



Revista Brasileira de Geografia Física

Homepage: <https://periodicos.ufpe.br/revistas/rbgfe>



Plasticidade estrutural e hidráulica da madeira de *Andira fraxinifolia* (Fabaceae) em formações de Mata Atlântica e Cerrado

Silva, Karolline Raimundo¹; Melo Jr., João Carlos Ferreira^{1,2}

¹ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade da Região de Joinville (UNIVILLE) – Rua Paulo Maschitzki, 10, CEP 89219-710, Joinville, SC, Brasil. ² Programa de Pós-Graduação em Saúde e Meio Ambiente, Laboratório de Morfologia e Ecologia Vegetal, joao.melo@univille.br

Artigo recebido em 16/04/2023 e Aceito em 30/05/2023

RESUMO

Este estudo avaliou a variabilidade fenotípica e a anatomia hidráulica de *Andira fraxinifolia* (Fabaceae) distribuída em diferentes regiões fitogeográficas de Mata Atlântica e Cerrado. Os índices de plasticidade fenotípica, condutividade, mesomorfismo, vulnerabilidade, resistência teórica à implosão do vaso e resistência teórica à implosão da fibra foram calculados e as médias dos atributos funcionais quantitativos foram comparadas por ANOVA e a análise de componentes principais foi usada para avaliar a maior variância dos dados. O índice de plasticidade fenotípica revelou que os atributos funcionais da madeira da espécie são pouco plásticos, com exceção da frequência de vasos e da largura do raio, atributos que melhor explicam as diferenças entre as formações. A disponibilidade hídrica potencial de cada formação parece ter influenciado o investimento da planta em ajustes estruturais que proporcionem maior condutividade hídrica. Os resultados evidenciaram diferenças significativas para as características quantitativas do lenho de *Andira fraxinifolia* entre as formações fitogeográficas estudadas, sendo o ambiente da Restinga mais restritivo e o do Cerrado mais favorável ao desenvolvimento da espécie.

Palavras-chave: angelim, heterogeneidade ambiental, plasticidade fenotípica, anatomia da madeira

Structural and hydraulic plasticity of *Andira fraxinifolia* (Fabaceae) wood in Atlantic Forest and Cerrado formations

ABSTRACT

This study evaluated the phenotypic variability and hydraulic anatomy of *Andira fraxinifolia* (Fabaceae) distributed in different phytogeography regions of the Atlantic Forest and Cerrado. The indices of phenotypic plasticity, conductivity, mesomorphism, vulnerability, theoretical resistance to vessel implosion and theoretical resistance to fiber implosion were calculated and the means of the quantitative functional attributes were compared by ANOVA and main component analysis was used to evaluate the greater variance of the data. The phenotypic plasticity index revealed that the functional attributes of the species' wood are not very plastic, except for the frequency of vessels and for radius width, attributes that best explain the differences between the formations. The potential water availability in each formation appear to have influenced the plant's investment in structural adjustments that provide greater water conductivity. The results evidenced significant differences for the quantitative characteristics of *Andira fraxinifolia* wood among the studied phytogeography formations, the Restinga environment being more restrictive and the Cerrado more favorable to the development of the species.

Keywords: angelim, heterogeneous environments, phenotypic plasticity, wood anatomy

Introdução

A capacidade que os organismos possuem de apresentar alterações morfoanatômicas, fenológicas ou fisiológicas sob a influência da heterogeneidade ambiental é conhecida como plasticidade fenotípica. Em consequência disso, a plasticidade possibilita ao vegetal explorar nichos mais ricos em recursos e ampliar sua distribuição

geográfica (Martins et al., 2020). Estudos de plasticidade têm sido mais frequentes em plantas, devido à facilidade de aclimação e fixação desse grupo em relação aos animais (Sultan, 2000).

A plasticidade pode afetar direta ou indiretamente as interações dos organismos com o ambiente. Dentre os principais fatores que estão

ligados a essas interações, podem ser citados os bióticos, como os herbívoros, e abióticos, como a temperatura, luminosidade e nutrição do solo (Arnold et al., 2019). Historicamente, a folha tem sido o órgão vegetal mais estudado para se compreender a produção de respostas plásticas em função da sua grande exposição ao ambiente e rápida aclimação (Cabral et al., 2018; Dirksen e Melo Júnior, 2018; Lopes et al., 2019; França e Melo Júnior, 2021; Amboni et al., 2022). Entretanto, o uso de atributos da madeira para descrever respostas plásticas das espécies ao ambiente, campo tradicional da anatomia ecológica (Baas et al., 1983), tem sido alvo crescente de trabalhos ecológicos funcionais (Melo Júnior et al., 2017a; Melo Júnior 2017b; Jantsch et al., 2018; Melo Júnior et al., 2018; Almeida et al., 2019).

Atributo funcional é qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável a nível individual, sem referência ao meio ambiente ou a qualquer outro nível de organização (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). A importância de estudar tais atributos, ao longo de gradientes ambientais, elucida importantes estratégias adaptativas das plantas, suas interações interespecíficas e a forma como o indivíduo responde aos estímulos e às mudanças do meio (Martins et al., 2020). Estas respostas podem ser estimadas por meio do uso dos índices de diversidade funcional e de plasticidade fenotípica que permitem o entendimento acerca do funcionamento do ecossistema, da biologia e ecologia evolutiva dos organismos (Bongers et al., 2019; Martins et al., 2020).

