

# 唇形科植物腺毛及其分泌研究进展

黄珊珊<sup>1,2</sup>, 廖景平<sup>1\*</sup>, 唐源江<sup>1</sup>

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:**唇形科植物的茎和叶通常着生腺毛,能分泌芳香油,腺毛的分布密度越大其分泌能力越强。对近年来该科植物腺毛及其分泌的研究进展作一综述,对腺毛的结构类型、发生发育和分泌物及其分泌过程作了介绍,指出了该研究领域存在的问题。

**关键词:**综述;唇形科;腺毛;分泌;形态发育

中图分类号: Q949.777.604

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2005)05-0452-05

## Advances in the Studies of Glandular Hairs and Secretion in Labiatae Plants

HUANG Shan-shan<sup>1,2</sup>, LIAO Jing-ping<sup>1\*</sup>, TANG Yuan-jiang<sup>1</sup>

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

**Abstract:** The leaves and stems of Labiatae plants are generally covered with abundant glandular hairs which can secrete essential oil. This paper reviews the recent researches on the glandular hairs and secretion in Labiatae. The types, morphological structures, and the development of glandular hairs, as well as the secretion are discussed.

**Key words:** Review; Labiatae; Glandular hairs; Secretion; Morphology and development

唇形科(Labiatae)植物,大多为草本或灌木,稀为乔木和藤本,全世界约有220属3500种,分布于热带及温带地区。我国约有99属,800余种,遍布南北各地<sup>[1]</sup>。本科植物以富含多种芳香油而著称,其中不少芳香油成分可供药用,如薄荷(*Mentha haplocalyx*)、留兰香(*Mentha spicata*)、白花罗勒(*Ocimum basilicum*)以及百里香属(*Thymus*)、薰衣草属(*Lavandula*)、迷迭香属(*Rosmarinus*)等。此外,可作为药用植物的有:裂叶荆芥(*Schizonepeta tenuifolia*)、紫苏(*Perilla frutescens*)、活血丹(*Glechoma longituba*)和香薷(*Elsholtzia ciliata*)等。白苏(*Perilla ocimoides*)等还是有名的油料植物。五彩苏(*Coleus scutellarioides*)、薰衣草(*Lavandula angustifolia*)等由于花、叶形状特殊,色彩鲜艳常栽培以供观赏。可见这些植物均具有较高的经济价值和药用价值<sup>[2]</sup>。对

该科植物的利用主要集中在其分泌的挥发油成分上。挥发油的产生与分泌则与腺毛的分布、类型及其结构等有着直接的联系。有研究表明,腺毛的分布密度越大、处于分泌时期的数量越多,其分泌能力就越强<sup>[3]</sup>。因此,对该科植物腺毛的分布、类型、结构发育及挥发油分泌过程的相关机制等进行研究具有重要的理论意义。本文对唇形科植物腺毛及其分泌研究概况作一综述,为开发利用这些植物资源提供参考。

### 1 腺毛的类型和结构

#### 1.1 腺毛的类型

唇形科植物主要存在两种形态结构的腺毛—头状腺毛和盾状腺毛<sup>[4,23]</sup>。头状腺毛由1个基细胞、1个或几个柄细胞及1、2或4个头细胞组成;盾状腺

收稿日期: 2005-03-16 接受日期: 2005-06-23

基金项目: 广州市天河区科技计划项目资助

\* 通讯作者 Corresponding author

毛,为1个基细胞、1个短柄细胞和由多个分泌细胞排列成一层而形成的宽大头部,形如盾,故称盾状腺毛。不同属种之间腺毛的类型、分布和密度不同,所以常作为该科亚科间的分类特征之一,有的种类只有一种腺毛,有的则有两种腺毛<sup>[23-25]</sup>。腺毛的头部一般由一层分泌细胞所组成,但也有例外,如水棘针(*Amethystea caerulea*)的腺毛头部由两层分泌细胞组成<sup>[26]</sup>。根据细胞排列和功能不同,头状腺毛又分为好几种类型,如:鼠尾草属撒尔维亚(*Salvia officinalis*)<sup>[20]</sup>有4种类型的头状腺毛:类型I具单个或双个细胞构成较短的柄细胞,单或双细胞构成大的头部,无角质层空间;类型II由单个细胞的柄细胞,长椭圆形单细胞构成的头部组成,具有小的角质层间隙;类型III由1-3个细胞构成的长柄细胞和角质化的单细胞头部组成,头部具小孔;类型IV由4个细胞构成长的柄细胞和大而宽的角质化的单细胞头部组成,具小孔。白花罗勒腺毛有两种类型,都是短柄,单细胞或者双细胞构成头部<sup>[27]</sup>。细叶益母草(*Leonurus sibiricus*)的也有两种类型,头部由2细胞或4细胞构成<sup>[28]</sup>。盾状腺毛在不同种类间也有细微的差别,如白花罗勒盾状腺毛的头部只有4个分泌细胞<sup>[15, 27]</sup>,而其它种类一般都在8个以上,如鼠尾草8个、多裂叶荆芥(*Schizonepeta multifida*)12个<sup>[29]</sup>、薄荷8或16个<sup>[12]</sup>等。

