

DOI: <https://doi.org/10.18359/rfcb.3901>



# Aproximación al uso de rasgos funcionales y gradientes ambientales para seis especies del arbolado urbano de Bogotá\*

Jesús Esteban Moreno-Barreto<sup>a</sup> ■ Kristian David Rubiano Calderón<sup>b</sup>

**Resumen:** Los procesos de transformación que conlleva la urbanización producen cambios en las condiciones ambientales, influyendo en el desarrollo de las plantas que se encuentran en las ciudades. En este estudio se analizó el comportamiento de los rasgos funcionales foliares y de madera para seis especies del arbolado de Bogotá, además de su relación con gradientes de temperatura y urbanización. Se encontró que las especies se distribuyeron en tres grupos funcionales, entre especies adquisitivas, conservativas y otras con características intermedias en la adquisición de recursos; esto mostró que entre las especies plantadas en la ciudad hay una gama de estrategias para el aprovechamiento de los recursos. Las relaciones entre los rasgos y los gradientes mostraron relaciones negativas en su mayoría, estableciendo que el desarrollo de las hojas se ve afectado por incrementos en la temperatura y la urbanización en la ciudad; en cambio, la madera solo se afectó por aumentos en la temperatura, sugiriendo que los rasgos pueden responder con más fuerza a otro grupo de gradientes, ya que las ciudades son un complejo de interacciones entre diferentes condiciones naturales y de efectos artificiales.

**Palabras clave:** arbolado urbano; gradientes ambientales; rasgos funcionales; temperatura; urbanización.

**Recibido:** 13 de enero de 2019

**Aceptado:** 26 de marzo de 2020

**Disponible en línea:** 14 de agosto de 2020

**Cómo citar:** Moreno Barreto, J. E., & Rubiano Calderón, K. D. (2020). Aproximación al uso de rasgos funcionales y gradientes ambientales para seis especies del arbolado urbano de Bogotá. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 15(2). <https://doi.org/10.18359/rfcb.3901>

---

\* Artículo de investigación

- a** Ingeniero Forestal, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Línea de investigación en coberturas vegetales urbanas, subdirección científica, Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, Bogotá, Colombia. Correo electrónico: [estebanmorenob@gmail.com](mailto:estebanmorenob@gmail.com) - [jmoreno@jbb.gov.co](mailto:jmoreno@jbb.gov.co). ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1499-120X>
- b** Especialista en Sistemas de Información Geográfica, Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Ecólogo, Pontificia Universidad Javeriana. Línea de investigación en coberturas vegetales urbanas, subdirección científica, Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, Bogotá, Colombia. Correo electrónico: [kristian.rubianoc@gmail.com](mailto:kristian.rubianoc@gmail.com) - [krubiano@jbb.gov.co](mailto:krubiano@jbb.gov.co). ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8936-2037>

## *Approaching the Use of Functional Traits and Environmental Gradients for Six Urban Tree Species of Bogotá*

**Abstract:** The transformation processes involved in urbanization produce changes in environmental conditions, impacting the development of plants in the cities. This study analyzed the behavior of the wood and foliar functional traits of six tree species of Bogotá, as well as their relationship with temperature gradients and urbanization. The species were distributed in three functional groups, namely, acquisitive species, conservation species and other species with intermediate traits in the acquisition of resources; this showed that there is a range of strategies for the utilization of resources among the planted species in the city. The relationships between traits and gradients showed mostly negative relationships; it was observed that leaf development is affected by increases in temperature and urbanization in the city. In contrast, wood was only affected by temperature increases, suggesting that traits can respond more strongly to another set of gradients, since cities are a cluster of interactions among different natural conditions and artificial effects.

**Keywords:** Environmental gradients; functional traits; temperature; urbanization; urban trees.

## *Aproximação ao uso de características funcionais e gradientes ambientais para seis espécies da arborização urbana de Bogotá*

**Resumo:** Os processos de transformação que implica a urbanização produzem mudanças nas condições ambientais, influenciando no desenvolvimento das plantas que se encontram nas cidades. Neste estudo, analisou-se o comportamento das características funcionais foliares e de madeira para seis espécies da arborização de Bogotá, além de sua relação com gradientes de temperatura e urbanização. Encontrou-se que as espécies se distribuíram em três grupos funcionais, entre espécies aquisitivas, conservativas e outras com características intermediárias na aquisição de recursos; isso mostrou que entre as espécies plantadas na cidade há várias estratégias para o aproveitamento dos recursos. As relações entre as características e os gradientes mostraram relações negativas em sua maioria, estabelecendo que o desenvolvimento das folhas se vê afetado por aumentos na temperatura e pela urbanização na cidade; já a madeira só se afetou por aumentos na temperatura, sugerindo que as características podem responder mais fortemente a outro grupo de gradientes, já que as cidades são um complexo de interações entre diferentes condições naturais e de efeitos artificiais.

**Palavras-chave:** arborização urbana; gradientes ambientais; características funcionais; temperatura; urbanização.

## Introducción

El estudio de los ecosistemas se ha abordado desde tres dimensiones que caracterizan la biodiversidad de un área determinada: composición, estructura y función (Noss, 1990); pero solo en las últimas décadas se ha incrementado el interés por comprender los ecosistemas desde el punto de vista funcional, surgiendo así la ecología basada en rasgos funcionales (Chapin *et al.*, 2000; McGill, Enquist, Weiher y Westoby, 2006). Se entiende por rasgos funcionales aquellos atributos morfológicos, fisiológicos o fenológicos que impactan en el éxito ecológico de las especies y que ejercen algún efecto sobre las propiedades de los ecosistemas (Violle *et al.*, 2007); dentro de estos rasgos se destaca el uso de atributos de la hoja como área foliar específica, contenido foliar de materia seca, espesor de hoja o contenidos de carbono/nitrógeno, relacionados con el aprovechamiento y la disposición de los recursos del medio (Wright *et al.*, 2004; Baraloto *et al.*, 2010; Díaz *et al.*, 2016; Montes-Pulido, Parrado-Rosselli y Álvarez-Dávila, 2017); también rasgos asociados al leño como densidad de madera, ecoanatómicos (*e. g.* diámetro, longitud y densidad de vasos), contenido máximo de agua o conductividad hidráulica, asociados con el almacenamiento de carbono y la eficiencia en el uso del agua (Hacke y Sperry, 2001; Sperry, Meinzer y McCulloh, 2008; Chave *et al.*, 2009; Pineda-García, Paz y Meinzer, 2012).

Se ha atribuido a los rasgos funcionales la capacidad de responder a gradientes y cambios ambientales bajo los que se desarrollan las especies vegetales (Wright *et al.*, 2004; Markesteijn, Poorter, Bongers, Paz y Sack, 2011; Lohbeck *et al.*, 2013; Fontana *et al.*, 2017), y se han identificado relaciones fundamentales entre los rasgos y los procesos que determinan la prestación de servicios ecosistémicos tanto a nivel poblacional como comunitario; esto les confiere una importancia cada vez mayor en el estudio y la valoración de estos servicios (Costanza *et al.*, 1997; Díaz *et al.*, 2007; Luck *et al.*, 2009; de Bello *et al.*, 2010; Lavelle *et al.*, 2011). La mayoría de estudios basados en rasgos funcionales se han enfocado en la variabilidad entre las especies para hacer estimaciones

comunitarias a partir de la media de los rasgos, en respuesta a variaciones ambientales (Markesteijn, *et al.*, 2011; Salgado-Negret, Pérez, Markesteijn, Jiménez-Castillo y Armesto, 2013; Blundo, Malizia y González-Espinosa, 2015); pero sin contemplar la variación a nivel de especie, teniendo en cuenta que las diferentes condiciones ambientales bajo las que se desarrollan los individuos de una especie pueden variar la forma de respuesta de estos frente al medio (Albert *et al.*, 2010); lo cual es de gran importancia para entender procesos adaptativos de las especies y su influencia en los procesos del ecosistema (Salgado-Negret, 2015).