Em estudos acerca da plasticidade estrutural e hidráulica da madeira, observa-se que as estratégias ecológicas podem ser pensadas a partir do *trade-off* entre os atributos funcionais da planta e os fatores ambientais, gerados por restrições físicas, fisiológicas ou ontogênicas. O *trade-off* da evolução do xilema reflete o mecanismo adaptativo entre segurança e eficiência no transporte de água (Bhaskar et al., 2007), que implica no transporte hídrico seguro, buscando minimizar os efeitos do estresse mecânico associado à formação de bolhas dentro dos vasos, que bloqueiam o transporte de água (Baas et al., 2004). Este princípio, embora controverso (Gleason et al., 2016), tem sido corroborado por estudos realizados com diversas espécies e floras da região tropical do globo (Barajas-Morales, 1985; León H., 2002, 2011, 2012, 2014), incluindo importantes trabalhos com espécies florestais dos biomas brasileiros que têm sinalizado a interdependência entre estrutura do xilema e o aporte hídrico do ambiente (Soffiatti et al., 2016; Melo Júnior

e Boeger, 2017; Melo Júnior et al., 2017c; Melo Júnior et al., 2018).

Andira fraxinifolia Benth (Fabaceae) é uma planta lenhosa, perenifolia, heliófila e seletiva higrófita, endêmica no Brasil e característica da Mata Atlântica (Ramos et al., 2020). A espécie é comumente utilizada na construção civil e também recomendada para paisagismo em geral, devido suas características ornamentais (Lorenzi, 1992), além de ser utilizada como base na obtenção de uma droga com propriedade anti-helmíntica (Silva et al., 2006). Ocorre em abundância em florestas tropicais na costa atlântica do país e pode ser encontrada desde o Ceará até Santa Catarina, Maranhão e Minas Gerais (Ramos et al., 2020). Contudo, essa espécie também pode ocorrer em florestas latifoliadas no planalto, em vegetações secundárias e no interior de floresta primária densa (Ramos et al., 2020). Levantamentos florísticos realizados por diversos autores apontam a presença da espécie em regiões de campo rupestre (Queiroz et al., 1996), floresta paludosa (Rocha et al., 2005), áreas de muçununga (Meira Neto et al., 2005), floresta estacional em área de ecótono (Stavis et al., 2020), floresta ombrófila aberta (Gomes et al., 2022), caatinga (Serafim-Filho et al., 2021) e restinga (Jesus-Santos et al., 2022).

Um trabalho realizado com populações de *Andira fraxinifolia* em duas formações de restinga no sul do Brasil observou que, apesar da espécie apresentar variações morfológicas para os atributos funcionais analisados, tais ajustes não foram significativos o suficiente para gerar uma divergência fenotípica entre as populações, considerando a microescala espacial estudada (Silva et al., 2016).

O presente estudo objetivou avaliar a hidráulica e o potencial plástico de atributos funcionais da madeira da espécie *Andira fraxinifolia* Benth. (Fabaceae) distribuída em diferentes regiões fitogeográficas da Mata Atlântica e do Cerrado. Tem-se como hipótese que *Andira fraxinifolia* (Fabaceae) possua elevada plasticidade nos atributos do xilema que resultem em vantagens adaptativas que potencializem sua condutividade hídrica em ambientes heterogêneos.

Material e métodos

Coleta do material

O estudo foi realizado a partir de amostras de madeira do caule de *Andira fraxinifolia* selecionadas por meio de triagem em banco de

dados da rede *Species Link*, referente às coleções de xilotecas brasileiras. As amostras foram adquiridas por meio de permuta com a Xiloteca da Universidade da Região de Joinville (JOIw), resultando em materiais procedentes dos biomas da Mata Atlântica e Cerrado representados pelas seguintes formações: Restinga, Floresta de Transição e Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (SC) e Mata Ciliar (MG), sendo uma amostra de cada formação estudada. Devido ao fato de não ter sido realizada coletas em campo para esse trabalho, não houve padronização no tamanho das amostras.

A amostra do Cerrado está registrada na Xiloteca Calvino Mainieri (BCTw), do Instituto de Pesquisas Tecnológica, sob registro BCTw 1560. O Cerrado tem o clima classificado como Aw de Köppen (tropical úmido), com a presença de invernos secos e verões chuvosos, podendo ocorrer o clima Cwa (temperado quente), ao sul do bioma e em locais mais altos da região central, acima de 1200 m de altitude (Eiten, 1994). Predomina um regime pluviométrico anual médio na ordem de 1500 mm, variando de 400 mm na estação seca (nos meses de maio a outubro) a 2.200 mm na estação chuvosa (nos meses de setembro a abril) (Silva et al., 2008), e sua vegetação apresenta aspecto xeromórfico (Coutinho, 1978; Eiten, 1994).

A região de coleta na formação de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (26°27'15,7"S e 48°55'45,6"O) possui clima subtropical úmido (Cfa) (Alvares et al., 2013). A temperatura média anual é de 20,9°C, com precipitação média é de 1613 mm/ano (Knie, 2002) e o solo é tido como Cambissolo. A amostra está registrada na Xiloteca Joinvillea (JOIw), da Universidade da Região de Joinville – UNIVILLE, sob registro JOIw 642.

Os indivíduos de Floresta de transição (JOIw 988) e de Restinga foram coletados no Parque Estadual do Acaraí, localizado em São Francisco do Sul (26°14'36"S e 48°38'17"O), região que apresenta clima subtropical úmido, com verões chuvosos e invernos secos (Cfa de Köppen), tendo influência da umidade marítima. A temperatura média anual é de 21,2°C e o índice pluviométrico varia em torno de 1830 mm/ano. O solo é classificado como Espodossolo Ferrihumilúvico na Restinga e Espodossolo Ferrihumilúvico e Organossolo Háplico para a formação de Floresta de Transição (Melo Júnior e Boeger, 2015).

Preparo e caracterização anatômica e hidráulica da madeira

De cada amostra de madeira foram confeccionados corpos de prova para posterior preparação histológica. O material foi amolecido por meio de cozimento em água e glicerina (Ferreirinha, 1958) e posteriormente seccionado em micrótomo de deslize, nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. Os cortes resultantes foram clarificados em hipoclorito de sódio, corados em safranina hidro-etanólica 50%, desidratados em série alcoólica crescente, fixados em acetato de butila (Johansen, 1940) e montados sobre resina sintética do tipo verniz vitral (Paiva et al., 2006). Material dissociado foi obtido por meio do protocolo modificado de Franklin (1945); sendo a amostra de lenho submersa em solução de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1) e mantida em estufa, a 70°C, durante 48 horas ou mais. Em seguida, o material foi lavado em água destilada, corado em safranina hidro-etanólica 50%, desidratado em série etanólica decrescente e montado em resina sintética.

