

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v71i1.54971>

Potencial dendrocronológico de tres especies de Podocarpaceas de la Cordillera de los Andes

Milton Escobar¹;  <https://orcid.org/0000-0002-9337-2860>

Adriana Marín²;  <https://orcid.org/0000-0002-5434-8016>

Jorge A. Giraldo³;  <https://orcid.org/0000-0003-4906-5406>

Jorge Ramírez^{*1};  <https://orcid.org/0000-0003-3101-052X>

1. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad del Cauca, Popayán, Colombia; emilton@unicauca.edu.co, j.ramirez@unicauca.edu.co (*Correspondencia)
2. Departamento de Investigación Forestal, Smurfit Kappa Colombia, Cali, Colombia; adriana.marin@smurfitkappa.com.co
3. Facultad de Ingeniería, Tecnológico de Antioquia- Institución Universitaria, Medellín, Colombia; jorge.giraldo76@tdea.edu.co

Received 02-V-2023. Corrected 27-IX-2023. Accepted 30-XI-2023.

ABSTRACT

Dendrochronological potential of three Podocarpaceae species from the Andean Cordillera

Introduction: Little is known about the dendrochronological potential of Podocarpaceae in the tropics.

Objective: To explore the dendrochronological potential of three Podocarpaceae species: *Retrophyllum rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius*, and *Prumnopitys harmsiana*.

Methods: From a non-managed plantation in the Andean cordillera in Colombia, a total of 88 trees were analyzed: 30 samples of cross-sections of *R. rospigliosii*, and 30 and 28 samples of *P. oleifolius* and *P. harmsiana*, respectively, obtained with an increment borer. Samples were processed according to standard dendrochronological methods.

Results: The anatomical characteristics of the growth rings of the three species are similar, with a simple conifer anatomy with radially oriented tracheids. Since the known age of the plantation coincides with the number of tree rings this is strong evidence of annual tree-ring frequency of *R. rospigliosii* and *P. oleifolius* which also showed a satisfactory cross-dating with an average inter-correlation of 0.55 (r-Pearson). For *P. harmsiana*, it was not possible to build a tree-ring series from the collected samples. *R. rospigliosii* and *P. oleifolius* standardized ring-width chronologies showed a relationship with the instrumental records of rainfall and temperature, indicating these species may be promising further studies.

Conclusions: Dendrochronological research with Podocarpaceae species could be carried out successfully with *R. rospigliosii* and *P. oleifolius* but not with *P. harmsiana*.

Keywords: cross-dating; dendrochronology; *Podocarpus oleifolius*; *Prumnopitys harmsiana*; *Retrophyllum rospigliosii*.

RESUMEN

Introducción: Poco se conoce del potencial dendrocronológico de las Podocarpaceas en el trópico.

Objetivo: Explorar el potencial dendrocronológico de tres especies de podocarpaceas: *Retrophyllum rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius* y *Prumnopitys harmsiana*.



Métodos: De plantaciones no manejadas localizadas en los Andes colombianos, se muestrearon y analizaron 88 árboles: 30 muestras de *R. rospigliosii* provenientes de secciones transversales, 30 y 28 muestras de *P. oleifolius* y *P. harmsiana*, respectivamente, provenientes de núcleos de madera extraídos con barreno de incrementos. Las muestras se procesaron siguiendo las técnicas dendrocronológicas estándar.

Resultados: En general, las características anatómicas de los anillos de crecimiento son similares para las tres especies, con una anatomía simple de traqueidas alineadas radialmente por tratarse de coníferas. Dado que la edad conocida de la plantación coincide con el número de anillos se considera una fuerte evidencia de la frecuencia anual de su formación en *R. rospigliosii* y *P. oleifolius*, las cuales presentaron buena sincronización (cofechado) con una inter-correlación promedio de 0.55 (r-Pearson). Para *P. harmsiana* no fue posible concretar series de ancho de anillos de las muestras recolectadas. Las series estandarizadas de *R. rospigliosii* y *P. oleifolius* mostraron una relación con los registros instrumentales de precipitación y temperatura, indicando que estas especies pueden ser promisorias para estudios adicionales.

Conclusión: La investigación dendrocronología con especies de Podocarpaceas podría realizarse exitosamente con *R. rospigliosii* y *P. oleifolius*, pero no con *P. harmsiana*.

Palabras claves: datación cruzada; dendrocronología; *Podocarpus oleifolius*; *Prumnopitys harmsiana*; *Retrophyllum rospigliosii*.

INTRODUCCIÓN

Los anillos de crecimiento de los árboles guardan información medioambiental del pasado, por ejemplo, la variación de la temperatura, radiación, precipitación, entre otros factores durante el tiempo en que los árboles crecen y se desarrollan (Giraldo, 2012). Tienen la ventaja de almacenar dicha información en la mayoría de los casos con resolución anual, a diferencia de otras posibles fuentes indirectas (Cook et al., 1990). La dendrocronología es la disciplina encargada de estudiar la formación de los anillos de crecimiento en árboles y arbustos (Worbes, 2004) y del análisis de los parámetros ambientales del pasado mediante la medición de los anillos de crecimiento de los árboles u otras características como las variaciones de densidad, estructura y variaciones de elementos químicos en la madera (por ejemplo, isótopos estables) (Alves et al., 2021; Ramírez et al., 2010; van der Sleen et al., 2017).

En los trópicos, especialmente en las últimas décadas, la dendrocronología ha tenido un gran auge, como lo demuestran numerosos estudios donde se reportan gran cantidad de especies con anillos anuales sensibles a las características ambientales del sitio donde crecen (Giraldo & del Valle, 2021; Krepkowski et al., 2012; Poussart et al., 2004; Quesada-Román et al., 2022; Rozendaal & Zuidema,

2011; Worbes, 2002). En particular, los anillos de crecimiento de algunas especies de árboles tropicales permiten su fechado y la elaboración de cronologías con el fin de reconstruir el clima, en muchos casos más allá de los registros instrumentales (Álvarez et al., 2021; Brienen & Zuidema, 2005; Marcelo-Peña et al., 2020; Rozendaal & Zuidema, 2011; Speer et al., 2004). Los anillos de crecimiento también permiten identificar patrones de la dinámica de ríos (flujos torrenciales, avalanchas o derrumbes); así como información sobre el crecimiento de las especies para el manejo sostenible de las mismas (Worbes, 2004). Específicamente, en los bosques tropicales de la región Andina, existen estudios dendrocronológicos y un número importante de especies con formación de anillos de crecimiento, para los cuales su ancho se ha relacionado principalmente con la variación de la temperatura y la precipitación (Bräuning et al., 2008; Worbes & Fichtler, 2010). Por ejemplo, con la especie *Cedrela nebulosa* en los bosques de montaña de Perú, se desarrolló una cronología con anillos de crecimiento (133 años) que se correlacionó con la temperatura y precipitación de la zona (Layme-Huaman et al., 2018). También, en el altiplano boliviano y peruano se han establecido cronologías con anillos de árboles de *Polylepis tarapacana* en un rango entre 110 y 705 años de antigüedad, las cuales tienen el potencial de proporcionar una

reconstrucción de la precipitación, temperatura y fenómenos circulatorios como el ENSO (*El Niño Southern Oscillation*) (DelaCruz et al., 2022; Solíz et al., 2009).

