

TRABAJO CIENTÍFICO

# Anatomía del leño y caracterización de los anillos de crecimiento en individuos de *Polylepis tarapacana* en el Altiplano - Tacna - Perú

*Wood anatomy and characterization of tree-rings in individuals of Polylepis tarapacana in the Altiplano – Tacna - Peru*

Requena-Rojas E. J.<sup>1</sup> y A. Taquire Arroyo<sup>2</sup>

Recibido en marzo de 2018; aceptado en marzo de 2019

## RESUMEN

El objetivo del trabajo fue describir el leño y caracterizar anatómicamente los anillos de crecimiento de los individuos de *P. tarapacana* que crecen a 4.400 m de altitud en el Altiplano de Tacna. Las muestras fueron recolectadas en Kallapuma, distrito de Tarata, región Tacna. Tres árboles fueron seleccionados al azar, obteniéndose una rodaja del tronco a 0,30 m de altura. En las descripciones de la madera se usó la terminología del comité de nomenclatura de IAWA. Se empleó la estadística inferencial, prueba de "T" de Student al 95 % de intervalo de confianza, para comparar elementos vasculares de leño temprano y tardío. La madera presentó anillos de crecimiento conformados por células (fibras) de paredes muy gruesas y acortadas radialmente, lo que en conjunto constituye la madera tardía y de coloración más oscura. La madera temprana presentó células (fibras) de paredes medianas a gruesas y de coloración clara; de forma ovalada, poligonal y circular. Las fibras fueron de corta longitud y diámetro mediano; los poros excesivamente numerosos; los radios anchos y los elementos de vaso presentaron placa de perforación simple. Se encontró diferencia estadística altamente significativa entre la longitud de fibras de madera tardía y temprana (P-valor = 0,0001) y significativa entre el diámetro de fibra (P-valor = 0,03) y el espesor de pared (P-valor = 0,02). Las características de porosidad, vasos, fibrotraqueidas sugieren que *P. tarapacana* se encuentra adaptada a crecer en lugares áridos. Este trabajo podría abrir camino para estudios eco-fisiológicos y responder las diferencias del crecimiento en respuestas a precipitación y temperatura en diferentes lugares del Altiplano.

**Palabras clave:** anatomía, madera, dendrocronología, anillos de crecimiento

## ABSTRACT

The objectives of this work were to describe the log and characterize anatomically the growth rings of individuals of *P. tarapacana* that grow at 4400 m of altitude in the Tacna Highlands. The samples were collected from Kallapuma, district of Tarata, the Tacna region. Three trees were selected randomly and a slice of the trunk at 0.30 m in height obtained from each. In describing their wood, the methodology of the IAWA Committee was used. The Standard List Inferential statistics, the Student's "T" test at 95 % confidence interval, were used to compare the vascular elements of both the heartwood and the sapwood. The woods showed growth rings made up of very thick walled, and radially shortened cells (fibers) which conforms the latewood, darker in color. In turn, the earlywood appeared as thick to medium thick light-colored cells (fibers) and oval, polygonal or circular in shape. The fibers were short and of medium diameter; the pores were excessively numerous; the radii wide and the vessel elements presented simple perforation plate. A highly significant statistical difference was found between the lengths of the late- and early-wood fibers (P-value = 0.0001) as much as that between fiber diameter (P-value = 0.03) and wall thickness (P-value = 0.02) was observed. The characteristics concerning porosity, vessels and fibrotracheids suggest that *P. tarapacana* adapted to grow in arid places. This study could pave the way for eco-physiological studies and give answer to the differences in growth as response to precipitation and temperature in different sites of the Altiplano.

**Keywords:** anatomy, wood, dendrochronology, growth-ring.

<sup>1</sup> Laboratorio de Dendrocronología. Universidad Continental. Av. San Carlos 1980, Huancayo, Perú.  
E-mail: erequena@continental.edu.pe

<sup>2</sup> Departamento de Tecnología de la Madera, Facultad de Ciencias Forestales y del Ambiente, Universidad Nacional del Centro del Perú. Av. Mariscal Castilla 3909, El Tambo, Huancayo, Perú.

## 1. INTRODUCCIÓN

La queñua (*Polylepis tarapacana* Phil., Rosaceae) es un árbol pequeño de 1 a 3 m de altura, que crece entre 4.000 a 5.200 m s. n. m. en Perú, Bolivia, Chile y Argentina (Kessler, 1995). Sus hojas son coriáceas con una cobertura resinosa densa en la cara superior y una capa muy densa de pelos cerosos amarillos en la inferior; flores y frutos ocultos entre las hojas (Fjeldsá y Kessler, 1996), ramas muy retorcidas, corteza fibrosa, rojiza, desprendible en placas laminares (GRT, 2009). *P. tarapacana* crece en ambientes áridos con precipitaciones anuales que fluctúan entre 150 y 500 mm (Fjeldsá y Kessler, 1996), con fluctuaciones diurnas de temperatura de 20-30 °C entre las temperaturas máximas del día y las heladas nocturnas (GRT, 2009). Los bosques de *Polylepis* proporcionan servicios ecosistémicos que son valiosos a escala local, regional y global, como regulación hídrica, nutrientes del suelo, diversidad genética y almacenamiento de carbono, entre otros (Zutta *et al.*, 2012), en el caso de *P. tarapacana* categorizada como vulnerable constituye el único recurso maderable para el Altiplano peruano.