Tanto para a caracterização anatômica da madeira quanto para a biometria de atributos quantitativos foram consideradas as recomendações do comitê da IAWA (1989). Foram analisados o diâmetro tangencial e comprimento dos elementos de vasos (μm), densidade dos vasos ($\text{n}^\circ/\text{mm}^2$), diâmetro das pontuações intervasculares (μm), comprimento, espessura das paredes e diâmetro do lume das fibras (μm), altura e largura do parênquima radial (μm), onde as medidas anatômicas foram obtidas por meio do uso do software Dino Eye 2.0, acoplado a microscópio de luz transmitida Olympus CX 200. Com base nesses atributos foram obtidos os índices de: i) plasticidade fenotípica, onde o IPF = (máximo-mínimo)/máximo; ii) condutividade, dado por r^4/F (média dos raios dos elementos de vaso elevada à quarta potência pela densidade de vasos); iii) vulnerabilidade, por D/F (diâmetro do vaso pela densidade); iv) mesomorfia dado pela razão entre índice de vulnerabilidade e comprimento do elemento de vaso (Carlquist, 1977); v) resistência teórica à implosão de vasos, determinado através da espessura da parede de dois vasos contíguos e o diâmetro máximo do lume do elemento de vaso (Scholz et al., 2013).

Análise estatística

Médias e respectivos desvios-padrão foram calculados para todos os atributos quantitativos. Para a comparação entre as médias dos atributos analisados foi realizada a análise de variância (ANOVA), *post*

hoc Tukey, com $\alpha = 0,05$, após o teste de normalidade de resíduos e homocedasticidade das variâncias. Utilizou-se a análise dos componentes principais (PCA) para determinar a maior variância entre os atributos selecionados. Os resultados obtidos foram avaliados estatisticamente com o auxílio do software R (Crawley, 2007).

Resultados

A caracterização anatômica do lenho de *Andira fraxinifolia* revelou a ocorrência de camadas de crescimento distintas, demarcadas por parênquima marginal. Os vasos têm arranjo disperso e porosidade difusa e são, na sua maioria, solitários (70,83%), mas ocorrem múltiplos radiais de 2-6. A placa de perfuração é simples e as pontoações intervasculares são areoladas, alternas, pontoações raiovasculares semelhantes às intervasculares. O parênquima axial é paratraqueal aliforme, confluyente, e em faixas marginais nas formações de Restinga, Floresta de Transição e Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, enquanto em Cerrado predomina o tipo

paratraqueal aliforme e confluyente. Os raios mostraram alterações em sua estrutura, variando de uni a multisseriados (1-4 células em Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, 1 a 5 em Floresta de transição, 2 a 3 em Restinga e 2 a 6 em Cerrado); compostos por células procumbentes, no Cerrado e formados por células procumbentes no corpo e uma camada marginal de células quadradas e/ou eretas nos demais ambientes.

A ANOVA evidenciou diferenças significativas para os caracteres quantitativos da madeira de *Andira fraxinifolia* entre as formações fitogeográficas estudadas (Tabela 1). A madeira da formação de Cerrado apresentou maiores médias para: i: diâmetro dos vasos; ii: comprimento dos elementos de vasos; iii: comprimento de fibra; iv: diâmetro do lume da fibra; v: altura e largura do raio, além de menor densidade de vasos por mm². Em Floresta Ombrófila Densa apresentou: i: maior densidade de vasos por mm² e; ii: maior diâmetro das pontoações intervasculares. Em Floresta de Transição apresentou maior espessura da parede de fibras e na Restinga mostrou maior frequência de raios por mm linear.

Tabela. 1 Atributos anatômicos quantitativos da madeira de *Andira fraxinifolia* (Fabaceae) nas formações de Cerrado (CER), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FOD), Floresta de transição (FTR) e Restinga (RES). Valores médios e respectivos desvios-padrão (entre parênteses). Letras diferentes na mesma linha indicam diferença estatística ao nível de $p < 0,05$.

Atributo anatômico	Formação fitogeográfica				Componente principal	
	CER	FOD	FTR	RES	1	2
Diâmetro dos vasos (μm)	204,63 (35,77) ^a	132,33 (16,75) ^c	144,16 (40,30) ^c	170,00 (28,16) ^b	-0,308	0,329
Comprimento dos elementos de vasos (μm)	343,33 (40,76) ^a	291,20 (53,15) ^b	268,33 (32,11) ^b	271,67 (51,58) ^b	-0,323	0,002
Frequência dos vasos (mm)	1,53 (0,57) ^c	4,2 (1,45) ^a	3,63 (1,38) ^a	2,56 (1,04) ^b	0,255	-0,431
Pontoações intervasculares (μm)	10,2 (0,82) ^b	10,9 (0,75) ^a	7,5 (0,81) ^d	9,1 (0,65) ^c	-0,334	-0,485
Comprimento de fibra (μm)	1743,52 (175,51) ^a	1330,93 (150,24) ^b	1286,93 (173,12) ^b	1295,89 (182,09) ^b	-0,408	0,172
Lume da fibra (μm)	7,18 (1,99) ^a	5,84 (2,50) ^{ab}	5,54 (1,97) ^b	6,21 (1,62) ^{ab}	-0,196	0,204
Espessura da parede da fibra (μm)	6,44 (1,35) ^c	5,03 (1,01) ^d	8,62 (1,53) ^a	7,59 (1,13) ^b	0,207	0,622
Altura do Raio (μm)	314,91 (57,59) ^a	241,35 (28,24) ^b	211,77 (33,37) ^c	199,22 (28,61) ^c	-0,436	0,031
Largura do Raio (μm)	55,45 (16,25) ^a	41,79 (10,56) ^b	23,84 (9,04) ^c	27,50 (8,43) ^c	-0,432	-0,104
Frequência de raios (mm)	3,83 (1,02) ^c	4,30 (1,23) ^c	5,80 (1,06) ^b	6,70 (1,44) ^a	-0,152	-0,101

