

RELACIÓN ENTRE RIQUEZA DE ESPECIES Y LA DIVERSIDAD FUNCIONAL EN ENSAMBLAJES DE ANUROS.

CAMILO SENIOR CAYCEDO

Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: camilo.senior@correounivalle.edu.co

OSCAR E. MURILLO GARCÍA

Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: oscar.murillo@correounivalle.edu.co

WILMAR BOLIVAR GARCÍA

Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado Aéreo 25360, Cali, Colombia

Correo electrónico: wilmar.bolivar@correounivalle.edu.co

RESUMEN

La riqueza de especies es un atributo importante, pero no está relacionada con las funciones de las especies en los ecosistemas. Por otro lado, la diversidad funcional permite cuantificar el papel de los ensamblajes sobre los procesos de los ecosistemas. Sin embargo, existe mucha controversia sobre la relación entre la riqueza de especies y la diversidad funcional. Los anuros son un grupo biológico ideal para estudiar esta relación pues sus ensamblajes son localmente diversos y presentan mucha variación en las características morfológicas y ecológicas. En este estudio se evaluó la relación entre diversidad funcional y riqueza de especies, para lo cual se recopiló información sobre la composición de especies y los rasgos funcionales de anuros de diferentes localidades de Colombia. Se cuantificó la riqueza funcional de los ensamblajes, la cual se corrigió por medio del tamaño de efecto estandarizado con el fin de evitar su dependencia con respecto al número de especies. El gradiente altitudinal no se asoció con la diversidad taxonómica o funcional en las localidades evaluadas. Adicionalmente, se encontró una asociación positiva entre la riqueza de especies y la riqueza funcional corregida, indicando que se presentó más variación de la esperada debido al incremento aleatorio en el número de especies. Lo cual sugiere que al aumentar el número de especies de anuros ocurre una expansión de nichos a nivel del ensamblaje, debido a la baja redundancia y a la alta complementariedad, lo cual se refleja en un incremento en la diversidad de funciones.

Palabras clave: Complementariedad funcional, Ensamblaje de comunidades, Nicho ecológico, Rasgos funcionales, Redundancia funcional.

ABSTRACT

Species richness is a key community trait, but it is not related to species functions in ecosystems. On the other hand, functional diversity quantifies the role of assemblages on ecosystem processes. However, there is controversy regarding the relationship between species richness and functional diversity. Anurans are an ideal biological group to study this relationship since their assemblages are locally diverse and have high variation in morphological and ecological traits. I assessed the relationship between functional diversity and species richness, so I compiled species composition and functional traits of anuran assemblages from different sites of Colombia. Functional diversity of

assemblages was quantified and compared to a matrix-swap null model to remove any effects of species richness. The altitudinal gradient was not associated with taxonomic or functional diversity. In addition, a positive association between species richness and corrected functional richness was found, indicating that the increase in functional richness is not simply due to increase in the species number. This suggests that an increase in anuran species results in niche expansion of the assemblage, due to low redundancy and high complementarity, which is reflected in an increase in the diversity of functions.

Key words: Community assembly, Ecological niche, Functional complementarity, Functional redundancy, Functional traits.

INTRODUCCIÓN

La riqueza de especies es uno de los atributos más importantes de las comunidades biológicas desde las perspectivas ecológicas y de conservación; sin embargo, su medición no está relacionada con las funciones de los ensamblajes en los ecosistemas. Por otra parte, la diversidad funcional se enfoca en los roles funcionales que las especies cumplen en los ecosistemas, y se cuantifica con base en el grado de variación en los rasgos de los organismos que influyen en el funcionamiento del ecosistema (Villéger *et al.*, 2008). La diversidad funcional se mide a partir de rasgos cuantitativos o cualitativos; las variables cualitativas hacen referencia a atributos de las historias de vida, mientras que las variables cuantitativas corresponden a conteos y mediciones de atributos morfológicos. La medición de la diversidad funcional incluye varios componentes (Mason *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2005); en particular, la riqueza funcional es la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies, por lo cual se puede relacionar con los mecanismos de ensamblaje de las comunidades (Mouchet *et al.*, 2010; Mason *et al.*, 2012; Spasojevic y Suding, 2012) y con el funcionamiento de los ecosistemas (Petchey *et al.*, 2004; Mouillot *et al.*, 2011). El estudio de los componentes de la diversidad funcional ayuda a entender y predecir las consecuencias funcionales de los cambios en la biodiversidad generados por actividades antropogénicas, siendo este uno

de los objetivos más importantes en ecología y conservación (Laliberté y Legendre, 2010). Por lo cual, la relación entre la diversidad funcional y la riqueza de especies es clave para determinar el papel de los ensamblajes en los procesos ecosistémicos (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015); sin embargo, la relación entre estos componentes de la diversidad no es clara. Diferentes estudios reportan una relación positiva entre la riqueza de especies y la diversidad funcional (Cadotte *et al.*, 2011; Petchey y Gaston, 2002); sin embargo, existe mucha controversia (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015) y la relación precisa entre estas se desconoce para la mayoría de los ensamblajes.