## 1.2 腺毛的形态结构

盾状腺毛的形态结构是:基细胞的体积明显大于相邻的表皮细胞,呈长方形,液泡大,细胞质稀薄;柄细胞呈扁平状,细胞质浓厚,液泡不明显;头部由8、12或16个分泌细胞组成,细胞质较稀,具多个分散的液泡,头部分泌细胞明显排列为两圈,里圈为中央细胞,由4个分泌细胞构成,外圈为周围细胞,一般由4、6或8个分泌细胞辐射状排列并包围中央细胞,如薄荷<sup>[12]</sup>、牛至属(*Origanum*)的12个种<sup>[19]</sup>和多裂叶荆芥<sup>[29]</sup>等。头状腺毛的形态结构是:基细胞纵向延长,呈近长椭圆形,具中央大液泡,细胞质和细胞核被挤向四周;柄细胞也纵向延长,呈长方形,具大液泡,细胞质稀少;头部由1个分泌细胞组成,呈椭圆形,其细胞质浓厚,液泡小而分散。头状腺毛呈圆球状,如紫苏<sup>[11]</sup>、薄荷<sup>[12]</sup>、白花罗勒<sup>[19]</sup>等。

唇形科植物腺毛类型的多样性和形态上的差异性无疑在分类学上对鉴定唇形科植物以及从系统进化上研究唇形科植物都具有重要价值。但是综观对唇形科植物腺毛的相关报道,尚未有依腺毛类

型及其在形态上存在的差别,来系统地判定或论证该科类群间亲缘关系的远近。

## 2 腺毛的发生发育及影响因子

### 2.1 腺毛的发生、发育

腺毛主要在茎端幼叶处大量发生,从茎端第二对叶原基处开始产生。成熟叶上无新腺毛的发生,并且已有的腺毛大部分脱落。对这个问题学术界尚存在争论,有些学者认为在叶分化早期腺毛的发育就已完成,因为可以在幼叶上找到各个时期的腺毛,其数量是一定的<sup>[30]</sup>;而其他人则认为腺毛是随叶的发育而不断产生的,其数量是随叶的发育而增加的<sup>[31]</sup>。Weker等<sup>[27]</sup>认为,只要罗勒叶的分生区保留着,那么腺毛将不断产生,而在其他区域,当叶生长到3cm长时腺毛将停止产生。阎先喜<sup>[11]</sup>等认为紫苏腺毛在幼叶形成时就已完成发育,成熟叶上无新腺毛产生。但是这其中是否存在种间差异性还需要进行系统性研究。

盾状腺毛和头状腺毛的发生和早期发育过程基本相同,腺毛原始细胞均来源于原表皮,经二次平周分裂形成1个基细胞、1个柄细胞和1个顶细胞。在以后的发育过程中,由于有的腺毛柄细胞产生后迅速分化,并液泡化,其顶细胞不再分裂,从而形成单个分泌细胞构成头部的头状腺毛;有的腺毛柄细胞产生后保持分生组织状态,其顶细胞继续进行多次垂周分裂,从而形成由多个横向扩展的分泌细胞构成头部的盾状腺毛。可见柄细胞的分化程度影响腺毛的后期发育,决定腺毛发育的类型及分泌功能。但是柄细胞的分化状态是由基因控制还是激素类控制,尚未见报道,对于两种腺毛发育的分子机制仍有待进一步研究。