A análise de componentes principais (PCA) evidenciou que as características anatômicas quantitativas da madeira de *Andira fraxinifolia* explicam 56,25% da variância total dos dados

analisados (Tabela 1, figura 1). O eixo principal 1 responde por 38,47% da variância total e é influenciado pelo comprimento e a largura dos raios. Já o eixo principal 2, explicou 17,78% da variância e

está relacionado à espessura da parede das fibras e ao diâmetro dos elementos de vasos. Com base na PCA, é possível notar que as formações de Restinga e Floresta de Transição são bastante próximas no espaço de ordenação. Contudo, o ambiente de Cerrado

se mostrou mais distinto entre as quatro formações estudadas, assim como também foi evidenciado na ANOVA.

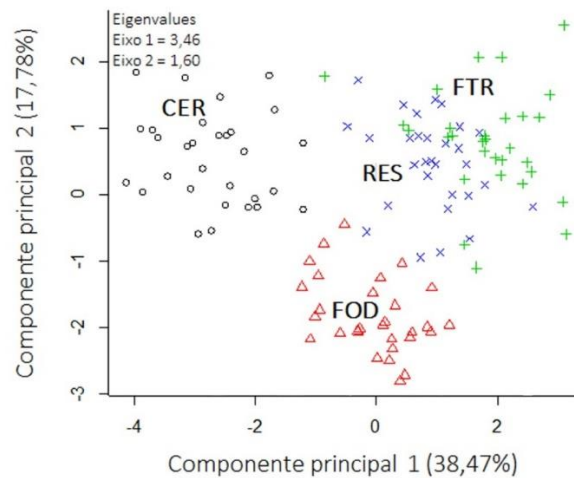


Figura 1. Análise de componentes principais (PCA) mostrando a diferença dos atributos anatômicos da espécie *Andira fraxinifolia* Benth nas formações de Cerrado (CER), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FOD), Floresta de Transição (FTR) e Restinga (RES). Os dois primeiros eixos principais explicam 38,47% e 17,78% da variância dos dados, respectivamente.

Os índices de condutividade, vulnerabilidade, mesomorfia e resistência teórica à implosão de vasos e fibras (Tabela 2), associados à anatomia hidráulica da madeira, mostram que as relações de eficiência-segurança-resistência ocorrem de forma distinta entre as formações fitogeográficas estudadas. Valores do índice de vulnerabilidade abaixo de 1.0 indicam maior segurança e capacidade de resistir ao estresse hídrico. Já o índice de mesomorfia com valores acima de 200 indica plantas mesomorfas. *Andira fraxinifolia* apresentou: i: maior condutividade no Cerrado e Floresta Ombrófila Densa; ii: maior vulnerabilidade ao embolismo no Cerrado e Restinga; iii: menor risco

de implosão de vasos em Floresta Ombrófila Densa e; iv: menor risco de implosão de fibras no Cerrado, Floresta Ombrófila Densa e Restinga. Em todas as formações *Andira fraxinifolia* é mesomórfica.

Segundo Valladares et al. (2006), o índice de plasticidade fenotípica (IPF) indica que as variáveis podem variar de altamente plásticas (IPF > 0,6) a não-plásticas (IPF próximo a 0). O IPF revelou que os atributos funcionais da madeira de *Andira fraxinifolia* são pouco plásticos (<0,50), exceto a frequência de vasos (0,64) e para largura do raio (0,57) (Tabela 3).

Tabela 2. Índices de condutividade, vulnerabilidade e mesomorfia da madeira de *Andira fraxinifolia* (Fabaceae) em Cerrado (CER), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FOD), Floresta de Transição (FTR) e Restinga (RES).

Índice	Formação fitogeográfica			
	CER	FOD	FTR	RES
Índice de condutividade	9,39x10 ⁷	5,64x10 ⁶	1,26x10 ⁷	2,72x10 ⁷
Índice de vulnerabilidade	151,09	36,71	45,92	79,78
Índice de mesomorfia	51501,30	10585,21	12103,37	21980,90
Índice de resistência à implosão de vasos	0,011	0,017	0,003	0,009
Índice de resistência à implosão de fibras	2,308	0,417	1,842	1,503

Tabela 3. Índice de plasticidade fenotípica (IPF) dos atributos anatômicos da madeira de *Andira fraxinifolia* (Fabaceae) ocorrente nas formações de Cerrado, Floresta Ombrófila Densa, Floresta de Transição e Restinga.

Atributo anatômico	IPF
Diâmetro dos vasos (μm)	0,35
Comprimento dos elementos de vasos (μm)	0,22
Densidade dos vasos (mm^{-2})	0,64
Pontoações intervasculares (μm)	0,31
Comprimento de fibra (μm)	0,26
Lume da fibra (μm)	0,23
Espessura da parede da fibra (μm)	0,42
Altura do Raio (μm)	0,37
Largura do Raio (μm)	0,57
Frequência dos raios (mm)	0,43

Discussão

Do ponto de vista qualitativo, *Andira fraxinifolia* apresentou características anatômicas esperadas para o xilema secundário do gênero *Andira*, com destaque a presença de elementos de vasos de maior diâmetro, placa de perfuração simples, parênquima axial paratraqueal e camadas de crescimento distintas (Baas et al., 2000). As camadas de crescimento estão relacionadas à sazonalidade climática ambiental que influencia a atividade cambial (Costa et al., 2022) e estão presentes em cerca de 48% das espécies tropicais (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000). Os verões chuvosos e invernos secos encontrados em Santa Catarina e Minas Gerais circunscrevem estações muito bem definidas nas formações vegetacionais da Floresta Atlântica e Cerrado aqui tratadas, cuja sazonalidade térmica afeta a atividade cambial e leva ao desenvolvimento de camadas de crescimento (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000).

