

ESTRUTURAS SECRETORAS EM PLANTAS. Uma abordagem Morfo-Anatômica*

L. Ascensão

Universidade de Lisboa, Faculdade de Ciências de Lisboa, DBV, Centro de Biotecnologia Vegetal, C2, Campo Grande, 1749-016 Lisboa, Portugal

INTRODUÇÃO

As plantas produzem uma grande variedade de secreções. Algumas são soluções aquosas ricas em sais, aminoácidos e açúcares, outras são misturas mais menos complexas, constituídas essencialmente por metabolitos primários (proteínas, polissacáridos e pectinas) ou por metabolitos primários e secundários (terpenóides, fenilpropanóides e alcalóides). Em alguns secretados estão presentes centenas de compostos, alguns dos quais biologicamente activos, que contribuíram e contribuem para o sucesso evolutivo das espécies que os produzem.

As secreções vegetais são sintetizadas ou simplesmente acumuladas e eliminadas em células especializadas, que ocorrem isoladas (idioblastos secretores) ou que constituem estruturas glandulares altamente diferenciadas (tricomatos, emergências, bolsas, canais e laticíferos). É extremamente vasta a diversidade morfológica de qualquer destas estruturas, não existindo geralmente nenhum tipo de relação entre a morfologia e a secreção produzida. (Fahn 1979, 1990, Metcalfe e Chalk 1983, Dickson 2000).

As estruturas secretoras têm vindo a despertar nos botânicos um grande interesse desde o advento da microscopia óptica no século XVII. A sua presença ou ausência e a sua morfologia particular são caracteres com valor taxonómico para alguns taxa. Na segunda metade do século passado, as estruturas secretoras, fascinantes na sua diversidade estrutural, conduziram a numerosos estudos anatómicos, ultraestruturais e químicos, que contribuíram para o conhecimento da sua diferenciação e desenvolvimento, para a elucidação da compartimentação das principais vias de síntese dos metabolitos produzidos e para o esclarecimento das suas funções fisiológicas e ecológicas (Fahn 1988). Começam-se agora a dar os primeiros passos no que refere à análise genética e molecular dessas estruturas (Warker e Marks 2000, Hulskamp e Kirik 2000, Wang e Wagner 2003) e ao desenvolvimento de estratégias que aumentem a síntese dos metabolitos produzidos, em particular, nos tricomas glandulares (Duke *et al.* 2000, Wagner, Wang e Shepherd 2004).

O crescente emprego dos produtos naturais, em especial de metabolitos secundários, como matéria-prima indispensável a uma indústria cada vez mais diversificada, e a procura de compostos anti-cancerígenos, anti-maláricos, antidiarreicos e de pesticidas naturais biodegradáveis levou, nas últimas décadas, ao estudo pluridisciplinar de numerosas plantas aromáticas (Singh e Upadhyay 1993, Tyle 1999, Briskin 2000).

Apresenta-se neste artigo uma abordagem morfo-anatômica das estruturas glandulares envolvidas na biossíntese de mucilagem, óleos essenciais, resinas e látex, secreções que ocorrem frequentemente nas plantas aromáticas e medicinais (PAM).

TRICOMAS E EMERGÊNCIAS

Tricomatos e emergências são estruturas glandulares externas com ampla distribuição nas Angiospérmicas. Por definição, os tricomas têm origem em células da protoderme, enquanto que na ontogenia das emergências participam, para além de células epidérmicas, células de tecidos subjacentes, parênquima ou mesmo tecidos condutores. Sem estudos ontogénicos é difícil distinguir entre estes dois tipos de estruturas, sendo muitas vezes as emergências designadas

* In: Figueiredo AC, JG Barroso, LG Pedro (Eds), 2007, *Potencialidades e Aplicações das Plantas Aromáticas e Medicinais. Curso Teórico-Prático*, pp. 19-28, 3ª Ed., Edição da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa - Centro de Biotecnologia Vegetal, Lisboa, Portugal.

genericamente por tricomas. Para além destes apêndices com origem epidérmica, algumas epidermes em paliçada ou papiliformes são de natureza glandular (Figs. A1, A2, C1 – C4).