Los diferentes mecanismos de estructuración de los ensamblajes se ven reflejados en la relación entre la riqueza de especies y la riqueza funcional. Un aumento de la riqueza de especies sin un incremento en la diversidad funcional (Mayfield *et al.*, 2010) sugiere que un filtro ambiental es determinante para la estructura del ensamblaje. Los filtros ambientales generan condiciones que permiten que sólo ciertos rasgos funcionales persistan en un sitio, causando una alta redundancia funcional debido a la presencia de rasgos funcionales similares en las especies del ensamblaje (Naeem y Wright, 2003). Por lo cual, cuando opera un filtro ambiental, se espera que las comunidades ricas en especies tiendan a presentar mayor redundancia funcional en comparación a las comunidades con baja

riqueza de especies (Fonseca y Ganade, 2001). Consecuentemente, la disminución de la riqueza de especies en ensamblajes con presencia de especies funcionalmente redundantes no genera una disminución significativa en la diversidad funcional del ecosistema (Cadotte *et al.*, 2011). De forma contraria, un incremento en la riqueza de especies que genera un aumento en la diversidad funcional (Petchey y Gaston, 2002) sugiere que la competencia es importante para la estructura del ensamblaje. En una comunidad con alta complementariedad, la competencia interespecífica se reduce debido a la diferenciación en el uso de los recursos; permitiendo la coexistencia de las especies y generando que el funcionamiento del ecosistema y la diversidad funcional aumenten con el número de especies (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015; Cadotte *et al.*, 2011). Por lo tanto, comprender los mecanismos que estructuran las comunidades es clave para entender el funcionamiento de los ecosistemas y el mantenimiento de la biodiversidad (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Para lo cual es importante estudiar la relación entre la riqueza de especies y la diversidad funcional en diferentes grupos biológicos.

Los anuros son un grupo biológico ideal para estudiar la diversidad funcional a causa de su alta riqueza local y de la presencia de características morfológicas y fisiológicas muy variadas (Cortez-Gómez *et al.*, 2015). Dentro de estos rasgos funcionales, los anuros se caracterizan por tener una piel permeable, adaptación térmica, bajas tasas metabólicas, alta diversidad, variadas interacciones acústicas y estrategias de forrajeo (Cortez-Gómez *et al.*, 2015). Además, muchas de sus especies presentan un ciclo de vida bimodal, con larvas acuáticas detritívoras y adultos terrestres principalmente insectívoros. Por lo cual estos cumplen un papel fundamental en los

procesos de flujo de materia y energía en los ecosistemas (Cortez-Gómez *et al.*, 2015). Por otra parte, debido a que son de los vertebrados más abundantes en muchos ecosistemas, donde son depredadores y presas indispensables en las cadenas tróficas, estos son importantes para la productividad primaria y por ende para el funcionamiento y la estabilidad de los ecosistemas (Cortez-Gómez *et al.*, 2015), razón por la cual es muy importante estudiar su diversidad funcional.

Con el fin de ampliar el conocimiento sobre la importancia del número de especies para el funcionamiento y la estabilidad de los ecosistemas, esta investigación tiene como objetivo determinar la relación entre la riqueza de especies y la riqueza funcional en ensamblajes de anuros. Para esto se recopiló los listados de especies y los rasgos funcionales de ensamblajes de anuros de diferentes localidades y se relacionó la riqueza funcional con la riqueza de especies de las diferentes localidades. Se espera que al aumentar el número de especies se presente un incremento en la riqueza funcional. Adicionalmente, se espera una disminución en la riqueza de especies y en la riqueza funcional de anuros al aumentar la altitud.

MÉTODOS

Localidades de estudio

La selección de las diferentes localidades se basó en la representatividad de la riqueza de especies presentes en muestreos realizados por el grupo de investigación en Ecología Animal de la Universidad del Valle; los listados fueron facilitados por Wilmar Bolívar. Para este estudio se consideraron un total de 15 localidades, distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 0 y los 2600 msnm (Tabla 1).