A porosidade difusa observada na madeira de *Andira fraxinifolia* é uma característica prevalente em 84% das espécies tropicais em associação à predominância de vasos solitários e múltiplos, presentes em cerca de 76% dessas espécies, e placas de perfuração simples (95%), sendo assim considerados caracteres comuns na flora do Brasil (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000).

Andira fraxinifolia apresenta um padrão do parênquima axial paratraqueal comum a todos os espécimes estudados, sendo a formação de faixas inexistente apenas no Cerrado. Esse tipo de parênquima é reportado como uma característica comum na madeira em latitudes menores e em ambientes mais quentes (Alves e Angyalossy-

Alfonso, 2002). Outros estudos corroboram a afirmativa de que a abundância do parênquima está diretamente relacionada às latitudes menores (Baas and Schweingruber, 1987; Wheeler e Baas, 1991), o que pode ser observado no presente estudo, visto que as áreas de coleta se localizam em regiões de baixa latitude.

Apesar das variações fenotípicas serem mais facilmente observadas em folhas, é possível observar variações na estrutura do xilema secundário. A PCA mostrou uma clara separação das formações estudadas, principalmente em relação ao Cerrado. As diferenças entre as formações foram mais influenciadas pelo comprimento e a largura dos raios, espessura da parede das fibras e diâmetro dos elementos de vasos.

Os parênquimas axial e radial geralmente formam uma rede tridimensional dentro da madeira, compondo um tecido acessório aos elementos condutores; a eles diferentes funções estão atreladas, tais como o armazenamento e transporte de carboidratos não estruturais, a defesa contra agentes patogênicos, o armazenamento e capacitância de água, o armazenamento de minerais, a transição de alburno para cerne e biomecânica e transporte de íons entre o xilema e o floema (Morris et al., 2016; Liu et al., 2017).

Alves e Angyalossy-Alfonso (2002) explicam que em áreas com latitudes maiores e que apresentam clima sazonal, a presença de raios mais largos está ligada à eficiência no transporte radial do floema para o xilema, sendo considerado de grande importância para o fornecimento de metabólitos para o câmbio no início do período de atividade. Em relação à sua composição, Beeckman (2016) explica

que as células procumbentes provavelmente são projetadas para o transporte radial, enquanto as células verticais ligam as vias simplásticas e apoplásticas. Raios compostos por diferentes tipos celulares compreendem uma condição filogenética primitiva, cujas células eretas não são muito eficazes no transporte de fotoassimilados e representam uma transição histológica entre os parênquimas axial e radial (Carlquist, 2001). Sendo assim, raios com maiores dimensões, como os observados na madeira de *Andira fraxinifolia* em Cerrado, podem auxiliar no transporte de água e nutrientes nas plantas que os possuem, tornando-as mais adaptadas às condições ambientais tidas como desfavoráveis.

Fatores ambientais como a disponibilidade hídrica e nutrição edáfica podem influenciar alterações em características como diâmetro e comprimento dos elementos de vasos, frequência de vasos, comprimento e espessura da parede das fibras (Carlquist, 1977; Baas et al., 1983; Costa et al., 2009). A maior frequência de vasos associada ao menor diâmetro, como apresentada nas Florestas Ombrófila Densa e de Transição, é considerada uma estratégia no sistema condutor ao aperfeiçoamento do transporte hídrico e demonstra o investimento da planta em maior grau de segurança na condutividade (Wohl, 2019), pois garante a continuidade do fluxo hídrico mesmo que alguns dos vasos sejam bloqueados por embolismos (Carlquist, 1984).

Em um estudo sobre anatomia funcional e condutividade hidráulica de espécies lenhosas, Melo Júnior et al. (2017b) observaram que, apesar da eficiência no transporte hídrico ser diretamente influenciada pelos atributos de diâmetro e frequência dos vasos, os tecidos mecânicos também exercem grande importância na condutividade, visto que as fibras possuem a função de fornecer o suporte mecânico ao xilema, evitando o colapso dos vasos, enquanto os parênquimas axial e radial atuam como um reservatório para a recuperação de vasos embolizados.

Os índices de condutividade, vulnerabilidade e mesomorfia, estabelecidos por Carlquist (1977), são baseados nas características dos elementos de vaso. Maiores índices de condutividade evidenciam maior eficiência no transporte hídrico (Nahorniak et al., 2018). Neste estudo, a planta proveniente do Cerrado também apresentou valores mais altos de condutividade. Melo Júnior et al. (2017b) verificaram em seu estudo que o índice de condutividade foi maior na formação florestal, onde também foi possível verificar vasos mais largos e em menor frequência

por unidade de área, o que corrobora os resultados encontrados para *Andira fraxinifolia* no presente estudo. Sob condições mais restritivas, pode-se observar a ocorrência de vasos mais frequentes e de menor calibre, como encontrado em Floresta Ombrófila Densa, estratégia que aumenta a segurança no transporte hídrico, mas que implica num menor potencial condutor. Desse modo, o fato da espécie apresentar maior diâmetro de vasos em Cerrado, indica que nesse ambiente, está localizada em condições de maior disponibilidade hídrica, embora a região seja mais seca em relação às demais. Melo Júnior e Boeger (2015) observaram que o solo da região de Floresta de Transição apresenta maior disponibilidade hídrica quando comparado ao solo de Restinga. Contudo, no presente trabalho, o índice de condutividade de FT foi menor em relação ao de Restinga. Sendo assim, seria necessário analisar o solo de cada região para melhor aporte de informações.