Aunque todas estas teorías ecológicas han sido planteadas y un gran número de estudios han probado su aplicación en áreas naturales, estas se ven desafiadas por las contrastantes condiciones ambientales, las constantes transformaciones y los modelos de expansión que se presentan dentro de las áreas urbanas (Varis, 2007; Thompson y McCarthy, 2008; Pataki, McCarthy, Gillespie, Jenerette y Pincetl, 2013; Hahs y Evans, 2015). En términos ecológicos, las zonas urbanas son definidas como mosaicos de áreas construidas para diferentes propósitos (*e. g.* residencial, comercial, industrial, infraestructura) alternadas con espacios verdes de diversas formas; estos últimos se generan durante los procesos de transformación y urbanización del entorno e incluyen parques, zonas de recreación y jardines (Godefroid y Koedam, 2007; Breuste, Niemelä y Snep, 2008). Estos espacios, además de convertirse en un referente natural para los ciudadanos, influyen en la salud pública y el bienestar sociocultural mediante la provisión de servicios ecosistémicos (Fuller, Irvine, Devine-Wright, Warren y Gaston, 2007; Thompson y McCarthy, 2008; Pickett y Cadenasso, 2008; Gong, Yu, Joesting y Chen, 2013). Estos espacios también brindan la oportunidad de realizar una variedad de investigaciones, ya que las ciudades se han caracterizado por un aumento en variables como la temperatura (hasta la generación de islas de calor urbanas) o la presencia de múltiples contaminantes, que asemejan climas futuros bajo condiciones de cambio climático (George, Ziska, Bunce y Quebedeaux., 2007; Chown y Duffy, 2015;

Youngsteadt, Dale, Terando, Dunn y Frank, 2015); por esta razón se les ha denominado como “laboratorios vivos o naturales” (Farrell, Szota y Arndt, 2015; Aronson *et al.*, 2016).

Se ha identificado un conjunto de filtros y procesos que influyen la composición del ensamblaje de especies vegetales en las ciudades (e. g. Williams *et al.*, 2009; Aronson *et al.*, 2016). La selección humana es el principal determinante del conjunto de especies plantadas, de acuerdo a diferentes atributos ya sean estéticos o funcionales, con el fin de maximizar la prestación de servicios ecosistémicos urbanos (Pataki *et al.*, 2013). Por esta razón, algunos autores han sugerido un proceso de homogeneización global de la flora urbana, independientemente de las características biofísicas particulares de cada ciudad; ello como consecuencia de la capacidad antropogénica de modificar el ambiente para mitigar los efectos de algunas condiciones adversas sobre las especies (Pickett *et al.*, 2011; Francis, Lorimer y Raco, 2012; Clarke, Jenerette y Davalia, 2013). Otros han observado que los ensamblajes urbanos de especies vegetales difieren en mayor medida en ciudades con diferencias climáticas más marcadas; por eso proponen que las características biofísicas y los gradientes latitudinales también influyen la estructuración de la flora urbana independientemente de su procedencia, al filtrar el conjunto regional de especies a plantar (Kendal, Williams y Williams, 2012; Lososová *et al.*, 2012; La Sorte *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2015; Aronson *et al.*, 2016; Jenerette *et al.*, 2016).

Las interacciones planta-ambiente son más complejas en las áreas urbanas, como resultado de la heterogeneidad ambiental y la acción de múltiples estresores actuando en diferentes direcciones simultáneamente (Calfapietra, Peñuelas y Niinemets, 2015; Hahs y Evans, 2015; Williams *et al.*, 2015). Esto dificulta la comprensión plena de los mecanismos de respuesta de la vegetación a los efectos de la urbanización, y el análisis del efecto independiente que genera cada estresor (Williams *et al.*, 2009; Aronson *et al.*, 2016). El estudio de los rasgos funcionales ofrece la posibilidad de visualizar y entender más claramente estos procesos y sus implicaciones para la conservación de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos

(Williams *et al.*, 2015; Schwarz *et al.*, 2017). Si bien los rasgos funcionales afectan el ensamblaje de especies en la vegetación urbana plantada, principalmente a través de la selección humana (Pataki *et al.*, 2013), reflejan la respuesta de estas especies a los gradientes ambientales tal como sucede en áreas naturales (Calfapietra *et al.*, 2015). La variación intraespecífica de los rasgos es, por tanto, el mecanismo a través del cual se manifiestan estas respuestas, dando lugar a diferentes fenotipos como consecuencia de la plasticidad o capacidad de aclimatación de cada especie frente a la variación del conjunto de estresores urbanos (Albert *et al.*, 2010; Chown y Duffy, 2015). En la silvicultura urbana generalmente se utilizan cultivares con reducida variabilidad genética, lo que aumenta el porcentaje de variación intraespecífica explicada por los efectos de los factores ambientales sobre las especies (Gielen y Ceulemans, 2001).

Conocer los impactos que se generan sobre la vegetación con el desarrollo de las áreas urbanas brinda una oportunidad para entender las respuestas de las plantas y su capacidad de tolerar y adaptarse a estas presiones, a través de la identificación de gradientes (Williams *et al.*, 2009; Calfapietra *et al.*, 2015). Algunos autores describen cómo el crecimiento urbano se conforma por un grupo de cambios comunes que producen a su vez un conjunto de condiciones, las cuales ayudan a entender estos procesos de transformación como gradientes ecológicos (McDonnell y Pickett, 1990; Williams *et al.*, 2009). Este nuevo conjunto de condiciones ambientales que se genera permite estudiar la capacidad de respuesta de las especies en relación con variables como la urbanización, precipitación, tipos de suelos, agentes contaminantes y transiciones urbano-rurales, entre otros (Williams *et al.*, 2009; Calfapietra *et al.*, 2015; Farrell *et al.*, 2015).

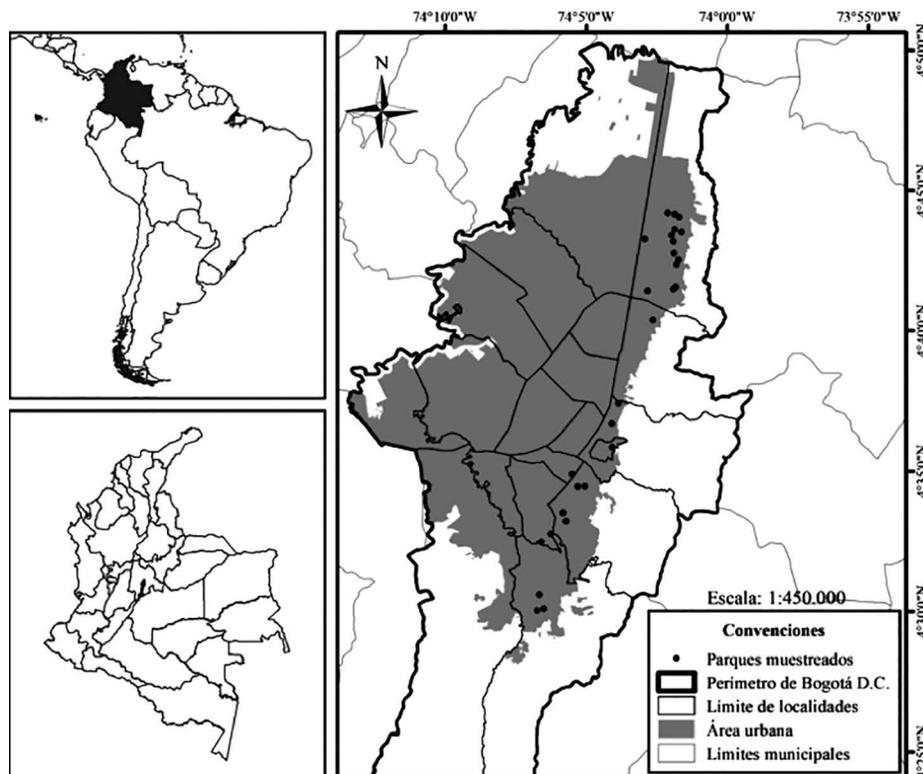
A partir de esto, se plantea un análisis exploratorio en el uso de rasgos funcionales de seis especies vegetales establecidas dentro de la zona urbana del Distrito Capital, asociado con la generación de gradientes ambientales que permitan relacionar la respuesta de las plantas con los cambios que se dan en su entorno y su aporte en la provisión de servicios ecosistémicos.

