Fundación Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

Anatomía de la madera de *Podocarpus parlatorei* "pino del cerro" y *Podocarpus lambertii* "piñeirinho" (Podocarpaceae). Parámetros ecológicos y un aporte al estudio paleoxilológico

Anatomy of the wood of *Podocarpus parlatorei* "pino del cerro" and *Podocarpus lambertii* "piñeirinho" (Podocarpaceae). Ecological parameters and a contribution to paleoxylological research

Ramos, R. Soledad[1*], María A. Aguilera[2]

[1] Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CICYTTP, CONICET-Gob. ER-UADER), España 149, E3105BWA, Diamante, Entre Ríos, Argentina.

[2] Cátedra de Anatomía de la madera. Laboratorio de Anatomía de la Madera, Dendrología y Dendrocronología (LAMDyD), Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones, Bertoni 124, 3380, Eldorado, Misiones, Argentina.

* Autor corresponsal: <soledadramos.sr@gmail.com>

Resumen

Las especies *Podocarpus parlatorei* Pilg. "pino del cerro" y *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. *"piñeirinho"* son coníferas nativas de Sudamérica. Forman parte de los bosques nublados de la provincia biogeográfica Yungas y las provincias de los bosques de *Araucaria*, Paraná y Atlántica. Para los análisis paleobotánicos en general, y paleoxilológicos en particular, las descripciones minuciosas de los caracteres anatómicos de las maderas actuales son necesarias e importantes para identificar su categoría sistemática, su relación taxonómica e indagar en su historia biogeográfica. El objetivo del trabajo es caracterizar y determinar las diferencias del xilema secundario de las dos especies de *Podocarpus* a fin

➤ Ref. bibliográfica: Ramos, R. S.; Aguilera, M. A. 2026. Anatomía de la madera de *Podocarpus parlatorei* "pino del cerro" y *Podocarpus lambertii* "piñeirinho" (Podocarpaceae). Parámetros ecológicos y un aporte al estudio paleoxilológico. *Lilloa 63* (2): 661-691. doi: https://doi.org/10.30550/j.lil/2483

➤ Recibido: 23 de julio 2026 – Aceptado: 26 de octubre 2026 – Publicado: 19 de noviembre 2026.

➤ URL de la revista: http://lilloa.lillo.org.ar

➤ Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

de obtener información anatómica de interés sistemático y taxonómico específico para ampliar el conocimiento de su fisiología. Por medio de la microtomía se obtuvieron los tres planos de observación microscópicas de la madera, se siguieron los lineamientos y terminologías de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA). Los resultados demuestran diferencias en las características cualitativas y cuantitativas, como densidad de parénquima axial, crassulas y punteaduras en los campos de cruzamiento, lo cual resulta significativo para la identificación de especies fósiles. En base a los anillos de crecimiento y parámetros ecológicos se procuró caracterizar la periodicidad foliar de las mismas. En efecto, el conjunto de los nuevos datos brinda información para correlacionar madera fósil picnoxilica con caracteres diagnósticos compatibles a las especies *Podocarpus*.

Palabras clave: Especies neotropicales; método de Falcon-Lang; parénquima axial; Podocarpaceae; Podocarpoxylon.

Abstract

The species *Podocarpus parlatorei* Pilg. 'pino del cerro' and *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. 'piñeirinho' are conifers native to South America. They occur in the cloud forests of the Yungas biogeographical province and in the Araucaria, Parana, and Atlantic forest provinces. In paleobotanical analyses, particularly palaeo-xylological, detailed descriptions of the anatomical characteristics of extant woods are necessary and important for identifying their systematic category and taxonomic relationships, and for studying their biogeographical history. The aim of this study is to characterize and identify the differences in the secondary xylem of two *Podocarpus* species to obtain anatomical information of systematic and taxonomic interest, with a view to furthering our understanding of their physiology. Microtomy was used to obtain the three sections for microscopic observation of the wood. The descriptions were based on the guidelines and terminology of the International Association of Wood Anatomists (IAWA). The results reveal differences in qualitative and quantitative characteristics, such as axial parenchyma density, the presence of crassules, and the number of pits per cross-field in earlywood, which are significant for the identification of fossil species. Based on growth rings and ecological parameters, an attempt was made to characterize their leaf periodicity. In effect, the new data as a whole provide information that allows picnoxilic fossil wood to be correlated with diagnostic characteristics consistent with the *Podocarpus* species.

Keywords: Axial parenchyma; Falcon-Lang method; neotropical species; Podocarpaceae; Podocarpoxylon.

INTRODUCCIÓN

Una forma de caracterizar y diferenciar las especies leñosas es mediante la observación y análisis de la anatomía de la madera, por medio de la cual se obtiene información no solo de su taxonomía sino también de la ecología, dendrocronología y tecnología (León y Espinoza de Pernía, 2001). La naturaleza multidisciplinaria de la aplicación del estudio de la anatomía de la madera tiene implicancia además en el contexto del cambio climático, el cual altera el crecimiento de los árboles y, por consiguiente, las características y la calidad de la madera.

En el área de la paleobotánica, el estudio de la madera permitió grandes avances en la historia biogeográfica de las especies angiospermas como las gimnospermas (Brea y Zucol, 2007; Ramos *et al.*, 2024). El estudio de la madera fosilizada, conocido como **paleoxilología**, se enfoca en analizar esos restos vegetales preservados. Las características de la anatomía nos revelan en parte la vegetación, el clima y la geología del pasado. La anatomía microscópica del fósil se observa bajo el microscopio y se analizan los patrones y ordenamientos de las células que componen el xilema en el transporte y resistencia del árbol. El análisis permite clasificar la madera y relacionarla con familias o especies de plantas actuales o extintas. La lectura de anillos de crecimiento en la madera petrificada muestra registros de las condiciones ambientales, como sequías, cambios de temperatura, suelo y actividad volcánica de miles o millones de años atrás (Carlquist, 2001).

En el proceso de fosilización el árbol o madera una vez cubierto por capas de sedimentos, el material orgánico queda aislado del oxígeno. Esto detiene casi por completo la putrefacción aeróbica, permitiendo que la estructura celular de la madera se conserve intacta a nivel microscópico mientras comienzan cambios químicos. Los minerales rellenan los huecos y las paredes celulares orgánicas (celulosa y lignina) comienzan a disolverse muy lentamente. Posteriormente, átomo por átomo, el mineral (cuarzo o calcedonia) reemplaza la materia orgánica original (Allison, 1988). Este proceso es tan preciso que se pueden estudiar los anillos de crecimiento y las estructuras celulares miles o millones de años después (Schopf, 1975; Serrano-Brañas y Reyes-Luna, 2014). Los datos ecológicos y climáticos actuales son la base para estudiar el material paleobotánico (actualismo). Sin embargo, se requiere cubrir varios factores significativos como la evolución biológica, plasticidad ecológica específica, proceso tafonómico, factores exógenos cambiantes para corregir sesgos metodológicos (Serrano-Brañas y Reyes-Luna, 2014). Con el enfoque del pariente vivo más cercano o análogo moderno se agrupan múltiples descendientes actuales de un fósil para hallar un área de superposición climática, reduciendo el margen de error de usar una sola especie (Mosbrugger, 1999; Ramos, 2015).

Con el presente aporte se pretende ofrecer material de referencia para el análisis paleoxilológico cuando se analiza madera picnoxílica y entender las características eco-anatómica de *Podocarpus parlatorei* Pilg. y *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. de acuerdo a su distribución geográfica. La identificación taxonómica del xilema petrificado o permineralizado depende no solo de la preservación del material, sino también de la disponibilidad de bases de datos anatómicos y del material de referencia (Ramos, 2015). El xilema es el tejido conductor de nutrientes en las plantas leñosas, incluye la conducción de agua, el soporte estructural y el almacenamiento (Dickison, 2000; Mai *et al.*, 2022). A lo largo de su crecimiento, los árboles adaptan continuamente la estructura de su xilema en respuesta a las tensiones ambientales y mecánicas (Baas *et al.*, 2004; Fonti *et al.*, 2010).

En el caso de las Coníferas la anatomía de la madera es bastante homogénea y simple (picnoxilica) (Del Fueyo, 1989), por lo cual el proceso de identificación taxonómica requiere de observaciones minuciosas particulares para alcanzar niveles genéricos y/o específicos de diferenciación. Se compone de traqueidas alargadas (células conductoras de agua y minerales), que ocupan el 95 % del volumen de madera, y de radios parenquimáticos que almacenan materiales y proporcionan conducción lateral. Las traqueidas producidas por el cámbium, por lo general, al principio de la temporada desarrollan paredes más delgadas y el diámetro es superior en comparación a las que desarrollan al final de temporada (Greguss, 1955; Boureau, 1956; Bamford y Corbett, 1994). El grupo de las Pinaceae, por ejemplo, adquieren canales resiníferos axiales o radiales, las especies Podocarpaceae tienen tipos de células adicionales conocidas como parénquima axial xilemático que almacenan nutrientes (Gothan, 1905; Tortorelli, 1956). Particularmente, *Podocarpus parlatorei* y *P. lambertii* son especies neotropicales nativas que tienen información de la anatomía de la madera bastante acotada. Gasson *et al*. (2011) realizaron una descripción parcial de las características anatómicas de *P. parlatorei* siguiendo los lineamientos de la Asociación internacional de anatomistas de la madera (IAWA, 2004). Tortorelli (1956) brinda una descripción bastante completa de la ecología de la especie y una descripción general de la anatomía de la madera. Del Fueyo (1989) describió la anatomía del xilema de una rama de *P. parlatorei.* En cuanto a *P. lambertii*, De Paula *et al*. (2000) describieron de forma parcial la anatomía de la madera, mientras que Maranho *et al.* (2006) y Siegloch y Marchiori (2015) probablemente presentaron la descripción más completa de esta especie, detallando las características de punteaduras en traqueidas y en los campos de cruzamiento a diferentes alturas del tronco de individuos que crecieron en el sur de Brasil. El requerimiento de parámetros más precisos de los elementos que componen el xilema e imágenes representativas, tanto en el leño temprano como en el leño tardío de *P. lambertii* y *P. parlatorei*, motivó la realización del presente estudio.

En este trabajo se describen y esquematizan los principales caracteres cualitativos y cuantitativos de la anatomía de la madera de ambas especies, con especial énfasis en aquellos rasgos que presentan valor diagnóstico. A partir de los caracteres cuantitativos proporcionamos parámetros eco-anatómicos del xilema a través del análisis de los anillos de crecimiento y caracterizamos en parte la fenología de las especies. En efecto, los resultados buscan ser aplicados para correlacionar madera fósil picnoxilica con caracteres diagnósticos compatibles a las especies de *Podocarpus* bajo estudio.

El registro fósil de Podocarpaceae y distribución geográfica del pino del cerro y piñeirinho

Las Podocarpaceae son coníferas morfológicamente diversas con un registro fósil críptico documentado desde el Pérmico (Ramos *et al.*, 2026). Los registros fiables más antiguos de Podocarpaceae provienen del Jurásico a nivel mundial y la mayoría de los géneros actuales aparecen en el registro fósil entre el Cretácico Superior y el Cenozoico temprano (Andruchow-Colombo *et al.*, 2023). En Argentina estos registros son destacables en la región Patagónica, mientras que los registros de edad más jóvenes (Pleistoceno-Holoceno) se dan en el noreste (Gnaedinger *et al.*, 2017; Ramos, 2015; Ramos *et al.*, 2026). Gothan (1905) estableció el género *Podocarpoxylon* a las especies fósiles con características afines a Podocarpaceae, ellas incluyen punteaduras contiguas y no contiguas, dispuestas en serie simple en las paredes radiales de las traqueidas; radios uniseriados y homocelulares; parénquima axial difuso; y campos de cruzamiento con punteaduras, generalmente de tipo cupressoide. Recientemente se estudiaron maderas fósiles, procedentes del noreste argentino y de edad Cuaternaria, afines a la anatómica de especies Podocarpaceae (Ramos *et al.*, 2026). Aunque en el trabajo de Ramos *et al.* (2026) se logró una asignación taxonómica quedo expuesta la falta de imágenes e información precisa sobre la anatomía de la madera de algunas especies actuales, lo cual impulso el presente aporte.