O índice de vulnerabilidade com valores elevados indica maior propensão à cavitação e, consequentemente, à interrupção do fluxo de água (Carlquist, 1977). Elementos de vaso de maior calibre, como observados em Cerrado e Restinga, são mais eficientes em condução, porém, menos seguros, devido ao grande risco de embolias (Zimmermann, 1982; Sperry et al., 1994). Elementos de vaso curtos e estreitos foram associados por Carlquist (1977) a ambientes secos, pois, apesar de serem menos eficientes em condução, são mais seguros, tendo em vista que eles evitam embolias (Gupta e Gupta, 2020).

Apesar de *Andira fraxinifolia* apresentar elevado índice de vulnerabilidade para todas as formações, destaca-se a formação de Cerrado com maior propensão a problemas no transporte hídrico, sendo seu IV (151,09) quase o dobro do segundo maior valor (79,78) (Tabela 1), encontrado na Restinga. Isso decorre do grande diâmetro dos vasos encontrados nessa formação. Maior segurança no transporte de água foi observado na Floresta Ombrófila Densa, cujos indivíduos apresentaram elementos de vaso com menor calibre e maior frequência. A presença de pontuações intervasculares também apresenta importância na segurança hídrica da planta, pois são consideradas estruturas que determinam a resistência à cavitação (Lens et al., 2011; Li et al., 2016). Essas estruturas atuam na difusão de ar pela rede de vasos e permitem o transporte lateral de água pelos poros da sua membrana (Lens et al., 2013).

Espécies com índice de mesomorfia inferior a 200 são consideradas xeromórficas Carlquist (1977,

2001). Em oposição, valores superiores a esse limite, tais como observados em *Andira fraxinifolia* de todas as formações estudadas, a caracteriza como espécie mesomórfica.

O índice de resistência teórica a implosão de vasos permite avaliar o investimento em estruturas que reforcem os vasos, impedindo o seu colapso. Geralmente, espécies com elementos de vasos de menor comprimento tendem a investir no reforço da parede celular, aumentando a resistência da condutividade (Pittermann et al., 2006). Em *Andira fraxinifolia*, embora tenham sido encontrados baixos valores para o índice de resistência à implosão de vasos, o maior foi verificado na formação de Floresta Ombrófila Densa, formação onde se verificou o menor diâmetro dos vasos.

Os valores obtidos para o índice de resistência à implosão de fibras revelam que *Andira fraxinifolia* em Cerrado possui maior investimento em espessura das paredes celulares, dificultando não somente seu colapso, mas também maior segurança no transporte de água, visto que as fibras auxiliam no suporte e sustentação dos elementos de vasos em casos de estresse hídrico, momento em que a força criada pela tensão da coluna em um vaso poderia causar a sua ruptura (Scholz et al., 2013). Assim, investir no reforço das paredes das fibras reflete um tipo de compensação ao alto índice de vulnerabilidade encontrado.

O fato da madeira de *Andira fraxinifolia* possuir baixo potencial plástico para a maioria dos atributos analisados permite sugerir que a espécie possua maior herdabilidade de caracteres do lenho (Price et al., 2003). Em cada indivíduo existem genes específicos para a plasticidade fenotípica que atuam como elementos regulatórios, fazendo com que o potencial plástico possa ser diferente mesmo entre os indivíduos de uma população (Schlichting e Pigliucci, 1995), assim como os indivíduos de uma população podem possuir variação genética para fenótipos invariáveis (Martins et al., 2020).

A maior similaridade anatômica entre os espécimes de Floresta de Transição e Restinga imprime o papel da microescala espacial, resultando em pouca variação estrutural, tal qual relatado por Silva et al. (2016). Por outro lado, a variação nos atributos anatômicos da madeira, principalmente entre biomas, sinaliza a produção de ajustes funcionais que privilegiam a condutividade hidráulica de *Andira fraxinifolia*, mas mantém, em certa medida, a segurança contra embolismo e, consequentemente, a cavitação, principalmente nos ambientes de

reconhecido estresse hídrico (Alemán-Sancheschülz et al., 2020).

Conclusão

Andira fraxinifolia apresentou pouca plasticidade para a maior parte dos atributos analisados, como diâmetro dos vasos (μm), comprimento dos elementos de vasos (μm), pontoações intervasculares (μm), comprimento de fibra (μm), lume da fibra (μm), espessura da parede da fibra (μm), altura do raio (μm) e frequência dos raios (mm), o que sugere que a espécie possui grande herdabilidade para os atributos anatômicos hidráulicos estudados. A madeira do ambiente de Cerrado se mostrou mais distinta em relação aos demais ambientes estudados, corroborando a hipótese de que a heterogeneidade ambiental das formações estudadas é precursora de ajustes estruturais nesta espécie, sendo o ambiente de Restinga mais restritivo ao seu desempenho hidráulico. Apesar da espécie ter maior eficiência hidráulica no ambiente de Cerrado, torna-se mais susceptível à cavitação.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Fundo de Amparo à Pesquisa da Universidade da Região de Joinville - UNIVILLE.