## Materiales y métodos

### Área de estudio

El muestreo se realizó dentro del área urbana de Bogotá, donde se seleccionaron a través del corredor oriental entre las localidades de Usaquén y Usme 28 espacios verdes o parques en los cuales se

encontraban individuos de las especies objeto de estudio (Figura 1). De acuerdo con Barrera-Cataño, Contreras-Rodríguez, Garzón-Yepes, Moreno-Cárdenas y Montoya-Villarreal (2010), las áreas escogidas se desarrollan en condiciones ambientales de un bosque andino, con una temperatura ambiental media que oscila entre los 12 °C y 15 °C y una precipitación media anual de 1.000 mm distribuida de forma bimodal.



**Figura 1.** Ubicación de los parques urbanos muestreados en el área de estudio.

**Fuente:** elaboración propia.

### Selección de especies y medición de rasgos funcionales

El Jardín Botánico de Bogotá cuenta con el Sistema de Información para la Gestión del Arbolado Urbano (Sigau, s. f.) que almacena toda la información de los árboles que se encuentran en el espacio público del distrito capital; usando este sistema se escogieron seis especies con una alta

representatividad dentro del arbolado urbano y que se encontrarán en el grupo de especies a priorizar por el Jardín Botánico de Bogotá. Estas son: Caucho sabanero (*Ficus americana* subsp. *andicola*; 26569 ind.), Falso pimientto (*Schinus areira*; 19486 ind.), Guayacán de Manizales (*Lafoensia acuminata*; 30314 ind.), Jasmín del cabo (*Pittosporum undulatum*; 58605 ind.), Liquidámbar o Estoraque (*Liquidambar styraciflua*; 11861 ind.)

Aproximación al uso de rasgos funcionales y gradientes ambientales para seis especies del arbolado urbano de Bogotá

y Roble andino (*Quercus humboldtii*; 14793 ind.), que representan aproximadamente un 12,7 % del arbolado urbano presente en la ciudad. Para cada una de las especies se muestreó un total de sesenta individuos distribuidos a través de la franja del área de estudio.

Se seleccionaron cinco rasgos funcionales a medir sobre las especies: tres foliares (área foliar —AF—, área foliar específica —AFE— y contenido foliar de materia seca —CFMS—) y dos asociados al tallo (densidad básica de madera —DB— y contenido máximo de agua en el tallo —CHMAX—). Siguiendo los protocolos propuestos por Corneliessen *et al.* (2003) y Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), los valores obtenidos para los rasgos foliares de todos los individuos corresponden a un promedio de cinco hojas con su respectivo peciolo por cada árbol; a estas se les eliminó el exceso de agua para determinar su peso fresco y se les realizó un registro fotográfico que fue procesado con el *software* ImageJ® (Schneider, Rasband y Eliceiri, 2012) para obtener valores de AF; posteriormente a esto se introdujeron las muestras en bolsas de papel debidamente etiquetadas y se depositaron en un horno de secado a una temperatura de 70 °C por 72 horas, para obtener los valores de peso seco. Para los rasgos asociados al tallo, siguiendo el protocolo de Salgado-Negret (2015), se tomó una muestra de madera obtenida de una sección de rama para cada individuo, la cual se descortezó y se le determinó su volumen por el método de desplazamiento de agua; posteriormente se depositaron las muestras en un horno de secado bajo las mismas condiciones a las que se sometieron las hojas (70 °C por 72 h) para obtener los pesos anhidros de las muestras. Para determinar los valores de contenido máximo de agua en el tallo se siguió la metodología propuesta por Simpson (1993). Teniendo en cuenta que CHMAX es un rasgo basado e inverso en relación con DB, los análisis de correlación se enfocaron en DB.

También se determinó para cada individuo el valor del diámetro a la altura del pecho (DAP) a 1,3 m de altura con la ayuda de una cinta diamétrica; para los individuos que presentaban bifurcaciones por debajo de 1,3 m de altura, el valor de su DAP fue calculado mediante la ecuación del diámetro cuadrático promedio (Diégez *et al.*, 2003).

## Estimación de la temperatura superficial

Como indicador de la temperatura en las áreas de estudio se utilizó la temperatura superficial, estimada mediante datos de infrarrojo térmico obtenidos por teledetección (Li *et al.*, 2013). Se empleó el método propuesto por Sobrino y Raissouni (2000), que se caracteriza por su facilidad de aplicación cuando no se conoce con exactitud la emisividad de las coberturas de interés. Los datos del infrarrojo térmico se obtuvieron de una imagen satelital Landsat 8 de Bogotá con 30 m de resolución e identificador de producto LC80080572015052LGN01, la cual fue adquirida desde el visor web del Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS) (<https://earthexplorer.usgs.gov/>); fue preprocesada y calibrada a valores de reflectancia de la superficie y, en el caso de las bandas térmicas, a reflectancia TOA (Top of Atmosphere) (United States Geological Survey, 2017; Young *et al.*, 2017). La aplicación del método se realizó siguiendo el protocolo propuesto por Avdan y Jovanovksa (2016), que toma como entradas las bandas OLI4, OLI5 y TIRS10. Para obtener un valor de temperatura superficial de cada área verde se calculó el valor promedio de los píxeles cuyo centroide se intersectó con cada una de las áreas.

## Estimación de los indicadores de urbanización

Se estimaron tres variables diferentes como indicadores de urbanización de las áreas verdes. El porcentaje de edificación (PE) consiste en la proporción edificada en un *buffer* de 200 m de distancia alrededor de cada área. La densidad de pisos (DP) es el cociente del número total de pisos de las construcciones aledañas a las áreas verdes en un *buffer* de 200 m, sobre el área del *buffer*. Para la estimación de estas dos variables, se utilizaron como datos de referencia la capa geográfica de edificaciones de la Infraestructura de Datos Espaciales de la Capital (Ideca), que consiste en los polígonos de todas las áreas edificadas de la ciudad con atributo de número de pisos (<https://www.ideca.gov.co/>).

La tercera variable se estimó a partir de la misma imagen satelital empleada en el cálculo de la temperatura superficial. Para ello, usando las bandas del infrarrojo medio y el infrarrojo cercano calibradas

a valores de reflectancia de la superficie, se calculó el *Normalized Difference Built-up Index* (NDBI), de la siguiente manera (Zha, Gao y Ni, 2003):

$$NDBI = \frac{(MIR - NIR)}{(MIR + NIR)} \quad (1)$$

Donde MIR corresponde a la banda del infrarrojo medio y NIR a la banda del infrarrojo cercano (bandas OLI6 y OLI5 respectivamente). Teóricamente el NDBI presenta valores que van desde -1 hasta 1, pero solo los valores que van de aproximadamente 0,1 a 0,3 corresponden a superficies edificadas o urbanizadas (As-Syakur, Adnyana, Arthana y Nuarsa, 2012). Por tal razón los píxeles con valores dentro de ese rango se consideraron como edificados y los demás como no edificadas. Finalmente se calculó la densidad de píxeles edificadas como el cociente del número de píxeles edificadas sobre el área del buffer a 200 m de cada zona verde (Zha *et al.*, 2003).

## Análisis de datos

Se evaluó la normalidad de los datos a través de la prueba de Shapiro-Wilk; al no presentarse una distribución normal de estos, se determinaron diferencias significativas entre las especies aplicando la prueba de Kruskal-Wallis y la prueba *post-hoc* de Dunn dentro del paquete *PMCMR* (Pohlert, 2018). Se calculó el coeficiente de variación (CV) para determinar el grado de variación dentro y entre las especies. Para identificar la interrelación entre los rasgos se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman por pares de rasgos. Se construyó un análisis de componentes principales (ACP) para identificar la ordenación de las especies en relación con sus rasgos, empleando el paquete *FactoMineR* (Husson, Josse, Le y Mazet, 2018). Para analizar si existe algún grado de relación entre los atributos funcionales y los gradientes ambientales generados (temperatura superficial, porcentaje de edificación (PE), densidad de pisos (DP) y densidad de píxeles urbanizados (DPIX) en un perímetro de 200 m), se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman para determinar qué gradientes presentaron una mayor relación con los rasgos. Todos los análisis fueron realizados empleando el software estadístico R versión 3.4.3 (R Core Team, 2017).