腺毛发育成熟后,其分泌过程可划分为三个不同的时期<sup>[3, 8, 32]</sup>:分泌前期、分泌期及分泌后期。分泌前期的腺毛细胞类似于分生组织的细胞,细胞质浓,包含质体、小液泡和大的细胞核。在分泌期,盾状腺毛分泌细胞的外壁出现明显的角质层下间隙,其中充满挥发油,而头状腺毛大部分种类无明显的角质层下间隙。分泌后期腺毛大多都已经破开,挥发油通过破裂的角质层而释放出来。

### 2.2 影响腺毛发育的因素

有关影响腺毛发育因子的报道较少,主要集中在激素类物质上。闫先喜等<sup>[12]</sup>依据分生组织中细胞分裂素较高的报道,推测柄细胞分化程度影响顶细

胞发育,可能与分生组织中细胞分裂素含量有关,若形成的柄细胞保持分生状态,其细胞分裂素类的激素将维持在较高水平,从而可诱导顶细胞进行分裂形成多细胞的头部;反之,若柄细胞形成后迅速分化,其细胞分裂素类的激素含量较低,则顶细胞不再分裂,形成单个细胞的头部。但是,Sudria 等<sup>[3]</sup>认为生长素和细胞分裂素是影响齿叶薰衣草(*Lawandula dentata*)腺毛发育的重要因素,关键是影响腺毛所处的分泌时期,BA 处理可推迟腺毛的分化,使腺毛停留在分泌期,而 IBA 增加可以抑制腺体的形成,处在分泌期的腺毛将明显减少。因此对于腺毛的影响因素及影响因素作用的机制还有待进一步研究。

Turner 等<sup>[20]</sup>提出单萜的最大合成率决定于处在分泌时期的腺毛数量。由于盾状腺毛是分泌精油的主要腺体,研究盾状腺毛的发育机制,将有利于了解影响盾状腺毛的产生和形成的影响因子,以对植物进行有目的性的生长调节,使其达到分泌精油的最佳状态。

### 3 分泌物的性质及其产生和分泌过程

#### 3.1 分泌物的类型

唇形科植物腺毛主要分泌两类物质,即亲脂类物质和多糖类物质,亲脂类物质占多数。亲脂类物质如萜类、脂类、芳香族类,都为挥发油成分<sup>[33]</sup>。盾状腺毛主要分泌亲脂类物质,而头状腺毛的分泌物既含有亲脂类物质,也含有非纤维素的多糖类物质<sup>[6,34-36]</sup>,如薄荷<sup>[12]</sup>、白花罗勒<sup>[15]</sup>等。近年来由于组织化学方法的改进和荧光电镜的运用,可以对不同腺毛、同一腺毛不同结构中的分泌物类型进行研究<sup>[20,22]</sup>。如 Gersbach<sup>[22]</sup>通过荧光电镜的观察,证实腺毛角质层下间隙的分泌物由水相和油相混合组成。Corsi 等<sup>[20]</sup>利用细致的组织化学方法鉴定出 *Salvia officinalis* 叶 4 种类型的头状腺毛和盾状腺毛所分泌的化合物各不同。

#### 3.2 分泌物的合成场所

高尔基体很可能是多糖类物质的合成场所<sup>[6,24]</sup>。Amelunxen<sup>[4]</sup>发现胡椒薄荷的 3-细胞腺毛(即头状腺毛),分泌期细胞中内质网发达,同时产生许多巨型高尔基体及高尔基体小泡,他认为可能存在一个与高尔基体有关的亲水类物质的分泌过程。Danilova 等<sup>[37]</sup>证实白苏头状腺毛的高尔基体及粗糙内质网为分泌细胞中的主要细胞器。Schnepf<sup>[24]</sup>对大

黄属(*Rheum*)和酸模属(*Rumex*)粘液腺毛的研究发现,其分泌细胞中高尔基体发达,细胞化学方法证明其高尔基体小泡内含有多糖类物质。而闫先喜等<sup>[9]</sup>在薄荷头状腺毛的头细胞分泌盛期,高尔基体及内质网非常发达,其高尔基体不断产生大量小泡,当这些小泡运动至质膜并和质膜融合后,将内含物分泌至质外体空间内。因此,高尔基体很可能是多糖类物质的合成场所。