Podocarpus parlatorei (conocido como pino del cerro) es el único representante arbóreo autóctono endémico de Gimnosperma en el noroeste de Argentina, crece en los bosques montanos de la provincia biogeográfica Yungas con clima subtropical con estación seca (Fig. 1). Su presencia es común en manchones de laderas y quebradas, entre los 1200 y 1800 msnm (Tortorelli, 1956; Biloni, 1990; Anton y Zuloaga, 2013; Morrone *et al.*, 2022). Se trata de árboles con alturas que no superan los 20 m, con troncos que llegan a medir 1,5 m de diámetro (siendo frecuentes los 0,40-0,60 m), muy ramificado, hojas simples, lineares, falcadas, acuminadas, con semilla drupácea (Digilio y Legname, 1966; Anton y Zuloaga, 2013).

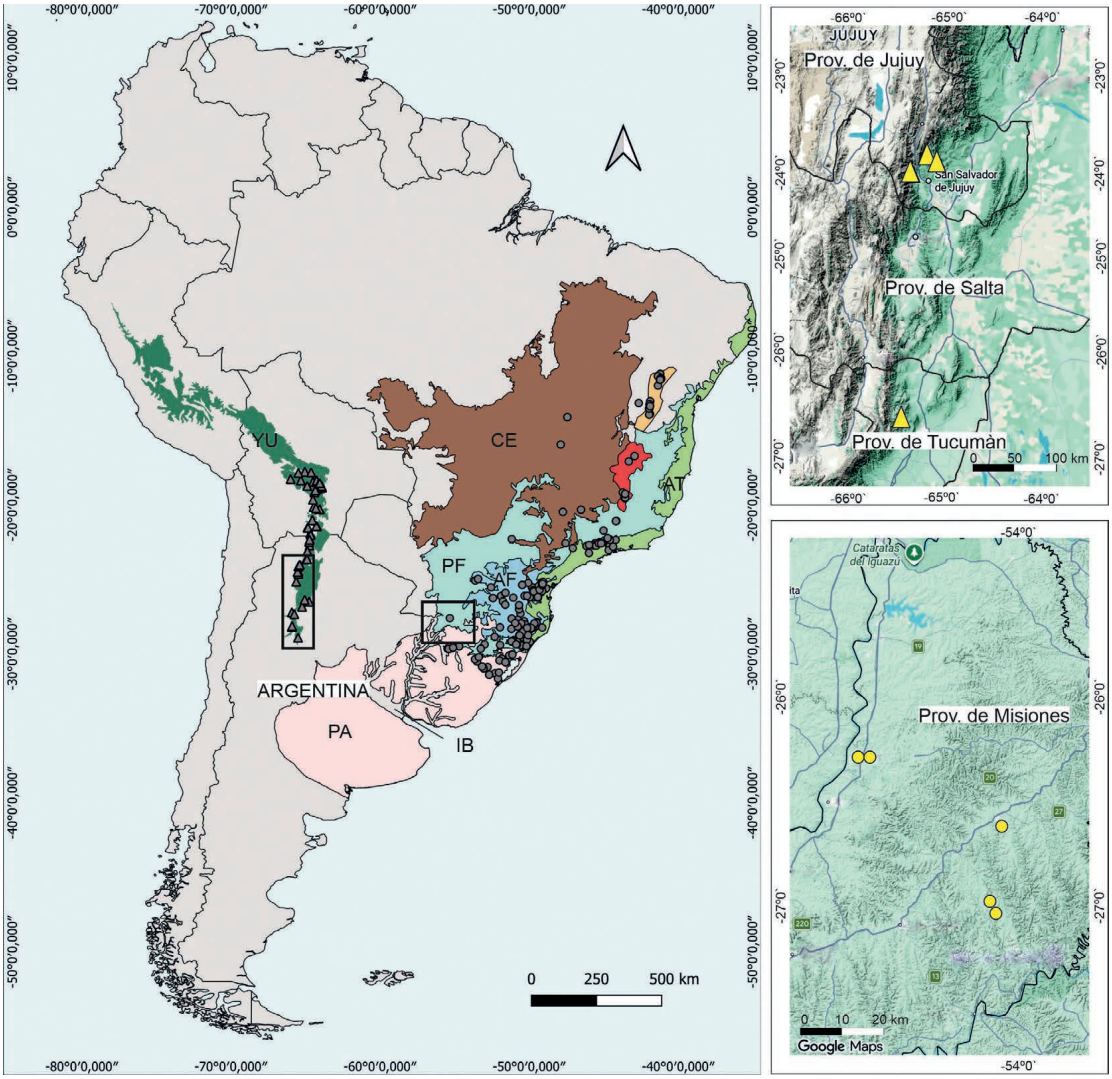


Fig. 1. Área de distribución de *Podocarpus lambertii* y *Podocarpus parlatorei* tomados de GBIF.org (04 de noviembre 2025) y proyectados al espacio geográfico de Sudamérica, utilizando el shapefile poligonal de la regionalización biogeográfica de Morrone *et al*. (2022). Puntos de colección de las muestras analizadas: *Podocarpus parlatorei* (representados en triángulos) y *Podocarpus lambertii* (representados por círculos) sobre capas de nivel (relieve) de Google Maps (03 de junio 2025). Códigos de las provincias biogeográficas involucradas en la distribución de las especies: AF: Bosque de Araucaria, AT: Atlántico, PF: Bosques del Paraná, CE: Cerrado, IB: Esteros del Iberá, PA: Pampeano, YU: Yungas.

Fig. 1. Distribution range of *Podocarpus lambertii* and *Podocarpus parlatorei* taken from GBIF.org (November 4, 2025), and projected onto the geographic area of South America using the polygonal shapefile from the biogeographic regionalization by Morrone *et al*. (2022). Collection sites of the analysed samples: *Podocarpus parlatorei* (represented by triangles) and *Podocarpus lambertii* (represented by circles) over Google Maps elevation layers (June 3, 2025). Codes for the biogeographic provinces involved in the species' distribution: AF: Araucaria Forest, AT: Atlantic, PF: Paraná.

Podocarpus lambertii (comúnmente llamado Piñeiriño, pino-bravo, o atambú-azú) es una especie nativa de las selvas húmedas del sur y sudeste de Brasil y el noreste de Argentina (provincias biogeográficas de Bosques de Araucaria, Bosque Atlántico y Bosque Paraná *sensu* Morrone *et al.*, 2022). El árbol tiene características perennifolias, alcanza los 12 m de alto y 1,5 m de diámetro en el tronco. Es una especie de sucesión o clímax tardía y tolerante a la sombra (Tortorelli, 1956; Bernardi *et al.*, 2020). Los caracteres exomorfológicos que diferencian a las especies aquí analizadas incluyen: *P. lambertii* tiene hojas de tamaño menor (hasta de 5 cm de largo) en comparación a *P. parlatorei.* Los conos femeninos son solitarios, sobre pedúnculos de 5-10 mm de largo en *P. lambertii* y 5-20 mm de largo en *P. parlatorei.* Los tamaños de las semillas varían en promedio en *P. parlatorei* 6-8 mm de largo, mientras que en *P. lambertii* no superan los 4 mm de largo (Tortorelli, 1956).

La madera de *Podocarpus* en general es de alta calidad, caracterizada por ser de color amarillo claro a marrón claro, con textura fina, grano recto y una notable estabilidad dimensional. Es una madera pesada 0,49-0,53 g/cm^3 fácil de trabajar y valorada para la construcción de estructuras (Aguilera, "com. pers.", 2026).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares corresponden a individuos con más de 0,15 m DAP colectados entre los años 2008 y 2024 en diferentes puntos de su distribución (Fig. 1, Tabla 1). Se incluyó al análisis del tejido xilemático de ramas laterales de *P. lambertii*, debido a la disponibilidad de material al momento del procesamiento en el laboratorio. Este último corresponde a las ramas del individuo PODLAM N° 65.

El material analizado forma parte de la xiloteca del laboratorio de anatomía de la Madera de la Universidad Nacional de Misiones (UNAM) bajo el código PODLAM Nº y PODPAR Nº (Tabla 1).

Los ejemplares no presentan rasgos de contaminación o afección por hongos u otros organismos al momento del procesamiento para obtener los preparados microscópicos.

Con el material seleccionado se procedió a una serie de pasos, por el método de microtomía, que consiste en obtener los cortes delgados para observar por transparencia en el microscópico óptico (Feijoo *et al.*, 2018).

De cada ejemplar se obtiene un cubo de 1 cm de lado, previamente orientados bajo lupa de modo de obtener cortes transversales (ST), longitudinales radiales (SLR) y longitudinales tangenciales (SLT), esenciales para el estudio del leño. Para lograr esto las muestras fueron tratadas inicialmente por hervor en agua a la que se le agregó unas gotas de detergente con el fin de ser ablandadas (Feijoo *et al.*, 2018). Este proceso se realiza hasta que el material se corte fácilmente con una cuchilla de micrótomo LA 35.

Tabla 1. Material estudiado. Número de ejemplares y procedencia.
Table 1. Studied material. Number of specimens and origin.

Especies	Código Lab N°	DAP (cm)	Ubicación / Provincias biogeográficas (P.B.) *sensu* Morrone *et al.* (2022)
Podocarpus parlatorei	PODPAR Nº 60	29	-24.128909, -65.351801 Capital Jujuy. P.B. Yungas
	PODPAR Nº 61	42	-24.131427, -65.270780 Capital Jujuy. Yungas
	PODPAR Nº 62	32	-24.116280, -65.475602 Potrero de Yala, Jujuy. P.B. Yungas
	PODPAR Nº 63	51,28	-26.779492, -65.326632 Horco molle, Tucumán. P.B. Yungas
	PODPAR Nº 64	47	-22.275423, -64.714618 Santa Victoria, Salta. Yungas
Podocarpus lambertii	PODLAM Nº 65	28	-26.404049, -54.664132 Eldorado, Misiones. P.B. Paranaense
	PODLAM Nº 66	20	-26.403941, -54.664177 Eldorado, Misiones. P.B. bosques del Paraná
	PODLAM Nº 67	50	-26.927259, -54.216198. Misiones. P.B. Bosque de Araucaria
	PODLAM Nº 68	52	-26.800207, -54.000539 San Pedro, Misiones. P.B. Bosque de Araucaria
	PODLAM Nº 69	35	-26.531516, -53.776339 San Pedro, Misiones. P.B. Bosque de Araucaria.

Posteriormente se realizaron los cortes de la madera ablandada con un micrótomo de deslizamiento marca Leica RM2125. El material cortado con un espesor de 20 μm fue deshidratado y posteriormente teñido. En este caso usamos una combinación con astra-blue o fast-green. Finalmente, el material fue montado en preparados fijos con bálsamo de Canadá.

Estas secciones se estudiaron con un microscopio óptico Nikon Eclipse E200 y se obtuvieron fotomicrografías con una cámara digital Nikon Coolpix S4. La descripción de la estructura de la madera blanda siguió las directrices propuestas por el Comité de la IAWA (2004).

Asimismo, se tuvo en cuenta la terminología desarrollada y utilizada por diversos autores (e.g. García Esteban *et al*., 2002), cuya nomenclatura y criterios fueron recopilados, sintetizados y estandarizados por Boura *et al.* (2021), preferentemente para nominar las punteaduras en los campos de cruzamiento, considerando el grado de abertura y de sus bordes.

Se calcularon valores promedios de los diámetros de las traqueidas del leño temprano y tardío en la sección transversal, los rangos máximos y mínimos se expresaron entre paréntesis (Tabla 1). Se midió la longitud de las traqueidas de ambas especies mediante analizador de calidad de fibra SERIE FQA-360 OPTex.

