



Caracterização morfoanatômica de *Ageratum fastigiatum* (Asteraceae)

Glauciemar Del-Vechio-Vieira,¹ Max V. D. Barbosa,¹ Bruno C. Lopes,¹ Orlando V. Sousa,^{*2}
Lygia D. R. Santiago-Fernandes,¹ Roberto L. Esteves,⁴ Maria A. C. Kaplan^{1,3}

¹Museu Nacional, Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, Horto Botânico São Cristóvão, São Cristóvão, 20940-040 Rio de Janeiro-RJ, Brasil,

²Departamento Farmacêutico, Faculdade de Farmácia e Bioquímica, Universidade Federal de Juiz de Fora, Campus Universitário, 36036-330 Juiz de Fora-MG, Brasil,

³Núcleo de Pesquisas de Produtos Naturais, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Cidade Universitária, 21941-590 Rio de Janeiro-RJ, Brasil,

⁴Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 20550-900 Rio de Janeiro-RJ, Brasil

RESUMO: *Ageratum fastigiatum* (Gardn.) R. M. King et H. Rob. (Asteraceae), conhecido como “matapasto”, é uma planta usada na medicina popular como cicatrizante e antimicrobiano. O objetivo deste trabalho foi realizar caracterização morfoanatômica da folha, dos ramos e da raiz de *A. fastigiatum*. Secções transversais e paradérmicas, coradas com safranina/azul de astra e azul de toluidina foram analisadas ao microscópio. As folhas são alternas ou fasciculadas; a inflorescência é constituída de capítulos; as flores com corola lilás; ausência de pápus. A raiz apresenta crescimento secundário na zona de ramificação com estruturas secretoras. O caule possui epiderme uniestratificada, estômatos, tricomas tectores simples e tricomas glandulares capitados. O pecíolo exibe contorno côncavo-convexo e a epiderme é unisseriada. A lâmina foliar é anfiestomática e o mesófilo dorsiventral. A epiderme possui células de contorno sinuoso e os estômatos são do tipo anomocítico. Os caracteres morfoanatômicos permitiram estabelecer parâmetros para identificação do *A. fastigiatum*.

Unitermos: *Ageratum fastigiatum*, aspectos estruturais, órgãos vegetativos.

ABSTRACT: “Morpho-anatomical characterization of *Ageratum fastigiatum* (Asteraceae)”. *Ageratum fastigiatum* (Gardn.) R. M. King et H. Rob. (Asteraceae), known as “matapasto”, is a plant used in the popular medicine as cicatrizant and antimicrobial. The aim of this work was to perform a morpho-anatomical characterization of the leaves, the stems and the roots from *A. fastigiatum*. Transversal and paradermic sections, stained with astra safranin/blue and toluidine blue were analyzed under a microscope. The leaves are alternate or fasciculate; the inflorescence is constituted of chapters; the flowers with lilac corolla; papus is absence. The root presents secondary growth in the ramification area with secretor structures. The stem possesses epidermis unistratified, stomata, simple non-glandular trichomes and capitates glandular trichomes. The petiole exhibits concave-convex outline and the epidermis is uniseriate. The blade leaf is hypostomatic; the mesophyll is dorsiventral. The epidermis possesses cells of sinuous outline and the stomata of the anomocytic type. The morpho-anatomical characters allowed establishing parameters for identification of *A. fastigiatum*.

Keywords: *Ageratum fastigiatum*, structural aspects, vegetative organs.

INTRODUÇÃO

A família Asteraceae possui cerca de 1000 gêneros e 25000 espécies cosmopolitas, encontradas em diferentes localidades do planeta. No Brasil, essa família é representada por 300 gêneros e 2000 espécies (Souza & Lorenzi, 2005), sendo que, muitas delas, são usadas popularmente no tratamento de diversas patologias (Lorenzi & Matos, 2002). Entre os gêneros, destaca-se *Ageratum* que consiste de aproximadamente 30 espécies,

entretanto, poucas foram investigadas cientificamente (Burkill, 1985; Caetano et al., 2002; Falcão et al., 2005; Barbosa-Filho et al., 2006). Em especial *A. conyzoides*, a espécie mais estudada devido seu potencial terapêutico na medicina popular, é conhecida como mentrasto e tem propriedades cicatrizante, analgésica e antiinflamatória (Lorenzi & Matos, 2002; Silva et al., 2006; Agra et al., 2007; 2008). Constitui de um arbusto com cerca de 1 m de altura com pecíolo e folhas cobertas por finos pêlos brancos (Carvalho, 2004). As folhas possuem formato

* E-mail: orlando.sousa@ufjf.edu.br, Tel. +55-32-21023819, Fax +55-32-21023812

oval; as flores são púrpuras esbranquiçadas, numerosas e pequenas, formando cachos; os frutos são pequenos; e as sementes fotoblásticas (Okunade, 2002; Carvalho, 2004).