La familia Podocarpaceae es morfológica y ecológicamente la familia más diversa (Kelch, 1998; Vásquez et al., 2010) y la segunda más grande del grupo de las coníferas (Knopf et al., 2012). Las especies de esta familia están distribuidas principalmente en hábitats de montaña tropicales y subtropicales, en hábitats que van desde América Central hasta América del Sur, África (incluido Madagascar), Indochina a través de Malasia hasta Australia y Oceanía (Knopf et al., 2012). En el Centro y Sur de América se albergan gran parte de la diversidad global de esta familia y están representadas por cinco géneros: *Podocarpus*, *Prumnopitys*, *Retrophyllum*, *Saxegothaea*, y *Lepidothamnus* (Vicuña-Miñano, 2005). En Colombia se encuentran tres géneros representados por las especies *Retrophyllum rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius*, *Podocarpus magnifolius*, *Podocarpus guatemalensis*, *Prumnopitys harmsiana* y *Prumnopitys montana*. Estas especies son las únicas coníferas endémicas localizadas principalmente en la Cordilleras de los Andes (Global Biodiversity Information Facility, 2020; SMF1) y predominan tanto en climas húmedos y muy húmedos que van desde 1 400 a los 3 700 m.s.n.m. (Vásquez et al., 2010). Las coníferas se caracterizan por ser plantas longevas, superando varios siglos (Speer, 2010). Los individuos de la familia Podocarpaceae no son la excepción, aunque los datos sobre tasas de crecimiento y estimados de longevidad son escasos, se conoce que la especie *Nageia wallichiana* de Borneo pueden superar los 400 años (Enright & Jaffré, 2011) e individuos de *R. rospigliosii* y *P. harmsiana* en Perú han alcanzado una edad superior a los 270 años (Becerra-Montalvo & Zevallos-Pollito, 2013). Si bien, las Podocarpaceas presentes en los ecosistemas de alta montaña de la región Andina podrían superar varios siglos, la continua presión por el cambio del uso de la tierra ha disminuido drásticamente las poblaciones de varias especies de la familia. Por ejemplo, las poblaciones de *R. rospigliosii* y

P. harmsiana se encuentran en estado vulnerable (Vu) y casi Amenazadas (NT) según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (Gardner & Thomas, 2013). Por tanto, la deforestación, además de implicar un riesgo para la población de estas especies, también limitaría la posibilidad de realizar reconstrucciones del clima mediante los anillos de crecimiento, al ser cada vez más difícil encontrar individuos longevas.

Estudios sobre la anatomía de la madera de la familia Podocarpaceae en la región Andina evidencian la existencia de anillos de crecimiento (Vásquez et al., 2010), así como la posibilidad de desarrollar cronologías de anillos con especies de esta familia (Álvarez et al., 2021; Bräuning et al., 2008; Locoseelli et al., 2015; Marcelo-Peña et al., 2020). No obstante, falta más información sobre las especies de esta familia en Colombia (Marín, 1998). El propósito de este estudio fue evaluar el potencial para realizar estudios dendroecológicos y dendroclimatológicos con tres especies de Podocarpaceas establecidas en plantaciones con fines de restauración: *Retrophyllum rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius* y *Prumnopitys harmsiana*, con el fin de determinar cambios ambientales pasados del sur occidente colombiano. Para ello, se determinaron las características anatómicas de la madera y especialmente la presencia de anillos, la frecuencia de formación y la relación con el clima de las cronologías realizadas. Se utilizó la fecha en la que se realizó la plantación de los árboles para compararla con el número de anillos de crecimiento formados en la madera, según la fecha de plantación, método que ha sido empleado con frecuencia en árboles tropicales (Giraldo & del Valle, 2021; Tschinkel, 1966). Se espera que los resultados obtenidos promuevan el desarrollo de cronologías con estas especies en sus condiciones naturales y permitan la reconstrucción del clima en la región Andina, la cual es de gran relevancia hidrológica para muchos países neotropicales, por su cercanía a las cuencas abastecedoras de agua de las grandes ciudades de la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se llevó a cabo entre la Cordillera Central y Occidental de los Andes, en Colombia, en tres municipios del departamento del Cauca: El Tambo, Sotará y Popayán (Fig. 1). El régimen de lluvias para la zona de estudio presenta un periodo seco entre junio y septiembre, y un periodo lluvioso largo desde octubre hasta mayo. La precipitación promedio anual dependiendo de los sitios de estudio se encontró entre 1 936 y 2 298 mm, mientras la temperatura promedio anual entre los 15 y 19.4 °C (IDEAM, 2023) (Fig. 1, Tabla 1). El muestreo se realizó en plantaciones experimentales con fines de restauración establecidas entre 1998 y 1999 con tres especies de Podocarpáceas: *Retrophyllum rospigliosii* C.N. Page, *Podocarpus oleifolius* var *macrostachyus*

(Parl.) Buchholz & Gray y *Prumnopitys harmsiana* Phil. Las plantaciones se establecieron a una densidad de aproximadamente 800 árboles y no tuvieron ningún tipo de manejo silvicultural como riego, aclareo, podas, etc., así que las condiciones del sitio y la respuesta de los árboles depende esencialmente de las condiciones ambientales imperantes en el sitio.

Muestreo y procesamiento de las muestras: Las muestras de *R. rospigliosii*, *P. oleifolius* y *P. harmsiana* fueron recolectadas en el transcurso del 2020 entre marzo y octubre. Al momento del muestreo las plantaciones de *R. rospigliosii* y *P. harmsiana* tenían una edad de 21 años, mientras que la de *P. oleifolius* tenía 22 años. Para *R. rospigliosii* se colectaron 30 secciones transversales en la finca La Suecia (Fig. 1), aprovechando la cosecha de árboles

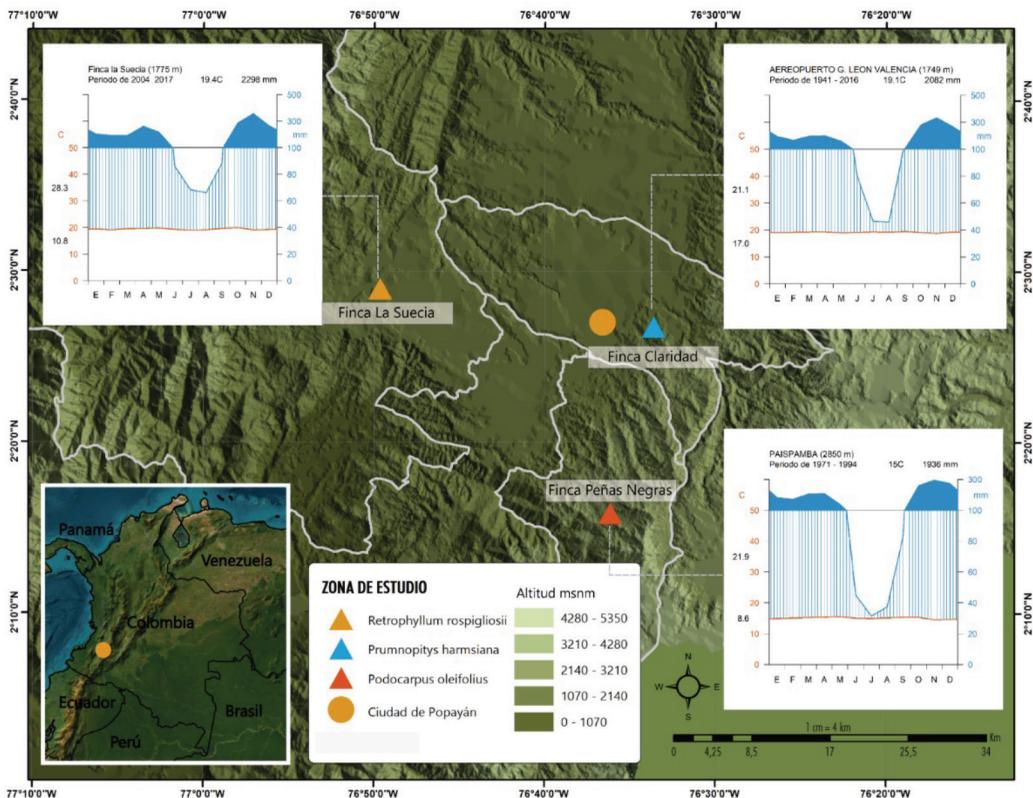


Fig. 1. Ubicación de los sitios de muestreo entre la Cordillera Central y Occidental (Colombia). Diagrama ombrotérmico para cada uno de los sitios de muestreo. / **Fig. 1.** Location of the sampling sites in the Andean Central and Occidental Cordillera (Colombia). Ombrothermic diagram for each of the sampling sites.