La madera de *P. tarapacana* presenta anillos de crecimiento claramente distinguibles en superficies correctamente pulidas cuando son observadas bajo lupa (Argollo *et al.*, 2004). Razones por las cuales en las últimas décadas esta especie se utilizó para determinar las variables climáticas que controlan el crecimiento de los árboles (Argollo *et al.*, 2004; Moya y Lara, 2011), la influencia de la precipitación en el crecimiento de los árboles (Morales *et al.*, 2004), relaciones entre ENSO (El Niño-Oscilación del Sur) y clima local del Altiplano (Christie *et al.*, 2009) y reconstruir la precipitación del Altiplano Sudamericano para los últimos 700 años (Morales *et al.*, 2012).

El límite de crecimiento de los anillos en *P. tarapacana* está caracterizado por la presencia de vasos más abundantes y de mayor diámetro al inicio del leño temprano que contrastan con una banda de fibras leñosas con paredes celulares más engrosadas al final del anillo (Argollo *et al.*, 2004). En general los vasos son de diámetro pequeño distribuidos en un patrón semicircular (Argollo *et al.*, 2004). En otras especies como *Polylepis australis* los anillos de crecimiento están marcados por las diferencias en el diámetro del lumen entre madera tardía y temprana y el diámetro de fibras (Chartier *et al.*, 2016). *Polylepis besseri* presenta porosidad semicircular, siendo las diferencias en el diámetro de las células de madera temprana y tardía lo que delimita los anillos de crecimiento, la madera tardía presenta fibras con paredes gruesas y planas radialmente (Gareca *et al.*, 2010). El límite del anillo de crecimiento en *Polylepis pepeii* está definido por la presencia de vasos de conducción al inicio del leño temprano, cuyo diámetro es algo mayor al resto de los vasos en el anillo y por fibrotraqueidas del leño tardío con paredes radialmente aplastadas (Roig *et al.*, 2001).

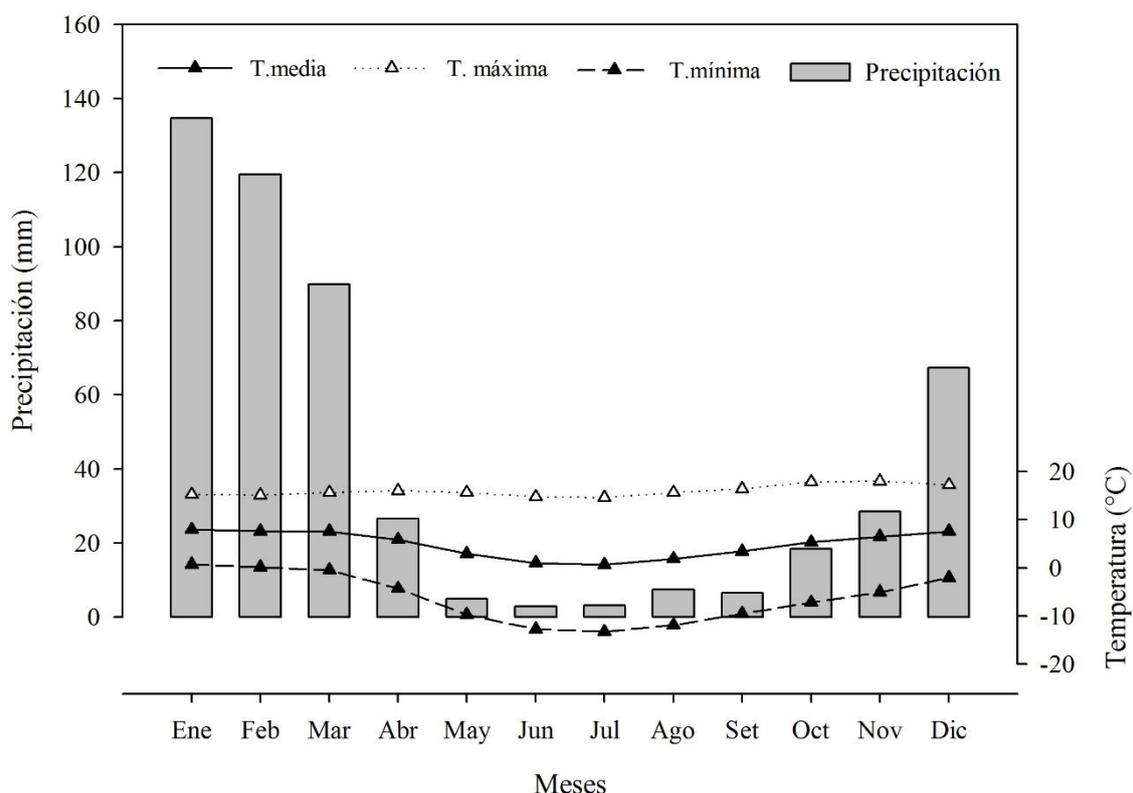
A pesar de que existen descripciones macroscópicas de los anillos, aún restan ampliar las descripciones de las características anatómicas de los anillos de crecimiento de *P. tarapacana* y su relación con cambios en la precipitación y/o temperatura.