Ageratum fastigiatum (Gardn.) R. M. King et H. Rob., pertence à tribo Eupatorieae, Asteraceae, sendo conhecida popularmente como “matapasto”. É uma planta tropical encontrada na região Sudeste do Brasil, especialmente em Minas Gerais (Almeida et al., 2004). O perfil fitoquímico de *A. fastigiatum* é representado por substâncias da classe dos terpenóides (Bohlmann et al., 1981), como, por exemplo, derivados do farneseno (Bohlmann et al., 1983). A medicina popular indica a espécie em estudo como cicatrizante e antimicrobiana (Del-Vechio et al., 2007), a escassez de estudo botânico estimulou a investigação das características morfoanatômica de *A. fastigiatum*.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e identificação botânica

A. fastigiatum foi coletada em São João del-Rei/MG em março de 2005. Uma exsicata da planta identificada pelo Dr. Roberto Lourenço Esteves, encontra-se depositada no Herbário da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (nº 10.329), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Caracterização morfoanatômica

As análises morfológicas e anatômicas foram realizadas com folhas, ramos e raízes de indivíduos adultos de *A. fastigiatum*. As folhas foram retiradas do quarto nó caulinar de plantas expostas ao sol. O material botânico foi fixado em álcool 70%, ou em solução de para-formaldeído 4% e glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato 50 mM. Em seguida, esse material foi emblocado em historesina e foram obtidas secções, de cerca de quatro micrômetros, em micrótomo rotativo. Essas secções foram coradas pelo corante Azul de Toluidina (Gahan, 1984). Numa abordagem inicial, o material foi seccionado em micrótomo manual Ranvier, clarificado em solução comercial de hipoclorito de sódio 50%, neutralizado em água acética a 1:500, lavado em água destilada e corado com mistura de Azul de Astra-Safranina (Bukatsch, 1972).

Nos ensaios histoquímicos, as secções obtidas a fresco foram testadas para substâncias fenólicas pela reação nitrosa (Jensen, 1962) e solução de formalina, enquanto a reação em sulfato ferroso (Johansen, 1940), sudan III e IV (Jensen, 1962) foi utilizada para avaliação de substâncias lipídicas. A reação de Fehling (McLean & Cook, 1958) foi usada para sacarídeos.

Os estômatos foram classificados conforme Van Cotthem (1970) e para a interpretação do padrão de venação foliar foi usada a terminologia de Hickey

(1973). Os registros fotográficos foram efetuados em microscópio Orthoplan-Leitz acoplado ao equipamento fotográfico Nikon Coolpix.

RESULTADOS

Ageratum fastigiatum é um subarbusto vernicoso de até 1,5 m de altura, ereto e ramificado desde a base (Figura 1). Os ramos são acastanhados, hispídeos e glandulosos. As folhas são alternas ou fasciculadas, pecioladas; lâmina com 3-9 cm de comprimento e 0,4-1,5 cm de largura, membranácea, de linear-lanceolada a lanceolada, ápice agudo, margens serradas, base atenuada, glabra ou pubescente e densamente glanduloso-pontoada nas duas faces. A inflorescência é constituída de capítulos subsésseis, congestos, reunidos em cimas corimbiformes. Os capítulos possuem de 3,0-3,5 mm de altura; receptáculo cônico e paleáceo; involúcro campanulado com brácteas involucrais dispostas em duas séries subiguais em comprimento, pubescentes, glandulosas e lanceoladas de ápices agudos. Flores com 20-22 mm; corola lilás com tricomas glandulares nos lacínios; aquênios 5-costados com grande carpódio assimétrico. Pápus ausente.

A raiz, em secções transversais na zona de ramificação, apresenta crescimento secundário com numerosas estruturas secretoras semelhantes a canais, que podem estar ou não associadas à endoderme (Figura 2.A). Os canais não-associados à endoderme exibem maiores dimensões (Figura 2.B). Numerosos esclereides parecem formar aglomerados próximos aos canais mais externos (Figuras 2.A e 2.B). Na zona de ramificação, evidencia-se um processo de descamação da periderme (Figura 2.A) que têm como conseqüência, a eliminação de algumas camadas corticais e da epiderme. O córtex é constituído por cerca de dez camadas que podem exibir divisões periclinais e anticlinais. O sistema vascular forma um cilindro maciço, onde o floema secundário dispõe-se em grupos de células separadas por raios parenquimáticos. Há também um estrato cambial estreito circundando o xilema secundário, formando grupos separados por fibras. Na região, houve reação positiva para sudam III e sudam IV.

O caule, em estrutura secundária, apresenta epiderme uniestratificada com cutícula estriada, presença de estômatos (Figuras 3.A e 3.B), tricomas tectores simples unisseriados (Figura 3.A) e tricomas glandulares capitados pediculados unisseriados (Figura 3.C). Esses tricomas reagiram positivamente para o teste de óleo. O córtex, constituído por cerca de dois a três estratos colenquimáticos, varia de angular a lamelar (Figura 3.B). Sob o colênquima estão presentes duas camadas de parênquima fundamental. A camada cortical mais interna está diferenciada numa endoderme com estrias de Caspary. Os canais secretores estão próximos à endoderme (Figura 3.A) e apresentam substâncias lipídicas e resinosas no seu interior (Figura 3.D). O

sistema vascular forma um anel contínuo no caule, sendo que casquetes de fibras são encontrados externamente aos pólos de floema (Figuras 3.A e 3.B). O câmbio vascular forma uma faixa contínua, onde, internamente, o xilema secundário é composto por elementos e por fibras. A região medular é constituída por parênquima fundamental e pode apresentar lignificação. A secreção dos canais é de natureza resinosa e lipídica. Há óleos também na porção apical dos tricomas capitados, em células do colênquima e em células do parênquima medular.