Rasgos funcionales cuantitativos

Los rasgos funcionales cuantitativos fueron obtenidos a partir de especímenes de anuros adultos colectados en diferentes localidades y depositados en la Colección de Anfibios y Reptiles de la Universidad del Valle (UV-C) y la Colección de Prácticas Zoológicas de la Universidad del Valle (CPZUV). Para obtener los rasgos morfométricos de cada especie, se midieron al menos tres individuos de talla adulta, se promediaron las mediciones y se consignaron en la matriz de rasgos. Los rasgos morfométricos de las pocas especies que no tenían individuos adultos o no estaban presentes en la colección, se reemplazaron por las medidas morfométricas de especies cercanamente relacionadas con tamaño y morfología similares, fue necesario revisar primero la descripción original de la especie, para saber la medida de holotipos y paratipos. A cada individuo se le tomaron medidas de los rasgos morfométricos empleando un calibrador digital con una precisión de 0,1 mm. Las mediciones de los rasgos morfométricos se realizaron siguiendo los planteados por Cortez-Gómez *et al.* (2015): (1) tamaño corporal (Longitud rostro-cloaca; mm), la medición de este rasgo indica el tamaño de las presas ingeridas por los anuros; por otra parte la relación entre la longitud rostro-cloaca y masa corporal o “condición corporal”, indica diferentes factores como el estrés ambiental, disponibilidad de presas y calidad del hábitat; (2) ancho de la boca, se midió a partir de la longitud entre las comisuras labiales del individuo, este rasgo permite conocer los mecanismos de forrajeo de la especie, ya que el ancho de la boca es un factor que determina el posible tamaño de las presas que ingieren las especies; (3) longitud del antebrazo, se midió como la longitud entre el codo y la articulación de la mano, este rasgo se asocia con la capacidad de soportar el cuerpo al sentarse, caminar o

absorber la fuerza de impacto durante el aterrizaje posterior a un salto (Nauwelaerts y Aerts 2006); (4) longitud del fémur, se midió con la parte superior del calibrador la longitud entre la punta lateral del urostilo y la superficie convexa del cóndilo con la rodilla en una posición flexionada (formando un ángulo de 45°), las especies terrestres se caracterizan por tener extremidades posteriores cortas, mientras que las especies arbóreas y acuáticas se caracterizan por tener extremidades posteriores más largas; (5) longitud del pie, se midió como la longitud entre el margen posterior del tubérculo metatarsiano externo y la punta del cuarto dedo del pie o el dedo más largo del mismo, este rasgo se mide con el fin de conocer más sobre el desplazamiento de las especies; (6) longitud de la tibia-fíbula, se midió como la longitud entre la cabeza de la tibia y la articulación tibio-tarsal, este rasgo se midió con el fin de conocer la capacidad de propulsión, ya que al relacionarlo con la longitud rostro cloaca sirve como una medida del alcance del salto en algunas especies (James y Wilson 2008). Los rasgos de las extremidades están relacionados a la locomoción, lo cual es crucial para su supervivencia, debido a que está altamente asociada a la eficiencia de forrajeo, el escape de depredadores y el manejo de reservas energéticas (Dickinson *et al.*, 2000).

Rasgos funcionales cualitativos

Con el fin de conocer la historia de vida, de cada una de las especies que se encuentran en las localidades de estudio, y debido a los vacíos de información en la literatura, se realizó una revisión bibliográfica y se complementó con los aportes de los herpetólogos John Lynch y Wilmar Bolívar. Con esta información se determinaron rasgos cualitativos relacionados con la dieta, la estrategia de forrajeo, la estrategia reproductiva y el modo reproductivo (Cortez-Gómez *et al.*, 2015). Los rasgos piel

del dorso y tamaño de la membrana pedal fueron obtenidos por observación de los individuos y confirmados en la literatura de ser necesario. La extensión de la membrana pedal sirve para conocer el tiempo que permanecen las ranas en el agua, ya que la extensión de la membrana es una medida directamente proporcional al tiempo que se encuentran en el agua. La extensión de la membrana pedal se dividió en cuatro categorías: ausente, reducida, moderada y extensa. El tipo de piel del dorso es un rasgo que varía de textura según los hábitos de vida que tenga la especie, además el grosor y la textura de la piel indica la capacidad de hidrorregulación; esta se clasificó en tres categorías: lisa, áspera, tuberculada o pustulada (Cortez-Gómez *et al.*, 2015). El rasgo dieta fue determinado con base en el tamaño de la boca y corroborado por la información encontrada en la literatura, ésta se clasificó en cuatro categorías: invertebrados pequeños (ácaros, termitas, hormigas pequeñas, colémbolos), invertebrados medianos (escarabajos, saltamontes, hormigas), vertebrados pequeños y generalistas (Cortez-Gómez *et al.*, 2015). Las estrategias de forrajeo se clasificaron en tres categorías (Cortez-Gómez *et al.*, 2015): (1) forrajeo pasivo, es decir que el individuo no hace un mayor esfuerzo por buscar presas, por lo cual se considera que las especies que utilizan este tipo de estrategia de forrajeo suelen ser especies generalistas; (2) el forrajeo activo implica desplazamiento del individuo en busca de presas, lo que sugiere que son especies más especialistas; y (3) el forrajeo mixto, en el cual las especies cambian las estrategias de forrajeo según la abundancia de sus presas. Las estrategias reproductivas se clasificaron en dos categorías: la explosiva en la cual los periodos de reproducción son cortos, mientras que en la continua los periodos de reproducción son más largos. Por último, para el modo reproductivo se consideraron las siguientes

categorías: huevos depositados en el agua, huevos sobre el suelo, desarrollo directo de huevos terrestres o arbóreos, huevos terrestres arbóreos, huevos retenidos en el oviducto y huevos llevados por adulto (Cortez-Gómez *et al.*, 2015).