Tabla 1

 Generalidades de los sitios de muestreo y particularidades del muestreo. / **Table 1.** Overview of the sampling sites and specificities of the sampling

Características del muestreo	Especies muestreadas		
	<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	<i>Prumnopitys harmsiana</i>	<i>Podocarpus oleifolius</i>
Nombre del sitio de muestreo	La Suecia	Claridad	Peñas Negras
Árboles muestreados	30	28	30
Periodo	1999-2020	1999-2020	1998-2020
Edad de plantación	21	21	22
Tipo de muestreo de árboles	Colección secciones transversales	Colección de núcleos	Colección de núcleos
Coordenadas	2.48° N & 76.83° W	2.44° N & 76.56° W	2.26° N & 76.60° W
Altitud (msnm)	1 755	1 800	2 580
Precipitación promedio (mm)	2 298	2 082	1 936
Temperatura promedio (°C)	19.4	19.1	15
Estación climática más cercana	La Suecia	AGLV	Paispamba
Zona de vida	bh-PM	bh-PM	bh-MB
Área de plantación (ha)	12	0.41	0.97

AGLV: Aeropuerto Guillermo León Valencia del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, bh-PM: bosque húmedo premontano, bh-MB: bosque húmedo montano bajo, m.s.n.m.: metros sobre el nivel del mar. / AGLV: Guillermo León Valencia Airport of the Institute of Hydrology, Meteorology and Environmental Studies, bh-PM: premontane humid forest, bh-MB: lowland montane humid forest, m.s.n.m.: meters above sea level.

para otro estudio; el diámetro promedio de las muestras cosechadas fue de 25.9 cm, obtenido a 1.30 m sobre el suelo. Las muestras de *P. oleifolius* (30 árboles) y *P. harmsiana* (28 árboles) fueron tomadas con barreno de incremento (o barreno de Pressler) en las fincas Peñas Negras y Claridad, respectivamente (Fig. 1). Los individuos de *P. oleifolius* y *P. harmsiana* tenían un diámetro promedio de 15.5 cm y 22.6 cm, respectivamente. Tanto para las secciones transversales como para los núcleos colectados, la altura promedio de muestreo fue de 50 cm de altura desde la base del árbol con el fin de alcanzar todos los anillos formados durante el crecimiento de la especie. Posteriormente, las muestras fueron transportadas al Laboratorio de Maderas de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad del Cauca para su secado, preservación y pulido. Las muestras radiales de *P. oleifolius* y *P. harmsiana* fueron fijadas a un soporte de madera para evitar su deformación, permitir su pulido y posterior análisis. Luego, las muestras radiales y las secciones transversales fueron lijadas progresivamente bajo

diferentes gránulos (100, 180, 360, 400, 600, 1 000 y 1 200 granos/pulgada²) para resaltar los anillos de crecimiento y permitir su clara visualización (Speer, 2010).

Análisis de los anillos de crecimiento:

Descripción anatómica de las especies: De cada especie se realizaron cortes del plano transversal con un micrótopo GLS1 (Gärtner et al., 2014). Para aumentar el contraste de los tejidos y su fácil descripción, se empleó doble tinción con Safranina y Astrablue. Antes de ser fijadas permanentemente, las muestras se deshidrataron de forma sucesiva con Ethanol a diferentes concentraciones (50 %-75 %-95 %), según el protocolo de Gärtner y Schweingruber (2013). Para cada especie se caracterizaron los anillos mediante imágenes digitales de alta resolución tomadas con una cámara Leica MC170 HD integrada al microscopio Leica Dm500, utilizando los lentes de aumento de 10X y 40X. Para la descripción anatómica de los anillos de crecimiento de las tres especies se utilizó la lista de características microscópicas para la



identificación de maderas blandas del IAWA (*International Association of Wood Anatomists*) (Baas et al., 2004).

Obtención de series de anillos de crecimiento: En la superficie de cada muestra (sección transversal o núcleos) se trazaron radios desde la médula hasta la corteza para señalar los anillos y medir el ancho de cada uno de estos. En las secciones transversales los anillos de crecimiento fueron remarcados alrededor de la circunferencia del árbol para consolidar mejor la información (February & Stock, 1998). Para definir los límites de los anillos de crecimiento se utilizó un estereoscopio ZEISS con lente de aumento de 4X. Las secciones transversales (con tres o cuatro radios por árbol) y los núcleos (con dos radios por árbol) fueron digitalizados para obtener imágenes con resolución de 1 200 dpi (puntos por pulgada cuadrada) usando un escáner HP Deskjet F4280. Las imágenes fueron cargadas al software *ImageJ* (Schneider et al., 2012) en combinación con la herramienta *ObjectJ*, la cual permitió el conteo de anillos y asignar valores de longitud al ancho de cada uno de los anillos (Science Education Resource Center, 2017).

Análisis de datos: Para determinar la frecuencia de formación de anillos se compararon el número de anillos en las muestras analizadas a partir de secciones transversales y núcleos con médula con el número de años transcurridos desde que se estableció la plantación de cada especie. Se utilizó el paquete *dplR*, del software R (R Core Team, 2023), para el cofechado de las series de ancho de anillos (Bunn, 2008). Para determinar el potencial dendrocronológico, se utilizaron las métricas convencionales usadas en dendrocronología: i) sincronización visual con gráficos de espagueti (*spaguetti plot*), ii) inter-correlación serial y la correlación media entre series, los cuales son una medida de similitud entre las series, iii) métrica de la señal expresada por la población que mide la variabilidad compartida dentro de la cronología, donde los valores inferiores a 0.85 indican que pocos árboles dominan la señal y son necesarias más muestras, y iv) la sensibilidad media, medida

de la variabilidad en el ancho de los anillos de los árboles, los valores que oscilan entre 0.2 y 0.4 se consideran lo suficientemente sensibles para la reconstrucción del clima (Speer, 2010). Mediante una función “*Spline*” que conserva la variabilidad de baja frecuencia, las series de ancho de anillos fueron estandarizadas para eliminar la tendencia biológica a disminuir el crecimiento a medida que incrementa la edad de los árboles y reducir las variaciones que no son comunes entre todas las muestras debido a perturbaciones o competencia (Bunn & Korpela, 2018). Posteriormente, las series estandarizadas fueron promediadas por especie para lograr proyectar una cronología estándar de anillos de árboles para el sitio donde se encontraba cada una de estas. Con el fin de analizar la respuesta climática de las especies, las series estandarizadas promedias de ancho de anillos fueron correlacionadas con los registros instrumentales de precipitación y temperatura de cada sitio. La correlación entre el ancho de anillos de crecimiento y el clima se realizó para el período común de los datos considerando los datos climáticos del año de crecimiento y del año previo al crecimiento. Las correlaciones se realizaron mediante la función de correlación “*dcc_response*” del paquete *treeclim* del software R (R Core Team, 2023) considerando una ventana de análisis de 12 meses (Zang & Biondi, 2015).