O pecíolo, a nível mediano, em seção transversal, exhibe contorno côncavo-convexo (Figura 4.A). A epiderme é unisseriada e revestida por cutícula ondulada e as células epidérmicas apresentam parede periclinal externa espessada. Raros estômatos podem ser observados na face abaxial do pecíolo. Tricomas simples-unisseriados também estão presentes na epiderme.

Em posição subepidérmica, há cerca de um a dois estratos colenquimáticos, predominando os tipos angular e lacunar. O colênquima pode apresentar-se interrompido por parênquima lacunoso. O parênquima cortical é constituído por parênquima fundamental de células de seção arredondada ou por parênquima lacunoso nas porções laterais superiores. Grandes espaços de origem lisígena são observados no parênquima. O sistema vascular distribui-se na forma de arco com cerca de cinco feixes colaterais isolados e uma bainha amilífera envolvendo cada feixe. Associados aos feixes, são encontrados canais em proximidade com a endoderme que podem estar próximos ao xilema ou ao floema. O lúmen dos canais é delimitado por um epitélio unisseriado. Há a presença de óleo em células epidérmicas e nas células que revestem os canais secretores.

A nervura principal exhibe seção variando de plano-convexa a levemente biconvexa (Figura 4.B). As células epidérmicas são arredondadas com cutícula estriada no arco abaxial (Figura 4.C). A nervura apresenta poucas camadas de parênquima fundamental e um único feixe vascular. O parênquima clorofiliano invade a região da nervura principal até as proximidades do feixe vascular. Adjacentes ao feixe, acham-se dutos secretores voltados para o xilema ou para o floema. Em torno do feixe e dos canais há uma bainha amilífera. Verificou-se a presença de óleo no parênquima clorofiliano, em células epidérmicas e nas células que revestem os canais secretores.

No mesofilo, a lamina foliar é anfiestomática, apresenta organização dorsiventral (Figuras 5.A e 5.B) e forma depressões em ambas as faces com tricomas (Figura 6.A). Na face adaxial, a epiderme exhibe células volumosas, de seção biconvexa ou próximo a retangular e cutícula espessada e ondulada (Figura 5.A). Tricomas glandulares capitados bisseriados e tricomas tectores unisseriados estão presentes na superfície

foliar. O parênquima clorofiliano é plicado, de uma a duas camadas, e lacunoso de quatro camadas (Figura 5.B). Os canais secretores estão associados às nervuras secundárias (Figura 5.A), sendo mais visualizados em seções paradérmicas e longitudinais (Figura 5.C). Óleo (substâncias lipofílicas) está presente no parênquima clorofiliano, em células epidérmicas e nas células que revestem os canais secretores, enquanto substâncias fenólicas encontra-se no parênquima clorofiliano. O bordo é levemente fletido com células epidérmicas que exibem seção de retangular a elíptica e cutícula espessada e ondulada (Figura 5.D). A organização dorsiventral do mesofilo é mantida, porém, o parênquima clorofiliano torna-se mais compacto. O bordo exhibe vascularização e canais secretores.

Em vista frontal, em ambas as faces, a epiderme possui células de contorno sinuoso (Figuras 6.B e 6.C). Os estômatos enquadram-se no tipo anomocítico (Figuras 6.C e 6.D) e aparecem em ambas as faces, sendo a densidade maior na face abaxial. A cutícula das células anexas do estômato possuem estriações (Figura 6.D). Os tricomas são dos tipos glandular capitado bisseriado (Figura 6.A) ou unisseriado (no caule) e

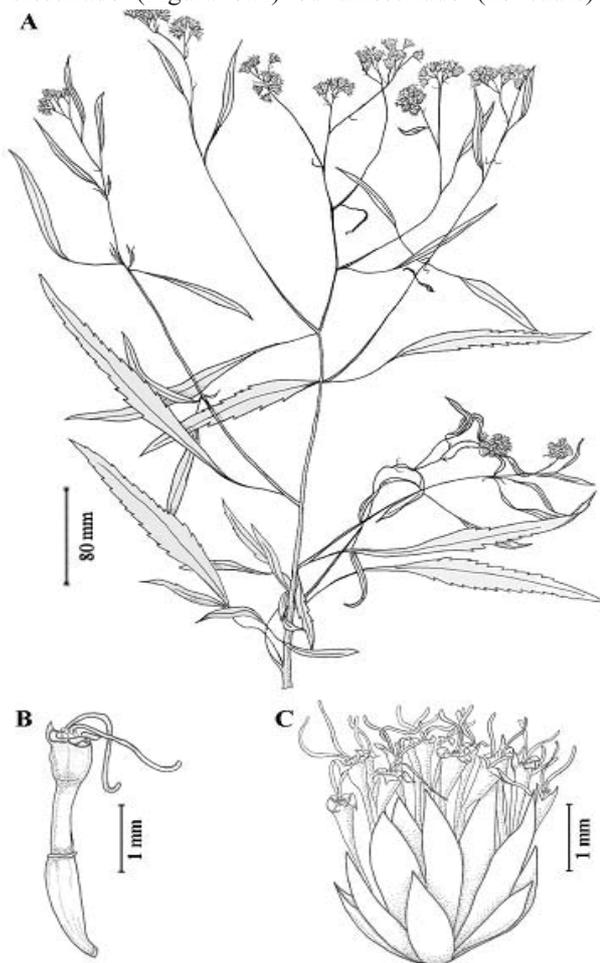


Figura 1. Aspecto geral morfológico de *Ageratum fastigiatum*. A. ramo florífero; B. corola e fruto evidenciando a ausência do cálice modificado ou pápus; C. capitulo isolado.