## Resultados y discusión

La especie *P. undulatum* presentó los valores promedio más bajos de AF (24,13 cm<sup>2</sup>) en relación con los obtenidos para la especie *L. styraciflua* (66,62 cm<sup>2</sup>), debido principalmente a la variabilidad morfológica a nivel foliar que se presentó entre los individuos de *L. styraciflua*, y que también fue común en la especie *S. areira*. De igual forma, el valor promedio más bajo de AFE se asoció a la especie *F. americana* (61,84 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) mientras los más altos fueron para *L. styraciflua* (120,03 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>), diferenciados significativamente entre sí ( $p < 0,05$ ) y con las demás especies. Para el rasgo CFMS, el valor promedio mínimo se asoció a la especie *S. areira* (358,71 mg g<sup>-1</sup>) aunque la especie *F. americana* presentó valores similares, mientras que el valor más alto fue para *Q. humboldtii* (494,18 mg g<sup>-1</sup>) (Figura 2).

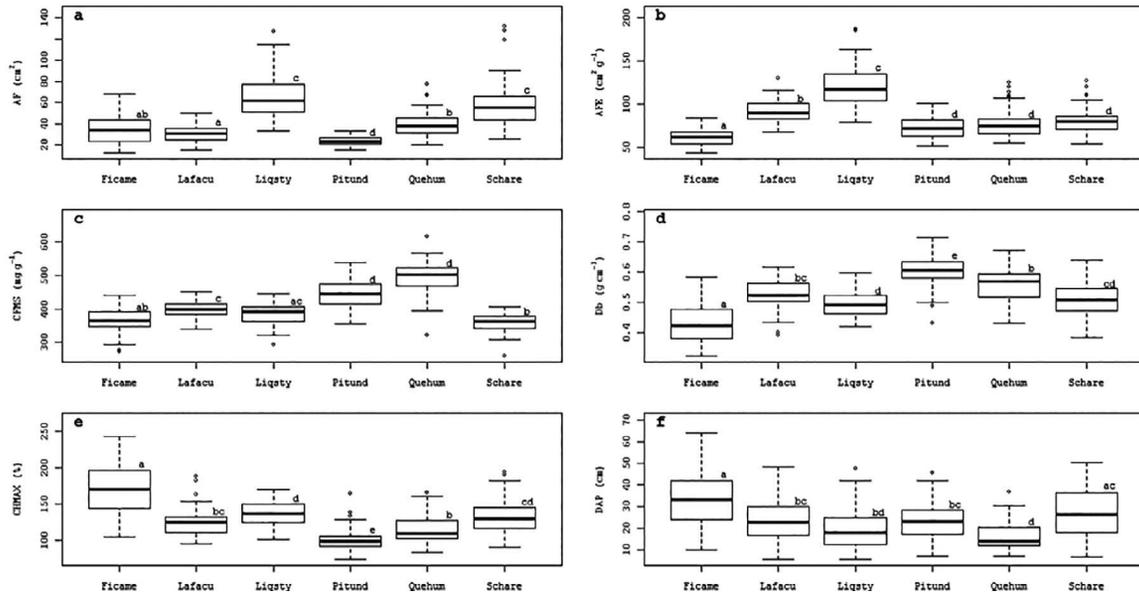
En los rasgos asociados a la madera, la especie *F. americana* obtuvo el valor promedio más bajo para Db (0,43 g cm<sup>-3</sup>) mientras que el valor más alto fue para la especie *P. undulatum* (0,60 g cm<sup>-3</sup>); en el caso del CHMAX, el valor más bajo fue para *P. undulatum* (100,25 %) mientras que el más alto lo presentó *F. americana* (170,20 %). El rasgo morfológico DAP presentó el valor promedio más alto en la especie *F. americana* (35,18 cm), diferenciándose significativamente de las demás especies ( $p < 0,05$ ), mientras que el más bajo fue para la especie *Q. humboldtii* (16,28 cm) (Figura 2).

La prueba de Kruskal-Wallis arrojó diferencias significativas para todos los rasgos evaluados en las seis especies, identificando los grupos con letras diferentes en la Figura 2. Los coeficientes de variación (CV) de los atributos funcionales para cada especie oscilaron entre 6,0 % y 51,7 %, mientras que los CV del conjunto de especies estuvieron entre 14,3 % y 50,0 % (Tabla 1). Cabe resaltar que el rasgo que presentó mayor variación para las especies fue DAP (38,1 % - 51,7 %) seguido de AF (19,6 % - 37,2 %), lo que disminuye el rango de variación para el resto de los rasgos evaluados entre 6,0 % y 21,7 %.

Se determinaron correlaciones significativas entre los rasgos de las plantas (Tabla 2), donde se observa que la mayoría de las relaciones fueron

significativas entre pares de rasgos a excepción de AFE-Db y AF-DAP. Los valores más altos de

correlación se dieron entre los rasgos CFMS-Db ( $\rho = 0,51$ ;  $p < 0,001$ ) y AF-AFE ( $\rho = 0,33$ ;  $p < 0,001$ ).



**Figura 2.** Atributos funcionales por especie. Ficame (*F. americana*), Lafacu (*L. acuminata*), Liqsty (*L. styraciflua*), Pitund (*P. undulatum*), Schare (*S. areira*). Especies con letras diferentes presentan diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

**Fuente:** elaboración propia.

**Tabla 1.** Coeficiente de variación (cv %) para los seis rasgos funcionales dentro de cada una de las especies y en su conjunto

Rasgos	<i>F. americana</i>	<i>S. areira</i>	<i>L. acuminata</i>	<i>L. styraciflua</i>	<i>P. undulatum</i>	<i>Q. humboldtii</i>	Conjunto
AF	36,3	37,2	24,8	19,6	33,1	30,7	50,0
AFE	16,5	18,6	13,6	16,8	18,8	21,7	28,4
CFMS	10,0	8,0	6,0	9,2	8,4	9,8	14,6
Db	13,9	10,6	9,1	8,7	7,6	10,3	14,3
CHMAX	18,8	16,6	14,9	15,7	11,0	17,0	23,3
DAP	38,1	44,7	38,7	39,2	51,7	38,1	49,0

**Fuente:** elaboración propia.

El análisis de componentes principales (ACP) explicó el 67,4 % de la variabilidad de los rasgos estudiados para las seis especies (42,8 % por el primer componente y 24,6 % por el segundo componente). Las especies se distribuyeron en relación con la expresión de sus rasgos funcionales de la siguiente forma: *L. styraciflua* estuvo

asociado con altos valores de AF y AFE mientras *F. americana* con altos valores de CHMAX y DAP, *P. undulatum* y *Q. humboldtii* se asociaron con altos valores de CFMS y Db mientras *L. acuminata* y *S. areira* se ubicaron como especies intermedias entre las estrategias de adquisición y uso de los recursos (Figura 3).

**Tabla 2.** Coeficiente de correlación de Spearman para los seis rasgos funcionales evaluados

	AFE	CFMS	Db	CHMAX	DAP
AF	0,33***	-0,27***	-0,30***	0,30***	-0,06
AFE		-0,25***	-0,08	0,08	-0,21***
CFMS			0,51***	-0,51***	-0,20***
Db				-1,00***	-0,14**
DAP					0,14**

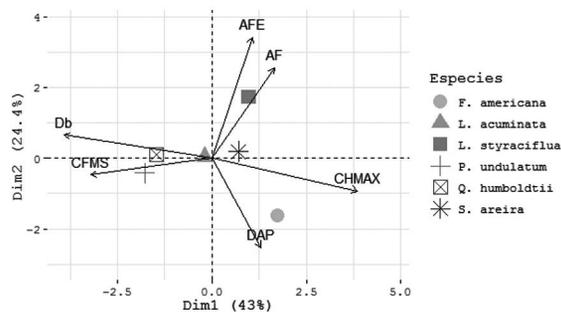
(\*\*\*  $P \leq 0,001$ , \*\*  $P \leq 0,01$ , \*  $P \leq 0,05$ )

Fuente: elaboración propia.

En la Tabla 3 se muestran los gradientes de urbanización dentro de un perímetro de 200 m (pe200, dp200, dpix200), junto con el gradiente de temperatura superficial en relación con los rasgos funcionales de las diferentes especies. Los atributos foliares son los que mejor se correlacionan con los gradientes de urbanización, mientras que los rasgos asociados a la madera solo se relacionaron con cambios en la temperatura con una menor significación.