RESULTADOS

Características anatómicas de los anillos de crecimiento: La anatomía de las maderas de las Podocarpaceas estudiadas es distintiva de coníferas, con traqueidas alineadas en filas radiales, ausencia de poros y presencia de parénquima axial difuso. *R. rospigliosii* y *P. oleifolius* presentaron anillos de crecimientos claros y bien definidos (Fig. 2A, Fig. 2D). A nivel macroscópico, *R. rospigliosii* y *P. oleifolius* presentaron el límite del anillo marcado por un cambio de color claro a oscuro dado por el cambio de espesor de la pared celular de las traqueidas. Los anillos de crecimiento en dichas especies están constituidos por el

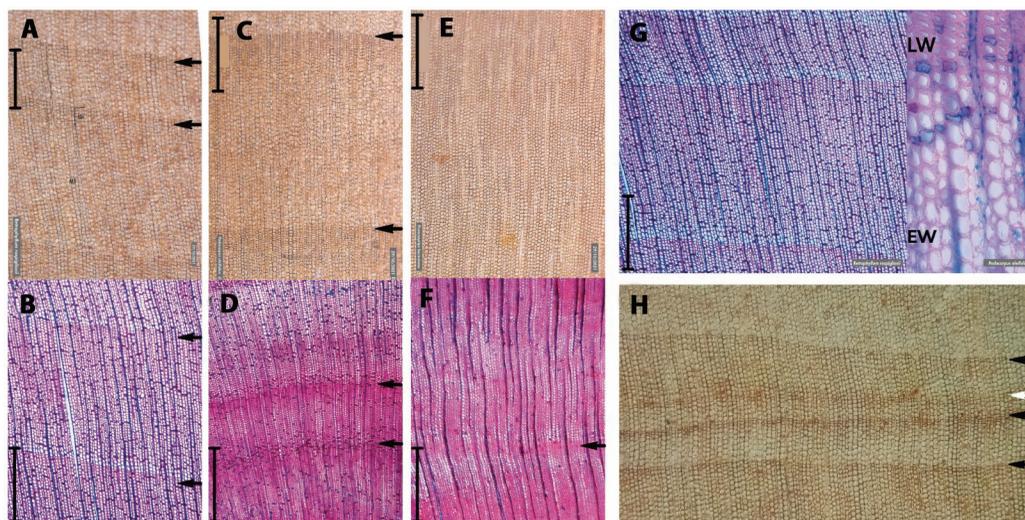


Fig. 2. Características macroscópicas de los anillos de crecimiento de las especies estudiadas. A.-B. *Retrophyllum rospigliosii*, C.-D. *Podocarpus oleifolius*, E.-F. *Prumnopitys harmsiana*, obtenidas con una cámara Leica MC170 HD con aumento de 4X. G. *Podocarpus oleifolius* con lente de aumento de 40X, H. Anillo falso en *Retrophyllum rospigliosii*. Madera temprana EW (Earlywood) y madera tardía LW (Latewood). Las flechas negras indican el límite de un anillo de crecimiento, flecha blanca indica anillo falso. La escala corresponde a 0.5 mm. / **Fig. 2.** Macroscopic characteristics of the growth rings of the studied species. A.-B. *Retrophyllum rospigliosii*, C.-D. *Podocarpus oleifolius*, E.-F. *Prumnopitys harmsiana*, obtained with a Leica MC170 HD camera at 4X magnification. G. *Podocarpus oleifolius* with a 40X magnification lens. H. False ring in *Retrophyllum rospigliosii*. EW (Earlywood) and LW (Latewood). The black arrows indicate the boundary of a growth ring, and the white arrow indicates a false ring. The scale corresponds to 0.5 mm.

engrosamiento de tres o cuatro filas de traqueidas que definen el límite entre anillos. La madera temprana está definida por paredes delgadas y lúmenes anchos, mientras la madera tardía está definida por traqueidas de paredes gruesas con lúmenes angostos. La transición de madera temprana a madera tardía se presentó en general de forma gradual y en ocasiones de forma abrupta para estas dos especies (Fig. 2G). En el caso de *P. harmsiana*, la anatomía se caracterizó por anillos de crecimiento con límites poco claros, a veces ausentes, en los pocos anillos que alcanzaron cierto grado de definición la transición entre la madera temprana y la madera tardía estuvo dada de manera muy gradual, por lo que los anillos son poco diferenciables o pobremente definidos (Fig. 2E, Fig. 2F).

Cronologías de ancho de anillos de crecimiento: *Retrophyllum rospigliosii*: Se analizaron nueve de las 30 muestras de árboles

obtenidos de *R. rospigliosii*, representando el uso del 30 % de los árboles muestreados. La mayoría de las muestras de dicha especie se descartaron debido a la formación excesiva de nudos y crecimiento lobular del fuste, probablemente dada la falta de manejo de las plantaciones (Fig. 2H). Con las nueve muestras utilizadas se generaron 23 series de ancho de anillos con mediciones de 483 anillos. El número de anillos presentes en cada una de las series individuales coinciden con la edad de la plantación, edad con la cual las muestras fueron fechadas, lo que confirma la anualidad a los anillos de crecimiento. Por su parte, los anillos ausentes en las series seleccionadas fueron poco frecuentes y representaron solo el 1.04 % del número total de anillos cofechados. Los parámetros obtenidos para las 23 series de anillos de cofechadas revelan un crecimiento promedio radial de 6.59 mm por año, con valores entre 3.47 y 11.05 mm por año. La desviación estándar promedio para

todas las series de ancho de anillos fue de 4.83 mm (Tabla 2). La inter-correlación media de las series de ancho de anillo fue de 0.55 (coeficiente de Pearson), lo cual indica una similitud significativa entre las series de anillos de los árboles. La auto correlación de primer orden (AR1) fue de 0.43, es decir, que la variable del ancho de anillo depende en parte de los valores pasados de la propia variable. La sensibilidad media de 0.63 demostró asimetría positiva en las series de ancho de anillos (Tabla 2). Se encontró una correlación media entre las series de anillos y la serie maestra durante el periodo 2005-2015 entre 0.13 y 0.78.

La cronología estandarizada presento una inter-correlación media de 0.4 ($P < 0.05$), que oscila entre 0.28 y 0.75 (coeficiente de Pearson). Por su parte, la curva media ajustada de 5 años a la cronología mostró un periodo considerablemente por encima de la media entre 2004-2008. También se presenta una disminución en el crecimiento promedio de los árboles después del año 2011 (a la edad de 13 años) influenciado posiblemente por la competencia dentro del rodal (Fig. 3A).

***Podocarpus oleifolius*:** Se analizaron diez núcleos de los treinta árboles muestreados de

Podocarpus oleifolius, representando el uso del 33 % de los árboles muestreados. Como en el caso de *R. rospigliosii*, se descartaron muestras por la formación excesiva de nudos, el crecimiento lobular del fuste y por tener anillos poco definidos. Con las diez muestras utilizadas se generaron 12 series de ancho de anillos con mediciones de 254 anillos. En las muestras fechadas de forma exitosa los anillos ausentes representan solo un 0.78 % del número total de los anillos fechados. Los parámetros obtenidos para las 12 series de anillos de *P. oleifolius* revelan un crecimiento promedio radial de 3.67 mm por año, con valores entre 2.86 y 4.23 mm por año. La desviación estándar promedio para todas las series de ancho de anillos fue de 2.08 mm (Tabla 2). La inter-correlación media de las series de ancho de anillos fue de 0.54 (coeficiente de Pearson), lo cual indica cierta similitud entre las series y la serie maestra (Fig. 3B). La autocorrelación de primer orden (AR1) fue de 0.15, es decir, que la variable del ancho de anillo poca relación tiene con los valores anteriores y depende más que todo del año de crecimiento. La sensibilidad media de 0.53 demostró asimetría positiva en las series de ancho de anillos, es decir que el valor de la media es mayor a la mayoría de las medidas de ancho