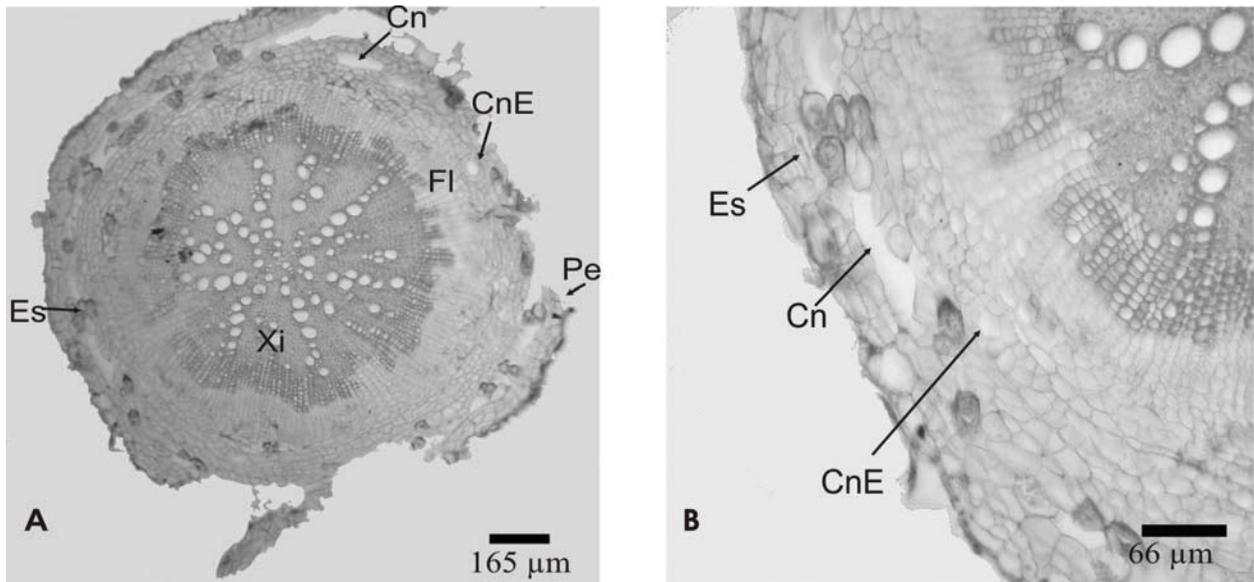


Figura 2. A-B: Secção transversal da raiz ao nível da zona de ramificação. A. Visão geral da raiz exibindo crescimento secundário, descamação da periderme e canais secretores; B. Detalhes da secção. Legendas: Pe-Periderme; Cn-Canal secretor; CnE-Canal secretor associado à endoderme; Es-Esclereídes; Xi- Xilema; FI-Floema.