Para darle una caracterización a los anillos de crecimiento, seguimos el esquema de Creber y Chaloner (1984). Creber y Chaloner (1984) clasificaron los anillos de desarrollo o crecimiento de la madera temprana y tardía en seis tipos.

– **Tipo A:** anillos con poca madera temprana; transiciones pronunciadas en el límite entre madera temprana y tardía.

– **Tipo B:** anillos con una banda ancha de madera tardía; la transición a la madera tardía es más gradual.

– **Tipo C:** anillos con una transición muy gradual entre madera temprana y tardía; los anillos indican crecimiento en un ambiente con cambios graduales durante la temporada de crecimiento.

– **Tipo D:** anillos con una banda delgada de madera tardía; el límite entre madera temprana y tardía está bien marcado.

– **Tipo E:** anillos similares al tipo D, pero la transición a la madera tardía no es tan pronunciada.

– **Tipo O:** anillos resultantes de una situación donde todos los requerimientos de crecimiento están presentes constantemente, no se observa ningún cambio notable en el diámetro de las traqueidas.

El Método de Falcon-Lang (2000a, 2000b, 2003) relaciona la longevidad del follaje de un árbol de acuerdo a las características de los anillos de crecimiento. Se aplicó este método cuantitativo para caracterizar los anillos de crecimiento de las especies y calcular el tiempo en que *P. lambertii* y *P. parlatorei* renuevan su follaje considerando que se trata de especies perennes. Esto se obtiene calculando el valor promedio del diámetro radial de las traqueidas que componen los anillos de crecimientos de los ejemplares analizados, a partir de los mismos se obtiene una curva denominan suma algebraica acumulativa de la desviación de cada traqueida con respecto a la curva media o "*cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the mean curve*".

Al observar microscópicamente la madera, en corte transversal, se aprecia una discontinuidad entre células del leño tardío de un anillo y las células del leño temprano del anillo siguiente, a esta sección Falcon-Lang (2003) la denominado "límite de anillo". El término "incremento de anillo" hace alusión a la sección comprendida entre los dos límites de anillos adyacentes (Falcon-Lang, 2003). En este trabajo examinamos los incrementos de anillo mayores a 30 células de amplitud de los ejemplares 60, 63, 65, 68 y 69. A lo largo de cada incremento, se midieron los diámetros radiales de las traqueidas sucesivas, de cinco filas radiales vecinas. Se obtuvieron los valores medios de los diámetros de cada fila tangencial, los que fueron representados en una curva. Estos fueron la base para calcular la suma algebraica acumulativa de la desviación de la media de los diámetros promedios de cada fila tangencial respecto del promedio total de los diámetros del incremento

del anillo considerado. Este cálculo se representó gráficamente como una curva tendiente a cero en un eje de coordenadas cartesianas (curva CSDM = cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the mean) (Figs. 7 y 8). De estos datos se calcularon cuatro parámetros:

1) porcentaje de desviación de la curva.
2) porcentaje de leño tardío.
3) porcentaje de disminución celular.
4) índice de marcado de anillo.

El porcentaje de desviación (**1**) fue determinado de acuerdo al método de Falcon-Lang (2000b). El porcentaje de leño tardío (**2**) fue calculado usando el método desarrollado por Creber y Chaloner (1984). Se consideró la posición del límite leño temprano/leño tardío en el punto en que la curva CSDM tiende por última vez a cero. El porcentaje de disminución deriva (**3**) del cálculo de la diferencia entre el diámetro celular radial máximo y el mínimo en cada incremento de anillo, y la división de ésta por el diámetro celular máximo (Falcon-Lang, 2000a). El índice de marcado de anillo (**4**) fue establecido como el producto porcentual entre el porcentaje de leño tardío y el porcentaje de disminución (Falcon-Lang, 2000b). Estos valores son relacionados con las características de los anillos de crecimiento de otras especies perennes y caducifolias, de esta forma por comparación se estima el periodo que le lleva a las especies *Podocarpus* aquí analizadas en renovar sus hojas.

RESULTADOS

Descripción anatómica

Podocarpus parlatorei

Material estudiado.— Tres cortes microscópicos de cada individuo. PODPAR Nº 60, 61, 62, 63 y 64 (Tabla 1, Fig. 2A-F, Fig. 3A-G).

Descripción.— En ST, los anillos de crecimiento definidos; en todas las muestras se observa una ligera transición gradual del leño temprano al leño tardío (Fig. 2A, C). De acuerdo a la clasificación de Creber y Chaloner (1984) corresponden al anillo tipo D. En **el leño temprano** las traqueidas tienen contorno ovalado a poligonal, dispuestas radialmente a ligeramente irregular. El diámetro tangencial promedio es de 28 (18-40) μm, diámetro radial promedio es de 27 (20-42) μm (Fig. 3A, C).

En **el leño tardío** las traqueidas tienen contorno rectangular debido a la compresión radial de las mismas, están dispuestas o alineadas radialmente. El diámetro tangencial es de 22 (14- 33) μm, diámetro radial es de 15 (12-17) μm. Se observa en promedio 4 (1-7) hileras de traqueidas entre radios tanto en leño temprano como tardío (Fig. 3A, C).

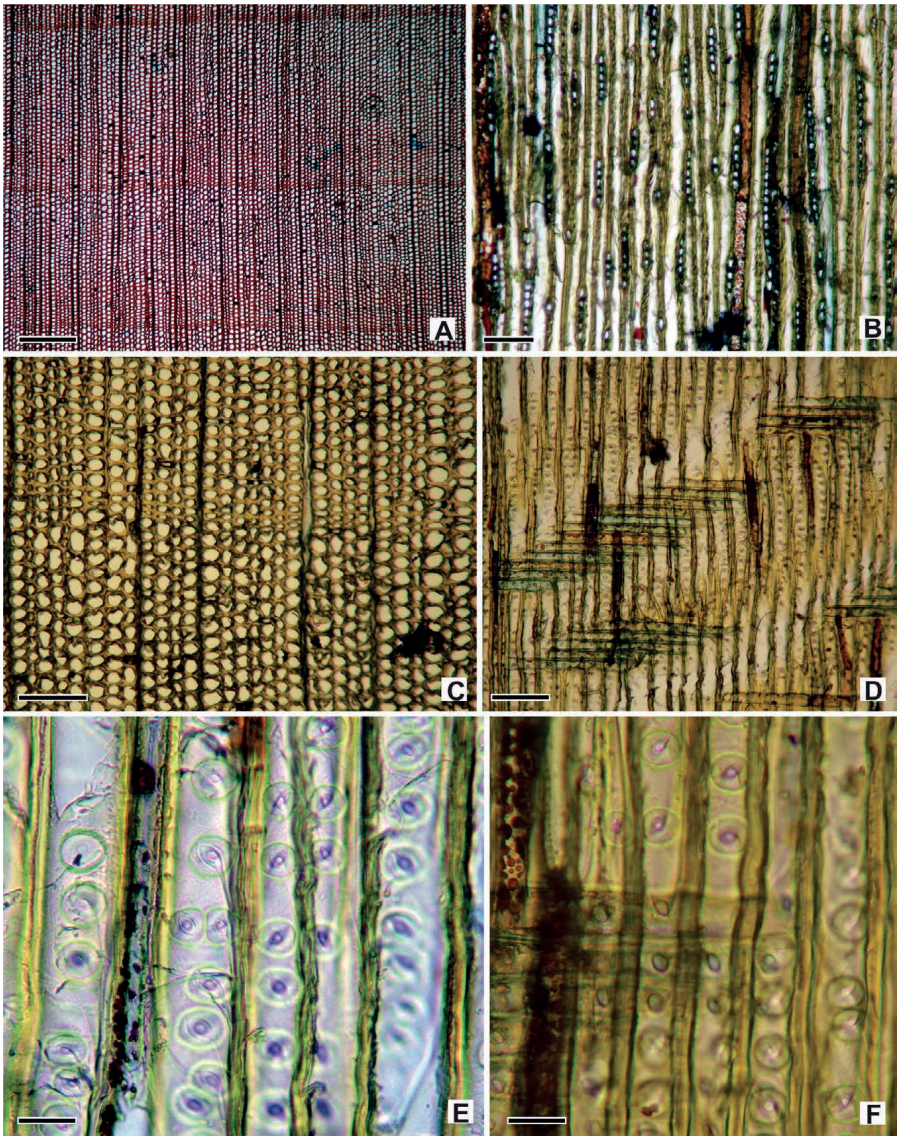


Fig. 2. *Podocarpus parlatorei.* A) Vista general de anillo de crecimiento amplio. B) Radios uniseriados y parénquima axial con depósitos en el interior. C) Detalle de leño tardío constituido por una o dos hileras de traqueidas comprimidas y del parénquima axial difuso. D) Vista general de punteaduras de las traqueidas en plano longitudinal radial. E) Punteaduras uniseriadas no contiguas predominantes, rara vez con punteaduras opuestas. F) Una punteadura por campo de cruzamiento de tipo podocarpoide *sensu* Boura *et al*. (2021). Escala gráfica: A = 300 μm, B- D = 100 μm, E, F = 15 μm.

Fig. 2. *Podocarpus parlatorei.* A) General view of a wide growth ring. B) Uniseriate rays and axial parenchyma with deposits. C) Detail of latewood consisting of one or two rows of compressed tracheids, diffuse axial parenchyma. D) General view of pits on radial tracheid walls. E) 1-seriate non-contiguous pits on radial tracheid walls, rare opposite pits. F) One pits per cross-field of the podocarpoid type *sensu* Boura *et al*. (2021). Scale bar: A = 300 μm, B-D = 100 μm, E, F = 15 μm.

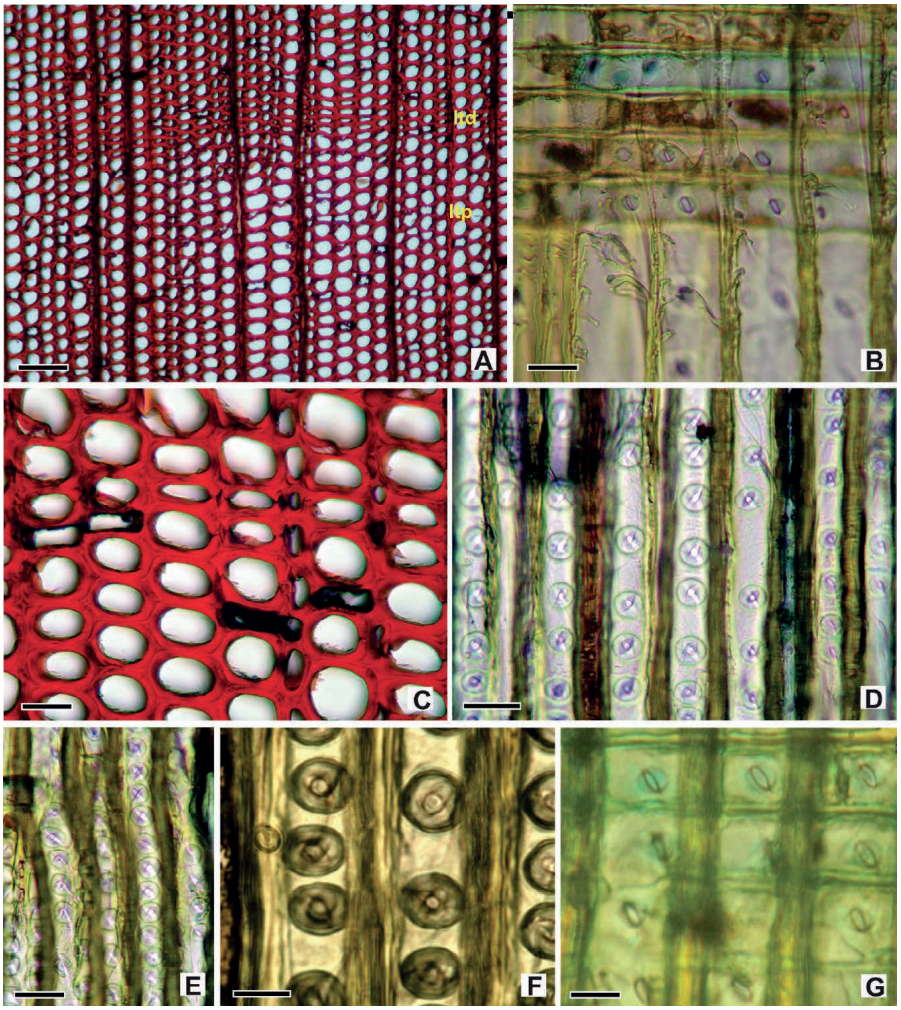


Fig. 3. *Podocarpus parlatorei*. A) Detalle del inicio del crecimiento de leño temprano. B) Detalle de radios homocelulares con paredes lisas. C) Detalle de distribución de parénquima axial en sección transversal. D y F) Punteaduras uniseriadas circulares no contiguas en paredes radiales de las traqueidas. E) Detalle de punteaduras no contiguas y contiguas en paredes radiales de las traqueidas. G) Detalle de punteaduras tipo cupressoide (sensu IAWA) en los campos de cruzamiento. Escala gráfica: A = 100 μm, B-E = 20 μm, F-G = 10 μm.