Riqueza funcional

Debido a que no fue posible obtener datos confiables de la abundancia de las especies, para la mayoría de las localidades, sólo se consideró el componente riqueza funcional de la diversidad funcional. La riqueza funcional se calculó con el índice FRic (Villéger *et al.*, 2010), el cual no es independiente de la riqueza de especies (Villéger *et al.*, 2008). Por esta razón fue necesario realizar una corrección de los valores del índice utilizando el tamaño de efecto estandarizado (SES) propuesto por Gotelli y McCabe (2002), el cual elimina cualquier efecto de la riqueza de especies (Mason *et al.*, 2013). Para lo cual se compararon los valores observados con los basados en un modelo nulo generado a partir del intercambio aleatorio de abundancias en la matriz, para determinar si la riqueza funcional observada difiere de lo esperado al azar (Manly y Sanderson, 2002). Con el fin de obtener valores precisos de las estimaciones del tamaño de efecto estandarizado, se realizaron 10.000 aleatorizaciones de las matrices originales de las localidades y se calculó la riqueza funcional para cada aleatorización. El tamaño de efecto estandarizado para la riqueza de especies (SESFRic) se obtuvo al dividir la diferencia del índice observado (I_{obs}) y el índice promedio de las comunidades simuladas con el modelo nulo (I_{sim}), entre la desviación estándar asociada (SD_{sim}) (Gotelli y McCabe, 2002). Para el cálculo de la riqueza funcional se utilizó el paquete FD (Laliberté *et al.*, 2014) en el lenguaje de programación estadística R v 3.4.3 (R Development Core Team, 2015).

Asociación entre las dimensiones de la diversidad

Para evaluar la relación entre la diversidad funcional y la riqueza de especies, se realizaron análisis de correlación de rangos de Spearman de la riqueza de especies contra los valores del índice de riqueza funcional (FRic) y de sus valores corregidos a través del tamaño de efecto estandarizado (SEsFRic). Adicionalmente, se evaluó la relación de la altura (metros) de las localidades con la riqueza de especies, la riqueza funcional (FRic) y riqueza funcional corregida (SEsFRic). Las correlaciones fueron calculadas con el software estadístico Past (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Riqueza de especies

Para las 15 localidades se registraron un total de 132 especies de anuros distribuidas en 41 géneros y 12 familias (Tabla 1). La familia con mayor representatividad fue Craugastoridae con 49 especies (37,1%) y 4 géneros, seguida por Centrolenidae con 21 especies (8 géneros), Hylidae con 18

especies (6 géneros), Dendrobatidae con 15 especies (10 géneros), Bufonidae con 10 especies (3 géneros) y Leptodactylidae con 7 especies (2 géneros). Las familias menos representativas fueron Eleutherodactylidae con 2 especies (1 género), Microhylidae con 2 especies (1 género) y Ranidae con 1 especie (1 género). El género que presentó más especies fue *Pristimantis* con un total de 37 especies (28,0%) y los géneros que contaron con menos especies fueron *Allobates* (Aromobatidae), *Rheobates* (Aromobatidae), *Cochranella* (Centrolenidae), *Rulyrana* (Centrolenidae), *Dendrobates* (Dendrobatidae), *Ectopoglossus* (Dendrobatidae), *Epipedobates* (Dendrobatidae), *Leucosthetus* (Dendrobatidae), *Oophaga* (Dendrobatidae), *Phyllobates* (Dendrobatidae), *Silverstoneia* (Dendrobatidae), *Trachycephalus* (Hylidae), *Engystomops* (Leptodactylidae), *Agalychnis* (Phyllomedusidae), *Phyllomedusa* (Phyllomedusidae) y *Lithobates* (Ranidae) con sólo una especie cada uno. La localidad que presentó una mayor riqueza de especies fue el Cerro del Inglés con 40 especies, mientras que la localidad de Caloto presentó la menor cantidad con tan solo seis especies (Tabla 1).

Tabla 1. Riqueza taxonómica de anuros y altitud de 15 localidades de Colombia.