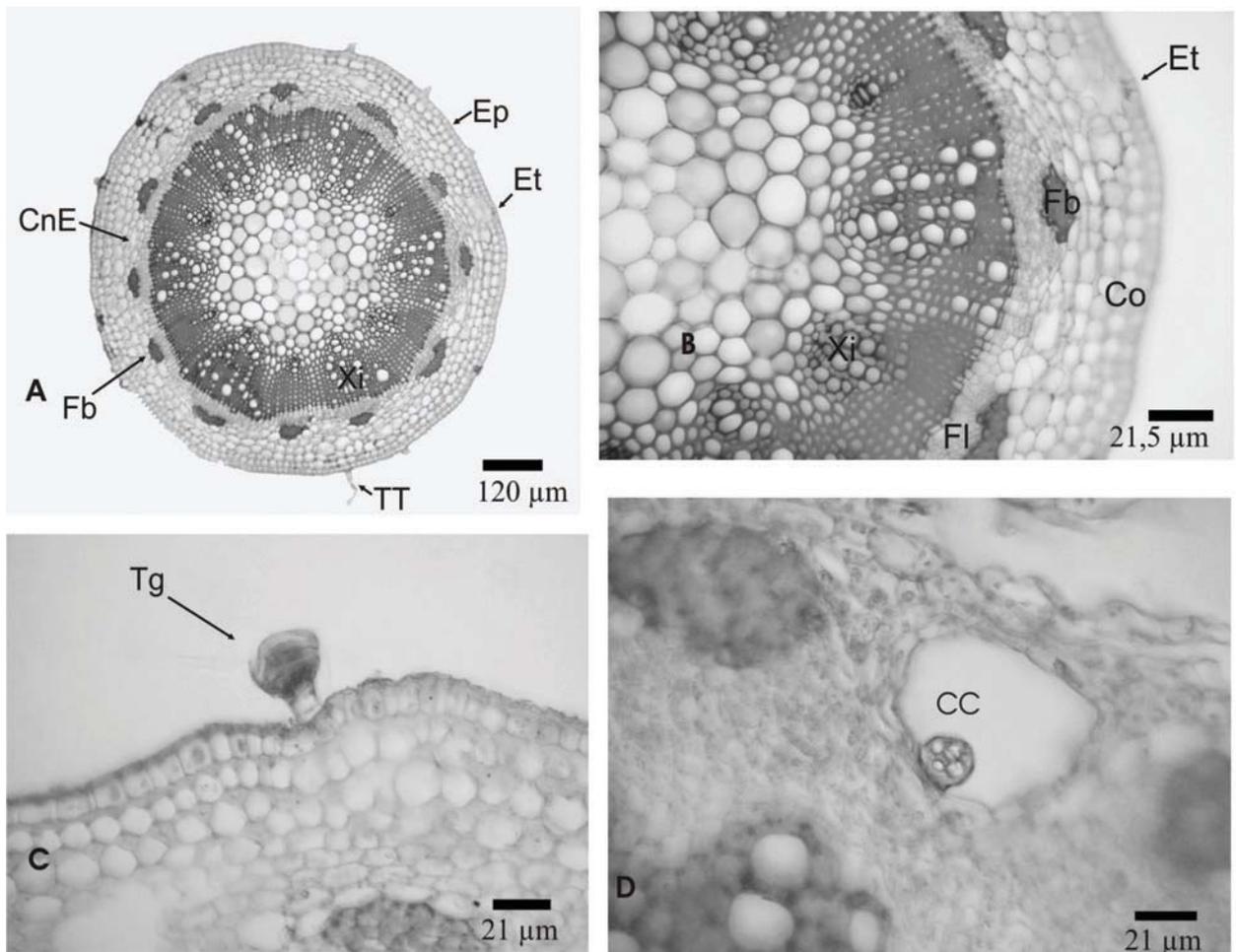


Figura 3. A-D: Secção transversal do caule. A. Visão geral do caule exibindo crescimento secundário. B. Detalhes da secção do caule. C. Detalhes do caule exibindo tricoma. D. Canal secretor encerrando conteúdo. CnE-Canal secretor associado à endoderme; Ep-Epiderme; Et-Estômato; TT-Tricoma tector; Fb-Fibras esclerenquimáticas; Co-Colênquima; Xi-Xilema; FI-Floema; Tg-Tricoma glandular; CC-Conteúdo do canal.

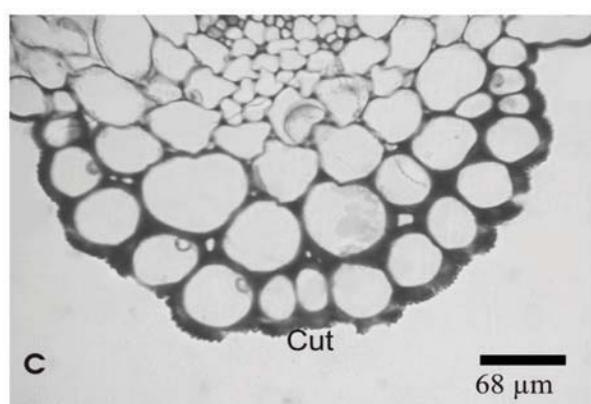
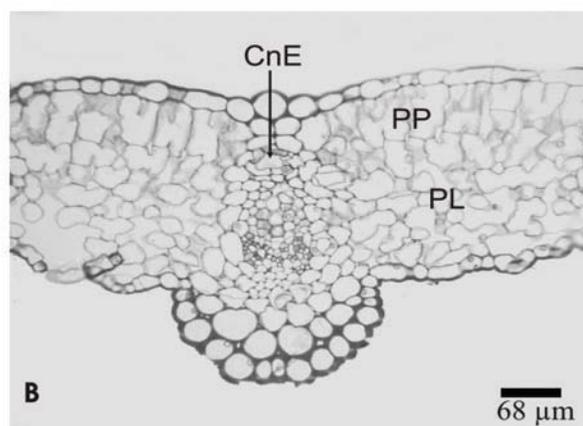
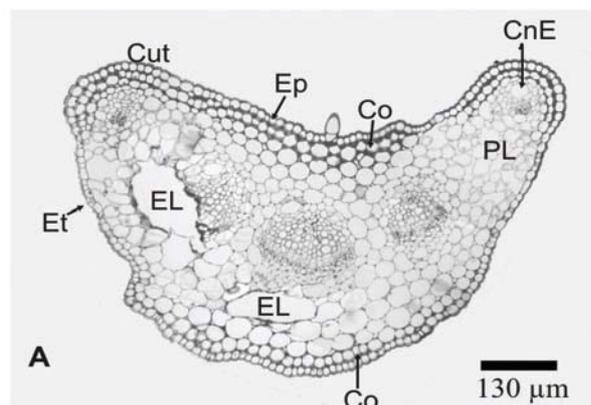


Figura 4. A-C: Secções da folha. A. Pecíolo ao nível do terço médio exibindo secção côncava-convexa e mostrando prolongamentos laterais. Presença de espaços lisígenos no parênquima. B. Nervura mediana ao nível do terço médio da folha. C. Detalhes do arco abaxial da nervura mediana evidenciando cutícula ondulada. CnE-Canal secretor associado à endoderme; Cut-Cutícula; Ep-Epiderme; Pe-Periderme; Et-Estômato; Co-Colênquima; EL-Espaço lisígeno; PP-Parênquima plicado; PL-Parênquima lacunoso.

tector multicelular unisseriado (Figura 6.B).