Fig. 3. *Podocarpus parlatorei* A) Detail showing the start of early wood growth (arrow). B) Detail of homocellular rays with smooth wall. C) Detail of the distribution of axial parenchyma in a cross-section. D y F) Non-contiguous, circular, uniseriate pits on the radial tracheid walls. E) Detail of non-contiguous and contiguous pits on the radial tracheid walls. G) Detail of cupressoid-type cross-field pits (sensu IAWA). Scale bar: A = 100 μm, B-E = 20 μm, F-G = 10 μm.

Las paredes de las traqueidas que forman el leño tardío y temprano no mostraron diferencias en espesor, es de 3 (2-3,5) μm (Fig. 3A, C).

Parénquima axial difuso (Fig. 3A, C). Al observar que el parénquima es más denso en *P. lambertii* se calculó la densidad siendo en promedio de 88 (70-90) células de parénquima por mm cuadrado. En cada hilera de un anillo de crecimiento constituida por 37 traqueidas 2,2 son células de parénquima axial.

En SLR, en el leño temprano las traqueidas presentan punteaduras areoladas uniseriadas no contiguas y menos frecuentes contiguas, circulares a ligeramente ovaladas, con un diámetro promedio de 7 (6-8) μm (Figs. 2D-E, 3D-F). La longitud promedio de las traqueidas es de 1610 μm. Los radios son homocelulares con paredes horizontales y verticales lisas, extremos biselados (Fig. 3B, D). En promedio las células radiales tiene una altura de 17 (15-23) μm (Fig. 3B, D).

En los campos de cruzamiento se observa una punteadura circular u oval por campo, rara vez dos punteaduras. Las punteaduras, son areoladas – podocarpoide *sensu* Boura *et al.* (2021) o cupressoide (*sensu* IAWA, 2004) y tienen un diámetro de 5 (3,5-6) μm (Figs. 2F, 3B, G).

En SLT, el parénquima radial y axial presentan contenido oscuro en su interior (Figs. 2B). Se contabilizan un promedio de 15 (12-19) radios por mm lineal (Fig. 2A-B). Son uniseriados, cada radio está constituido por 8 (1-19) células son medianos a altos de acuerdo a las descripciones de IAWA (2004). Presentan una longitud promedio (altura) de 135 (45-325) μm y un ancho de 15 (13-18) μm (Fig. 2B).

Podocarpus lambertii

Material estudiado.— Tres cortes microscópicos de cada individuo. PODLAM Nº 65-69 (Tabla 1, Fig. 4A-F, Fig. 5A-H).

Descripción.— En ST, los anillos de crecimiento definidos en todas las muestras por una ligera transición gradual de la madera tardía a la temprana (Fig. 4A, C). Corresponde al tipo D de la clasificación de Creber y Chaloner (1984).

En el leño temprano las traqueidas estan dispuestas radialmente, tienen contorno poligonal a cuadrangular, menos frecuente oval en comparación *a P. parlatorei*. El diámetro tangencial promedio es de 25 (12-35) μm; diámetro radial promedio 23 (15-40) μm (Fig. 4E).

En el leño tardío las traqueidas poseen contorno oval a rectangular por compresión radial, el diámetro tangencial promedio es de 18 (13-27) μm y el diámetro radial promedio es de 10 (7-16) μm, más comprimidas que las traqueidas del leño tardío de *P. parlatorei* (Fig. 5D).

Las paredes de las traqueidas tanto en leño temprano como tardío no tienen diferencias, el espesor promedio es de 3 (2-5) μm (Fig. 4E, 5D). Entre un radio y el siguiente hay en promedio 5 (1-8) hileras de traqueidas.

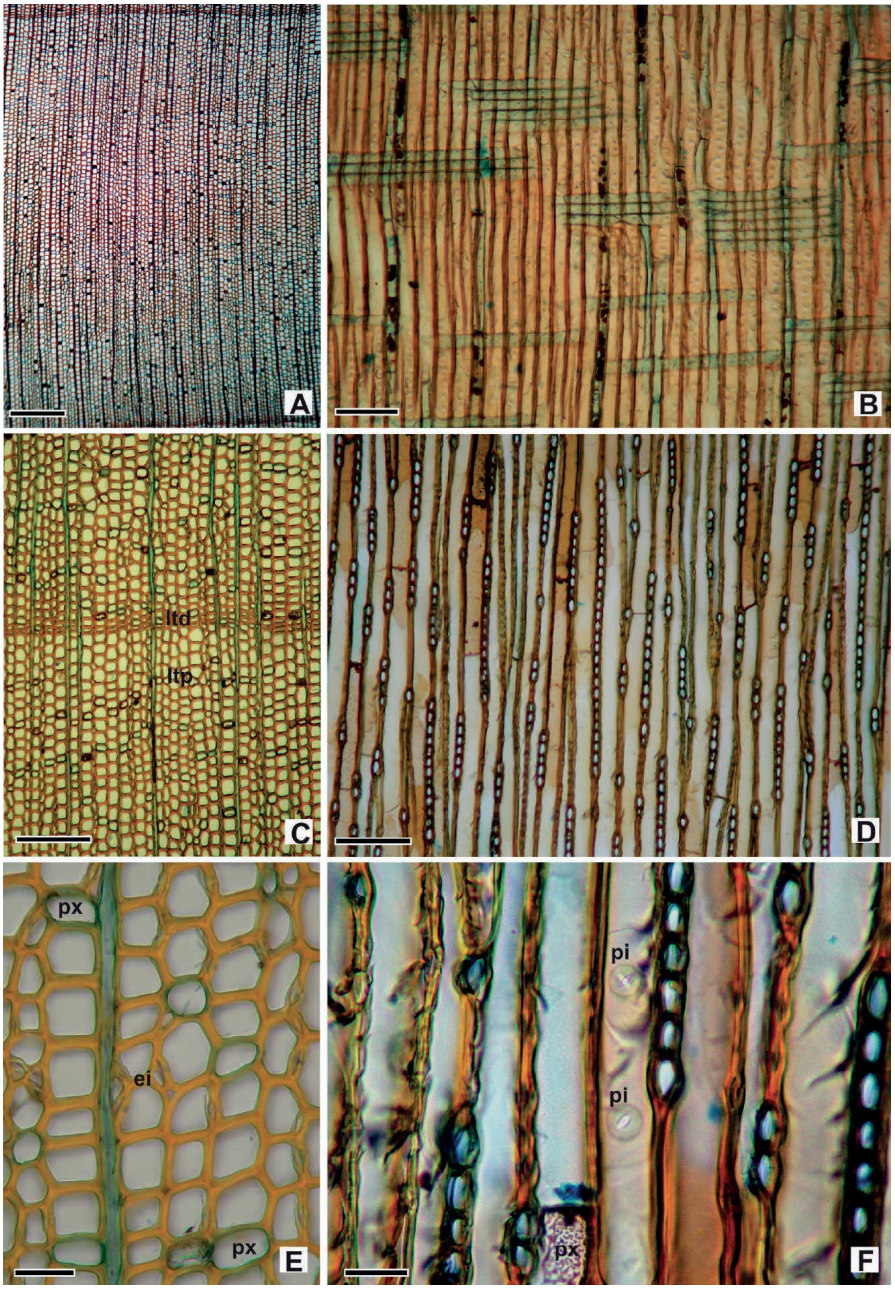


Fig. 4. *Podocarpus lambertii*. A) Vista general de anillos de crecimientos amplios (ltd, ltp). B) Vista general de radios constituidos por células procumbentes y parénquima axial con depósitos. C) Parénquima axial difuso predominante. D) Detalle de radios uniseriados y alta frecuencia de parénquima axial. E) Detalle de parénquima axial (px), espacios intercelulares (ei) y traqueidas con paredes delgadas. F) Detalle de radios uniseriados cortos, punteaduras uniseriados (pi) en paredes tangenciales de las traqueidas y depósitos en parénquima axial (px). Escala gráfica: A = 400 μm, B, D = 100 μm, C = 200 μm, E-F = 20 μm.

Fig. 4. *Podocarpus lambertii.* A) General view of wide growth rings (ltd, ltp). B) General view of rays consisting of procumbent cells and axial parenchyma with deposits. C) Predominantly diffuse axial parenchyma. D) Detail of uniseriate rays and a high frequency of axial parenchyma. E) Detail of axial parenchyma (px), Intercellular spaces (ei) and thin-walled tracheids. F) Detail of short uniseriate rays, uniseriate pits on the tangential tracheid walls (pi) and deposits in the axial parenchyma (px). Scale bar: A = 400 μm, B, D = 100 μm, C = 200 μm, E-F = 20 μm.

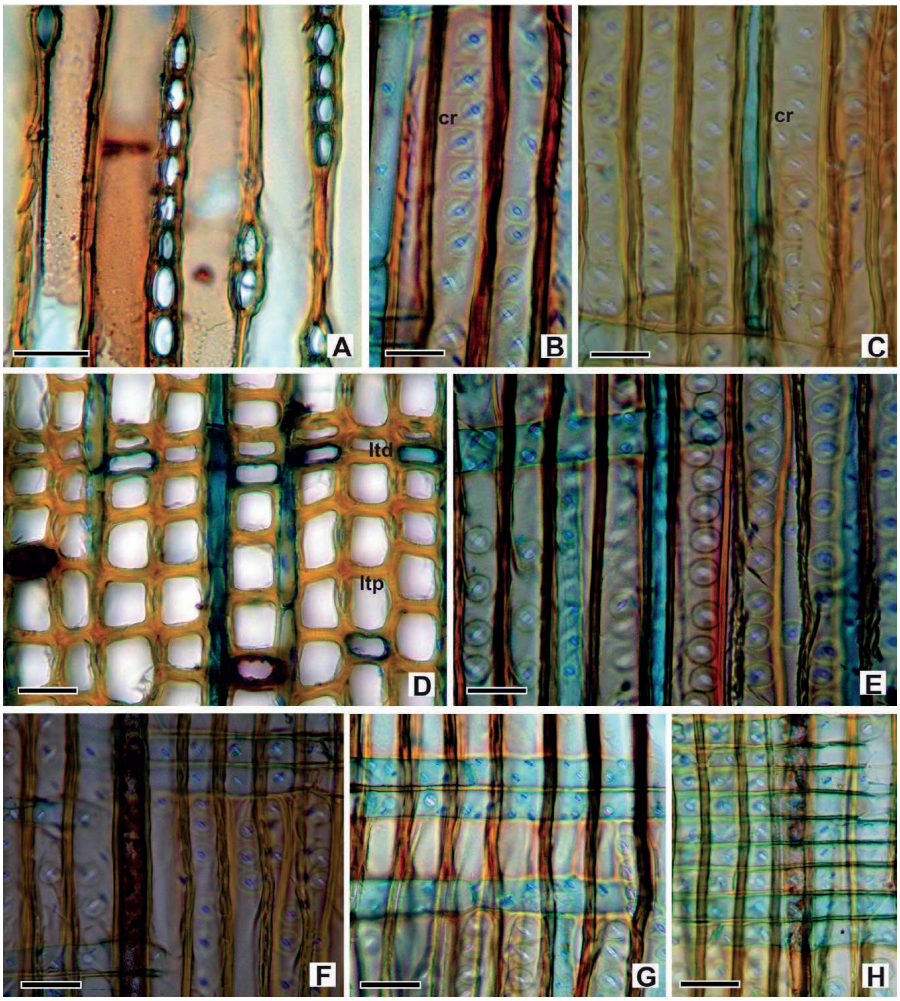


Fig. 5. *Podocarpus lambertii.* A) Detalle de radios uniseriados. B y C) Punteaduras uniseriadas contiguas y no contiguas, se observan crassulas (cr) y punteaduras biseriadas y opuestas de forma muy poco frecuente. D) Detalle de traqueidas en el leño temprano (ltp) y tardío (ltd). E-H) Detalle de una o dos punteaduras tipo cupressoide (podocarpoide *sensu* Boura *et al*., 2021) por campo de cruzamiento, células de radios con paredes lisas y detalle de punteaduras no contiguas y contiguas en las paredes radiales de las traqueidas. Escala gráfica: A-H = 20 μm.