Localidades	msnm	Riqueza de especies	Familias	Géneros
Cerro el Inglés	2150	40	6	13
Queremal	1900	36	6	12
Pianguita	0	26	9	14
Pericos	545	16	7	11
Caloto	1100	6	5	5
Yotoco	1600	19	5	9
San Antonio	1800	18	4	8
Bitaco	1900	26	6	12
Cauchal	365	14	5	11
Katios	300	19	7	13
Guarinocito	400	27	9	15
Anchicaya	800	25	10	18
Los Ingleses	400	12	6	10
La Sirena	2550	13	4	4
Gorgona	0	9	4	7

Relación entre la riqueza de especies y la riqueza funcional

La correlación entre la riqueza de especies y el índice de riqueza funcional (FRic) fue significativa ($\rho = 0,910$; p-valor = $3,49E-6$), indicando una asociación positiva entre estas dos variables (Figura 1). Sin embargo, debido a que los valores de índice de riqueza funcional utilizado (Villéger *et al.*, 2008) no es independiente del número de especies (Mason *et al.*, 2005), se realizó una corrección a través del tamaño de efecto estandarizado (Gotelli y McCabe 2002) con el fin de eliminar cualquier efecto de la riqueza de especies sobre este índice. La correlación entre el índice de riqueza funcional, estandarizado por el tamaño de efecto (SESRic), y la riqueza de especies también fue positiva y significativa ($\rho = 0,998$; p-valor = $2,696E-17$); lo cual indica que existe una asociación positiva (Figura 2) y que el aumento de la riqueza funcional no es debido al aumento en el número de especies *per se* en las localidades. Adicionalmente, la altura de las localidades no se correlacionó significativamente con la riqueza de especies ($\rho = 0,270$, p-valor = $0,33$; Figura 3), con el índice de riqueza funcional ($\rho = 0,140$, p-valor = $0,63$; Figura 4) y con el índice de riqueza funcional corregido ($\rho = 0,26$, p-valor = $0,34$; Figura 5), lo cual sugiere que no existe una asociación de dependencia entre la diversidad de ensamblajes de anuros y la altitud.

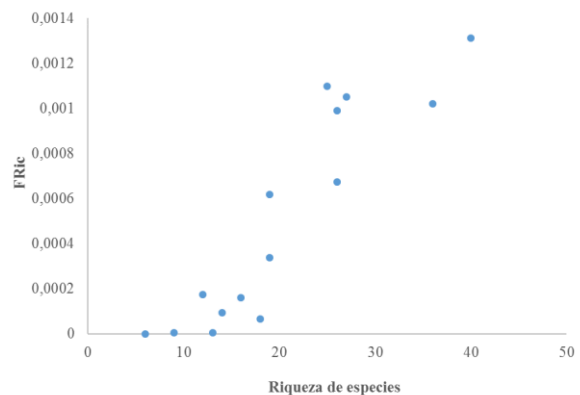


Figura 1. Relación entre riqueza de especies y el índice de riqueza funcional (FRic) para 15 ensamblajes de anuros de Colombia.

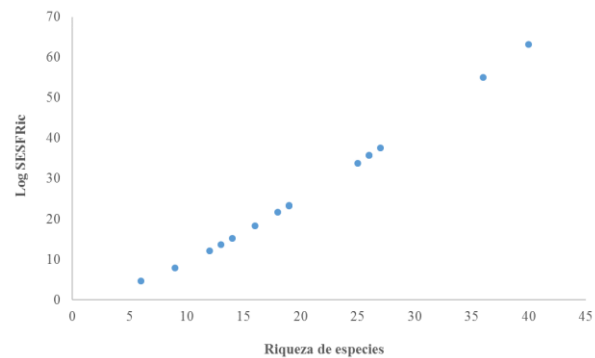


Figura 2. Relación entre riqueza de especies y el índice de riqueza estandarizado por el tamaño del efecto (SESRic) para 15 ensamblajes de anuros de Colombia.

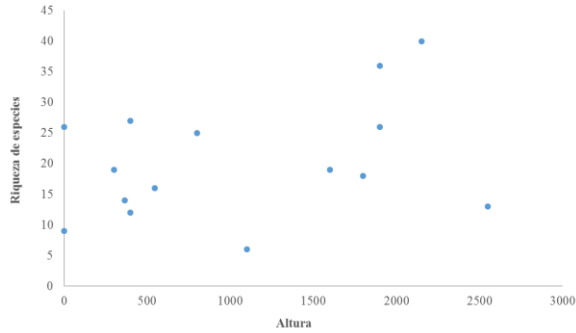


Figura 3. Relación entre altura y riqueza de especies para 15 ensamblajes de anuros de Colombia.

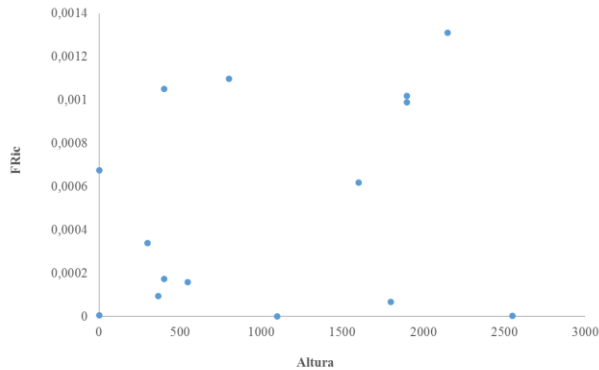


Figura 4. Relación entre la altura y el índice de riqueza funcional (FRic) para 15 ensamblajes de anuros de Colombia.