但是,亲脂类物质在分泌细胞内合成的位点存在争议。有研究认为管状内质网参与了脂类物质的合成,另外一些研究则支持质体是合成脂类物质的场所<sup>[5,17,38]</sup>。Werker<sup>[39]</sup>认为旋复花属(*Inula*)植物最初从头部细胞中分泌的脂类物质是由管状光滑内质网产生的,而在叶发育后期脂类分泌物则是由质体产生的,但是在叶发育初期质体中已开始积累分泌物。然而 Hammond 等<sup>[40]</sup>在大麻(*Cannabis sativa*)腺毛的超微结构中却发现,随着分泌过程的开始,质体数目急剧增多,结构复杂,在其内部发育出类结晶体,因此认为质体与分泌物的合成有关。质体可能是脂类分泌物的最初合成场所。

近期对萜烯类分泌物合成部位的研究更倾向于认为质体为萜烯类尤其是单萜和多萜类物质的合成场所<sup>[21,22,25,36,41]</sup>,因为有些腺毛的质体(主要是叶绿体)内含有合成萜烯类物质的酶类,因此认为它能相对独立地合成萜烯类物质<sup>[21,37]</sup>。

#### 3.3 分泌物的分泌过程

已有的报道指出,大多数唇形科腺毛的分泌物是以胞吐的方式分泌到体外的<sup>[15,17,22]</sup>。郑宝江等<sup>[15]</sup>根据白花罗勒(*Ocimum basilicum*)嗜钺物质在分泌细胞中的分布情况,认为分泌物质向细胞外分泌的路线可能有两条:质体分泌的一部分体积较小的嗜钺颗粒进入细胞质后不经液泡的加工,直接通过细胞质的循环流动到达质膜附近并与质膜结合,通过胞吐作用到达细胞壁和细胞膜的间隙中,然后再以分子形式透过细胞壁到达角质层下间隙;另一条途径是质体分泌到液泡中的嗜钺物质,通常体积较大,经过液泡加工,通过扩散的方式到达质膜,然后通过渗透作用穿过细胞膜和细胞壁到达角质层下间隙,最后通过角质层破裂方式排出体外。

### 4 存在问题

近年来对该科腺毛的研究较少,几乎处于停滞状态,可能是由于该科植物经济价值较高,研究较

多侧重于提高经济性性状方面,而忽视了一些相关的基础性研究。然而,腺毛是该科植物的重要性状之一,研究其结构、发育以及分泌的过程和机理,都有助于其他研究的开展,具有一定的理论和实践意义。

唇形科植物大多数种类都具有腺毛,并分泌芳香油,但目前的研究只集中在一些经济价值较高的物种中,如薄荷、紫苏、罗勒等代表性植物,而系统性研究不够,还有许多资源待开发,如活血丹、薰衣草和香薷等药用价值较高的种类仍未得到深入的研究,还有许多种类,如地瓜儿苗(*Lycopus lucidus*)、宝盖草(*Lamium amplexicaule*)等尚未涉及。近年来为了提高一些种类如薄荷、薰衣草的经济价值和观赏价值,培育出不少新品种,但品种间的差异性也尚未得到较详细的阐述。系统地进行唇形科腺毛种间的差异性研究,对系统分类学有重要的理论意义。

腺毛发育是一个非常快速的过程(大约60 h完成),而叶的扩伸约需要18~25 d,腺毛发育从发生到分泌时期只需30 h<sup>[22]</sup>。对腺毛结构和功能的了解和掌握有助于充分估量单萜生物合成的规律以及更好的预计代谢物的运输方式、合成位点和分泌精油到角质层下间隙的机制。而这一完整过程还需深入研究。

早期的研究<sup>[5,8,12]</sup>多采用锇酸( $\text{OsO}_4$ )作为固定剂的固定方法,不能使植物组织完整的保存,尤其是超微结构的保存。光滑内质网和质体与精油的产生和分泌有着紧密的联系,用传统的固定方法常常会引起误导,尤其是分泌后期腺毛的结构。近年来利用冷冻法<sup>[21]</sup>更有利于完整保存植物组织,以对细胞超微结构进行研究。因此研究方法和技术的创新将会使研究结果更精确。

目前对腺毛的研究主要集中在腺毛的形态结构与发育上,有关腺毛在发生、发育中的共性、差异性及其可能的原因报道较少,也没有得到详细阐明。虽然在对影响腺毛发育和分泌的因素研究中有所体现,如受到激素的影响,但这还远远不够,至于精油的合成机理及在分子水平上解释腺毛的发生机制也有待深入探讨。