El objetivo fue describir el leño y caracterizar anatómicamente los anillos de crecimiento de los individuos de *P. tarapacana* que crecen a 4.400 m de altitud en el Altiplano de Tacna.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

Los bosques de *P. tarapacana* en Kallapuma se encuentran localizados entre 3.745 y 5.044 m s. n. m., fragmentados o en manchones, como resultado del proceso de degradación por actividad antropogénica; ya sea por la extracción de leña o sobrepastoreo; se encuentran levemente impactados (GRT, 2009). Los árboles presentan altura promedio de 1,3 m (GRT, 2009).

El estudio anatómico se realizó en rodajas de tres individuos, de porte arbustivo (no arbóreo por las condiciones ambientales del lugar) de la especie *P. tarapacana* obtenidos en el centro poblado de Kallapuma, provincia de Tarata, departamento de Tacna, Perú. Las muestras se obtuvieron en laderas inclinadas con suelos de mediana profundidad de origen volcánico. La vegetación arbustiva y herbácea está compuesta por las especies *Parastrephia quadrangularis*, *Festuca orthophylla*, *Adesmia spinosissima* y *Baccharis tricuneata* principalmente (GRT, 2008). Kallapuma se encuentra ubicado a 17° 19' de latitud sur y 69° 42' de longitud oeste a 4.654 m de altitud, presenta dos estaciones climáticas bien diferenciadas: una de estío, entre abril y octubre, caracterizada por días soleados noches muy frías (son frecuentes las heladas) y ausencia de lluvias; y una lluviosa entre noviembre y marzo (Figura 1). La temperatura media presenta una gran regularidad durante todo el año, con una disminución durante los meses de invierno (junio, julio y agosto); la temperatura máxima varía entre 12 a 16 °C, mientras que la temperatura mínima varía entre -12 y -8 °C (Figura 1).



**Figura 1.** Diagrama ombrotérmico para la estación meteorológica de Mazo Cruz ubicado a 16° 43' S, 69° 42' O a 3.981 m s. n. m. (T = temperatura). Elaborado a partir de datos obtenidos de Andrade (2018).

Los individuos de *P. tarapacana* se seleccionaron al azar según las indicaciones de la norma COPANT (1973) para descripciones anatómicas (Figura 2). Se obtuvieron rodajas de 5 cm de espesor a 0,3 m sobre el nivel del suelo de arbustos de 1,5 metros de altura. Las características macroscópicas se observaron con una lente de mano de 10X, según la norma COPANT N° 30:1 - 019. De cada disco (8 cm de diámetro promedio) se obtuvo una muestra de 2x2x2 cm de lado para realizar los preparados microscópicos de madera. Estas muestras se obtuvieron de una sola orientación por presencia de medula excéntrica. Se hirvieron en agua por un lapso de 15 h. Posteriormente, se procedió a ablandar las muestras con alcohol al 30 % y glicerina al 70 %. Con un micrótopo de deslizamiento horizontal se obtuvieron cortes transversales de 20-30 µm de espesor. Las láminas se deshidrataron en concentraciones de alcohol de 30 % hasta 95 % por un lapso de 20 min, se aclararon con el reactivo verde brillante y se colorearon con safranina al

1 %, luego se colocaron en un portaobjeto con una a dos gotas de bálsamo de Canadá, y finalmente se cubrieron con una lámina cubreobjetos (Beltrán y Valencia, 2013). Las edades de los arbustos muestreados se calcularon contando el número de anillos desde la médula a la corteza. En las descripciones de la madera se usó la terminología del comité de nomenclatura de IAWA (IAWA Committee, 1989).