Referências

- Alemán-Sancheschülz, G., Solano, E., Terrazas, T., López-Portillo, J. 2020. Functional anatomy and xylem cavitation resistance of three species of monocotyledons grown on flooded substrates. *Physiologia Plantarum* 169, 571-585. doi:10.1111/pp.13078
- Almeida Souza A H, Batalha M A, Casagrande J C, Rivaben R C, Assunção V A Pott A & Alves Damasceno-Junior G (2019) Fire can weaken or trigger functional responses of trees to flooding in wetland forest patches. *Journal of Vegetation Science*, 30, 521–532. doi:10.1111/jvs.12719
- Alvares, C.A., Stape, J. L.; Sentelhas, P. C.; Gonçalves, J. L. M.; Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22, 6: 711-728.
- Alves, E. S.; Angyalossy-Alfonso, V. 2002. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Axial parenchyma, rays and fibres. *IAWA Journal* 23, 391-418.
- Alves, E. S.; Angyalossy-Alfonso, V. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some

- Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21, 1: 3-30.
- Arnold, P.A., Kruuk, L.E.B., Nicotra, A.B., 2019. How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytologist* 222, 1235-1241.
- Baas, P.; Ewers, F. W.; Davis, S. D.; Wheeler, E. A. Evolution of xylem physiology. 2004. In: Poole, I.; Hemsley, A. R. (org.). *Evolution of plant physiology*. Londres: Elsevier Academic Press, 273-295.
- Baas, P.; Schweingruber, F. H. 1987. Ecological trend in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. *IAWA Bulletin* 8, 245-274.
- Barajas-Morales, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin* 6, 4: 355-364.
- Beeckman, H. 2016. Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal* 37, 2: 127-151.
- Bhaskar, R.; Valiente-Banuet, V.; Ackerly, D. D. 2007. Evolution of hydraulic traits in closely related species pairs from Mediterranean and nonmediterranean environments of North America. *New Phytologist* 176, 718-726.
- Bongers, F.J., Douma, J.C., Iwasa, Y., Pierik, R., Evers, J.B., Anten, N.P.R., 2019. Variation in plastic responses to light results from selection in different competitive environments—A game theoretical approach using virtual plants. *PLOS Computational Biology* 15, e1007253. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1007253>
- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. 2. ed. Nova York: Springer.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64, 7: 887-896.
- Carlquist, S. 1984. Vessel grouping in Dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10, 505-525.
- Costa, M. R. N., Lobão, M. S., & de Lima Fernandes, N. C. (2022). Fenologia e crescimento de árvores cordia sp. em diferentes períodos sazonais e microambientes. *South American Journal of Basic Education, Technical and Technological*, 9(1), 217-228.
- Costa, C. G.; Callado, C. H.; Coradin, V. T. R.; Carmello-Guerreiro, S. M. 2009. Xilema. In: Apezato-Da-Glória, B.; Carmello-Guerreiro, S. M. (org.). *Anatomia vegetal*. Viçosa: Editora UFV, 129-154.
- Coutinho, L. M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 1, 17-23.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. Chichester: John Wiley.
- Eiten, G. *Vegetação*. 1994. In: Pinto, M. N. (org.). *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*. Brasília: Universidade de Brasília, 17-73.
- Ferreirinha, M. P. 1958. *Elementos de anatomia de madeiras folhosas portuguesas*. Lisboa: Ministério do Ultramar.
- Franklin, G. L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood – resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* 155, 51.
- Gleason, S. M.; Westoby, M.; Jansen, S.; Choat, B.; Hacke, U. G.; Pratt, R. B.; Bhaskar, R.; Brodribb, T. J.; Bucci, S. J.; Cao, K.-F.; Cochard, H.; Delzon, S.; Domec, J.-C.; Fan, Z.-X.; Feild, T. S.; Jacobsen, A. L.; Johnson, D. M.; Lens, F.; Maherali, H.; Martínez-Vilalta, J.; Mayr, S.; Mcculloh, K. A.; Mencuccini, M.; Mitchell, P. J.; Morris, H.; Nardini, A.; Pittermann, J.; Plavcová, L.; Schreiber, S. G.; Sperry, J. S.; Wright, I. J.; Zanne, A. E. 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* 209, 123-136.
- Gomes, Francisco Jailson de Araújo, Thiago Pereira Mendes, Lailson Dantas Silva, Rhyann Sthefanno Alves, Raysa Valéria Carvalho Saraiva, Diego Pereira Santos, Tiago Massi Ferraz, José Roberto Pereira de Sousa, e Fábio Afonso Mazzei Moura de Assis Figueiredo. 2022. “Avaliação fitossociológica de um fragmento florestal em área urbana na transição cerrado – floresta amazônica”. *Nativa* 10 (2):211-18. <https://doi.org/10.31413/nativa.v10i2.13099>.
- Gupta P, & Gupta S (2020) Wood anatomy of Indian oaks, with reference to systematic, ecological and evolutionary perspectives. *Nordic Journal of Botany*, 38. doi:10.1111/njb.02570
- Iawa Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* 10, 3: 219-332.
- Jesus Santos, V., da Silva, A. N. F., & Silva, E. C. G. (2022). Arranjo estrutural e diversidade do componente lenhoso da restinga em Caravelas,