### Distribución de las especies del arbolado urbano en el espacio funcional

Como ocurre dentro de los ecosistemas naturales, los resultados obtenidos para los rasgos funcionales de las seis especies muestran que en las ciudades también se encuentra representada una gama de especies arbóreas que se distribuyen a través del “espectro de la economía de la planta” (Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Díaz *et al.*, 2016); en ellas podemos encontrar un grupo de especies enfocado hacia la adquisición de recursos (*L. styraciflua* y *F. americana*), uno más hacia su conservación (*P. undulatum* y *Q. humboldtii*) y otro de especies con estrategias intermedias entre estas dos (*L. acuminata* y *S. areira*).



**Figura 3.** Análisis de componentes principales de los rasgos funcionales para las seis especies objeto de estudio.

Fuente: elaboración propia.

De los rasgos evaluados, AF fue el que presentó mayor variación, sugiriendo que las especies con un rango más amplio para este atributo probablemente presenten una mayor plasticidad dentro de las ciudades (Jiang *et al.*, 2016), ya que el tamaño de la hoja es un rasgo fuertemente influenciado por las condiciones de establecimiento y algunas características ambientales como la disponibilidad lumínica, de nutrientes o de agua (Wilson, Thompson y Hodgson, 1999; Corneliessen *et al.*, 2003; Díaz *et al.*, 2016; Jiang *et al.*, 2016). Esto hace que el AF se relacione positivamente con el crecimiento de los individuos (de la Riva *et al.*, 2014; Lohbeck *et al.*, 2015), siendo entonces un indicador importante para la selección de las especies que se puede plantar dentro de las áreas con mayor variabilidad ambiental. El resto de los rasgos no presentó altos valores de variación, concordando con los rangos descritos para algunos de estos atributos por Pérez-Harguindéguy *et al.* (2013); se relacionan más con la fisiología que la morfología, aunque es importante destacar que la menor variación fue presentada por los rasgos CFMS y Db, posiblemente porque el contenido de masa seca no es un atributo que esté influenciado por la disponibilidad de recursos o por la competencia (Ryser y Notz, 1996). Es importante resaltar la alta variabilidad de DAP, que puede estar asociada a la presencia de individuos de todas las especies en diferentes etapas de desarrollo dentro de las diferentes áreas de estudio.

**Tabla 3.** Coeficiente de correlación de Spearman para las variables ambientales analizadas y los seis rasgos funcionales medidos

	AF	AFE	CFMS	db	CHMAX	DAP
Temperatura	-0,096	-0,214***	-0,070	-0,121*	0,121*	0,090
PE200	0,172**	-0,116*	-0,045	0,048	-0,048	0,050
DP200	-0,165**	-0,268***	-0,161**	-0,040	0,040	-0,016
DPIX200	0,166**	-0,125*	-0,104*	0,013	-0,013	-0,007

(\*\*\*  $P \leq 0,001$ , \*\*  $P \leq 0,01$ , \*  $P \leq 0,05$ )

**Fuente:** elaboración propia.

La distribución funcional de estas seis especies permite generar recomendaciones para su manejo; en ella se destaca en primera medida que ninguna de las especies se ve restringida por los gradientes de humedad que se presentan en Bogotá, de acuerdo con la guía del Arbolado Urbano de Bogotá (Alcaldía Mayor de Bogotá, 2010). El estoraque (*L. styraciflua*) se asoció con valores más altos para AF y AFE, indicando cómo esta es una especie que se caracteriza por explotar los recursos del medio que se encuentren disponibles, con altas tasas de crecimiento y recambio de nutrientes (Wilson *et al.*, 1999; Hodgson *et al.*, 2011, Díaz *et al.*, 2016), ubicándose en el grupo de especies característico de encontrar en las áreas urbanas (Vallet, Daniel, Beaujouan, Rozé y Pavoine, 2010). Con eso proponemos que la siembra de esta especie se realice en espacios abiertos (parques o separadores viales amplios) con altos niveles de fertilidad, que les permitan obtener mayores tasas de crecimiento; en ellos los nutrientes asociados a la pérdida de su follaje pueden ingresar nuevamente al sistema al descomponerse las hojas sobre el suelo y no se pierden en su caída sobre superficies artificiales. El Caucho sabanero (*F. americana subsp. andicola*) se relacionó con altos valores de CHMAX y de DAP donde las especies asociadas con bajos valores para la densidad de la madera (o alto CHMAX) se relacionan con una menor inversión en la construcción del tallo; esto facilita su rápido crecimiento en diámetro y altura (Chave *et al.*, 2009; Baraloto *et al.*, 2010; Lohbeck *et al.*, 2015), pudiéndose explicar para *F. americana subsp. andicola* a través de una densidad en su matriz de fibras y una alta

producción de parénquima axial, empleada en el almacenamiento y transporte de diferentes sustancias tanto vertical como horizontalmente (Hacke *et al.*, 2001; Nabais *et al.*, 2018). El caucho sabanero es entonces una especie de importancia a plantar en la ciudad debido a sus altas tasas de recambio de nutrientes asociadas con su alto crecimiento y bajos valores de CFMS dentro de una matriz de suelos fértiles (Vallet *et al.*, 2010; Lavorel *et al.*, 2011); además es una especie nativa y presenta un gran número de interacciones con diferentes grupos biológicos; sin embargo, se recomienda plantarla en áreas abiertas o de buen espacio como parques o corredores amplios, ya que es una especie que presenta raíces superficiales y ramas extendidas (Alcaldía Mayor de Bogotá, 2010). Por esta razón sembrarlas en áreas pequeñas afectaría las superficies impermeables aledañas con el tiempo, como se ha descrito y discutido desde hace algunos años en Bogotá y divulgado en notas de periódico (Valenzuela, 2012).

El Jazmín del cabo (*P. undulatum*) y el Roble (*Q. humboldtii*) fueron especies que estuvieron fuertemente influenciadas por los rasgos CFMS y db, los cuales se han relacionado positivamente con las tasas de almacenamiento y la inversión en la construcción de tejidos resistentes y duraderos; se asocian así con una estrategia más conservativa de los recursos en el espectro económico de la planta (Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; de la Riva *et al.*, 2014). Las especies con una alta densidad de madera se caracterizan por presentar crecimientos lentos en el tallo, con una reducción del tamaño de sus vasos conductores (Hacke *et al.*, 2001; Jacobsen

*et al.*, 2005; Baraloto *et al.*, 2010); también disminuyen el tamaño de sus hojas para reducir las tasas fotosintéticas y la transpiración de la hoja, generando tejidos más resistentes, con mayor almacenamiento de carbono y más longevos, asociándose positivamente con CFMS (Wilson *et al.*, 1999; de la Riva *et al.*, 2014; Salgado-Negret, 2015). Este grupo de especies generalmente se ubica en las etapas tardías de la sucesión, con mayor tolerancia a la sombra y mayor resistencia a diferentes condiciones de estrés ambiental como la fertilidad del suelo (Wright *et al.*, 2004; Ordóñez *et al.*, 2009; Nabais *et al.*, 2018); por ello las condiciones bajo las que se siembran estas especies serán menos restrictivas debido a su alta tolerancia frente a diferentes estresantes ambientales; sin embargo, es importante considerar la altura que presenta el individuo a sembrar y el espacio en el que se considera hacerlo, pues al ser especies que toleran la sombra en las primeras etapas, plantas muy jóvenes podrían verse fuertemente afectadas por la alta disponibilidad de luz presente en las ciudades; también por la suma de otros estresores aledaños, por lo que es un grupo de especies a introducir dentro de procesos de restauración en etapas más avanzadas (Vázquez-Valderrama y Solorza-Bejarano, 2017).