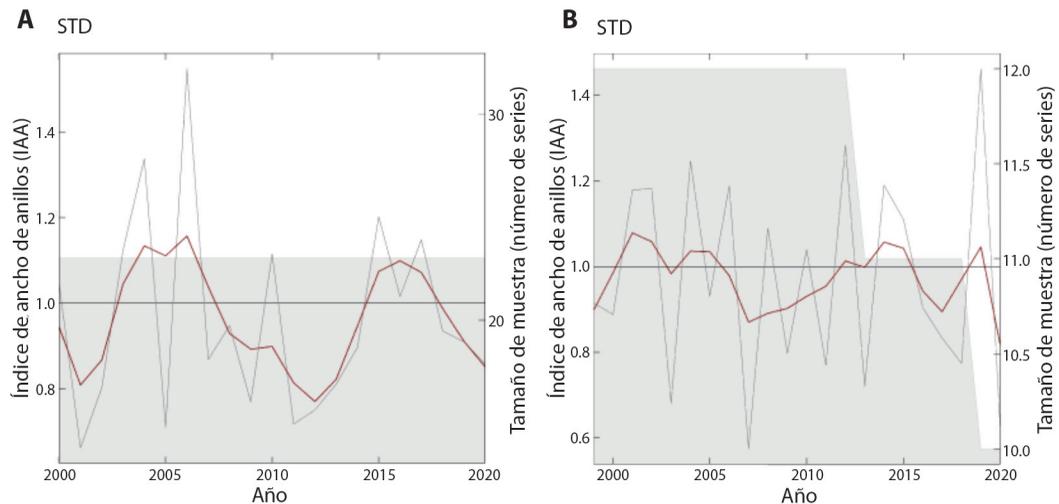


Fig. 3. A. Cronología de las series estandarizadas de *Retrophyllum rospigliosii* para un periodo de 21 años. **B.** Cronología de las series estandarizadas de *Podocarpus oleifolius* para un periodo de 22 años. / **Fig. 3. A.** Chronology of standardized series for *Retrophyllum rospigliosii* for a period of 21 years. **B.** Chronology of standardized series for *Podocarpus oleifolius* for a period of 22 years.

Tabla 2

Estadísticas descriptivas de las series de ancho de anillos de los árboles de *Retrophyllum rospigliosii* y *Podocarpus oleifolius*, respectivamente, en el suroccidente colombiano. / **Table 2.** Descriptive statistics of tree ring width series for *Retrophyllum rospigliosii* and *Podocarpus oleifolius*, respectively, in Southwestern of Colombia.

Parámetros	<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	<i>Podocarpus oleifolius</i>
Número de árboles muestreados y utilizados	9 de 30 (secciones transversales)	10 de 30 (núcleos de barreno de incremento)
Número de series dendrocronológicas	23	12
Número de mediciones	486	254
Promedio longitud de las series (años)	21	15
Rango de edad (años)	21	22
Lapso	2000-2020	1999-2020
Desviación estándar (mm)	4.83	2.08
Inter-correlación serial (Desv. Estándar)	0.55 (0.13)	0.54 (0.11)
Autocorrelación de primer orden (AR1) (Desv. estándar)	0.43 (0.18)	0.15 (0.26)
Sensibilidad media	0.63	0.53
Promedio crecimiento radial (mm año ⁻¹)	6.59	3.67
Inter-correlación serial estandarizada (Desv. Estándar)	0.4	0.32

de anillos (Tabla 2). No obstante, a pesar del valor de correlación de las series de anillos y la poca presencia de anillos anclados o acuñados, existió cierta dificultad para definir los anillos en los núcleos de 5 mm de diámetro como lo señala la alta proporción de muestras descartadas. La cronología estandarizada presentó una inter-correlación media de 0.32 ($P < 0.05$), un valor que oscila entre 0.31 y 0.73 utilizando el coeficiente de Pearson (Tabla 2).

***Prumnopitys harmsiana*:** A pesar de que se tomaron 28 muestras radiales de *P. harmsiana*, no fue posible delimitar sus anillos de crecimiento y, por ende, establecer las series de ancho de anillos para esta especie. Como parece ser común en las especies evaluadas de la familia Podocarpaceae, las muestras de *P. harmsiana* presentaron una excesiva proporción de zonas con crecimiento lobulado y formación de nudos, anillos en cuña o irregularidades que en baja proporción se debieron a daños mecánicos (Fig. 2E, Fig. 2F). Dada la imposibilidad de distinguir y marcar los anillos de crecimiento de *P. harmsiana* no se dispone de estadísticas descriptivas de las series de ancho de anillos de la especie.

Análisis de las relaciones entre el clima y las series de ancho de anillos de crecimiento:

***Retrophyllum rospigliosii*:** Las correlaciones entre las series estandarizadas promedias de ancho de anillos y los registros instrumentales de precipitación promedio mensual indican que el crecimiento de la especie está controlado por la precipitación en el período seco del año de crecimiento (julio) ($r = 0.52$ y 0.56 , $P < 0.05$), y negativamente con la precipitación al comienzo del período lluvioso del año previo al crecimiento ($r = -0.36$ y -0.46 , $P < 0.05$) (Fig. 4A). Respecto a las correlaciones con los registros instrumentales de temperatura, se encontró que las temperaturas medias y máximas correlacionan positivamente con el crecimiento del año durante algunos meses del primer periodo de lluvia (enero-marzo) ($r = 0.41$ y 0.77 , $P < 0.05$), mientras las temperaturas mínimas correlacionan negativamente con el crecimiento durante algunos meses del período seco (junio-septiembre) ($r = -0.60$ y -0.77 , $P < 0.05$) (Fig. 4B).

***Podocarpus oleifolius*:** Las correlaciones entre las series estandarizadas promedias de ancho de anillos y los registros instrumentales