## 参考文献

- [1] Wu Z Y(吴征镒). *Florae Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 65* (2) [M]. Beijing: Science Press, 1977. 3. (in Chinese)
- [2] Zeng J F(曾建飞). *Chinese Illustration Handbook of Higher Plants* (3) [M]. Beijing: Science Press, 1987. 683. (in Chinese)
- [3] Sudria C, Palazon J, Cusido R, et al. Effect of benzyl adenine and indolebutyric acid on ultrastructure, glands formation and essential oil accumulation in *Lavandula dentata* plantlets [J]. *Biol Plant*, 2001, 44(1):1-6.
- [4] Amelunxen F. Elektronen mikroskopische untersuchungen an den Drusenhaaren von *Mentha piperita* L. [J]. *Planta Med*, 1964, 12: 121-139.
- [5] Amelunxen F. Elektron mikroskopische untersuchungen an den Drusenschuppen von *Mentha piperita* L. [J]. *Planta Med*, 1965, 13: 457-473.
- [6] Amelunxen F, Gronau G. Elektronen mikroskopische untersuchungen an den Olzellen von *Acorus calamus* L. [J]. *Z Pflanzen Physiol*, 1969, 60:156-168.
- [7] Huang J C(黄建成), Dong Z M(董忠民), Hu Z H(胡正海). Studies on the morphology, structure and development of the glandular hairs in *Mentha haplocalyx* Briq. [J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), 1986, 28: 437-440.(in Chinese)
- [8] Yan X X(阎先喜), Hu Z H(胡正海). Ultrastructure of the secretion of peltate glandular hairs in *Mentha haplocalyx* Briq. [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), 1998, 18(2):256-261.(in Chinese)
- [9] Yan X X(阎先喜), Hu Z H(胡正海). Ultrastructure of the secretion of capitate glandular hairs in *Mentha haplocalyx* Briq. [J]. *Life Sci Res*(生命科学研究), 1998, 2(4):295-300.(in Chinese)
- [10] Yan X X(阎先喜), Hu Z H(胡正海). Morphogenesis of glandular hairs on the leaves of *Perilla frutescens* (L.) Britton. [J]. *J Wuhan Bot Res*(武汉植物学研究), 1998, 16(4):294-298.(in Chinese)
- [11] Yan X X(阎先喜), Hu Z H(胡正海). Studies on the morphology, structure and development of the glandular hairs in *Perilla frutescens* (L.) Britton. [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), 1997, 17(5):18-21.(in Chinese)
- [12] Yan X X(阎先喜), Wang X L(王晓理), Hu Z H(胡正海). A study on developmental anatomy of two kinds of glandular hairs on the leaves of *Mentha haplocalyx* Briq. [J]. *J Shandong Agri Univ* (Nat Sci)(山东农业大学学报自然科学版), 2000, 31(2):157-160.(in Chinese)
- [13] Yu L J(于丽杰), Cui J Z(崔继哲), Zhang D W(张大维), et al. Study on morphology of foliar glandular hairs in *Mentha sachalinensis* Kudo [J]. *Bull Bot Res*(植物研究), 1997, 17(1):75-79.(in Chinese)
- [14] Zheng B J(郑宝江), Yu L J(于丽杰), Xing Y(邢怡). Ultrastructure of two types of glandular hairs of *Salvia farinacea* Benth. during development [J]. *Bull Bot Res*(植物研究), 2002, 22(1):23-28.(in Chinese)
- [15] Zheng B J(郑宝江), Yu L J(于丽杰), Xing S Q(邢淑清), et al. Ultrastructure of the secretion of peltate glandular hairs in *Ocimum basilicum* L. [J]. *Bull Bot Res*(植物研究), 2002, 22(2):176-180.(in Chinese)
- [16] Akers C P, Weybrew J A, Long R C. Ultrastructure of glandular trichomes of leaves of *Nicotiana tabacum* L. [J]. *Amer J Bot*, 1978, 65:282-292.