El Guayacán de Manizales (*L. acuminata*) y el Falso pimiento (*S. areira*) se posicionaron en medio de la interacción de los diferentes rasgos funcionales, expresándose estos con valores intermedios entre las especies estudiadas; esto permitió clasificarlas en un grupo de especies que comparten características entre las diferentes estrategias para la obtención de recursos (Díaz *et al.*, 2016); así lo demuestra la expresión de valores medios de densidad de madera determinados en este estudio, similares a los obtenidos para algunas especies en áreas cercanas al casco urbano de Bogotá (Vázquez-Valderrama y Solorza-Bejarano, 2017). Estas especies podrían representar un equilibrio en la interacción con propiedades del ecosistema como el aporte de las hojas en el ciclaje de nutrientes de las especies adquisitivas o el almacenamiento de carbono en las especies conservativas (Ordóñez *et al.*, 2009; Hodgson *et al.*, 2011); junto con otras especies de características funcionales similares podrían ser de importancia en la participación en

múltiples procesos del ecosistema, interviniendo así en la prestación de diferentes servicios ecosistémicos (de Bello *et al.*, 2010; Lavorel *et al.*, 2011; Lavorel, 2013). Por esto, la siembra de estas especies podría realizarse en una variedad más amplia de zonas gracias a la mezcla de estrategias adquisitivas-conservativas que les permitirían adaptarse con mayor facilidad a los recursos presentes en el medio y posiblemente intervenir en un mayor número de procesos; sin embargo, es importante reconocer que desde hace muchos años *S. areira* se ha visto afectada por fuertes problemas fitosanitarios dentro de la ciudad (Alcaldía Mayor de Bogotá, 2010), evidenciados también durante los muestreos en campo en la totalidad de los individuos; por esto, su elección para ser sembrada debe realizarse destacando variables como la sanidad de la especie y su resistencia a las condiciones del espacio en el que se desee establecer (Pandey, Pandey, Mishra, Tiwary y Tripathi, 2015).

## Relación de rasgos funcionales con gradientes ambientales

En los últimos años se ha generado una amplia gama de investigaciones para evaluar la relación o respuesta de los rasgos funcionales de las especies en distintos gradientes ambientales como la temperatura (Moya y Tomazello, 2008; Chave *et al.*, 2009; Prasad y Nageeb, 2012), el estrés hídrico (Pineda-García *et al.*, 2012; Salgado-Negret *et al.*, 2013; van der Sande *et al.*, 2016) y la fertilidad del suelo (Wilson *et al.*, 1999; Ordóñez *et al.*, 2009; van der Sande *et al.*, 2016) entre otros, pero principalmente en ecosistemas naturales. A nivel de las áreas urbanas es muy poca la información que se ha generado; como marcos de referencia (Williams *et al.*, 2009) o algunas investigaciones en relación con gradientes ambientales (Godefroid y Koedam, 2007; Thompson y McCarthy, 2008; Vallet *et al.*, 2010), respecto a los rasgos funcionales y su intervención en los procesos del ecosistema.

En general, los rasgos foliares fueron los que mejor reaccionaron a los gradientes, siendo en su mayoría relaciones negativas, aunque AF se asoció positivamente con dos de los gradientes de urbanización, evidenciando una respuesta difusa.

La variable de urbanización que se correlacionó negativamente con AF fue DP200, que representa el componente vertical de la urbanización al tener en cuenta el número de pisos de las edificaciones adyacentes a las áreas verdes. Un aumento en la altura de las edificaciones implicaría menor disponibilidad lumínica y menos horas de luz solar incidente sobre la vegetación, lo que podría aumentar los valores de AF y AFE (James y Bell, 2000; Stanton, Weeks, Dana y Mickelbart, 2010); sin embargo, nuestros resultados indican lo contrario. Respecto a las otras variables de urbanización y el aumento del área foliar (AF), puede ser un indicador de las buenas condiciones de fertilidad que presentan los suelos de las ciudades (Vallet *et al.*, 2010). Este dinamismo en las respuestas de los rasgos a las variables urbanas resalta la dificultad de separar los efectos de las condiciones ambientales, teniendo en cuenta que la urbanización es un indicador de un conjunto variado de condiciones ambientales (McDonnell y Pickett, 1990).

AFE fue el único rasgo que se correlacionó significativamente con todos los gradientes, y en todos los casos esta relación fue negativa, por lo que podría decirse que es un rasgo sensible a la urbanización y a los cambios de la temperatura; es más pronunciado en especies con valores más altos de AF y AFE, lo que es un aspecto de importancia a considerar en las ciudades debido a la abundancia de especies con valores medios y altos de AFE encontrados comúnmente en estas áreas (Thompson y McCarthy, 2008; Williams *et al.*, 2015). Para ambientes naturales se ha descrito una relación positiva entre la temperatura y el área foliar específica (AFE), donde en zonas de mayor altitud hay una dominancia de especies con baja AFE (Rosbakh, Römerman y Poschlod, 2015); y aunque nuestros resultados arrojan una relación negativa, sí se presenta una dominancia de especies con bajos valores de AFE, por lo que sugerimos que en las ciudades de mayor elevación es posible que el aumento de la temperatura pueda convertirse en un factor estresante para el desarrollo de las plantas. La Db se correlacionó negativamente con la temperatura, lo cual contradice los resultados reportados en diferentes estudios realizados en

ecosistemas naturales, en los que se han identificado correlaciones positivas aunque débiles entre estas dos variables (Baker *et al.*, 2004; Patiño *et al.*, 2009; Markesteijn *et al.*, 2011). La densidad de la madera aumenta en sitios con mayor temperatura, usualmente como respuesta al estrés hídrico, ya que maderas más densas protegen el sistema de transporte hídrico de la cavitación y permiten un uso más eficiente del recurso; sin embargo, otras características como la baja disponibilidad de nutrientes también suelen asociarse a altas Db (Chave *et al.*, 2009; van der Sande *et al.*, 2016).

En zonas con mayores presiones ambientales las especies tienden a volverse conservadoras de los recursos (Wilson *et al.*, 1999); sin embargo, nuestros resultados muestran que los diferentes rasgos de las especies tienden a verse afectados negativamente por los gradientes evaluados (temperatura y urbanización), posiblemente por la riqueza nutricional que se presenta en los suelos urbanos (Vallet *et al.*, 2010; Williams *et al.*, 2015); ello les permite crecer con mayor rapidez sin invertir en tejidos resistentes (Hodgson *et al.*, 2011), viéndose más afectadas por los cambios ambientales. Las diferencias entre las relaciones establecidas en la literatura y nuestros resultados se pueden explicar a partir de la complejidad y heterogeneidad urbana que dan como resultado la actuación de múltiples variables ambientales o estresores en diferentes direcciones; con esto se dificulta el aislamiento de estos efectos y el establecimiento de relaciones individuales entre estas variables ambientales y el comportamiento de los rasgos funcionales (Williams *et al.*, 2015).

Nuestros resultados también pueden estar altamente influenciados, por una parte, por la selección de los rasgos a medir y por otra, por los gradientes empleados y las metodologías aplicadas para su estimación (Shipley *et al.*, 2016). En el primer caso, es reconocida la sensibilidad de los múltiples rasgos funcionales a diferentes condiciones ambientales, por tal motivo es importante la selección de rasgos que aporten la mayor información posible de acuerdo a las condiciones ambientales de interés (Corneliessen *et al.*, 2003; Pérez-Harquindeguy *et al.*, 2013), teniendo en cuenta que un mismo rasgo puede ser sensible a varios factores

ambientales (Shipley *et al.*, 2016). Aun así, hay que resaltar la poca información que existe en la literatura respecto a la respuesta de los rasgos a la urbanización (Hahs y Evans, 2015; Aronson *et al.*, 2016; Schwarz *et al.*, 2017); por esto, son necesarios estudios que incluyan un mayor número de rasgos y variables ambientales (Williams *et al.*, 2015), así como la inclusión de mediciones fisiológicas más detalladas que permitan identificar relaciones puntuales (Calfapietra *et al.*, 2015). En el segundo caso, no existen métodos únicos o estandarizados para la estimación de variables ambientales, lo cual puede dar origen a diferencias entre estudios y a dificultades para la aplicación de resultados y modelos a otras áreas de estudio (Shipley *et al.*, 2016). Los datos obtenidos por teledetección son cada vez más relevantes para estimar variables ambientales, pero a pesar de sus ventajas en términos espaciales pueden presentar limitaciones en términos temporales y de calidad de los datos que afecten la medición de las variables (Chuvieco, 2016).

## Conclusiones

Las seis especies estudiadas se dividieron en tres grupos de acuerdo con la expresión de sus atributos funcionales: adquisitivas, conservativas y de estrategias intermedias (adquisitivas-conservativas) en la obtención de recursos. Recomendamos para las especies adquisitivas que su establecimiento se realice en áreas con abundancia de recursos que les permita desarrollarse en las mejores condiciones; mientras que para las especies conservativas, además de áreas ricas en nutrientes, estas también pueden ser establecidas en áreas con mayores restricciones debido a la resistencia de sus estructuras expresada a través de sus rasgos funcionales. Las especies con estrategias intermedias serán de mucha importancia, pues quizá presentan un mayor número de interacciones dentro de los ecosistemas e intervienen en un número mayor de procesos debido a sus características funcionales, pero su desarrollo estará ligado a la capacidad de responder positivamente a las presiones como la presencia de plagas y enfermedades, donde destacamos a *L. acuminata* en relación con *S. areira*.