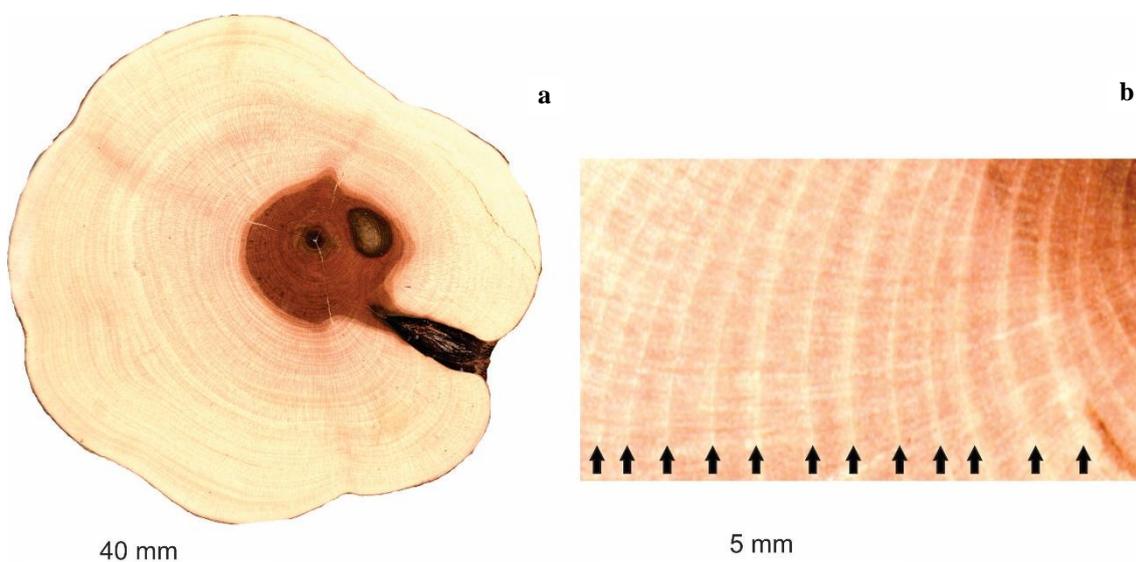
**Figura 2.** Bosque de *P. tarapacana* en Kallapuma (a) vista panorámica del sitio de colecta de muestras, (b) árbol muestreado de 1,5 m de altura (flecha blanca indica rama muestreada).

Se astilló la madera temprana y madera tardía de aproximadamente 1,5 mm de espesor con la ayuda de una cuchilla, que se obtuvieron a partir de los cubos de 2x2x2 cm. Para la maceración se siguió la metodología descrita por Beltrán y Valencia (2013) donde las astillas se colocaron en un frasco con tapa hermética con una solución de ácido acético y peróxido de hidrógeno en proporciones de uno a dos, respectivamente; se secaron a 65 °C por 48-72 h. Además, se realizaron 44 mediciones del diámetro de vasos y fibras (22 en madera temprana y 22 en madera tardía). Con el fin de determinar si existe diferencia estadística significativa entre los elementos vasculares del leño temprano y tardío, se empleó la estadística inferencial, prueba de “T” de Student al 95 % de intervalo de confianza, para muestras independientes. Estos análisis estadísticos se realizaron con el software Minitab 17 (Minitab 17 Statistical Software, 2010).

### 3. RESULTADOS

#### Descripción macroscópica

La madera presenta duramen de color marrón muy pálido (HUE 10YR-8/3), con transición entre albura y duramen (Figura 3a). Olor y sabor ausente. Lustre medio. Textura fina. Grano recto a inclinado. Veteado tenue en arcos superpuestos y líneas paralelas. Madera dura. Anillos de crecimiento visibles a simple vista y con lupa de 10X (Figura 3b). El conteo de anillos de crecimiento determinó que los arbustos presentaron entre 80 a 103 años, siendo jóvenes (Figura 3a).



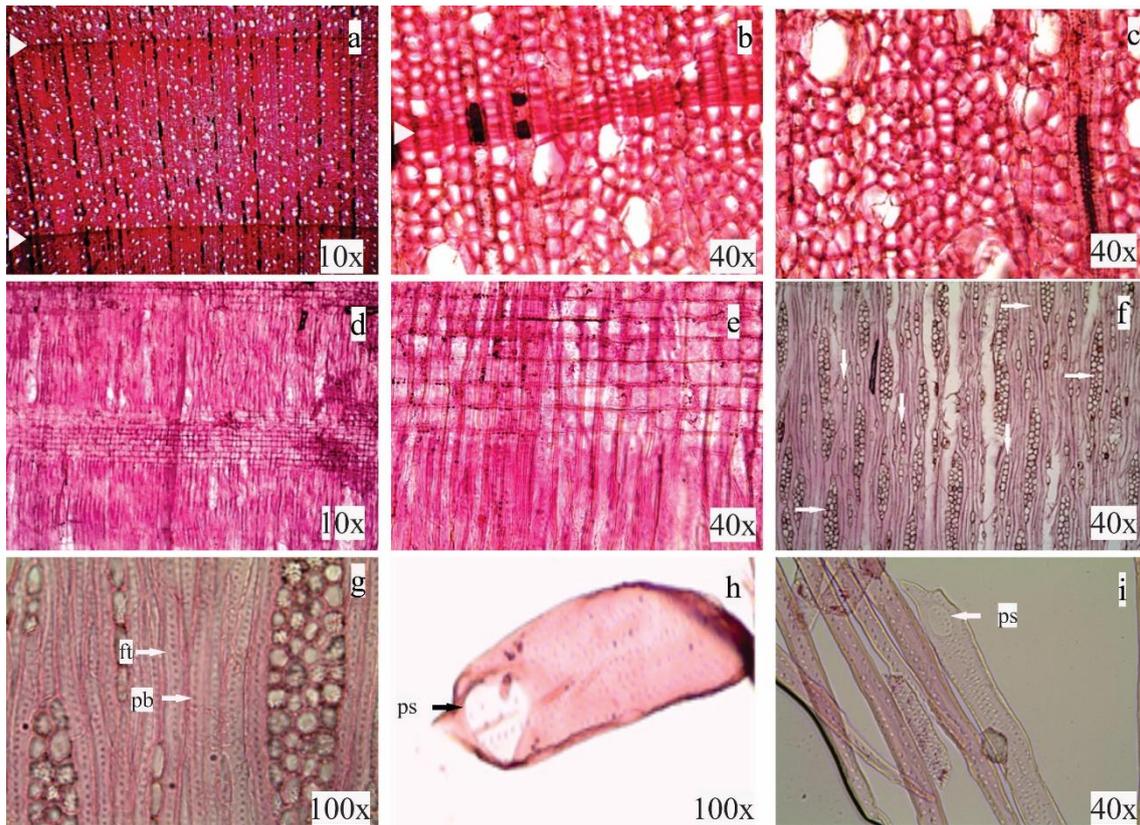
**Figura 3.** Características macroscópicas de *P. tarapacana*. (a) diferencia entre duramen y albura en la sección transversal del fuste, (b) anillos de crecimiento (flechas negras) con un aumento de 10x.