Fig. 5. *Podocarpus lambertii.* A) Detail of uniseriate rays. B y C) Contiguous and non-contiguous uniseriate pits; crassules (cr) and biseriate-opposite pits are very rare on the radial tracheid walls. D) Detail of tracheids in earlywood (ltp) and latewood (ltd). E-H) Detail of one or two cupressoid-type pits (podocarpoid sensu Boura *et al*., 2021) per cross-fields, ray cells with smooth walls, and detail of non-contiguous and contiguous pits on radial tracheid walls. Scale bar: A-H = 20 μm.

El parénquima axial es difuso (Fig. 4B, C, E, 5D). La densidad de parénquima axial promedio es de 190 (178-199) células de parénquima x mm^2. Es decir, en una hilera de 37 traqueidas de un anillo de crecimiento hay en promedio 5 células de parénquima axial, el doble de densidad en comparación a *Podocarpus parlatorei.* En todas las muestras se observan breves espacios intercelulares (Fig. 4E).

En la SLR, las traqueidas presentan punteaduras uniseriadas contiguas y menos frecuentes no contiguas, areoladas, circulares a ligeramente ovaladas, con un diámetro promedio de 13 (12-15) μm (Fig. 5B, C, E, F), rara vez parcialmente biseriadas alternas no contiguas u opuestas con crassulas (Fig. 5B, C). Los radios son homocelulares, sus paredes horizontales y verticales son lisas, con extremos biselados (Fig. 4B, 5E-H). La altura promedio de estas células es de 16 (15-18) μm. Cada campo de cruzamiento contiene una y dos punteaduras circulares a ovaladas separadas o dispuestas en pares. Son de tipo podocarpoide (*sensu* Boura *et al.*, 2021) y miden 10 (9-11) μm de diámetro (Fig. 5E-H).

En la SLT, la longitud promedio de las traqueidas es de 1589 μm.

El parénquima radial presenta contenido oscuro en su interior (Figs. 4F, 5D, F). La altura promedio de los radios es de 14 (1-28) células, longitud promedio 162 (15-450) μm y un ancho de 13 (10-15) μm, son uniseriados y medianas a altas (Figs. 4D, F, 5A). Se contó 13 (12-19) radios por mm lineal (Fig. 4D).

Podocarpus lambertii – Anatomía de rama lateral

Material estudiado.— Tres cortes microscópicos del individuo. PODLAM Nº 65 (Tabla 1).

Descripción.— En ST los anillos de crecimiento son poco distinguibles, constituidos por una fila de traqueidas o sin diferenciación de leño tardío y leño temprano, es decir con crecimiento constante (Fig. 6A). Corresponde al tipo 0 a D de la clasificación de Creber y Chaloner (1984).

Las traqueidas presentan contorno ovalado a poligonal, dispuestas radialmente desde la médula con incremento de filas o hileras entre los radios. En promedio 5 (1-8) hileras de traqueidas entre radios. Diámetro tangencial promedio 25 (15-30) μm; diámetro radial promedio 23 (10-40) μm. Los diámetros radiales de las traqueidas en las ramas van incrementando desde el centro hacia la periferia. El diámetro radial promedio en el leño tardío es bajo entre (12) 10-18 μm. Este promedio se tomó de la única hilera tangencia de traqueidas (Fig. 6C) que compone el leño tardío. Paredes de las traqueidas con un espesor promedio de 3 (2-3) μm (Fig. 6C), no mostraron diferencias entre el leño temprano y tardío. Las muestras presentan breves espacios intercelulares (Fig. 6C). Parénquima axial difuso (Fig. 6A, C), 20 células de parénquima axial por mm^2, una densidad bastante baja en comparación al leño de la especie. El diámetro radial promedio de las células de parénquima axial es de 8 (7-19) μm.

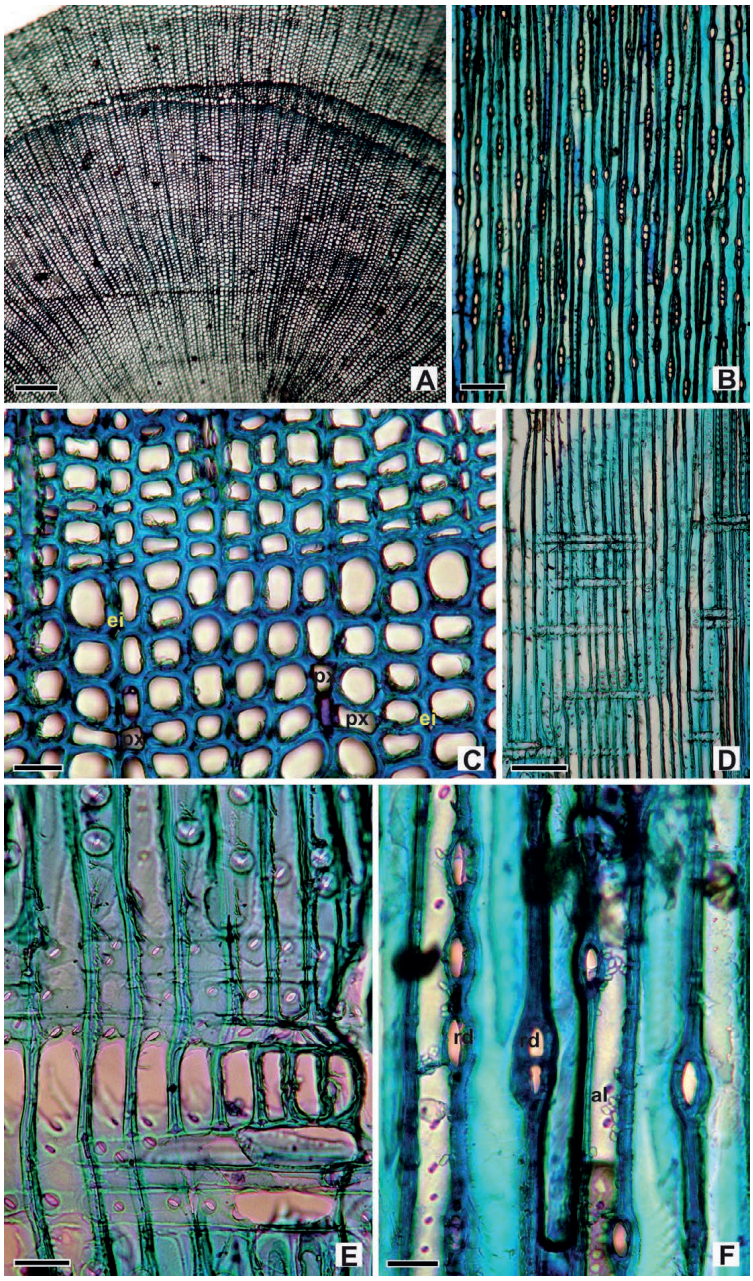


Fig. 6. *Podocarpus lambertii,* rama lateral. A) Vista general de disposición de traqueidas. B) Vista general de radios uniseriados con predominio de radios unicelular. C) Detalle de traqueidas en zona de diferenciación de leño temprano con leño tardío, parénquima axial difuso (px) y espacios intercelulares perceptibles (ei). D) Vista general de radios cortos con dos y una célula de altura. E) Predominio de dos y una punteadura por campo de cruzamiento. F) Detalle de parénquima radial constituido por una célula (rd) y granos de almidón (al) en el interior del parénquima axial. Escala gráfica: A = 200 μm, B, D = 100 μm, C, E-F = 20 μm.

Fig. 6. *Podocarpus lambertii*, branch anatomy. A) General view of tracheid arrangement. B) General view of uniseriate rays with a predominance of unicellular rays. C) Detail of tracheids in the transition zone between earlywood and latewood, axial parenchyma (px) and intercellular spaces (ei). D) General view of short rays with two- and one-cell-high. E) Predominance of two- and one-pits per cross-field. F) Detail of radial parenchyma consisting of a single cell (rd) and starch grains (al) inside axial parenchyma. Scale bar: A = 200 μm, B, D = 100 μm, C, E-F = 20 μm.

En SLR, las traqueidas presentan punteaduras uniseriadas no contiguas y menos frecuentes contiguas, areoladas, circulares a ligeramente ovaladas, con un diámetro promedio de 13 (13-15) μm (Fig. 6D-E), punteaduras biseriadas opuestas raras. El parénquima axial en la SLR presenta en su interior paredes lisas y granos de almidón de forma alargada-oval a riñonadas (Fig. 6F). Los radios son homocelulares, sus paredes horizontales y verticales son lisas, con extremos biselados (Fig. 6D-F). La altura de cada célula radial en promedio mide 17 (15-20) μm. Se observaron campos de cruzamiento con 1-2 punteaduras con alta frecuencia y raros 4 punteaduras, separados o dispuestos de dos en dos. Son del tipo podocarpoide *sensu* Boura *et al.* (2021). Estas punteaduras tienen un diámetro promedio de 8 (7-9) μm (Fig. 6D-E).

En SLT, en promedio el leño está conformado por 17 (15-17) radios por mm lineal (Fig. 6A-C). Los radios uniseriados, están constituido en promedio por 4 (1-6) células en altura. Tienen una altura promedio de 65 (18-150) μm y 8-10 μm de ancho, son muy cortos (Fig. 6B, F). El 40% de los radios están constituidos por una célula de alto, el 33% tiene dos células de alto, el 16% de los radios tiene tres células de alto y el resto (11%) tiene más de 4 células en altura.

DISCUSIÓN

Comparaciones de las especies *Podocarpus*

Tanto *P. parlatorei* como *P. lambertii* tienen particularidades que las distinguen, una de ella es la amplitud del leño temprano en los anillos de crecimiento. *Podocarpus parlatorei,* por ejemplo, desarrolla una amplitud que va desde 49 - 62 traqueidas hasta llegar al leño tardío, coincidiendo con los datos obtenidos por Tortorelli (1956). En *P. lambertii* los anillos de crecimiento si bien tienen un breve leño tardío, de dos hileras tangenciales de traqueidas en promedio (Fig. 4C), la amplitud del leño temprano va desde los 35 a 102 hileras de traqueidas. En referencia a esto Larcher (2000) señala que la disponibilidad de agua es uno de los factores más influyentes sobre el crecimiento en diámetro de la planta y en el desarrollo predominante del leño temprano de los anillos de crecimiento. Las zonas de delimitación de los anillos de crecimiento se formaron cuando la actividad del cambium vascular se detiene durante la estación seca y/o fría. Cuando se restringe el agua en el sistema la división celular se vuelve más lenta, como consecuencia se forman menos traqueidas y se reduce el espesor de la capa de crecimiento (Williams-Linera *et al*., 2025). Ambas especies aquí analizadas crecen en áreas relativamente húmedas, principalmente *P. lambertii*, con altos valores de precipitación anual (*ca*. 1000 mm/año), esto se refleja en las características de sus anillos de crecimientos con interrupciones breves de desarrollo de leño tardío (relacionada a la estación invernal) formado por dos o tres hileras de traqueidas.