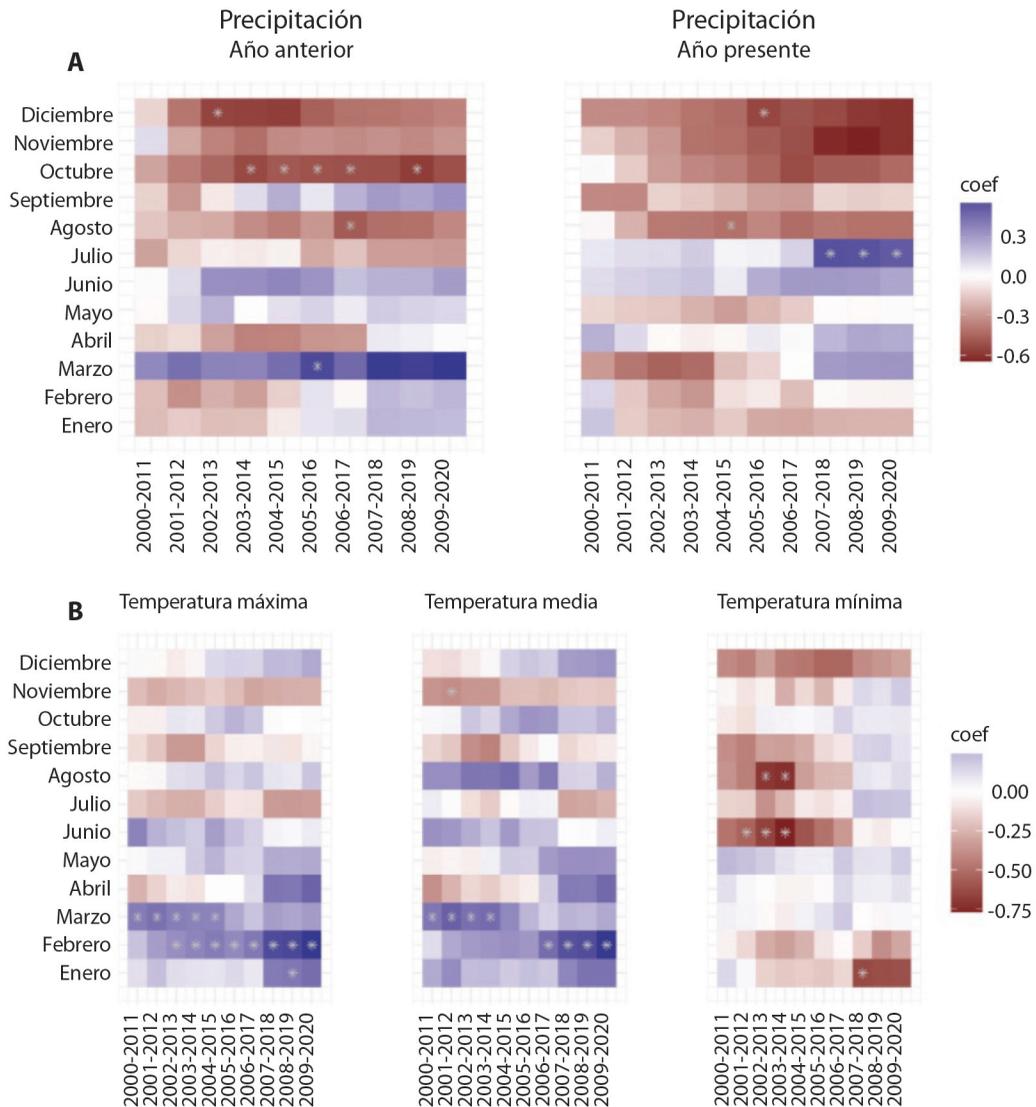


Fig. 4. Correlaciones mensuales clima-crecimiento de *Retrophyllum rospigliosii* para el año previo al crecimiento y el año de crecimiento considerando una ventana de análisis de 12 meses. **A.** Relaciones con la precipitación media mensual. **B.** Relaciones con la temperatura mínima, media y máxima mensual. Las correlaciones significativas (95 %) están marcadas con asterisco. / **Fig. 4.** Monthly climate-growth correlations for *Retrophyllum rospigliosii* for the year prior to growth and the growth year, considering a 12-month analysis window. **A.** Relationships with monthly mean precipitation. **B.** Relationships with monthly minimum, mean, and maximum temperature. Significant correlations (95 %) are marked with an asterisk.

de precipitación promedio mensual indican que el crecimiento de la especie está negativamente correlacionado con la precipitación durante los períodos de lluvias de febrero, octubre y agosto del año corriente de crecimiento ($r = -0.57$ y

0.79 , $P < 0.05$). Respecto a las correlaciones con los registros instrumentales de temperatura, no se encontró influencia significativa de las temperaturas mínimas, medias y máximas consideradas con el crecimiento (Fig. 5).

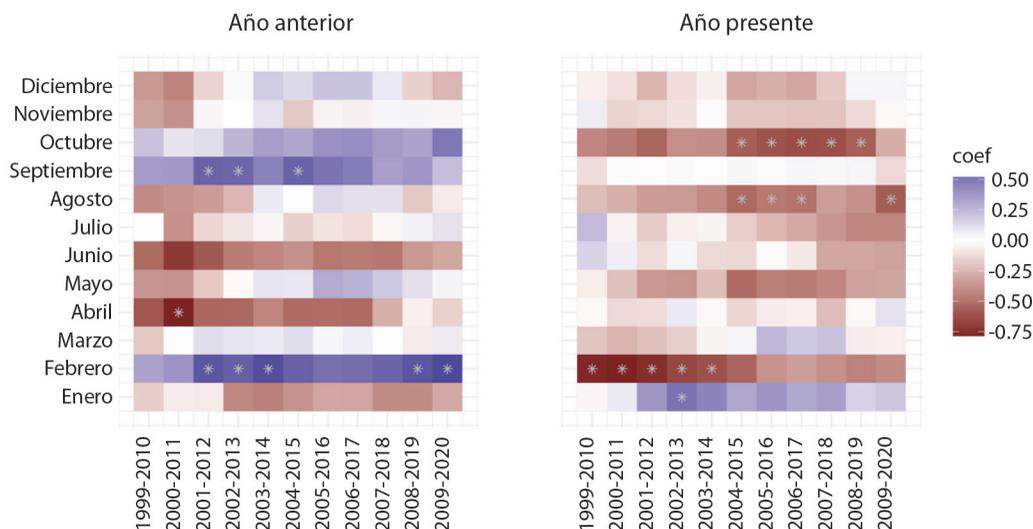


Fig. 5. Correlaciones mensuales de la precipitación media mensual-crecimiento de *Podocarpus oleifolius* para el año previo al crecimiento y el año de crecimiento considerando una ventana de análisis de 12 meses. Las correlaciones significativas (95 %) están marcadas con asterisco. / **Fig. 5.** Monthly correlations of monthly mean precipitation-growth of *Podocarpus oleifolius* for the year prior to growth and the growth year, considering a 12-month analysis window. Significant correlations (95 %) are marked with an asterisk.

DISCUSIÓN

La presencia de anillos de crecimiento con límites claramente definidos es un prerrequisito clave para establecer el potencial dendrocronológico de una especie (Roig et al., 2005). Este estudio demuestra la existencia de anillos de crecimiento anuales en dos de las tres especies de Podocarpaceas analizadas: *R. rospigliosii* y *P. oleifolius*. Los anillos poco visibles de *P. harmsiana* limitaron su delimitación, por lo que no fue posible establecer su frecuencia y formación, ni desarrollar una cronología. Las evidencias de anualidad en los anillos de crecimiento de *R. rospigliosii* y *P. oleifolius* sugieren potencial para el desarrollo de estudios dendroecológicos con estas especies. El valor de cofechado de las cronologías de estas especies sientan las bases para estudios posteriores, a fin de generar un efecto replicador y lograr cronologías de mayor extensión en el tiempo que nos permitan desarrollar efectivamente modelos predictivos para los ecosistemas de montaña donde crecen naturalmente dichas especies. Los resultados

indican que *R. rospigliosii* responde positivamente al aumento de la precipitación durante el período seco en el año de crecimiento y al aumento de la temperatura durante el período lluvioso. *P. oleifolius* responde negativamente a la precipitación durante el período lluvioso del año previo al crecimiento y el año de crecimiento. Se podría decir, que dadas las condiciones en las que crecen ambas especies, existe una preferencia en el crecimiento a condiciones con menores precipitaciones y mayores temperaturas en el período lluvioso, y mayor precipitación durante el período seco. Dicha respuesta en el crecimiento de la especie, dadas las condiciones climáticas de las zonas donde crecen, abren la posibilidad de reconstruir con información de anillos de crecimiento de árboles creciendo en condiciones similares, variables climáticas como la temperatura y la precipitación más atrás en el tiempo que el inicio de las mediciones instrumentales y de estudiar fenómenos climáticos regionales (e.g. ENSO); así como otros aspectos de la ecología y dinámica de los bosques montaños tropicales.



Dificultades como las presentadas en este estudio, debido al alto número de muestras descartadas, para establecer cronologías con anillos de crecimiento del género *Retrophyllum* han sido señaladas en estudios con especies de este mismo género. Por ejemplo, en *Podocarpus lawrencei*, donde se presentan anillos lobulados y, por ende, la existencia de anillos perdidos por acuñamiento (McDougall et al., 2012). La variabilidad en los valores de la correlación de *R. rospigliosii* se debe a la existencia de anillos en cuña unidos al anillo anterior en una o varias partes de la sección transversal. Según Worbes (2002), los individuos con anillos en cuña se caracterizan por crecer en condiciones de poca luz y competencia, condiciones similares a las presentes en el sistema de plantación estudiado. También, las dificultades para establecer las series de anillos de crecimiento en *P. oleifolius* han sido señaladas en estudios con el mismo género o especie. En Costa Rica se presentaron dificultades en el cofechado de esta especie por la formación de anillos falsos o fluctuaciones en la densidad intra-anual (Bauch et al., 2006). De igual forma, en un estudio al norte de Indonesia en *Podocarpus neriifolius* se mencionó la presencia de anillos discontinuos o convergentes que dificultó la datación cruzada, por lo que se limitó su uso en estudios dendrocronológicos. Sin embargo, con metodologías basadas en isotopos estables se han demostrado excelentes resultados en el cofechado para *P. neriifolius* (Poussart et al., 2004). En otro estudio con *P. falcatius* se describieron anillos de crecimiento claros, pero no se presentó una correlación fuerte entre las series de anillos de las muestras, ocasionadas por la presencia de formaciones ocasionales de anillos falsos o variaciones de densidad. Sin embargo, con el análisis de radio-carbono se corroboró un periodo de edad de más de 500 años para esta especie (Krepkowski et al., 2012). Finalmente, February y Stock (1998) mencionan en su estudio sobre el potencial dendrocronológico de *Podocarpus latifolius* y *Podocarpus falcatius* en Sudáfrica que existe una correlación significativa en el conteo de los anillos para ambas especies; para seis árboles de cada especie observaron una correlación

entre la edad y el número de anillos entre 0.88 y 0.92 ($N = 6$, $P < 0.01$). A pesar del reto que implica el estudio de los anillos en el trópico, la presencia de anillos de crecimiento visibles, su posible cofechado y la relación del crecimiento con el clima, como se observa en este trabajo, puede sugerirse que existe potencial para el desarrollo de estudios dendrocronológicos con Podocarpaceas de las especies *R. rospigliosii* y *P. oleifolius*. Estos resultados, coinciden con un estudio de *R. rospigliosii* en bosques de niebla al norte de Perú entre los 1 350 y 2 000 m.s.n.m., donde se señaló un buen potencial dendrocronológico para esta especie utilizando secciones transversales y núcleos (Becerra-Montalvo & Zevallos-Pollito, 2013). En dicho estudio se encontraron árboles con edades que alcanzaron los 270 años y se determinaron los turnos de corta con anillos de crecimiento para el manejo de estos bosques.