### Descripción microscópica

La madera presenta anillos de crecimiento definidos, conformados por células (fibras) de paredes muy gruesas y acortadas radialmente, lo que en conjunto constituye la madera tardía y de coloración más oscura (Figura 4a). La madera temprana está conformada por células (fibras) de paredes medianas a gruesas y de coloración clara; de forma ovalada, poligonal y circular (Figura 4b). Presenta porosidad semicircular (Figura 4a). Los poros son predominantemente solitarios existiendo también agrupados de dos (Figura 4a).

Los radios son homogéneos tipo I (Kribs, 1935), uni y multiseriados, bajos y escasos, conformados por una hilera de células cuadradas de 1-4 células de ancho (Figura 4d, f). El parénquima es apotraqueal difuso (Figura 4c). Platinas de perforación simples (Figura 4h). Punteaduras intervasculares alternas y de forma ovalada. Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Fibrotraqueidas presentes con numerosas puntuaciones bordeadas (Figura 4g). Cristales ausentes.

Los poros son muy pequeños y excesivamente numerosos (Tabla 1). Los radios son cortos y finos (Tabla 1). La longitud de fibras de la madera temprana fue de 596,88  $\mu\text{m}$  y de la madera tardía fue de 466,25  $\mu\text{m}$  (Tabla 2). El espesor de pared de fibras de madera temprana fue de 3,25  $\mu\text{m}$  y de la madera tardía fue de 5,22  $\mu\text{m}$  (Tabla 2).



**Figura 4.** Vista microscópica de diferentes planos de corte de la madera y elementos del leño. (a) anillos de crecimiento (triángulos blancos indican el límite del anillo), (b) madera temprana y tardía (indicado por triángulo blanco), (c) parénquima apotraqueal difuso, (d) radios homogéneos de tipo I, (e) células procumbentes, (f) radios uniseriados (flechas blancas verticales), multiseriados (flechas blancas horizontales). (g) fibrotraqueidas. (ft) y puntuaciones bordeadas (pb), (h) platina de perforación simple (ps), (i) fibrotraqueidas vasculares y elemento de vaso con placa de perforación simple.

La prueba de “T” de Student determinó que existe diferencia estadística altamente significativa entre la longitud de fibras de madera tardía y temprana. En cuanto al diámetro de fibra la diferencia resultó significativa, al igual que para el espesor de pared (P-valor = 0,02) y para el diámetro tangencial de vasos (P-valor = 0,001) (Tabla 2).

**Tabla 1.** Estadísticas descriptivas de poros y radios del leño

Variable anatómica	Promedio (µm)	Desviación estándar	Valor máximo	Valor mínimo	(CV%) <sup>a</sup>
<b>Poros</b>					
Diámetro tangencial	31,25	4,94	39,21	22,21	15,81
Diámetro radial	45,67	3,68	54,5	40,21	8,06
Número de poros /mm <sup>2</sup>	57,68	3,2	62	51	5,54
<b>Radios</b>					
Longitud	299,1	87,87	550,29	151,34	29,38
Ancho	41,97	7,48	53,45	21,21	17,82

<sup>a</sup>(CV%) coeficiente de variación

**Tabla 2.** Estadísticas descriptivas y comparativas de fibras y elementos vasculares de madera temprana y madera tardía

	Variable	$\bar{x}$ ( $\mu\text{m}$ )	S	V. máximo	V. mínimo	(CV%)	P-valor
<b>Madera temprana</b>							
<b>Fibras</b>	Longitud	596,88	102,26	756,23	394,05	17,13	<0,001**
	Diámetro	25,91	3,57	32,63	20,04	13,77	0,036*
	Diámetro de lumen	19,41	4,34	25,54	12,1	22,38	0,793
	Espesor de pared	3,25	1,16	4,87	1,34	35,74	0,027*
<b>Vasos</b>	Longitud	289,91	61,74	432,8	114,11	21,3	0,053
	Diámetro tangencial	45,58	9,84	62,2	28,27	21,59	0,001*
<b>Madera tardía</b>							
<b>Fibras</b>	Longitud	466,25	95,22	682,09	354,62	20,42	<0,001**
	Diámetro	22,62	3,13	30,09	17,67	13,86	0,036*
	Diámetro de lumen	12,17	2,54	19,63	8,57	20,9	0,793
	Espesor de pared	5,22	0,86	7,24	4,11	16,39	0,027*
<b>Vasos</b>	Longitud	328,69	59,35	389,65	207,55	18,06	0,053
	Diámetro tangencial	36,74	2,36	39,54	31,73	6,41	0,001*

CV: coeficiente de variación, S: desviación estándar, (\*) Significativo al 95 % (P-Valor < 0,05), (\*\*) altamente significación al 99 % (P-Valor < 0,01).