DISCUSSÃO

Ageratum fastigiatum ocorre nos cerrados e campos rupestres da Bahia, Goiás, Minas Gerais e São Paulo. A espécie mais próxima é *A. conyzoides* L., que possui ampla distribuição do México à Argentina ocorrendo como adventícia nos trópicos e subtropicais (Pruski, 1997). As duas espécies diferem pelas folhas cordiformes e pela presença de pápus com cinco cerdas espessadas na base em *A. conyzoides* versus folhas lanceoladas ou linear-lanceoladas e ausência de pápus em *A. fastigiatum*.

A. fastigiatum apresenta características anatômicas típicas da família Asteraceae e do gênero *Ageratum*. Os tricomas glandulares e tectores presentes são bastante difundidos na família Asteraceae. Nesta espécie foi observada a presença de tricomas glandulares capitados e tectores unisseriados na folha e no caule, sendo também identificados em *A. conyzoides* (Tavares et al., 2000). Tricomas tectores unisseriados e recurvados foram observados sobre a superfície da face abaxial da folha, caule e pecíolo, enquanto os tricomas capitados com pedículo unisseriado no caule e os capitados bisseriados nas faces adaxial e abaxial da folha. Esses tipos de tricomas estão amplamente presentes em Asteraceae (Metcalf & Chalk, 1950; Solereder, 1908).

Para o gênero também já foi registrada a presença de ondulações ou estriações na cutícula (Tavares et al., 2000).

Os estômatos do *A. fastigiatum* se mostraram do tipo anomocítico, sendo muito freqüente na família Asteraceae (Metcalf & Chalk, 1950). Já no mesófilo, o parênquima é plicado ou com dobras, o que não foi descrito em estudos anteriores do gênero, onde se verificou um parênquima paliçádico típico (Tavares et al., 2000). O parênquima plicado é encontrado em plantas com área foliar ou mesófilo reduzido, como nas acículas de *Pinus*. As dobras desse parênquima aumentam a superfície da célula (Apezato-da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2003).

Estruturas secretoras são observadas com grande freqüência nas partes analisadas de *A. fastigiatum*. Os dutos secretores formam-se por meio de divisões da endoderme (Solereder, 1908), podendo apresentar resina nos canais (Metcalf & Chalk, 1950). Na folha e no caule de *A. fastigiatum*, os canais secretores estão próximos ao sistema vascular e de forma contínua e a bainha amilífera, em torno dos canais ou dutos secretores, denota uma provável origem endodérmica (Luque et al., 1997).

As estruturas morfológicas e anatômicas caracterizadas podem ser usadas na identificação de *A. fastigiatum*, bem como servir como referência para