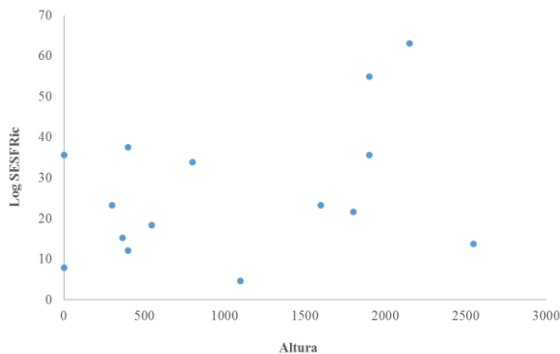


Figura 5. Relación entre altura y el índice de riqueza estandarizado por el tamaño del efecto (SESFRic) para 15 ensamblajes de anuros de Colombia.

DISCUSIÓN

La riqueza de especies y la riqueza funcional de los ensamblajes de anuros se asociaron entre sí, incluso cuando se corrigieron los valores de riqueza funcional a través del tamaño de efecto estandarizado, pero no se asociaron con la altura. Los resultados sugieren que se presenta una expansión de nichos al adicionarse especies de anuros a los ensamblajes, lo cual reduce la competencia y permite la coexistencia de especies debido a la alta complementariedad en las funciones de las especies.

De acuerdo con lo esperado, se encontró que al aumentar el número de especies se presenta un incremento en la riqueza funcional de los ensamblajes de anuros. Debido a que la riqueza funcional indica el espacio funcional ocupado por las especies, este resultado sugiere que el aumento en la riqueza de especies aumenta el espacio funcional de los ensamblajes de anuros. Esta asociación no se debe a la esperada dependencia de los valores del índice de riqueza funcional con respecto al número de especies (Villéger *et al.*, 2008) pues se encontró una asociación positiva de la riqueza de especies con los valores del índice de riqueza funcional corregido por el tamaño del efecto estandarizado. Esto indica que el aumento de la riqueza funcional no es debido únicamente al incremento en el número de especies en las localidades pues existe mayor variación en los rasgos de lo esperado por el azar; lo que sugiere que al agregarse especies se presenta una expansión de nichos a escala del ensamblaje (Pigot *et al.*, 2016), esto puede deberse a que las especies que se adicionan presentan un espacio funcional diferente, por lo cual pueden aportar funciones diferentes y complementarias con las demás especies del ensamblaje.

La mayor variación funcional, al aumentar el número de especies, sugiere que la coexistencia de estas puede ser causada por el incremento en la disimilitud del nicho entre las especies, lo cual puede estar generado por múltiples procesos operando simultáneamente, incluyendo competencia interespecífica y partición de nicho (Cisneros *et al.*, 2014). La competencia interespecífica incrementa entre especies similares cuando los recursos son limitados; por el contrario, la partición de nicho permite un uso más eficiente del recurso mientras minimiza la competencia interespecífica (MacArthur y Levins, 1967). Adicionalmente, los resultados sugieren una baja redundancia funcional presente en los ensamblajes de anuros de las localidades estudiadas. Esto puede deberse a que los anuros hacen uso de gran variedad de microhábitats y por ende de recursos (Haddad y Prado, 2005), lo que permite una complementariedad de nicho efectiva sin competencia interespecífica por espacio funcional.

El gradiente altitudinal no se asoció con los patrones de biodiversidad de los ensamblajes de anuros estudiados, pues la altura de las localidades no se correlacionó significativamente con la riqueza de especies, el índice de riqueza funcional y el índice de riqueza funcional corregido. Esto es contrario a lo que se predijo pues se ha reportado una disminución en la riqueza de especies de anuros al aumentar la altitud (Duellman, 1988; Duellman, 1999; Lynch y Suárez-Mayorga, 2002; Ramírez *et al.* 2009; Cortez-Fernandez, 2006). Este resultado sugiere que el cambio en las condiciones ambientales (bióticas y abióticas), al aumentar la altura, no afectan la funcionalidad de los anuros en el gradiente altitudinal evaluado. Estudios previos han reportado una disminución de la riqueza de especies al aumentar de altitud (Cortez-Fernandez, 2006; Suárez-Badillo y Ramírez-

