdas de color rojo y azul corresponden a comunidades con mayor o menor diversidad filogenética de lo esperado al azar respectivamente. Celdas grises son aquellas celdas que no fueron significativamente diferentes a lo esperado por azar.
Paramos_MPD_Funcional.tif	Valores de diversidad funcional para las aves de páramos basado en el índice de Rao	GeoTiff	Mapa de estimaciones del índice de Rao funcional por pixel para las aves de los páramos de Colombia, con base en el shape oficial de páramos a resolución de 1 km ² .
Riqueza_Paramos.tif	Valores de riqueza de especies de aves de páramos usadas en las estimaciones de diversidad funcional y filogenética (325 especies)	GeoTiff	Estimación de riqueza de especies de páramos por pixel de 1 km ² , basado en la sumatoria de mapas de distribución de 325 especies de aves con información filogenética y de rasgos funcionales.



Humedales_5k_mean.tif		GeoTiff	Mapa Humedales de Colombia agregado a 25 km ² , usando como fuente el mapa generado por la Unidad Ejecutora (Versión Noviembre 2014)
RegionesPoolHumedales.tif		GeoTiff	Tres regiones biogeográficas (Chocó, Amazonía-Orinoquía y Andes-Valles interandinos-Caribe) agrupadas a partir del mapa de regiones zoogeográficas "groups_5_unifrac.asc"
groups_5_unifrac.asc		ESRI Ascii	Regiones zoogeográficas obtenidas por el índice de PhyloSor, definidas a partir de la filogenia consenso de Jetz et al. (2012), mapas de distribución IUCN y un criterio de corte a 5 grupos.