De acuerdo con nuestras observaciones, las series estandarizadas de ancho de anillos, para ambas especies, *R. rospigliosii* y *P. oleifolius*, presentaron un crecimiento relativamente rápido durante sus primeros 10 años de plantadas. Posteriormente, el crecimiento de los árboles disminuyó drásticamente posiblemente por la falta de manejo en las plantaciones, lo que conllevó a una alta ocupación del sitio. Ello, dado que los árboles fueron plantados a una densidad inicial de 1 666 individuos por ha y a medida que estos aumentaron su tamaño se redujo la entrada de luz y se ejerció mayor competencia entre los individuos (Guadalupe et al., 2018).

Aunque en *P. harmsiana* no se encontraron anillos de crecimiento con límites claramente definidos, es probable que la falta de anillos definidos se deba a estar plantada por fuera de los límites ecológicos de la especie, en este caso a una altitud cercana a los de 1 800 m.s.n.m. Por ello, quizás los resultados no son coincidentes con otros estudios realizados al norte de Perú, donde se ha demostrado la presencia de anillos de crecimiento visibles en individuos que superan los 100 años (Becerra-Montalvo & Zevallos-Pollito, 2013). También, al sur de Ecuador se han construido cronologías de

más de 200 años con anillos de *P. harmsiana* (Bräuning et al., 2008).

El presente estudio evidenció que *R. rospigliosii* y *P. oleifolius* presentan potencial para el desarrollo de estudios dendrocronológicos. Así mismo presentaron anillos de crecimiento distinguibles, con los que se construyó una cronología de 21 años con muestras del fuste de *R. rospigliosii* y de 22 años con muestras de núcleos de *P. oleifolius* que fueron posteriormente correlacionadas satisfactoriamente con el clima. No obstante se encontraron dificultades debido al crecimiento lobulado y la formación de anillos anclados frecuentes en ambas especies. No obstante, el uso de muestras grandes permitió subsanar dichas dificultades y realizar dichas cronologías. El potencial dendrocronológico encontrado en *R. rospigliosii* y *P. oleifolius* permitirá, aplicado en bosques naturales, realizar reconstrucciones del pasado climático de los bosques montanos a través de todo el neotrópico e investigar la dinámica de estos bosques, ello dado que dichas especies de coníferas tienen crecimiento lento y podrían contener la historia de cientos de años de los bosques andinos.

Ethical statement: the authors declare that they all agree with this publication and made significant contributions; that there is no conflict of interest of any kind; and that we followed all pertinent ethical and legal procedures and requirements. All financial sources are fully and clearly stated in the acknowledgments section. A signed document has been filed in the journal archives.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a los miembros del Semillero de Investigación en Silvicultura Aplicada de la Universidad del Cauca por su colaboración en el desarrollo del trabajo de campo, y a el Laboratorio de Maderas de la Universidad del Cauca por permitirnos el procesamiento de las muestras. También, a Smurfit Kappa Cartón Colombia (SKCC), por permitirnos realizar el estudio

en sus plantaciones de restauración con estas especies.

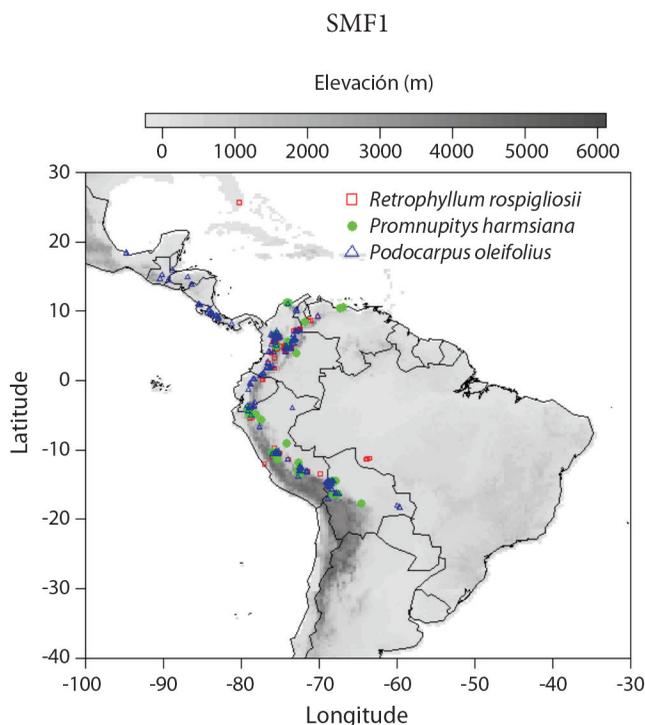
REFERENCIAS

- Álvarez, C., Le Quesne, C., Rojas-Badilla, M., Rozas, V., & González-Reyes, Á. (2021). Dendrochronological potential of *Prumnopitys andina* (Podocarpaceae) at the southern limit of its range in the Chilean Andes. *New Zealand Journal of Botany*, 59(4), 423–439.
- Alves, E. N., Ortega-Rodríguez, D. R., Rocha, P. A., Vergütz, L., Santini-Junior, L., Hesterberg, D., Pessenda, L. C. R., Tomazello-Filho, M., & Costa, L. M. (2021). Synchrotron-based X-ray microscopy for assessing elements distribution and speciation in mangrove tree-rings. *Results in Chemistry*, 3, 2211–7156.
- Baas, P., Blokhina, N., Fujii, T., Gasson, P., Grosser, D., Heinz, I., Ilic, J., Xiaomei, J., Miller, R., Newsom, L. A., Noshiro, S., Richter, H. G., Suzuki, M., Terrazas, T., Wheeler, E., & Wiedenhoef, A. (2004). IAWA list of microscopic features for softwood identification. *IAWA Journal*, 25(1), 1–70.
- Bauch, J., Quiros, L., Noldt, G., & Schmidt, P. (2006). Study on the wood anatomy, annual wood increment and intra-annual growth dynamics of *Podocarpus oleifolius* var. *macrostachyus* from Costa Rica. *Applied Botany and Food Quality*, 80(1), 19–24.
- Becerra-Montalvo, V., & Zevallos-Pollito, P. (2013). Determinación del turno de corta de *Cedrela odorata* L., *Retrophyllum rospigliosii* Pilger y *Prumnopitys harmsiana* Pilger a través del estudio dendrocronológico en San Ignacio, Región Cajamarca-Perú. *El Ceprosimad*, 2(1), 96–102.
- Bräuning, A., Von Schnakenburg, P., Volland-Voigt, F., & Peters, T. (2008). Seasonal growth dynamics and its climate forcing in a tropical mountain rain forest in southern Ecuador. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*, 6, 32–35.
- Brienen, R. J., & Zuidema, P. A. (2005). Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: A test for six species using tree ring analysis. *Oecologia*, 146, 1–12.
- Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2), 115–124.
- Bunn, A. G., & Korpela, M. (2018). Using R for Tree-Ring Analysis. *Rpubs*. <https://rpubs.com/andybunn/r4tree-rings>.
- Cook, E., Briffa, K., Shiyatov, S., Mazepa, V., & Jones, P. D. (1990). Data analysis. In E. R. Cook, & L. A. Kairiukstis (Eds.), *Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences* (pp. 97–162). Springer Science & Business Media.