- [17] Antunes T, Sevinat P I. Glandular trichomes of *Teucrium scorodonia* L. morphology and histochemistry [J]. *Flora*, 1991, 185:65-70.
- [18] Ascensao L, Marques N, Pais M S S. Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonurus* (Lamiaceae) [J]. *Ann Bot*, 1995, 75:619-626.
- [19] Bosabalidis A M, Tsekos L. Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. [J]. *Planta*, 1982, 156:496-504.
- [20] Corsii G, Bottega S. Glandular hairs of *Salvia officinalis*: New data on morphology, localization and histochemistry in relation to function [J]. *Ann Bot*, 1999, 84:657-664.
- [21] Turner G W, Gershenzon J, Croteau R B. Development of peltate glandular trichomes of peppermint [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124: 665-679.
- [22] Gersbach P V. The essential oil secretory structures of *Prostanthera ovalifolia* (Lamiaceae) [J]. *Ann Bot*, 2002, 89:255-260.
- [23] El-Gazzar A, Watson I. A taxonomic study of Labiatae and related genera [J]. *New Phytol*, 1970, 69:451-486.
- [24] Schnepf E. Zur Feinstruktur der Sch le im seze m ie renden Drusenhaare auf der Ochrea von *Rumex* und *Rheum* [J]. *Planta*, 1968, 79:22-34.
- [25] Heinrich G, Schultze W, Pfab I, et al. The site of essential oil biosynthesis in *Poncirus trifoliata* and *Monarda fistulosa* [J]. *Physiol Veg*, 1983, 21:257-268.
- [26] Zheng B J(郑宝江), Zhang D W(张大维), Yu L J(于丽杰). The study on the developmental morphology of the glandular hairs on the leaf surface of *Amethystea caerulea* L. [J]. *J Nat Sci Heilongjiang Univ(黑龙江大学自然科学学报)*, 2001, 18(4):98-101.(in Chinese)
- [27] Werker E, Putievsky E, Ravid U, et al. Glandular hairs and essential oil in developing leaves of *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae) [J]. *Ann Bot*, 1993, 71:43-50.
- [28] Yu L J(于丽杰), Wang F C(王凤春), Zhang D W(张大维), et al. The diversity and the developmental morphology of glandular hairs on leaf surface of *Leonurus sibiricus* [J]. *Chin Bull Bot(植物学通报)*, 1999, 16(5):602-605. (in Chinese)
- [29] Zheng B J(郑宝江), Yu L J(于丽杰), Xing S Q(邢淑清). Studies on the morphology structure and development of peltate glandular hairs in *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. [J]. *Nat Sci J Harbin Norm Univ(哈尔滨师范大学自然科学学报)*, 2002, 18(6):89-92. (in Chinese)
- [30] Ascensao L, Pais M S S. Glandular trichomes of *Artemisia campestris*: ontogeny and histochemistry of the secretory product [J]. *Bot Gaz*, 1987, 148:221-227.
- [31] Croteau R, Felton M, Karp F, et al. Relationship of camphor biosynthesis to leaf development in sage (*Salvia officinalis*) [J]. *Plant Physiol*, 1981, 67:820-824.
- [32] Figueiredo A C, Pais M S S. *Achillea millefolium* L. (spp. *millefolium*): *In vitro* culture and production of essential oils [J]. *Med Arom Plants*, 1994, 6:20.
- [33] Fahn A. Secretory tissues in vascular plants [J]. *New Phytol*, 1988, 108:229-257.
- [34] Werker E, Ravid U, Putievsky E. Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae [J]. *Israel J Bot*, 1985, 34:31-45.
- [35] Dudai N, Werker E, Putievsky E, et al. Glandular hairs and essential oils in the leaves and flowers of *Majorana syriaca* [J]. *Israel J Bot*, 1988, 37:11-18.
- [36] Werker E. Function of essential oil secreting glandular hairs in aromatic plants of the Lamiaceae [J]. *Rev Flavour Fragrance*, 1993, 8:249-255.
- [37] Danilova M F, Kashina T K. Ultrastructure of glandular scales in *Perilla ocimoides* (Lamiaceae) in connection with their possible involvement in the synthesis of steroid hormones and gibberellins [J]. *Bot Heskii Zhurnal SSSR*, 1987, 72:427-435.
- [38] Wooding F B P, Northcote D H. The fine structure of the mature resin canal cells of *Pinus pinea* [J]. *Ultrastruct Res*, 1965, 3:233-244.
- [39] Werker E, Fahn A. Secretory hairs of *Inula viscosa* (L.) Ait. — Development, ultrastructure, and secretion [J]. *Bot Gaz*, 1981, 142: 461-476.
- [40] Hammond C T, Mahlberg P G. Ultrastructural development of capitate glandular hairs of *Cannabis sativa* L. (Cannabaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1978, 65:140-151.
- [41] Suga T, Endo T. Geranyl diphosphate syntheses in leaves of *Pelargonium roseum* [J]. *Phytochemistry*, 1991, 30:1757-1761.