Pinilla, 2004), pero al comparar la diversidad entre éstos, se presentan valores diferentes de riqueza de anuros en sitios que se encuentran a igual altitud, debido a que estos estudios se encuentran ubicados en diferentes ecorregiones (Cortez-Fernandez, 2006). Por lo cual el grado de variación ambiental (distintas ecorregiones) entre las localidades consideradas en este estudio puede haber sido el factor que afectó la relación entre la diversidad y la altura. Esta relación se ha encontrado para múltiples localidades en el mismo gradiente altitudinal que están poco distanciadas entre si y por ende de las mismas ecorregiones (Cortez-Fernandez, 2006; Suárez-Badillo y Ramírez-Pinilla, 2004). En Colombia, se presenta una mayor diversidad de anuros en las zonas de la cordillera occidental en comparación con las zonas bajas correspondientes a la región pacífico y las zonas cisandinas (Cardona-Botero *et al.*, 2013). Por lo cual la diversidad de anuros aumenta hasta alturas intermedias (aproximadamente 2500 msnm) debido a una alta heterogeneidad espacial resultado de una alta diversidad vegetal, mayor cantidad de macroambientes y microambientes óptimos para una alta riqueza de especies de anuros; y consecuentemente una mayor diversidad funcional. Sin embargo, esta heterogeneidad espacial empieza a disminuir al aumenta la altitud, y con ella la diversidad (Cardona-Botero *et al.*, 2013), debido a que hay una menor área y unas condiciones ambientales cada vez más extremas; lo cual dificulta la sobrevivencia de especies especialistas, pero permiten que unas pocas generalistas presenten grandes abundancias (Cortez-Fernandez, 2006). Por consiguiente, la ausencia de localidades con alturas mayores a 2500 msnm impidió que en este estudio se cubriera la totalidad del gradiente altitudinal. Esto puede explicar por qué no se observó un descenso en la riqueza de especies y la falta de asociación entre las dimensiones de la diversidad y la altura.

Aunque la medición de la riqueza de especies no está relacionada con las funciones de los ensamblajes en los ecosistemas, los resultados indican que esta puede predecir las diferencias en riqueza funcional entre los ensamblajes de anuros. Esta asociación positiva entre el número de especies y la diversidad funcional indica que los ensamblajes de anuros presentan una conformación con una baja redundancia funcional. Por consiguiente, los resultados sugieren que a medida que se agregan especies en los ensamblajes de anuros, sin importar la altura, aumenta la complementariedad entre ellas; presentándose una expansión de nichos de los ensamblajes (Pigot *et al.*, 2016) y por ende una mayor diversidad de funciones, reduciéndose la competencia interespecífica (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015; Cadotte *et al.*, 2011). Por lo que se puede considerar a la riqueza de especies como un indicador de la funcionalidad de los ensamblajes de anuros en los ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Principalmente a los profesores Oscar Murillo y Wilmar Bolívar por el apoyo incondicional, la paciencia y toda la información brindada para el desarrollo de este proyecto, así como a todos los maestros que me han formado con su conocimiento. Al profesor Raúl Sedano por permitirme trabajar con los especímenes de la colección de referencia. A John Lynch de la Colección Batracológica del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por sus valiosos aportes. Al profesor Alan Giraldo por la continua motivación. A los compañeros de la Universidad del Valle y todos quienes me han apoyado. A Laura Ramírez por la colaboración en la creación del proyecto. A mi madre y padre que tanto me han inculcado el estudio como mejor alternativa para cambiar al mundo con ética y dignidad. Gracias también a quienes pueda ser útil este pequeño aporte al conocimiento por aprovecharlo.

LITERATURA CITADA

- Cadotte, M. W., Carscadden, K. and Mirotchnick, N. (2011), “Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services”, *Journal of applied ecology*, Vol. 48 No. 5, pp. 1079-1087.
- Cardona-Botero, V. E., Viáfara-Vega, R. A., Valencia-Zuleta, A., Echeverry-Bocanegra, A., Hernández-Córdoba, O. D., Jaramillo-Martínez, A. F., Galvis-Cruz, R., Gutiérrez, J. A. y Castro-Herrera, F. (2013), “Diversidad de la herpetofauna en el Valle del Cauca (Colombia): un enfoque basado en la distribución por ecorregiones, altura y zonas de vida.”, *Biota Colombiana*, Vol. 14 No. 2.
- Cisneros, L.M., Burgio, K.R., Dreiss, L.M., Klingbeil, B.T., Patterson, B.D., Presley, S.J. and Willig, M.R. (2014), “Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient”, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 83, pp. 1124–1136.
- Córdova-Tapia, F. y Zambrano, L. (2015), “La diversidad funcional en la ecología de comunidades.”, *Revista Ecosistemas*, Vol. 24. No. 3, pp.78-87.