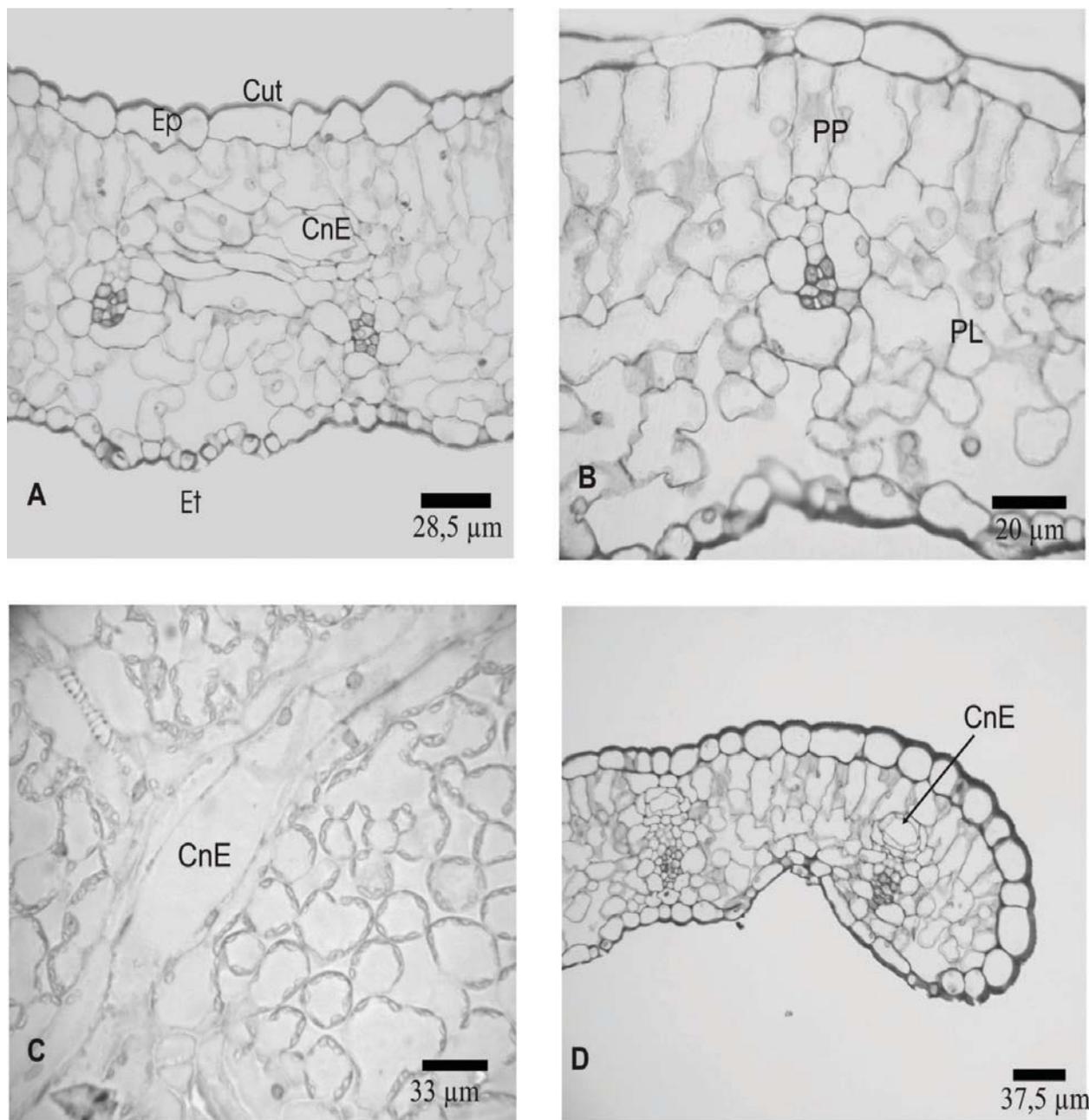


Figura 5. A-D: Secções da folha. A. Secção transversal do mesofilo evidenciando cutícula ondulada, organização dorsiventral e canal secretor associado à endoderme. B. Secção transversal do mesofilo mostrando parênquima plicado. C. Secção paradérmica da folha mostrando a extensão longitudinal do canal. D. Secção transversal da região do bordo exibindo parênquima clorofiliano mais compacto. Cut-Cutícula; Ep-Epiderme; Et-Estômato; CnE-Canal secretor; PP-Parênquima plicado; PL-Parênquima lacunoso.

estudos fitoquímicos e farmacológicos da espécie.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

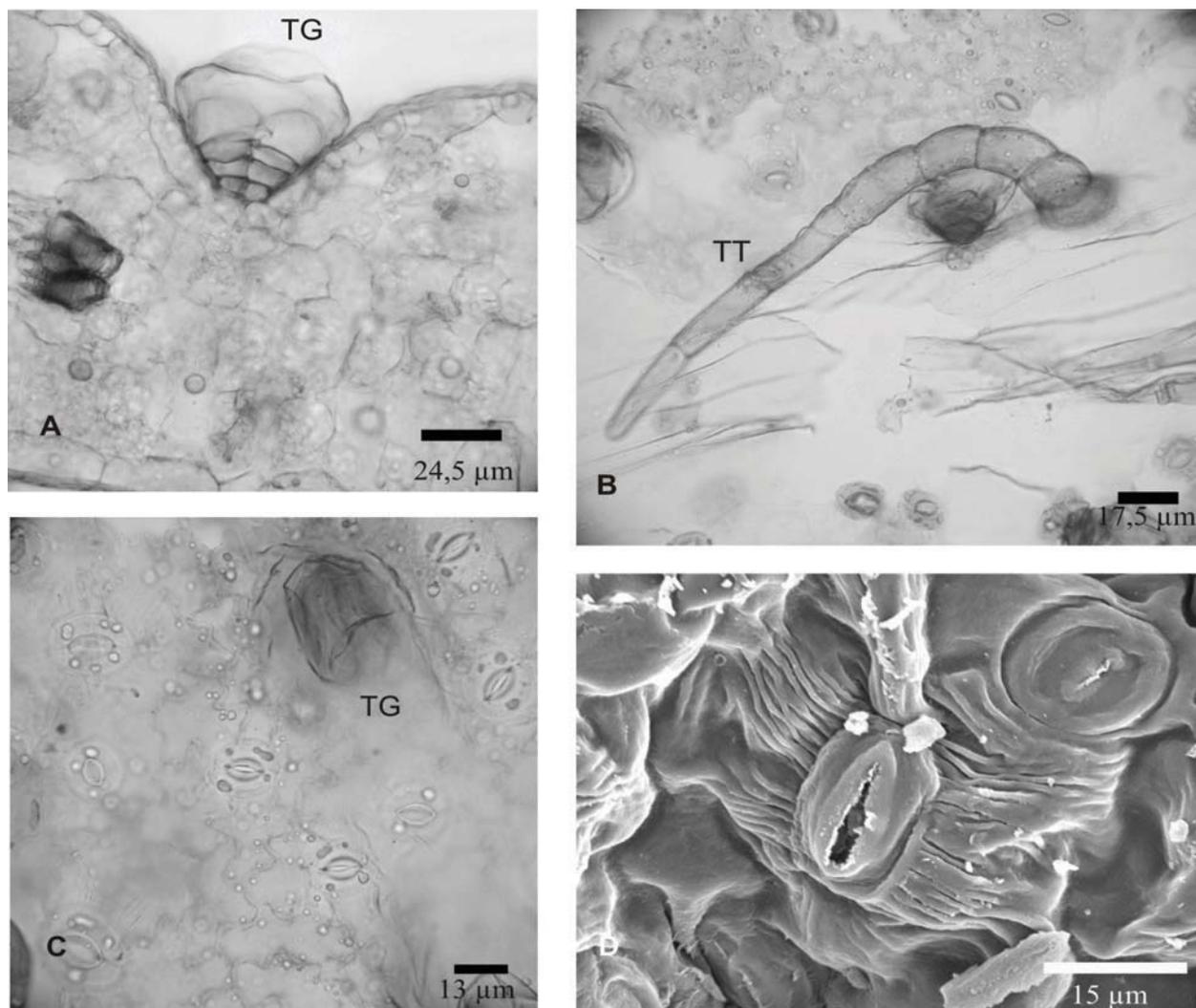


Figura 6. A-D: Secções da folha. A. Secção transversal do mesofilo evidenciando tricoma glandular na face adaxial. B. Secção paradérmica da epiderme exibindo tricoma tector, estômatos anomocíticos e células epidérmicas de contorno sinuoso. C. Secção paradérmica da epidermica. D. Eletromicrografia de varredura mostrando estômato com estriações cuticulares nas células anexas. TT-Tricoma tector; Tg-Tricoma glandular.