Tabla 2. Características cuantitativas de *Podocarpus parlatorei* y *Podocarpus lambertii* (leño y rama lateral o primaria): LTd = leño tardío; LT = leño temprano.

Table 2. Quantitative features of *Podocarpus parlatorei* and *Podocarpus lambertii* (wood and primary branches): LTd = latewood; LT = earlywood.

Estructura	Caracteres (μm)	*Podocarpus parlatorei*	*Podocarpus lambertii*	*Podocarpus lambertii* Rama lateral
Parénquima axial	X mm2	88	190	20
Crassulas		-	raras	-
Traqueidas	Diam. Tang. LTd (μm)	22 (14- 33)	18 (13-27)	
	Diam. Rad. LTd (μm)	15 (12-17)	10 (7-16)	
	Diam. Tang. LT	25 (18-40)	25 (12-35)	25 (15-30)
	Diam. Rad. LT	27 (20-42)	23 (15-40)	23 (10-40)
	Espesor de pared	3 (2-3,5)	3 (2-5)	3 (2-3)
	Longitud	1610	1589	
	Punteaduras radiales	Uniseriadas	Uniseriadas, rara biseriada	Uniseriadas, rara biseriada
Campos de cruzamientos	Tipo	Podocarpoide (Boura *et al*. 2021), cupressoide (IAWA)	Podocarpoide (Boura *et al*. 2021), cupressoide (IAWA)	Podocarpoide (Boura *et al*. 2021), cupressoide (IAWA)
	N°	1–2	1–2	1 (2-4)
Parénquima radial	Alto	135 (45-325)	162 (15-450)	65 (18-150)
	Ancho	15 (13-18)	13 (10-15)	9 (8-10)
	N° de células	8 (1-19)	14 (1-28)	4 (1-6)

Los bosques montanos donde crece *P. parlatorei* reporta temperatura mínima de unos pocos días en la estación invernal, se suma a ello la alta nubosidad anual. La combinación de estos factores influye positivamente en la delimitación de anillos de crecimiento para esta especie (Tortorelli, 1956; Cabrera, 1976; Cintra *et al*., 2025).

Podocarpus lambertii habita en los bosques cálidos y húmedos atlánticos, con una estacionalidad poco perceptible, sin embargo, en las últimas décadas se registraron eventos de temperatura por debajo de lo normal en la estación invernal (SIGA, 2025). Datos etnográficos para Misiones y sur de Brasil informan heladas más frecuentes desde el año 1928 (Roth, 2000). Estos eventos de inviernos marcados debieron influir positivamente en la delimitación de anillos de crecimiento en los individuos aquí analizados. Sin embargo, al igual que *P. parlatorei*, se debe tener presente que en los bosques nublados tropicales y subtropicales las especies arbóreas pueden desarrollar anillos de crecimiento relacionado principalmente a la falta de horas luz (Cintra *et al*., 2025).

Maranho *et al.* (2006) en su análisis del leño de *P. lambertii* a diferentes alturas del tronco encontraron que la longitud de las traqueidas aumenta desde la médula hasta el cambium. Sin embargo, no encontró variación significativa en el diámetro de las traqueidas ni variación en el espesor de la pared celular. Los ejemplares de leño y rama de *P. lambertii* aquí analizados tampoco encontramos diferencias significativas en el espesor de la pared, pero si una variación en el diámetro radial de las traqueidas de los leños tardíos, debido a su desarrollo particular con compresión radial de las mismas (Tabla 2).

En cuanto a la longitud de las traqueidas hemos tomado medición de las traqueidas ubicadas a los 7 cm de la medula del tronco en el leño temprano y no se observaron diferencias significativas en ambas especies, siendo en promedio 1610 μm en *P. parlatorei* y 1589 μm en *P. lambertii.* En contraste, hemos observado que las traqueidas aquí analizadas son más cortas que las observadas por Siegloch y Marchiori (2015) en ejemplares de *P. lambertii* del sur de Brasil con una longitud promedio de 2408 (1660-2960) μm. La longitud de las fibras en la madera está determinada por una combinación de factores genéticos, anatómicos, ambientales y de (edad) desarrollo del árbol (Fernández-Golfín Seco *et al.*, 2020). Una combinación de estos factores, como ambiental o de edad, probablemente responden a las diferencias aquí observadas.

Del Fueyo (1989) en su estudio de la anatomía de la madera de ramas de *P. parlatorei* encontró de forma recurrente punteaduras biseriadas opuestas con crassulas en las paredes radiales de traqueidas, en el presente análisis esta característica fue observada sólo en un par de traqueidas de *P. lambertii* en leño principal (Fig. 5B, C), en *P. parlatorei* se observaron punteaduras uniseriadas no contiguas y menos frecuentes contiguas en plano radial y rara vez en el plano tangencial, en una traqueida se observó un par de punteaduras opuestas en plano radial (Fig. 2E). Las crassulas garantizan que el flujo de agua y sales minerales circule desde las raíces hacia las hojas sin obstrucciones en algunos árboles de coníferas y latifoliadas. En las especies aquí analizadas no desarrollaron estas estructuras de forma destacable. Sin embargo, aumentar el número de muestras nos brindara mejores certezas al respecto.

De acuerdo a Correa-Vásquez *et al*. (2010) las especies Podocarpaceae de Colombia se diferencias entre ellas principalmente en tres características: densidad de parénquima axial, disposición y tamaño de las punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas y altura de los radios. Los resultados aquí presentados concuerdan con los autores. Hemos observado que la densidad de parénquima axial en *P. lambertii,* es el doble en comparación a *P. parlatorei* (Figs. 3C, 5C). Esto coincide con las observaciones de Siegloch y Marchiori (2015) donde califica como abundante la presencia de parénquima axial en *P. lambertii.* Si bien Tortorelli (1956) expresa la presencia de parénquima axial en ambas especies no hace una distinción ni destaca a alguna en particular.

En *Podocarpus brasiliensis* de Laub. y la especie africana *Podocarpus henkelii* Stapf ex Dallim. & A.B.Jacks. el parénquima axial es casi imperceptible de acuerdo a las descripciones De Paula *et al.* (2000) y Phillips (1948) respectivamente.

En cuanto a los radios, las diferencias entre las especies analizadas se dieron en la altura siendo 325 μm en *P. parlatorei*, y no superando los 150 μm en *P. lambertii.* Tortorelli (1956) observó que los radios de *P. parlatorei* son muy variables entre 34 a 1140 μm.

Los radios no presentan diferencias significativas en cuanto a su morfología (son uniseriados). De acuerdo a la clasificación de la IAWA (2004) los leños de *P. parlatorei* y *P. lambertii* aquí analizados tienen radios medianos a altos. En *Podocarpus brasiliensis* descrito por Brandes *et al*. (2020) los radios son mas bajos, no registrándose radios con más de 15 células de altura. Un dato no menor que hemos observado en la anatomía de las ramas de *P. lambertii* es 100% radios muy bajos y alta frecuencia de radios constituidos por una célula (43%). Esto también fue observado en los radios de la rama analizada por Del Fueyo (1989) donde el 25% de los radios están constituidos por una célula.

Los radios en coníferas principalmente en Podocarpaceae están formados por parénquima radial, estos entran en contacto con las traqueidas a través de las punteaduras en los campos de cruzamiento (zona de contacto). Las punteaduras son porciones relativamente delgadas de la pared celular a través de las cuales las células adyacentes pueden comunicarse o intercambiar microelementos. En la publicación reciente de Ramos *et al.* (2026) (Tabla 1, pág. 103) se pueden observar detalles de las características de numerosas especies *Podocarpus* que crecen en diferentes partes del mundo, destacando la escasa diferencias entre ellas principalmente en la cantidad y tipo de punteaduras en los campos de cruzamientos.

A diferencia de las especies de Araucariaceae, las especies de *Podocarpus* presentan menor densidad de punteaduras tanto en los campos de cruzamiento como en las paredes radiales de las traqueidas (García-Esteban *et al*., 2002). Este rasgo en las especies *Podocarpus* está relacionado con la seguridad de la conducción del agua y de la comunicación entre traqueidas y radios (Boura *et al.*, 2021). Sumado a ello la presencia de areolas en las punteaduras brindan una mayor permeabilidad causado por el menor grosor de la pared primaria (García-Esteban *et al.*, 2002).

Tortorelli (1956) observó la frecuencia de 4 punteaduras por campo de cruzamiento siendo rara 1 en *P. lambertii,* como se mencionó más arriba en este trabajo observamos campos de cruzamientos de 1 o 2 punteaduras por campo. Sin embargo, en la anatomía de las ramas observamos unos pocos campos de cruzamiento con 4 punteaduras separadas. En cuanto al número y características de punteaduras en los campos de cruzamiento en *P. parlatoreí* coincidimos con las observaciones de Tortorelli (1956), esto es una punteadura por campo de cruzamiento, raramente 2 punteaduras con aberturas lenticular de forma oblicua (tipo Podocarpoide *sensu* Boura *et al.*, 2021). Otro dato relevante en el presente trabajo es el tamaño de las punteaduras en los campos de cruzamientos, *P. parlatorei* tiene un diámetro promedio de 5 (3,5-6) μm, en el caso de las punteaduras en los campos de cruzamientos de las ramas laterales de *P. lambertii* el diámetro es de 8 μm y en el leño de 10 μm de diámetro promedio.

Parámetros de caracterización de anillos de crecimientos según Falcon-Lang y otro aporte a los estudios paleoxilológicos

Cuando en la naturaleza los procesos de fosilización óptimos son generosos con el paleoxilologo y en una unidad geológica se recuperan más de tres individuos (troncos) fosilizados, en este caso del grupo de las plantas Gimnosperma, recurrentemente se busca aplicar análisis específicos para maximizar la lectura paleoecológica que los mismos nos provee. Una de las metodologías clásicas usadas en paleoxilología para el análisis de los anillos de crecimiento es el método de Falcon-Lang (2000a, b) (Bodnar y Artabe, 2007; Brea *et al*., 2011; Ramos *et al.*, 2026). Este método discrimina especies perennes como *Podocarpus* de las especies caducifolias como por ejemplo *Taxodium* Rich. Los parámetros obtenidos son útiles para inferir, por comparación, el periodo de renovación foliar en especies perennes.

Aunque no es evidente los árboles de hoja perenne también presentan cambios estacionales en su follaje. El follaje perenne persiste durante más de una temporada de crecimiento y luego se cae. Esta pérdida gradual del follaje hace que su renovación sea imperceptible en un árbol perenne sano. El tiempo que cada especie perenne conserva sus hojas antes de caerse varía. Esta pérdida estacional se acentúa con el estrés hídrico (Krishna y Chandra Garkoti, 2022). En efecto, algunos pinos conservan las hojas (acicular) solo durante dos años, los abetos las conservan hasta siete años, la especie *Podocarpus totara* entre dos y siete años (Falcon-Lang, 2000a).

A partir del análisis de los anillos de crecimientos aquí presentados de *Podocarpus lambertii* y *P. parlatorei* se estima el tiempo que les lleva renovar sus hojas. De esta forma, proveer a los estudios paleoxilológicos descripciones diagnósticas de la anatomía de la madera de las especies en conjunto con parámetros ecológicos y evolutivos de supervivencia como es el periodo de renovación de sus hojas de acuerdo a su nicho actual.