- Cortez-Fernández, C. (2006), “Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata.”, *Ecología en Bolivia*, Vol. 41 No. 1, pp. 46-64.
- Cortez-Gómez, A., Ramírez-Pinilla, M. y Urbina-Cardona, N. (2015), “Protocolo para la medición de rasgos funcionales en anfibios”, En: Salgado-Negret, B. (Ed.), *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia, pp. 126-179.
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A. R., Kram, R. and Lehman, S. (2000), “How animals move: an integrative view.”, *Science*, Vol. 288 No. 5463, pp. 100-106.
- Duellman, W. E. (1988), “Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics.”, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, pp. 79-104.
- Duellman, W. E. (Ed.) (1999), *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. JHU Press.
- Fonseca, C. R. and Ganade, G. (2001), “Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems”, *Journal of Ecology*, Vol. 89 No. 1, pp. 118-125.
- Gotelli, N. J. and McCabe, D. J. (2002), “Species co-occurrence: a meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model.”, *Ecology*, Vol. 83 No. 8, pp. 2091-2096.
- Haddad, C. F., and Prado, C. P. (2005), “Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil.”, *BioScience*, Vol. 55 No. 3, pp. 207-217.
- Hammer, O., Harper, D. A. and Ryan, P. D. (2001), “PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis”, *Palaeontologia Electronica*, Vol. 4 No. 1, pp. 9.
- James, R. S. and Wilson, R. S. (2008), “Explosive jumping: extreme morphological and physiological specializations of Australian rocket frogs (*Litoria nasuta*).”, *Physiological and Biochemical Zoology*, Vol. 81 No. 2, pp. 176-185.
- Laliberté, E. and Legendre, P. (2010), “A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits”, *Ecology*, Vol.91 No.1, pp. 299-305.
- Laliberté, E, Legendre, P. and Shipley, B. (2014), “Functional diversity” project based on the FD package. In R versión 3.4.4.
- Lynch, J. D. y Suárez-Mayorga, Á. M. (2002), “ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DE LOS ANFIBIOS PARAMUNOS/Biogeographic analysis of the amphibian fauna of the paramos.”, *Caldasia*, pp. 471-480.
- MacArthur, R. and Levins, R. (1967), “The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species”, *The American Naturalist*, Vol. 101 No. 921, pp. 377–385.
- Manly, B. and Sanderson, J. G. (2002), “A note on null models: justifying the methodology.”, *Ecology*, Vol. 83 No. 2, pp. 580-582.

- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G. and Wilson, J. B. (2005), “Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity”, *Oikos*, Vol.111 No.1, pp. 112-118.
- Mason, N. W., Richardson, S. J., Peltzer, D. A., de Bello, F., Wardle, D. A. and Allen, R. B. (2012), “Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity.”, *Journal of Ecology*, Vol. 100 No. 3, pp. 678-689.
- Mason, N. W., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. and Dray, S. (2013), “A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients.”, *Journal of Vegetation Science*, Vol. 24 No. 5, pp. 794-806.
- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S. and Vesk, P. A. (2010), “What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change”, *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 19 No. 4, pp. 423-431.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. and Mouillot, D. (2010), “Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules.”, *Functional Ecology*, Vol. 24 No. 4, pp. 867-876.
- Mouillot, D., Mason, N. W., Dumay, O. and Wilson, J. B. (2005), “Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity”, *Oecologia*, Vol. 142 No. 3, pp. 353-359.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M. and Mason, N. W. (2011), “Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality.”, *PloS one*, Vol. 6 No. 3, pp. e17476.
- Naeem, S. and Wright, J. P. (2003), “Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem”, *Ecology letters*, Vol. 6 No. 6, pp. 567-579.
- Nauwelaerts, S. and Aerts, P. (2006), “Take-off and landing forces in jumping frogs.”, *Journal of Experimental Biology*, Vol. 209 No. 1, pp. 66-77.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. (2002), “Functional diversity (FD), species richness and community composition”, *Ecology letters*, Vol. 5 No. 3, pp. 402-411.
- Petchey, O. L., Hector, A. and Gaston, K. J. (2004), “How do different measures of functional diversity perform?”, *Ecology*, Vol. 85 No. 3, pp. 847-857.
- Pigot, A. L., Trisos, C. H. and Tobias, J. A. (2016), “Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds.”, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 283 No. 1822, pp. 20152013.
- R Core Team (2015), “R: A Language and Environment for Statistical Computing”, available at: www.R-project.org
- Ramírez, S., Meza-Ramos, P., Yáñez-Muñoz, M. y Reyes, J. (2009), “Asociaciones interespecíficas de anuros en cuatro gradientes altitudinales de la Reserva Biológica Tapichalaca, Zamora-Chinchipe, Ecuador.”, *Serie Zoológica*, Vol. 4 No. 5, pp. 35-49.

- Spasojevic, M. J. and Suding, K. N. (2012), “Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes.”, *Journal of Ecology*, Vol. 100 No. 3, pp. 652-661.
- Suárez-Badillo, H. A. y Ramírez-Pinilla, M. P. (2004), “Anuros del gradiente altitudinal de la Estación experimental y demostrativa El Rasgón (Santander, Colombia)”, *Caldasia*, Vol. 26 No. 2, pp. 395-416.
- Villéger, S., Mason, N. W. and Mouillot, D. (2008), “New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology”, *Ecology*, Vol. 89 No. 8, pp. 2290-2301.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F. and Mouillot, D. (2010), “Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation.”, *Ecological applications*, Vol. 20 No. 6, pp. 1512-1522.