#### 4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

De manera general, las características anatómicas a nivel macroscópico y microscópico observadas son similares a las reportadas para otras especies del género *Polylepis* (Zhang, 1992; Roig *et al.*, 2001; Argollo *et al.*, 2004 y Chartier *et al.*, 2016).

La estructura anatómica de anillos de crecimiento es similar a la descripción realizada por Argollo *et al.* (2004) para la misma especie. Además, otras especies de *Polylepis* presentan similitud en la estructura anatómica de los anillos de crecimiento, como en el caso de *P. australis* que presenta diferencia en el diámetro de fibra y diámetro lumen de fibra entre madera temprana y tardía. Para el caso de *P. besseri* los anillos de crecimiento se hacen distintivos por la diferencia en el diámetro de fibra (Gareca *et al.*, 2010). En cambio, en *P. pepeii* la distribución de vasos y fibrotraqueidas es la responsable de la diferenciación entre madera temprana y tardía (Roig *et al.*, 2001). El conteo de los anillos de crecimiento reveló que los arbustos estudiados son jóvenes en comparación con árboles de más de 500 años encontrados en Chile (Moya y Lara, 2011). Los anillos de crecimiento de *P. tarapacana* son usados tradicionalmente en estudios climáticos de los Andes (16-22 °S) para evaluar la respuesta del crecimiento radial a las variaciones de precipitación y temperatura (Boninsegna *et al.*, 2009). *P. tarapacana* en el Altiplano boliviano esta favorecido por las precipitaciones de verano, donde se produce la activación del cambium para el crecimiento de los árboles (Argollo *et al.*, 2004). En cambio, en el norte de Chile (Arica y Parinacota) el crecimiento radial de los árboles pareciera estar más influenciado por la temperatura de verano que por la precipitación (Moya y Lara, 2011). En cuanto al crecimiento en altura del árbol pareciera estar favorecida por la radiación solar que se refleja en las temperaturas máximas del aire en la estación de crecimiento (Kessler *et al.*, 2014). Las condiciones ambientales de la zona de estudio, escasa precipitación concentrada en verano, alta radiación solar y temperaturas mínimas por debajo de 0 °C, pueden influir en las respuestas adaptativas de los caracteres anatómicos del leño de *P. tarapacana* a las bajas temperaturas y a las condiciones de sequía (Kessler *et al.*, 2014).

El leño de *P. tarapacana* presenta porosidad difusa, la cual ha sido asociada con la disponibilidad de agua (Moglia y Giménez, 1998; Montaña-Arias *et al.*, 2017). De acuerdo con Gutiérrez (2009), el hecho de que haya una estacionalidad marcada como en Kallapuma donde la precipitación se

concentra de diciembre a marzo, favorece el desarrollo de una porosidad difusa. Este tipo de porosidad, se considera como una ventaja para transportar la escasa cantidad de agua existente en el hábitat (Moglia y Giménez, 1998). La porosidad difusa es característica en la mayoría de géneros de la familia Rosaceae, como describe Zhang (1992) y las numerosas puntuaciones bordeadas (Metcalf y Chalk, 1957).

Los vasos excesivamente numerosos de *P. tarapacana* son una característica común de las especies que habitan en sitios secos (Silva *et al.*, 1988; Moglia y Giménez, 1998). Aunque los vasos numerosos son considerados como característicos de las especies xerófitas (Carlquist y Hoekman, 1985), también se han reportado en especies de climas fríos (Miller, 1975). *Kallapuma* presenta temperaturas mínimas por debajo de 0 °C de abril a setiembre y estrés hídrico entre abril y octubre. El incremento de meses secos o disminución de la temperatura del sitio donde se desarrolla la planta se relaciona con un mayor número de vasos (León, 2001).

Los vasos de diámetro muy pequeño son característicos de las especies del género *Polylepis* como por ejemplo *Polylepis incana* descrito por Zhang (1992). Los vasos pequeños indican una mayor resistencia a la cavitación y, por consiguiente, éstos contribuyen a reducir los embolismos (Giménez *et al.*, 2012) y muestran resistencia al estrés hídrico (Montaño-Arias *et al.*, 2013). Asimismo, la diferencia estadística en el diámetro tangencial de los vasos entre madera temprana y tardía, estaría indicando que los vasos de mayor tamaño en la madera temprana favorecen el transporte de grandes cantidades de agua por unidad de tiempo por vaso (Carlquist, 2001) en la época húmeda (diciembre - marzo), en comparación con los vasos de diámetro más pequeño de la madera tardía época seca (mayo - octubre).