Se detectaron y analizaron los “límites de anillos” e “incremento de anillo” en corte transversal de cinco anillos de crecimiento por especie. En las figuras 7 y 8 se expresan los valores medios de los diámetros radiales de cada fila tangencial en el eje principal de la curva CSDM. Cada valor medio fue utilizado para calcular la suma algebraica acumulativa de la desviación de la media de cada fila tangencial respecto del promedio total de los diámetros del incremento del anillo considerado (Tablas 3 y 4). Estos valores fueron expresados gráficamente como una curva tendiente a cero en el eje secundario del diagrama de coordenadas cartesianas de CSDM (Figs. 7, 8). En todos los casos las curvas de los desvíos tienen un sesgo hacia la derecha debido a los valores positivos de porcentaje de desviación de la curva (skew %). Esto confirma que las especies tratadas corresponden a individuos perennifolios o de hábito siempreverde.



Fig. 7. Curvas de CSDM de los incrementos de los cinco anillos de *Podocarpus lambertii* medidos con sus respectivos valores del porcentaje de desviación para cada curva. La línea vertical indica el cenit de la curva CSDM, que es la distancia donde la curva alcanza su punto máximo, representa el porcentaje de asimetría (*skew*) en relación con la distancia total desde el centro de la curva hasta el extremo derecho del gráfico.

Fig. 7. CSDM curves for the growth rings of the five *Podocarpus lambertii* specimens, measured alongside their respective percentage deviation values for each curve. The vertical line indicates the zenit of the CSDM curve, which is the distance where CSDM curve reaches the zenit, represents the percentage of skew in relation with the total distance between the centre of the curve to the ring of the plot.

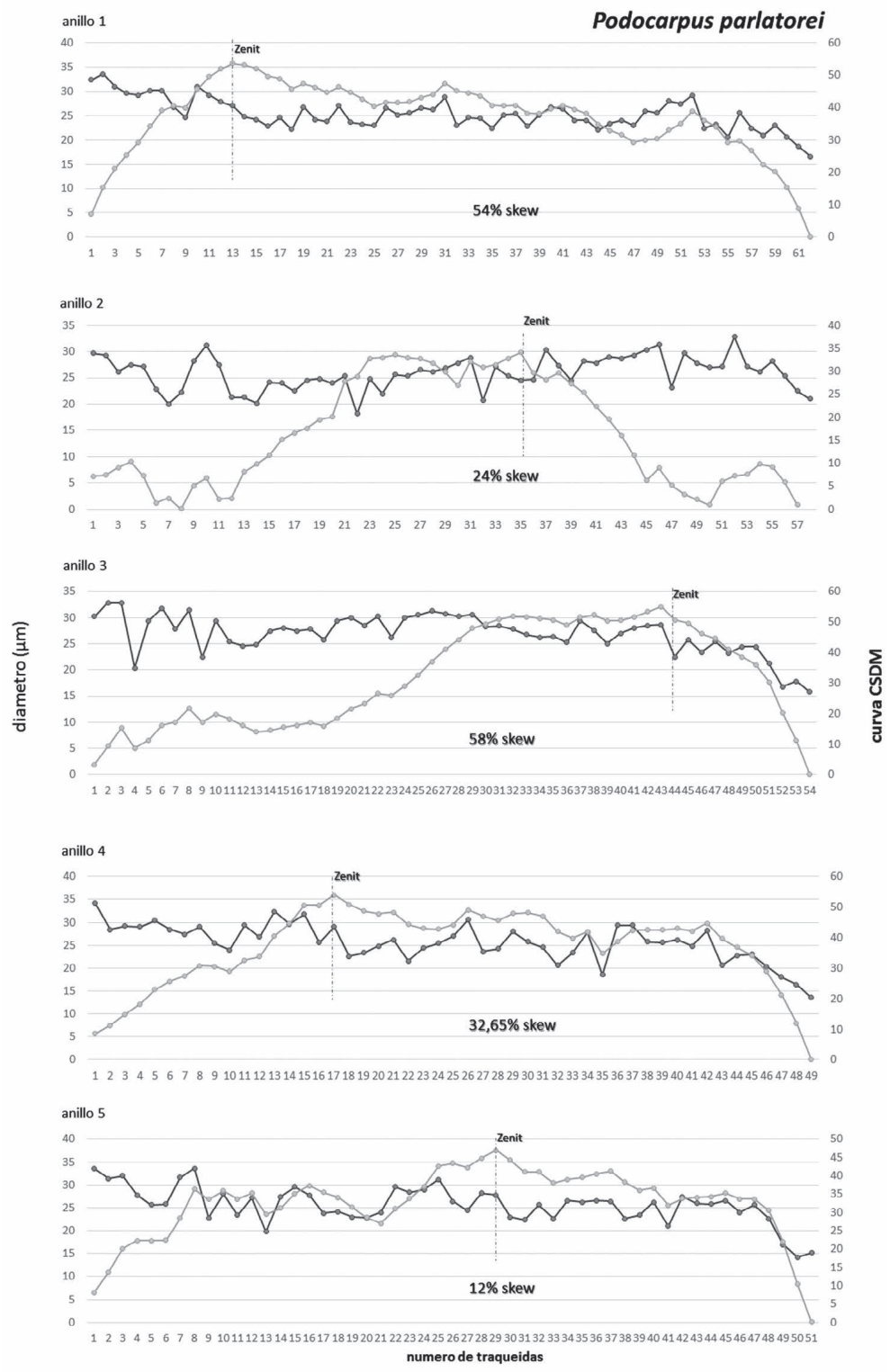


Fig. 8. Curvas de CSDM de los incrementos de los cinco anillos de *Podocarpus parlatorei* medidos con sus respectivos valores del porcentaje de desviación para cada curva. La línea vertical indica el cenit de la curva CSDM.

Fig. 8. CSDM curves for the growth rings of the five *Podocarpus parlatorei* specimens, measured alongside their respective percentage deviation values for each curve. The vertical line indicates the zenit of the CSDM curve.

Tabla 3. Resultados que cuantifican los parámetros de marcaje de anillos para *Podocarpus lambertii*.
Table 3. Results quantifying the ring-marking parameters for *Podocarpus lambertii.*

Estructura	Porcentaje de desviación	Porcentaje de disminución	Porcentaje de leño tardío	Índice de marcado de anillo
Anillo 1	68	63	14.28	9
Anillo 2	57.14	59.4	20	12
Anillo 3	55	51	22	11
Anillo 4	86	61,6	6,7	4,1
Anillo 5	81,25	67	9,38	6,3
Porcentaje	69	60	14,5	8,5

Tabla 4. Resultados que cuantifican los parámetros de marcaje de anillos para *Podocarpus parlatorei*.
Table 4. Results quantifying the ring-marking parameters for *Podocarpus parlatorei*.

Estructura	Porcentaje de desviación	Porcentaje de disminución	Porcentaje de leño tardío	Índice de marcado de anillo
Anillo 1	57,62	50.60	77.96	39.44
Anillo 2	24,13	42,85	37,93	16,25
Anillo 3	58	52	20	10,4
Anillo 4	32,65	60	65,3	39
Anillo 5	12	58	43	25
Porcentaje	37	53	48,8	26

La longevidad de las hojas varía según la especie, las hojas pueden permanecer en la planta desde unos pocos meses como *Populus tremuloides* Michx. hasta varias décadas, como en el caso de *Pinus longaeva* D.K. Bailey. La permanencia de la hoja está determinada por factores genéticos, el medio ambiente y la estrategia evolutiva de la planta para maximizar la producción de alimento y sobrevivir. Sabemos que *P. lambertii* y *P. parlatorei* son especies perennes, sin embargo, tienen un periodo en el cual renuevan sus hojas siendo esto imperceptible.

Falcon-Lang (2000a) observó que el porcentaje de leño tardío, porcentaje de disminución celular e índice de marcado de anillo de las curvas CSDM se relacionan de forma lineal e inversa con el tiempo de retención de hojas en especies gimnospermas. Así los valores más bajos del porcentaje de leño tardío y del índice de marcado de anillo se correlacionan con las retenciones foliares más altas de las plantas como es el caso de *Araucaria araucana* (Molina) Koch. Esta especie posee una longevidad foliar de hasta 15 años, mientras que los valores más altos de aquellos porcentajes corresponden a las retenciones foliares más bajas como es el caso de *Larix decidua* Miller.

Aquí se incluyen los valores porcentuales promedios del análisis de la suma acumulativa de los diámetros de las traqueidas de *P. lambertii* y *P. parlatorei* en la tabla generada por Falcon-Lang (2000a). La tabla (4) cuenta con los valores porcentuales de seis especies actuales con distintos periodos de renovación foliar, es decir entre especies caducifolias y perennes.

Tabla 5. Valores de porcentaje de leño tardío, porcentaje de disminución e índice de marcado de anillos de *Podocarpus lambertii* y *P. parlatorei* y de otras coníferas (Datos tomados de Falcon-Lang, 2000a, 2000b).

Table 5. Values for the percentage of latewood, % of cell shrinkage and ring-marking index for *Podocarpus lambertii* and *P. parlatorei* and other conifers (Data taken from Falcon-Lang, 2000a, 2000b).

Especie	Porcentaje de desviación	Porcentaje de disminución	Porcentaje de leño tardío	Índice de marcado de anillo
Larix decidua (caducifolia)	(-40) - 7,7 (-6,8)	71,55 - 85,91	50 - 54,83	35,77 - 44,46 (42,95)
Picea abies (3-5 años)	0 - 38,2 (12)	72,02 -76,77 - 84,03	25,93 - 45,83	19,9 - 35,42
Cedrus libani (3-6 años)	35,7 - 42,9 (39)	62,33 - 72,06	13,27 - 45,83	20,22 - 24,68
Araucaria araucana (3-15 años)	55-80 (66,7)	28,67 - 51,79	10 - 22,5	3,17 - 10,35
Podocarpus lambertii (este trabajo)	69 (55-86)	60 (51-67)	14,5 (6-22)	8,5 (4-12)
Podocarpus parlatorei (este trabajo)	37 (12-58)	53 (42-60)	48,8 (20-77,96)	26 (10-39,44)

Los valores de porcentajes de leño tardío e índice de marcado de anillos en *P. lambertii* aquí analizadas son más cercanos a los valores de *Araucaria araucana*, donde el periodo de renovación de las hojas varía entre 3 y 15 años.

En tanto, los valores de porcentajes de leño tardío e índice de marcado de anillos en *P. parlatorei* ronda entre los valores de *Picea abies* (L.) H.Karst., por lo cual si consideramos el rango de los valores de renovación foliar varía entre 3 y 5-6 años (Tabla 5).

CONCLUSIÓN

Mediante el análisis minucioso de la anatomía de la madera de *Podocarpus lambertii* y *P. parlatorei* se obtuvieron algunas diferencias a destacar.

Una de las características que las diferencia es la densidad de parénquima axial, siendo dos o tres veces mayor en *P. lambertii.*

En el leño de *P. parlatorei* predominan los punteaduras uniseriadas no contiguas en las paredes radiales de las traqueidas, en el leño de *P. lambertii* predominan las punteaduras contiguas en las paredes radiales de las traqueidas.

Las punteaduras en los campos de cruzamiento posee características cualitativas comparables, sin embargo, en *P. lambertii* varía en la cantidad siendo uno y dos lo más comunes; y hasta cuatro punteaduras poco frecuentes a raras principalmente en las ramas, mientras que en *P. parlatorei* predominana una punteadura por campo de cruzamiento. Las ramas primarias de *P. lambertii* presentan predominio de radios constituidos por una célula, este carácter es poco frecuente en el leño de ambas especies.

Se observó en un par de muestras de *P. lambertii* punteaduras biseriadas opuestas con crassulas.

El conjunto de estos caracteres que diferencian estas dos especies Neotropicales serán útiles para diferencias fósiles *Podocarpoxylon* registradas en ambos hemisferios. Por otro lado, los patrones de los anillos de crecimiento de las especies aquí analizadas en alguna medida reflejan las condiciones ambientales en su hábitat. En el caso de *P. parlatorei* áreas húmedas con alta nubosidad y con estacionalidad marcada con el desarrollo periódico de anillos de crecimientos. En el caso de *P. lambertii* estacionalidad poco marcada con alta disponibilidad de agua en los ambientes donde crece, reflejado en anillos de crecimiento extensos formados por más de 60 hileras de traqueidas y poca diferenciación de leño tardío con el leño temprano. Este dato nos permite entender el ambiente donde crecieron las plantas antiguas de acuerdo con la distribución anatómica de la estructura de la madera fósil, que es información básica para los análisis biogeográficos más complejos.