- sul da Bahia, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 15(03), 1371-1379.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. Nova York: McGraw-Hill.
- Knie, L. W. (org.). 2002. Atlas ambiental da região de Joinville: complexo hídrico da Baía da Babitonga. Florianópolis: FATMA.
- Lens, F.; Sperry, J. S.; Christman, M. A.; Choat, B.; Rabaey, D.; Jansen, S. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist* 190, 709-723.
- Lens, F.; Tixier, A.; Cochard, H.; Sperry, J. S.; Jansen, S.; Herbette, S. 2013. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current Opinion in Plant Biology* 16, 1-6.
- León H., W. J. 2011. Anatomia de la madera de 26 especies del género *Aspidosperma* Mart. (Apocynaceae). *Acta Botanica Venezuelica* 34, 1: 127-151.
- León H., W. J. 2012. Anatomía de la madera de 69 especies de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Revista Forestal Venezolana* 56, 2: 167-195.
- León H., W. J. 2014. Anatomía de maderas de 108 especies de Venezuela, Venezuela. *Pitteria* 1, 1-267.
- León H., W. J. 2002. Anatomia xilemática caulinar de 14 espécies de la família Lauraceae. *Revista Forestal Venezolana* 46, 1: 15-25.
- Li, S.; Lens, F.; Espino, S.; Karimi, Z.; Klepsch, M.; Schenk, H. J.; Schmitt, M.; Schuldt, B.; Jansen, S. 2016. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal* 37, 152-171.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum.
- Martins, R. P.; Massara, R. Lima; Barroso, C. X. 2020. A ecologia evolutiva da plasticidade fenotípica em táxons de organismos: uma breve revisão. *Revista Helius* 3, 2: 1333-1373.
- Meira Neto, J. A. A.; Souza, A. L.; Lana, J. M.; Valente, G. E. 2005. Composição florística, espectro biológico e fitofisionomia da vegetação de muçununga nos municípios de Caravelas e Mucuri, Bahia. *Revista Árvore* 29, 139-150.
- Melo Júnior, J. C. F.; Amorim, M. W.; Oliveira, G. B.; Vieira, C. V. 2017a. Anatomia funcional da madeira de *Chiococca alba* Hitch. (Rubiaceae) de Cerrado. *Acta Biológica Catarinense* 4, 52-61.
- Melo Júnior, J. C. F.; Boeger, M. R. T. 2017. Functional traits of dominant plant species of the Brazilian sandy coastal plain. *International Journal of Current Research* 9, 1: 45585-45593.
- Melo Júnior, J. C. F.; Boeger, M. R. T. 2015. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42, 2: 207-232.
- Melo Júnior, J. C. F.; Boeger, M. R. T.; Amorim, M. W.; Heerdt, S. T.; Silva, M. M.; Silva, K. R.; Soffiatti, P. 2017c. Anatomia funcional da madeira e condutividade hidráulica de espécies lenhosas de restinga. In: Melo Júnior, J. C. F.; Boeger, M. R. T. (org.). Patrimônio natural, cultura e biodiversidade da restinga do Parque Estadual Acaraí. Joinville: Univille, 201-253.
- Morris, H.; Jansen, S.; Arber, A. 2016. Opinion paper – Secondary xylem parenchyma – from classical terminology to functional traits. *IAWA Journal* 37, 1-15.
- Nahorniak M, Wheaton J, Volk C, Bailey P, Reimer M, Wall E, Jordan C (2018) How do we efficiently generate high-resolution hydraulic models at large numbers of riverine reaches? *Computers & Geosciences*, 119, 80–91. doi:10.1016/j.cageo.2018.07.001
- Paiva, J. G. A.; Fank-De-Carvalho, S. M.; Magalhães, M. P.; Graciano-Ribeiro, D. 2006. Verniz vitral incolor 500: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* 20, 257-264.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wirth, T. I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., De Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Ter Steege, H., Van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167-234.
- Pittermann, J.; Sperry, J.; Wheeler, J.; Hacke, U.; Sikkema, E. 2006. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency

- of conifer xylem. *Plant, Cell and Environment* 29, 1618-1628.
- Price, T. D.; Qvarnstrom, A.; Irwin, D. E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 1433-1440.
- Queiroz, L. P.; Sena, T. S. N.; Costa, M. J. S. L. 1996. Flora vascular da Serra da Jibóia, Santa Terezinha – Bahia. I: O Campo Rupestre. *Sitientibus* 15, 27-40.
- Ramos, G., Cardoso, D.B.O.S., Pennington, R.T. 2020. Andira in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <https://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/FB29442>
- Rocha, C. T. V.; Carvalho, D. A.; Fontes, M. A. L.; Filho, A. T. O.; Berg, E. V. D.; Marques, J. J. G. S. M. 2005. Comunidade arbórea de um continuum entre floresta paludosa e de encosta em Coqueiral, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28, 2: 203-218.
- Schlichting, C. D.; Pigliucci, M. 1995. Gene regulation, quantitative genetic and the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology* 9, 154-168.
- Scholz, A.; Klepsch, M.; Karimi, Z.; Steven, J. 2013. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science* 4, 56: 1-10.
- Serafim-Filho, G. L., dos Santos, L. L., de Souza, S. M. A., Rodal, M. J. N., de Melo, J. I. M., & de Sales, M. F. (2021). Florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea em duas áreas sedimentares do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil. *Journal of Environmental Analysis and Progress*, 6(2), 136-152.
- Silva, F. A. M.; Assad, E. D.; Evangelista, B. A. 2008. Caracterização climática do bioma cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P.; Ribeiro, J. F. (org.) *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília: Embrapa, 71-88.
- Silva, K. R.; Melo Júnior, J. C. F.; Boeger, M. R. T. 2016. Variações fenotípicas em *Andira fraxinifolia* Benth. (Fabaceae) em duas fitofisionomias de restinga. *Hoehnea* 43, 2: 229-237.
- Silva, V. C.; Alves, A. N.; Santana, A.; Carvalho, M. G.; Silva, S. L. C.; Schripsema, J. 2006. Constituintes fenólicos e terpenóides isolados das raízes de *Andira fraxinifolia* (Fabaceae). *Química Nova* 29, 6: 1184-1186.
- Soffiatti, P.; Boeger, M. R. T.; Nisgoski, S.; Kauai, F. 2016. Wood anatomical traits of the Araucaria Forest, Southern Brazil. *Bosque* 37, 1: 21-31.
- Sperry, J. S.; Nichols, K. L.; Sullivan, J. E. M.; Eastlack, S. E. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of Northern Utah and Interior Alaska. *Ecology* 75, 1736-1752.
- Stavis, V. K., Machado, P. J. R., & Fina, B. G. (2020). Estrutura de fragmento de floresta estacional em área de ecótono, Mato Grosso do Sul. *Brazilian Journal of Development*, 6(8), 59197-59213.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5, 537-542.
- Valladares, F., Sanches-Goems, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94, 1103-1116.
- Wheeler, E. A.; Baas, P. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin* 12, 275-332.
- Wohl E (2019) Wood process domains and wood loads on floodplains. *Earth Surface Processes and Landforms*. doi:10.1002/esp.4771
- Zimmermann, M. 1982. Functional xylem anatomy of angiosperm trees. In: Bass, P. (org.). *New perspectives in wood anatomy*. Uijhoff/Jung: Springer, 59-60.