La relación de los rasgos funcionales con los gradientes de temperatura y urbanización indicó que en su mayoría, un aumento en los valores de estas variables genera una presión sobre la expresión de los rasgos funcionales de las especies; es posible que otras variables del medio tengan una mayor influencia sobre el desarrollo de las plantas, como la distribución de las precipitaciones o las concentraciones de gases contaminantes como material particulado y ozono, siendo estas condiciones más propias de las ciudades. La urbanización se relacionó con un aumento de AF, posiblemente por las condiciones de los suelos y la alta radiación que se presenta en las ciudades, sin embargo, se mantuvo como un factor estresante para los demás rasgos funcionales.

Es importante destacar que este estudio es quizá el primero en que se contempla el uso de rasgos funcionales para acercarse a conocer el desarrollo de las especies dentro de una matriz urbana en la ciudad de Bogotá, y posiblemente en el país; es por esto por lo que promover este tipo de estudios permitiría comprender el papel de las coberturas vegetales dentro de las ciudades, como reguladores de los ecosistemas urbanos y proveedores de servicios ecosistémicos vitales para los ciudadanos.

## Agradecimientos

Agradecemos al Jardín Botánico de Bogotá por su financiamiento y a la pasante Rosa Brocar por su colaboración en el trabajo en campo y el procesamiento del material vegetal.

Conflicto de intereses: el manuscrito fue preparado y revisado con la participación de todos los autores, quienes declaramos que no existe ningún conflicto de intereses que ponga en riesgo la validez de los resultados presentados.

## Referencias

- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., y Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604-613.
- Alcaldía Mayor de Bogotá. (2010). *Arbolado urbano de Bogotá: Identificación, descripción y bases para su manejo*.

- Bogotá: Secretaría Distrital de Ambiente y Jardín Botánico José Celestino Mutis.
- Aronson, M. F., Nilon, C. H., Lepczyk, C. A., Parker, T. S., Warren, P. S., Cilliers, S. S., ... y Zipperer, W. (2016). Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology*, 97(11), 2952-2963.
- Avdan, U., y Jovanoska, G. (2016). Algorithm for automated mapping of Lands Surface Temperature using Landsat 8 satellite data. *Journal of sensors*, 2016, 1-8.
- As-Syakur, A. R., Adnyana, I. W. S., Arthana, I. W., y Nuarsa, I. W. (2012). Enhanced Built-Up and Bareness Index (EBBI) for mapping Built-Up and Bare land in an urban area. *Remote sensing*, 4(10), 2957-2970.
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., ... y Lewis, S. L. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545-562.
- Baraloto, C., Timothy, C. E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A., ... y Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology letters*, 13(11), 1338-1347.
- Barrera-Cataño, J., Contreras-Rodríguez, S., Garzón-Yepes, N., Moreno-Cárdenas, A., y Montoya-Villarreal, S. (2010). *Manual para la restauración ecológica de los ecosistemas disturbados del Distrito Capital*. Bogotá: Secretaría Distrital de Ambiente y Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- Breuste, J., Niemelä J., y Snep, R. P. H. (2008). Applying landscape ecological principles in urban environments. *Landscape ecology*, 23(10), 1193-1142.
- Blundo, C., Malizia, L. R., y González-Espinosa, M. (2015). Distribution of functional traits in subtropical trees across environmental and forest use gradients. *Acta Oecologica*, 69, 96-104.
- Calfapietra, C., Peñuelas, J., y Niinemets, Ü. (2015). Urban plant physiology: adaptation-mitigation strategies under permanent stress. *Trends in Plant Science*, 20(2), 72-75.
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., ... y Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., y Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- Chown, S. L., y Duffy, G. A. (2015). Thermal physiology and urbanization: perspectives on exit, entry and transformation rules. *Functional Ecology*, 29(7), 902-912.
- Chuvieco, E. (2016). *Fundamentals of satellite remote sensing: An environmental approach*. Boca Raton: CRC press.
- Clarke, L. W., Jenerette, G. D., y Davalia, A. (2013). The luxury of vegetation and the legacy of tree biodiversity in Los Angeles, CA. *Landscape and Urban Planning*, 116, 48-59.
- Corneliessen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., ... y Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... y van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., ... y Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873-2893.
- de la Riva, E. G., Pérez-Ramos, I. M., Navarro-Fernández, C. M., Olmo, M., Marañón, T., y Villar, R. (2014). Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas*, 23(2), 82-89.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., y Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS*, 104(52), 20684-20689.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... y Garnier, E. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167-171.
- Diéguez, U., Barrio, M., Castedo, F., Ruíz, A. D., Álvarez, M. F., Álvarez, J. G., y Rojo, A. (2003). *Dendrometría*. Madrid: Paraninfo.
- Farrell, C., Szota, C., y Arndt, S. K. (2015). Urban Plantings: 'Living Laboratories' for Climate Change Response. *Trends in Plant Science*, 20(10), 597-599.
- Fontana, V., Kohler, M., Niedrist, G., Bahn, M., Tappeiner, U., y Frenck, G. (2017). Decomposing the land-use specific response of plant functional traits along environmental gradients. *Science of the Total Environment*, 599, 750-759.
- Francis, R. A., Lorimer, J., y Raco, M. (2012). Urban ecosystems as "natural" homes for biogeographical boundary crossings. *Transactions of the Institute of British Geographers* 37, 183-190.
- Fuller, R. A., Irvine, K. N., Devine-Wright, P., Warren, P. H., y Gaston, K. J. (2007). Psychological benefits of

- greenspace increase with biodiversity. *Biology letters*, 3, 390-394.
- George, K., Ziska, L. H., Bunce, J. A., y Quebedeaux, B. (2007). Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature across an urban – rural transect. *Atmospheric Environment*, 41, 7654-7665.
- Gielen, B., y Ceulemans, R. (2001). The likely impact of rising atmospheric CO<sub>2</sub> on natural and managed Populus: a literature review. *Environmental Pollution*, 115(3), 335-358.
- Godefroid, S., y Koedam, N. (2007). Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape ecology*, 22, 1227-1239.
- Gong, C., Yu, S., Joesting, H., y Chen, J. (2013). Determining socioeconomic drivers of urban forest fragmentation with historical remote sensing images. *Landscape and Urban Planning*, 117, 57-65.
- Hacke, U., Sperry, J., Pockman, W., Davis, S., y McCulloh, K. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457-461.
- Hacke, U. G., y Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4(2), 97-115.
- Hahs, A. K., y Evans, K. L. (2015). Expanding fundamental ecological knowledge by studying urban ecosystems. *Functional ecology*, 29, 863-867.
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., ... y Bogard, A. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of botany*, 108(7), 1337-1345.
- Husson, F., Josse, J., Le, S., y Mazet, J. (2018). Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining (FactoMineR). R package. Recuperado de <http://CRAN.R-project.org/package=FactoMineR>
- Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Brandon-Pratt, R., Paddock, W. A., y Davis, S. D. (2005). Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance?. *Plant physiology*, 139(1), 546-556.
- James, S. A., y Bell, D. T. (2000). Influence of light availability on leaf structure and growth of two Eucalyptus globulus ssp. globulus provenances. *Tree Physiology*, 20(15), 1007-1018.
- Jenerette, G. D., Clarke, L. W., Avolio, M. L., Pataki, D. E., Gillespie, T. W., Pincetl, S., ... y Alonzo, M. (2016). Climate tolerances and trait choices shape continental patterns of urban tree biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 1367-1376.
- Jiang, Y., Chen, X., Ma, J., Liang, S., Huang, J., Liu, R., y Pan, Y. (2016). Interspecific and Intraspecific Variation in Functional Traits of Subtropical Evergreen and Deciduous Broadleaved Mixed Forests in Karst Topography, Guilin, Southwest China. *Tropical Conservation Science*, 9(4), 1-9.
- Kendal, D., Williams, N. y Williams, K. (2012). A cultivated environment: Exploring the global distribution of plants in gardens, parks and streetscapes. *Urban Ecosystems*, 15, 637-652.
- La Sorte, F. A., Aronson, M. F., Williams, N. S., Celesti Grapow, L., Cilliers, S., Clarkson, B. D., ... y Pyšek, P. (2014). Beta diversity of urban floras among European and non European cities. *Global ecology and biogeography*, 23(7), 769-779.
- Lavelle, S. (2013). Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101, 4-8.
- Lavelle, S., y Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556.
- Lavelle, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., ... y Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99, 135-147.
- Li, Z., Tang, B., Wu, H., Ren, H., Yan, G., Wan, Z., ... y Sobrino, J. A. (2013). Satellite-derived land surface temperature: Current status and perspectives. *Remote Sensing of Environment*, 131, 14-37.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., ... y Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94, 1211-1216.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., y Bongers, F. (2015). Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *plos one*, 10(4), 1-15.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hájek, O., ... y Řehořek, V. (2012). Native and alien floras in urban habitats: a comparison across 32 cities of central Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 21(5), 545-555.
- Luck, G. W., Harrington, R., Harrison, P. A., Kremen, C., Berry, P. M., Bugter, R., ... y Zobel, M. (2009). Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *Bioscience*, 59(3), 223-235.