La longitud de los elementos de vaso medida es similar a la reportada para diversas especies del género *Polylepis* (Zhang, 1992). Los vasos de longitud corta sugieren que proveen seguridad en el proceso conductivo. A medida que son más cortos y anchos habrá mayor seguridad en la conducción del agua (Zimmermann, 1978), los vasos cortos encontrados son propios de especies que crecen en lugares áridos, como indica Carlquist y Hoekman (1985). Estos tipos de vasos son considerados los más fuertes, a causa del estrechamiento formado por la pared del elemento de vaso, permitiendo resistir grandes presiones y deformaciones relacionadas con las tensiones de la columna de agua (Carlquist, 2001). Todo ello aunado a la presencia de placas de perforación simple implican una óptima conducción de agua (Moglia y López, 2001). Las punteaduras intervasculares alternas proporcionan mayor tensión superficial y disminuyen la propagación del émbolo (Jansen *et al.*, 2004). Los radios de baja altura están relacionados con sitios que presentan poca disponibilidad de agua (Novaes *et al.*, 2010). Estas características anatómicas descritas sugieren que *P. tarapacana* podría estar adaptado para desarrollarse en condiciones de estrés hídrico por varios meses y aprovechar el agua disponible en verano.

La diferencia estadística significativa entre longitud de fibra, diámetro de fibra, espesor de pared y diámetro tangencial de vasos entre madera temprana y madera tardía, se debe probablemente a la estacionalidad de la precipitación concentrada en los meses de verano. Aunque, la temperatura máxima también influye en la variabilidad del diámetro de fibra y espesor de pared (Bernal-Salazar y Terrazas, 2000). La variación de la precipitación y/o temperatura parece ser los principales factores que controlan la variabilidad de elementos del leño de *P. tarapacana*, como indican Torelli *et al.* (1986) y Larson (2012).

Se reconoce que la existencia de porosidad difusa, vasos excesivamente numerosos, poros de tamaño muy pequeño y cortos con placas de perforación simple contribuyen a la seguridad en la conducción de agua y son caracteres distintivos de especies del género *Polylepis*.

## AGRADECIMIENTOS

El estudio fue financiado por el Programa de Fomento de Investigación Docente de la Universidad Continental (Proyecto N° 027-2016/DI-UC). Los autores desean agradecer a M. Sc. Manuel Chavesta por las sugerencias en la descripción anatómica. A la Ing. Eva Layme y Kenia Lázaro por la preparación de cortes histológicos, y a los revisores anónimos que mejoraron el manuscrito con sus valiosos comentarios.

## 5. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Argollo, J.; C. Soliz y R. Villalba. 2004. Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39: 5-24.
- Andrade, M. F. 2018. Atlas - Clima y eventos extremos del Altiplano Central Perú-boliviano 1981-2010. *Geographica Bernensia*, 188 pp.
- Beltrán, L. y G. Valencia. 2013. Anatomía de anillos de crecimiento de 80 especies arbóreas potenciales para estudios dendrocronológicos en la Selva Central, Perú. *Revista de Biología Tropical* 61(3): 1025-1037.
- Bernal-Salazar, S. y T. Salgado. 2000. Influencia climática sobre la variación radial de caracteres anatómicos de madera en *Abies religiosa*. *Madera y Bosques* 6(1): 73-86.
- Boninsegna, J. A.; J. Argollo; J. Aravena; J. Barichivich; D. Christie; E. Ferrero; A. Lara; C. Le Quesne; B. Luckman; M. Masiokas; M. Morales; J. Oliveira; F. Roig; A. Srur and R. Villalba. 2009. Dendroclimatological reconstructions in South America: a review. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 281: 210-228
- COPANT 1973. *Comisión Panamericana de Normas técnicas*. 30: 1-19.
- Christie, D.; A. Lara, J. Barichivich; R. Villalba; M. Morales and E. Cuq. 2009. El Niño-Southern Oscillation signal in the world's high-elevation tree-ring chronologies from the Altiplano, Central Andes. *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology* 281: 309-319.
- Chartier, M. P.; M. Giantomasi; D. Renison and F. Roig. 2016. Exposed roots as indicators of geomorphic processes: A case-study from *Polylepis* mountain woodlands of Central Argentina. *Dendrochronologia* 37: 57-63.
- Carlquist, S. and D. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IWA Journal* 6(4): 319-347.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer Verlag, Berlín, Germany. 457 pp.
- Fjeldså, J. and M. Kessler. 1996. *Conserving the biological diversity of Polylepis woodlands of the highland of Peru and Bolivia*. NORDECO. Copenhagen. 250 p.
- GRT (Gobierno Regional de Tacna), 2008. *Análisis y estudio climatológico región Tacna*. 20 pp.
- GRT (Gobierno Regional de Tacna), 2009. *Evaluación de los queñuales (Polylepis besseri y Polylepis tomentella) en la zona Altoandina de la región de Tacna*. 48 pp.
- Gareca, E.; M. Fernández and S. Stanton. 2010. Dendrochronological investigation of the high Andean tree species *Polylepis besseri* and implications for management and conservation. *Biodivers. Conserv.* 19: 1839-1851.
- Gutiérrez, E. 2009. La dendrocronología: métodos y aplicaciones. In: Nieto, X. y M. A. Cau (eds.). *Arqueologia nàutica mediterrània* CASC, Museo de Arqueología de Catalunya. Catalunya, España. Pp. 309-322.
- Giménez, A.; F. Calatayu; M. Figueroa y J. Díaz. 2012. Anatomía de leño de *Maytenus vitis-idaea* y *M. viscifolia* (Celastraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 47(3-4): 351-362.
- IAWA Committee, 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IWA Bull.* n.s. 10: 219-332.
- Jansen, S.; P. Baas; P. Gasson; F. Lens and E. Smets. 2004. Variation in xylem structure from tropics to tundra: evidence from vested pits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 101(23): 8833-8837.
- Kessler, M. 1995. El género *Polylepis* (Rosaceae) en Bolivia. *Candollea* 50: 131-171. Systematisch-Geobotanisches, Untere Karpule Gottingen, Germany.
- Kessler, M.; J. Toivonen; S. Sylvester; J. Kluge and D. Hertel. 2014. Elevational patterns of *Polylepis* tree height (Rosaceae) in the high Andes of Peru: role of human impact and climatic conditions. *Frontiers in plant science*, 5, 194.