La relación de las características de los anillos de crecimiento de *P. lambertii* con el periodo de renovación foliar sugiere un ciclo comparable al de *Araucaria araucana*, es decir, entre 3 y 15 años, mientras que en *P. parlatorei* los anillos de crecimiento develan un ciclo de renovación de hojas más corto, entre 3 y 5 años.

Probablemente un análisis del plano longitudinal tangencial y radial en los leños temprano y tardío merezca mayor atención en el futuro, no solo para especies Gimnospermas sino también para especies Angiospermas. Sumaría al área paleobotánica también más análisis no solo del tronco principal de árboles sino también de sus ramas primarias y secundarias. En efecto, en el presente análisis se observaron algunas diferencias como las mencionadas oportunamente.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los integrantes del Laboratorio de Anatomía de la Madera de la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones, principalmente al técnico agropecuario Santiago Martínez. También agradecemos a la Dra. Silvina A. Contreras por sus aportes en la edición de la figura 1, y a los revisores y editora de la revista que con sus aportes críticos hicieron que la versión final del manuscrito mejorara sustancialmente.

CONFLICTOS DE INTERÉS

No existen conflictos de interés entre autores o con terceros.

BIBLIOGRAFÍA

Allison, P. A. (1988). Taphonomy of the Eocene London Clay biota. *Palaeontology* 31: 1079-1100.

Andruchow-Colombo, A., Escapa, I., Aagesen, L. y Matsunaga, K. (2023). In search of lost time: tracing the fossil diversity of Podocarpaceae through the ages. *Botanical Journal of the Linnean Society* 20: 1-22. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boad027

Anton, A. M. y Zuloaga, F. O. (2013). Flora Argentina. Recuperado de https://www.floraargentina.edu.ar/

Baas, P., Ewers, F. W., Davis, S. D. y Wheeler, E.A. (2004). Evolution of Xylem Physiology. En: A.R. Hemsley y I. Poole (Eds.), *The Evolution of Plant Physiology* (págs. 273-295). MA, USA: Academic Press: Cambridge.

Bamford, M. K. y Corbett, I. B. (1994). Fossil wood of Cretaceous age from the Namaqualand Continental Shelf, South Africa. *Palaeontologia africana* 31: 83-95.

Bernardi, P., Busarello Lauterjung, M., Mantovani, A. y Sedrez dos Reis, M. (2020). Phylogeography and species distribution modeling reveal a historic disjunction for the conifer *Podocarpus lambertii*. *Tree Genetics & Genomes* 16 (3). https://doi.org/10.1007/s11295-020-01434-2

Biloni, S. J. (1990). Árboles Autóctonos Argentinos. Tipográfica Editora Argentina.

Bodnar, J. y Artabe, A. (2007). Estudio sistemático y paleodendrológico del leño de una Cupressaceae triásica de la Formación Ischigualasto, provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 44 (2): 303-319.

Boureau, E. (1956). Anatomie Végétale: L´appareil végétatif des Phanérogames, Tome Second. Presses Universitaires de France.

Boura, A., Bamford, M. y Philippe, M. (2021). Promoting a standardized description of fossil tracheidoxyls. *Review of Palaeobotany and Palynology* 295. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2021.104525

Brandes, A. F., Novello, B. Q., Lemos, D. N., Nascimento, L. B., Albuquerque, R. P., Tamaio, N. y Barros, C. F. (2020). Wood anatomy of endangered Brazilian species. *IAWA Journal* 41 (4): 510-576. https://doi.org/10.1163/22941932-BJA10037

Brea, M. y Zucol, A. (2007). Guadua zuloagae sp. nov., the first petrified bamboo culm record from the Ituzaingó Formation (Pliocene), Paraná Basin, Argentina. *Annals of Botany* 100 (4): 711-723.

Brea, M., Matheos, S., Raigemborn, M., Iglesia, A., Zucol, A. y Prámparo, M. (2011). Paleoecology and paleoenvironments of Podocarp trees in the Ameghino Petrified forest (Golfo San Jorge Basin, Patagonia, Argentina): Constraints for Early Paleogene paleoclimate. *Geologica Acta* 1 (3): 13-18.

Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería (Fs. 1. Ed) ACME.

Carlquist, S. (2001). Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer.

Cintra, B. B., Gloor, E., Baker, J. C., Boom, A., Schöngart, J., Clerici, S., Pattnayak, K. y Brienen, R. J. W. (2025). Tree ring isotopes reveal an intensification of the hydrological cycle in the Amazon. *Commun Earth Environment* 6: 453. https://doi.org/10.1038/s43247-025-02408-9

Correa-Vásquez, A. M., Alcántara Vara, E. y Herrera Machuca, M. A. (2010). Wood anatomy of Colombian Podocarpaceae (*Podocarpus*, *Prumnopitys* and *Retrophyllum*). *Botanical Journal of the Linnean Society* 164: 293-302. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01087.x

Creber, G. T. y Chaloner W. G. (1984). Climatic indications from growth rings in fossil woods. En: P. Brenchley (Ed.), Fossil and Climate. (págs. 49-73). Boston: John Wiley and Sons.

Del Fueyo, G. M. (1989). Anatomía de la madera de *Podocarpus parlatorei* (Podocarpaceae). *Parodiana* 5: 239-247.

De Paula, J. E., Gomes da Silva, F. y Paes Silva, P. (2000). Anatomic characterization of wood from gallery forest in Midwest of Brazil. *Scientia Forestalis* 58: 73-89.

Dickison, W. C. 2000. Integrative plant anatomy / William C. Dickinson [LIB]. Harcourt Academic Press.

Digilio, A. P. y Legname, P. R. (1966). Los árboles indígenas de la Provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* 15: 1-107.

Falcon-Lang, H. J. (2000a). The relationship between leaf longevity and growth ring markedness in modern conifer woods and its implications for palaeoclimatic studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160: 317-328. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00079-1

Falcon-Lang, H. J. (2000b). A method to distinguish between woods produced by evergreen and deciduous coniferopsids on the basis of growth ring anatomy: a new palaeoecological tool. *Palaeontology* 43: 785-793. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00149

Falcon-Lang, H. J. (2003). Do tree rings in fossil woods give a palaeoclimatic signal? *IAWA Journal* 24: 281-316.

Feijoo, C., Armijos, D. y Cofrep, P. (2018). Guía para cortes anatómicos de la madera. Loja, Ecuador. Universidad Nacional de Loja.

Fernández-Golfín Seco, J., Conde García, M., Cabezas Martínez, J., Sánchez Gonzalez, M., Fernandez de Simón, M., Vélez Tebar, M. y Cervera Goy, M. (2020). La madera: conceptos clave para su identificación botánica. Madrid. Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico.

Fonti, P., von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H. y Eckstein, D. (2010). Studying Global Change through Investigation of the Plastic Responses of Xylem Anatomy in Tree Rings. *New Phytologist* 185: 42-53.

García-Esteban, L. G., de Palacios, P., Guindeo Casasús, A., García Esteban, L., Lázaro Durán, I., González Fernández, L., Rodríguez Labrador, Y., García Fernández, F., Bobadilla Maldonado, I. y Camacho Atalaya, A. (2002). Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especie. Fundación Conde del Valle de Salazar y Mundi-Prensa.

Gasson, P., Baas, P. y Wheeler, E. (2011). Wood anatomy of cites-listed tree species. *IAWA Journal* 32 (2): 155-198.

Gothan, W. (1905). Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. *Abhandlungen zur preußischen geologische Landesanstalt* 44: 1-108.

Gnaedinger, S., Coria, R., Koppelhus, E., Casadío, S., Tunik, M. y Currie, P. (2017). First Lower Cretaceous record of Podocarpaceae wood associated with dinosaur remains from Patagonia, Neuquén Province, Argentina. *Cretaceous Research* 78: 228-239. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.06.014

Greguss, P. (1955). Identification of living Gymnosperms on the basis of xylotomy. Budapest, Akademiai Kiado.

IAWA (2004). IAWA List of microscopic features for *softwood* identification. *IAWA Journal* 25(1): 1-70. https://doi.org/10.1163/22941932-90000349

Krishna, M. y Chandra Garkoti, S. (2022). Evergreen and deciduous tree species show distinct strategies to synchronize with seasonality in mid-elevational forests of central Himalaya. *Forest Ecology and Management* 526: https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120567

Larcher, W. (2000). Ecofisiologia Vegetal. São Carlos, Rima Artes e Textos.

León, W. y Espinoza de Pernía, N. (2001). Anatomía de madera. Universidad de los Andes. Venezuela. Consejo de publicaciones.

Mai, C., Schmitt, U. y Niemz, P. (2022). A Brief Overview on the Development of Wood Research. *Holzforschung* 76: 102-119.

Maranho, L., Galvão, F., Bolzon de Muñiz, I., Kuniyoshi, Y. y Preussler, K. (2006). Variação dimensional das traqueídes ao longo do caule de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl., Podocarpaceae. *Acta Botanica Brasilica* 20 (3): 633-640.

Morrone, J. J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M. y Mercado-Gómez, J. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical region: new map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94: e20211167. https://doi.org/10.1590/0001-3765202220211167

Mosbrugger, V. (1999). The nearest living relative method. En: T.P., Jones y N.P. Rowe, (Eds.). Fossil Plants and Spores Modern Techniques. (págs. 261-265). London. The Geological Society.

Phillips, E. W. (1948). Identification of softwoods by their microscopic structure. Forest Products Research (Bull. No. 22). HMSO Department of Scientific and Industrial Research.

Ramos, R. S. (2015). Estudios xilológicos en el Pleistoceno superior de la Formación El Palmar, Provincia de Entre Ríos, Argentina. (Tesis de Doctorado), Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Ramos, R. S., Via do Pico, G. M., Brea, M. y Kröhling, D. M. (2024). New fossil woods (upper Pleistocene) from the lower-middle Uruguay River basin (South America) reveal the past distribution of *Aspidosperma* (Apocynaceae). *Quaternary International.* https://doi.org/10.1016/j.quaint.2024.03.004

Ramos, R. S., Brea, M. y Krohling, D. (2026). Podocarpaceae from the Late Pleistocene El Palmar Formation in the Middle Basin of the Uruguay River, Argentina: Wood Anatomy, new taxon and paleodendrology. *Ameghiniana* 63 (2): 90-112. https://doi.org/10.5710/AMGH.11.02.2026.3666

Roth, A. (2000). Cartas Misioneras. "Mi querida Misiones, Hermosa". Posadas. Junta de Estudios Históricos de Misiones.

Schopf, J. M. (1975). Modes of fossil preservation: *Review of Palaeobotany and Palynology* 20: 27-53.

Serrano-Brañas, C. I. y Reyes-Luna, P.C. (2014). Paleobotánica forense: Una aproximación a la tafonomía de plantas. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66 (1): 25-39. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-33222014000100004&lng=es&tlng=es

Siegloch, A. C. y Marchiori, J. N. (2015). Anatomia da madeira de treze espécies de coníferas. Ciência da Madeira. *Brazilian Journal of Wood Science* 26: 149-165. https://doi.org/10.12953/2177-6830/rcm.v6n3p149-165

SIGA (2025). Recuperado de https://siga.inta.gob.ar/#/

Tortorelli, L. A. (1956). Maderas y bosques argentinos. Buenos Aires, ACME.

Williams-Linera, G., Díaz-Toribio, M. H. y Angeles, G. (2025). Growth Rate, Tree Rings, and Wood Anatomy of a Tropical Cloud Forest Tree Invader. *Forests* 16: 258. https://doi.org/10.3390/f16020258