- DelaCruz, D. B., Morales, M. S., Andreu-Hayles, L., Christie, D. A., Guerra, A., & Requena-Rojas, E. J. (2022). High ENSO sensitivity in tree rings from a northern population of *Polylepis tarapacana* in the Peruvian Andes. *Dendrochronologia*, *71*, 125902.
- Enright, N. J., & Jaffré, T. (2011). Ecology and Distribution of the Malesian Podocarps. In B. L. Turner, & L. A. Cernusak (Eds.), *Ecology of the Podocarpaceae in tropical forests* (pp. 57–77). Smithsonian Contributions to Botany.
- February, E. C., & Stock, W. D. (1998). An assessment of the dendrochronological potential of two *Podocarpus* species. *The Holocene*, *8*(6), 747–750.
- Gardner, M., & Thomas, P. (2013). *Retrophyllum rospigliosii*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T34110A2846471.en>.
- Gärtner, H., Lucchinetti, S., & Schweingruber, F. H. (2014). New perspectives for wood anatomical analysis in dendrosciences: The GSL1-microtome. *Dendrochronologia*, *32*(1), 47–51.
- Gärtner, H., & Schweingruber, F. H. (2013). *Microscopic preparation techniques for plant stem analysis*. Verlag Dr. Kessel.
- Giraldo, J. A. (2012). *Anillos, clima y actividad solar* (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Colombia, Colombia.
- Giraldo, J. A., & del Valle, J. I. (2021). *Annual Tree Rings in the Rainiest Forests of the Americas* (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional de Colombia, Colombia.
- Global Biodiversity Information Facility. (2020). The Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org/>
- Guadalupe, J., Aguirre-Calderón, O. A., Corral-Rivas, J. J., Viveros-Guerrero, E., Corral-Rivas, S., & Crecente-Campo, F. (2018). Influencia de la competencia en el crecimiento diamétrico de *Pinus durangensis* Martínez en Durango, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, *9*(45), 94–121.
- IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia). (2023). Tiempo y Clima. <http://www.ideam.gov.co>. Consultado: 01/sep/2023.
- Kelch, D. G. (1998). Phylogeny of Podocarpaceae: Comparison of evidence from morphology and 18S rDNA. *American Journal of Botany*, *85*(7), 986–996.
- Knopf, P., Schulz, C., Little, D. P., Stu, T., & Dennis, W. (2012). Relationships within Podocarpaceae based on DNA sequence, anatomical, morphological, and biogeographical data. *Cladistics*, *28*, 271–299.
- Krepkowski, J., Bräuning, A., & Gebrekirstos, A. (2012). Growth dynamics and potential for cross-dating and multi-century climate reconstruction of *Podocarpus falcatus* in Ethiopia. *Dendrochronologia*, *30*(4), 257–265.
- Layme-Huaman, E. T., Ferrero, M. E., Palacios-Lazaro, K. S., & Requena-Rojas, E. J. (2018). *Cedrela nebulosa*: A novel species for dendroclimatological studies in the montane tropics of South America. *Dendrochronologia*, *50*, 105–112.
- Locoseelli, G. M., Cardim, R. H., & Ceccantini, G. (2015). Rock outcrops reduce temperature-induced stress for tropical conifer by decoupling regional climate in the semiarid environment. *International Journal of Biometeorology*, *60*, 639–649.
- Marcelo-Peña, J. L., Roig, F. A., Goodwin, Z. A., & Tomazello-Filho, M. (2020). Characterizing growth rings in the trees of Perú: A wood anatomical overview for potential applications in dendroecological-related fields. *Dendrochronologia*, *62*, 125728.
- Marín, A. (1998). *Ecología y Silvicultura de las podocarpaceas andinas de Colombia*. Smurfit Kappa Cartón de Colombia.
- McDougall, K. L., Brookhouse, M. T., & Broome, L. S. (2012). Dendroclimatological investigation of mainland Australia's only alpine conifer, *Podocarpus lawrencei* Hook.f. *Dendrochronologia*, *30*(1), 1–9.
- Poussart, P. F., Evans, M. N., & Schrag, D. P. (2004). Resolving seasonality in tropical trees: multi-decade, high-resolution oxygen and carbon isotope records from Indonesia and Thailand. *Earth and Planetary Science Letters*, *218*(3–4), 301–316.
- Quesada-Román, A., Ballesteros-Cánovas, J. A., St. George, S., & Stoffel, M. (2022). Tropical and subtropical dendrochronology: Approaches, applications, and prospects. *Ecological Indicators*, *144*, 109506.
- R Core Team (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramírez, J. A., Molina, E. C., & Bernal, M. (2010). Anillos anuales y clima en *Rhizophora mangle* L. de la Bahía de Cispatá, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, *63*(2), 5639–5650.
- Roig, F. A., Jimenez-Osornio, J. J., Villanueva-Diaz, J., Lucman, B., Tiessen, H., Medina, A., & Noellemeyer, E. J. (2005). Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. *Dendrochronologia*, *22*(3), 187–193.
- Rozendaal, D. M. A., & Zuidema, P. A. (2011). Dendroecology in the tropics: A review. *Trees*, *25*, 3–16.
- Science Education Resource Center. (2017). TREX Tree-Rings Expeditions, Part 3: Measuring and Graphing Tree-Ring Width at Chaco Canyon, NM. Science Education Resource Center. https://serc.carleton.edu/trex/students/labs/lab3_3.html

- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675.
- Solíz, C., Villalba, R., Argollo, J., Morales, M. S., Christie, D. A., Moya, J., & Pacajes, J. (2009). Spatio-temporal variations in *Polylepis tarapacana* radial growth across the Bolivian Altiplano during the 20th century. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3-4), 296–308.
- Speer, J. H. (2010). *Fundamentals of Tree-Ring Research*. The University of Arizona Press.
- Speer, J. H., Orvis, K. H., Grissino-Mayer, H. D., Kennedy, L. M., & Horn, S. P. (2004). Assessing the dendrochronological potential of *Pinus occidentalis* Swartz in the Cordillera Central of the Dominican Republic. *The Holocene*, 14(4), 563–569.
- Tschinkel, H. M. (1966). Annual growth rings in *Cordia alliodora*. Anillos de crecimiento anual en *Cordia alliodora*. *Turrialba*, 16(1), 73–80.
- van der Sleen, P., Zuidema, P. A., & Pons, T. L. (2017). Stable isotopes in tropical tree rings: Theory, methods, and applications. *Functional Ecology*, 31(9), 1674–1689.
- Vásquez, Á. M., Alcántara-Vara, E., & Herrera-Machuca, M. Á. (2010). Wood anatomy of Colombian Podocarpaceae (*Podocarpus*, *Prumnopitys* and *Retrophyllum*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 164(3), 293–302.
- Vicuña-Miñano, E. (2005). Las Podocarpaceae de los bosques montanos del noroccidente peruano. *Revista Peruana de Biología*, 12(2), 283–288.
- Worbes, M. (2002). One hundred years of tree-ring research in the tropics - A brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia*, 20(1-2), 217–231.
- Worbes, M. (2004). Mensuration. Tree ring analysis. In J. Evands, & H. J. Youngquist (Eds.), *Encyclopedia of forest sciences* (pp. 586–599). Elsevier Academic Press.
- Worbes, M., & Fichtler, E. (2010). Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology. In W. J. Junk, M. T. F. Piedade, F. Wittmann, J. Schöngart, & P. Parolin (Eds.), *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management* (pp. 329–346). Springer Netherlands.
- Zang, C., & Biondi, F. (2015). Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, 38(4), 431–436.



Distribución de las tres especies de Podocarpaceae consideradas en este estudio en América tropical.