REFERÊNCIAS

- Agra MF, França PF, Barbosa-Filho JM 2007. Synopsis of the plants known as medicinal and poisonous in Northeast of Brazil. *Rev Bras Farmacogn* 17: 114-140.
- Agra MF, Silva KN, Basílio IJLD, França PF, Barbosa-Filho JM 2008. Survey of medicinal plants used in the region Northeast of Brazil. *Rev Bras Farmacogn* 18: 472-508.
- Almeida AM, Prado PI, Lewinsohn TM 2004. Geographical distribution of Eupatorieae (Asteraceae) in South-Eastern and South Brazilian Mountain Ranges. *Plant Ecol* 174: 163-181.
- Appezato-da-Glória B, Carmello-Guerreiro SM 2003. *Anatomia Vegetal*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa-Editora UFV. v. 1.
- Barbosa-Filho JM, Medeiros KCP, Diniz MFFM, Batista LM, Athayde-Filho PF, Silva MS, Cunha EVL, Almeida JRGS, Quintans-Júnior LJ 2006. Natural products inhibitors of the enzyme acetylcholinesterase. *Rev Bras Farmacogn* 16: 258-285.
- Bohlmann F, Ahmed M, King RM, Robinson H 1981. Labdane and eudesmane derivatives from *Ageratum fastigiatum*. *Phytochemistry* 20: 1434-1435.
- Bohlmann F, Ludwig G-W, Jakupovic J, King RM, Robinson HA 1983. Daucanolide further farnesene derivatives from *Ageratum fastigiatum*. *Phytochemistry* 22: 983-986.
- Bukatsch F 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61: 255.
- Burkill HM 1985. *The useful plants of West Tropical Africa*. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Carvalho JCT 2004. *Fitoterápicos anti-inflamatórios - aspectos químicos, farmacológicos e aplicações terapêuticas*. Ribeirão Preto: Tecmedd.
- Caetano N, Saraiva A, Pereira R, Carvalho D, Pimentel MCB, Maia MBS 2002. Determinação de atividade

- antimicrobiana de extratos de plantas de uso popular como anti-inflamatório. *Rev Bras Farmacogn* 12 (Supl.): 132-135.
- Del-Vechio G, Sousa OV, Yamamoto CH, Kaplan MAC 2007. Atividades antinociceptiva e antimicrobiana de *Ageratum fastigiatum* (Gardn.) R. M. King et H. Rob. (Asteraceae). *Rev Bras Farm* 88: 181-184.
- Falcão HS, Lima IO, Santos VL, Dantas HF, Diniz MFFM, Barbosa-Filho JM, Batista LM 2005. Review of the plants with anti-inflammatory activity studied in Brazil. *Rev Bras Farmacogn* 15: 381-391.
- Gahan PB 1984. *Plant histochemistry and cytochemistry: an introduction*. Academic Press, London.
- Hickey LJ 1973. Classification of architecture of dicotyledonous leaves. *Botanical Gazette* 60: 17-33.
- Jensen WA 1962. *Botanical histochemistry (principles and practice)*. San Francisco: W. H. Freeman and Company.
- Johansen DA 1940. *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Company.
- Lorenzi H, Matos FJA 2002. *Plantas medicinais no Brasil*. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Luque R, Menezes NL, Semir J 1997. La función secretora de la endodermis de la raíz de especies de *Lychnophora* Mart. (Asteraceae). *Plantula* 1: 221-228.
- McLean RC, Cook WRI 1958. *Plant science formulae*. MacMillan & Company Ltd: London.
- Metcalf CR, Chalk L 1950. *Anatomy of dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Oxford: Clarendon Press, v. 2.
- Okunade AL 2002. *Ageratum conyzoides* L. (Asteraceae). *Fitoterapia* 73: 1-16.
- Pruski, JF 1997. Asteraceae. In: *Flora of the Venezuela Guayana*. Berry PE, Holst BK, Yatskievych K (Eds.). Missouri Botanical Garden, St. Louis, v. 3.
- Silva MIG, Gondim APS, Nunes IFS, Sousa FCF 2006. Utilização de fitoterápicos nas unidades básicas de atenção à saúde da família no município de Maracanaú (CE). *Rev Bras Farmacogn* 16: 455-462.
- Solereider H 1908. *Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany*. Oxford: Clarendon Press.
- Souza VC, Lorenzi, H 2005. *Botânica sistemática*. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Tavares ES, Gil VR, Viana VRC 2000. Anatomia do eixo vegetativo de *Ageratum conyzoides* L. (Asteraceae). *Rev Bras Farm* 81: 25-28.
- Van Cotthem WRJ 1970. A classification of stomal types. *Bot J Linn Soc* 63: 235-246.