- Kribs, D. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette*. 96(3): 547-557.
- Larson, P. R. 2012. *The vascular cambium: development and structure*. Springer Science and Business Media. 737.
- León, H. W. 2001. Anatomía del leño, aspectos ecológicos y filogenia en mangles de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*. 45(2): 191-203.
- Metcalf, C. and L. Chalk. 1957. *Anatomy of the Dicotyledons. Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy*. Vol II: 1188-1194.
- Miller, H. J. 1975. Anatomical characteristics of some woody plants of the Angmagssalik district of southeast Greenland. *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht*. 422(1): 1-30.
- Minitab 17 Statistical Software. 2010. [Computer software]. State College, PA: Minitab, Inc. (www.minitab.com) PA: Minitab, Inc. (www.minitab.com)
- Moya, J. y A. Lara. 2011. Cronologías de ancho de anillos de queñoa (*Polylepis tarapacana*) para los últimos 500 años en el Altiplano de la región de Arica y Parinacota, Chile. *Bosque (Valdivia)*, 32(2): 165-173.
- Morales, M.; R. Villalba; H. Grau and L. Paolini. 2004. Rainfall controlled tree growth in high elevation subtropical treelines. *Ecology* 85(11): 3080-3089.
- Morales, M.; D. Christie; R. Villalba; J. Argollo; J. Pacajes; J. Silva and C. Gamboa. 2012. Precipitation changes in the south american altiplano since 1300 AD reconstructed by tree-rings. *Climate of the Past*, 8(2): 653-666.
- Moglia, G. y Giménez, A. 1998. Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueña argentina. *Forest Systems*, 7(1): 53-71.
- Montaño-Arias, S.; S. Camargo-Ricalde y C. Pérez-Olvera. 2013. Ecoanatomía de los elementos de vaso de la madera de cinco especies del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae)". *Botanical Sciences*. 91(1): 1-10.
- Montaño-Arias, S; S. Camargo-Ricalde; R. Grether y D. Díaz-Pontones. 2017. Ecoanatomía de la madera de dos taxa mexicanos del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Acta botánica mexicana*. 118: 105-120.
- Moglia, J. y C. López. 2001. Tendencias de variación radial del leño de *Aspidosperma quebracho blanco*. Investigación Agraria. *Sistemas y Recursos Forestales*. 10 (1): 69-79.
- Novaes, F.; C. Callado; M. Pereira-Moura and H. Lima. 2010. Wood anatomy of *Mollinedia glabra* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae) in two restinga vegetation formations at Rio das Ostras, RJ, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 82(4): 915-924.
- Roig, F.; M. Fernandez; E. Gareca; S. Altamirano y S. Monge. 2001. Estudios dendrocronológicos en los ambientes húmedos de la puna boliviana. *Rev. Bol. Ecol.* 9: 3-13.
- Silva, A.; C. Blanco y H. Lindorf. 1988. Anatomía de la madera de nueve leguminosas de Venezuela. *Acta Botanica Brasilica*. 2(1): 115-133.
- Torelli, N.; K. Čufar. and D. Robič. 1986. Some wood anatomical, physiological, and silvicultural aspects of silver fir dieback in Slovenia (NW Yugoslavia). *IAWA Journal* 7(4): 343-350.
- Zimmermann, M. 1978. Vessel ends and the disruption of water flow in plants. *Phytopathology*. 68: 253-255.
- Zutta, B.; P. Rundel; S. Saatchi, J. Casana; P. Gauthier; A. Soto; Y. Velasco y W. Buermann. 2012. Prediciendo la distribución de *Polylepis*: bosques Andinos vulnerables y cada vez más importantes. *Revista Peruana de Biología*, 19(2): 205-212.
- Zhang, S. Y. 1992. *Systematic wood anatomy of the R*