- Markesteyn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., y Sack, L. (2011). Hydraulic and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New phytologist*, 191(2), 480-495.
- McDonnell, M. J., y Pickett, S. T. A. (1990). Ecosystem Structure and Function along Urban-Rural Gradients: An Unexploited Opportunity for Ecology. *Ecology*, 71(4), 1232-1237.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- Montes-Pulido, C. R., Parrado-Rosselli, A., y Álvarez-Dávila, E. (2017). Tipos funcionales de plantas como estimadores de carbono en bosque seco del Caribe colombiano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 241-249.
- Moya, R., y Tomazello, M. (2012). Variation in the wood anatomical structure of Gmelina arborea (Verbenaceae) trees at different ecological conditions in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 689-704.
- Nabais, C., Hansen, J. K., David-Schwartz, R., Klisz, M., López, R., y Rozenberg, P. (2018). The effect of climate on wood density: What provenance trials tell us?. *Forest Ecology and Management*, 408, 148-156.
- Noss, R. (1990). Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology*, 4(4), 355-364.
- Ordóñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J. Reich, P. B., y Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137-149.
- Pataki, D. E., McCarthy, H. R., Gillespie, T., Jenerette, G. D., y Pincetl, S. (2013). A trait based ecology of the Los Angeles urban forest. *Ecosphere*, 4(6), 1-20.
- Pandey, A. K., Pandey, M., Mishra, A., Tiwary, S. M., y Tripathi, B. D. (2015). Air pollution tolerance index and anticipated performance index of some plant species for development of urban forest. *Urban Forestry and Urban Greening*, 14, 866-871.
- Prasad, A. D., y Nageeb, A. A. S. (2012). Variation in wood fibre traits among eight populations of Dipterocarpus indicus in Western Ghats, India. *Journal of environmental biology*, 33(2), 215-221.
- Patiño, S., Lloyd, J., Paiva, R., Baker, T. R., Quesada, C. A., Mercado, L. M., ... y Czimczik, C. I. (2009). Branch xylem density variations across the Amazon Basin. *Biogeosciences*, 6(4), 545-568.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... y Cornelissen, J.H.C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- Pickett, S. T. A., y Cadenasso, M. L. (2008). Linking ecological and built components of urban mosaics: an open cycle of ecological design. *Journal of Ecology*, 96, 8-12.
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L., Grove, J. M., Boone, C. G., Groffman, P. M., Irwin, E., ... y Warren, P. (2011). Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*, 92, 331-362.
- Pineda-García, F., Paz, H., y Meinzer, F. C. (2012). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment*, 36(2), 405-418.
- Pohlert, T. (2018). The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package. Recuperado de <http://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <https://www.R-project.org/>
- Rosbakh, S., Römermann, C., y Poschlod, P. (2015). Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alpine Botany*, 125, 79-86.
- Ryser, P., y Notz, R. (1996). Competitive ability of three ecologically contrasting grass species at low nutrient supply in relation to their maximal relative growth rate and tissue density. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*, 62, 3-12.
- Salgado-Negret, B., Pérez, F., Markesteyn, L., Jiménez-Castillo, M., y Armesto, J. J. (2013). Diverging drought-tolerance strategies explain tree species distribution along a fog-dependent moisture gradient in a temperate rain forest. *Oecologia*, 173(3), 625-635.
- Salgado-Negret, B. (Ed). (2015). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., y Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, 9(7), 671-675.
- Schwarz, N., Moretti, M., Bugalho, M. N., Davies, Z. G., Haase, D., Hack, J., ... y Knapp, S. (2017). Understanding biodiversity-ecosystem service relationships

- in urban areas: A comprehensive literature review. *Ecosystem services*, 27, 161-171.
- Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., y Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180(4), 923-931.
- Sigau. (s. f.). Sistema de Información para la Gestión del Arbolado Urbano. Recuperado de <http://www.jbb.gov.co/index.php/productos-y-servicios/sigau>
- Simpson, W. (1993). *Specific Gravity, Moisture Content, and Density Relationship for Wood*. Madison: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.
- Sobrino, J. A., y Raissouni, N. (2000). Toward remote sensing methods for land cover dynamic monitoring: application to Morocco. *International Journal of Remote Sensing*, 21, 353-366.
- Sperry, J., Meinzer, F., y McCulloh, K. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31(5), 632-645.
- Stanton, K. M., Weeks, S. S., Dana, M. N., y Mickelbart, M. V. (2010). Light exposure and shade effects on growth, flowering, and leaf morphology of *Spiraea alba* Du Roi and *Spiraea tomentosa* L. *HortScience*, 45(12), 1912-1916.
- Thompson, K., y McCarthy, M. A. (2008). Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology*, 96, 853-859.
- United States Geological Survey. (2017). *Product guide: Landsat 8 Surface Reflectance Code (LARSC) Product*. Sioux Falls: Department of Interior.
- Valenzuela, S. (2012). Aumenta riesgo de caída de árboles en Bogotá. *El Espectador*. Recuperado de <https://www.elespectador.com/noticias/bogota/aumenta-riesgo-de-caida-de-arboles-bogota-articulo-381804>
- van der Sande, M. T., Arets, E. J., Peña-Claros, M., de Avila, A. L., Roopsind, A., Mazzei, L., ... y Licona, J. C. (2016). Old growth Neotropical forests are shifting in species and trait composition. *Ecological Monographs*, 86(2), 228-243.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., y Pavoine, S. (2010). Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science*, 13(4), 412-424.
- Varis, O. (2007). Megacities, development and water. *Water Resources Development*, 22(2), 199-225.
- Vázquez-Valderrama, M., y Solorza-Bejarano, J. (2017). Agrupación funcional de especies vegetales para la restauración ecológica de ecosistemas de alta montaña, Bogotá, Colombia. *Colombia forestal*, 21, 5-17.
- Violle, C., Navas, M-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Williams, N. S., Schwartz, M. W., Vesk, P. A., McCarthy, M. A., Hahs, A. K., Clemants, S. E., ... y McDonnell, M. J. (2009). A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of ecology*, 97(1), 4-9.
- Williams, N. S., Hahs, A. K., y Vesk, P. A. (2015). Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(1), 78-86.
- Wilson, P. J., Thompson, K., y Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155-162.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... y Flexas, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Yang, J., La Sorte, F. A., Pyšek, P., Yan, P., Nowak, D., y McBride, J. (2015). The compositional similarity of urban forests among the world's cities is scale dependent. *Global ecology and biogeography*, 24(12), 1413-1423.
- Young, N., Anderson, R., Chignell, S., Vorster, A., Lawrence, R., y Evangelista, P. (2017). A survival guide to Landsat preprocessing. *Ecology*, 78(4), 920-932.
- Youngsteadt, E., Dale, A. G., Terando, A. J., Dunn, R. R., y Frank, S. D. (2015). Do cities simulate climate change? A comparison of herbivore response to urban and global warming. *Global Change Biology*, 21, 97-105.
- Zha, Y., Gao, J., y Ni, S. (2003). Use of normalized difference built-up index in automatically mapping urban areas from TM imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 24(3), 583-594.