Os tricomas glandulares têm origem numa célula da protoderme, que se distingue das células vizinhas por ser mais volumosa e apresentar citoplasma mais denso e núcleo hipertrofiado. Esta célula inicial dos tricomas aumenta gradualmente de volume segundo o eixo longitudinal, sofrendo ulteriormente uma divisão periclinal ou anticlinal. Após esta primeira divisão que estabelece de imediato a natureza unisseriada ou bisseriada dos tricomas, processa-se uma nova divisão periclinal, da qual resultam células diferentes: as proximais, correspondem às células basais dos tricomas e são caracterizadas pela presença de grandes vacúolos, enquanto que as distais, com citoplasma denso, originam após uma ou mais divisões periclinais, o pedículo (uni ou pluricelular) e a cabeça glandular (unicelular) ou a inicial da cabeça glandular. Esta, ao sofrer divisões periclinais e/ou anticlinais ou radiais dá origem a cabeças glandulares pluricelulares com morfologia diversa e com um número variável de células (Ascensão e Pais 1987, Ascensão *et al.* 1995).

A fase final da diferenciação dos tricomas glandulares é concomitante com o início do processo secretor. Assim, nos tricomas completamente diferenciados a fase de secreção é caracterizada pela presença de secretado nas células glandulares e pela a sua sequestração no vacúolo ou no espaço sub-cuticular, que se forma por distensão e separação da cutícula do resto da parede celular. O refluxo da secreção acumulada nesse espaço extracelular é, de um modo geral, impedido pela cutinização das paredes externas do pedículo, que ao bloquear o transporte no apoplasto protege os parênquimas da toxicidade dos metabolitos que constituem o secretado (Ascensão e Pais 1987, Ascensão *et al.* 1995, 1997, Ascensão e Pais 1998, Ascensão *et al.* 1999).

A eliminação da secreção do espaço sub-cuticular ocorre quer por poros cuticulares (moléculas hidrofílicas de pequena massa molecular ou hidrofóbicas de pequena massa molecular e grande volatilidade) ou por ruptura da cutícula. Para alguns autores a ruptura da cutícula é um processo espontâneo, que se deve essencialmente à pressão do secretado (Fahn 1988), enquanto que para outros é um processo provocado por factores abióticos, diferenças drásticas de temperatura e humidade e factores bióticos, como por exemplo, presença de predadores (Ascensão *et al.* 1999).

Terminada a fase de secreção, as células glandulares sofrem, de um modo geral, degenerescência celular, o que leva ao colapso da cabeça glandular do tricoma e à sua perda de funcionalidade.

Os tricomas glandulares ocorrem na maioria das Angiospérmicas, quer em órgãos vegetativos quer em órgãos florais, predominando em órgãos jovens em pleno crescimento (Figs. A3 – A7). Em algumas espécies a frequência de tricomas (número por unidade de superfície) parece ser constante, o que implica uma produção contínua, mas na maioria das espécies a frequência decresce com a idade do órgão, sendo o número final de tricomas estabelecido numa fase precoce do seu desenvolvimento (Ascensão e Pais 1987, Ascensão *et al.* 1998, 2001). Embora a diferenciação dos tricomas (glandulares e cobertura) seja geneticamente controlada, a sua frequência é afectada por condições ambientais (temperatura, radiação, fotoperíodo, disponibilidade de água e nutrientes) e por factores bióticos (predadores, parasitas e agentes patogénicos) (Werker 2000).

Fig. A. Fotografias em microscopia de varrimento mostrando diversos tipos de estruturas secretoras. **1** Epiderme glandular em paliçada na flor de *Leonotis leonurus*. **2**, Epiderme papiliforme da superfície abaxial do bordo lateral do labelo de *Ophrys lutea*. **3 – 7**, Tricomas glandulares em órgãos vegetativos e florais. **3**, Superfície adaxial de uma folha jovem de *Plectranthus laxiflorus*. **4 – 6**, Botões florais e antera de *P. ecklonii*. **7**, Ovário quadrilobular e nectário de *Leonotis leonurus*. **8,9**, Secções transversais de canais secretores do caule de *Tapirira guianensis*. Barras = 200µm (1, 2, 6); Barras = 50µm (3 - 7); Barra = 100µm (8,9).

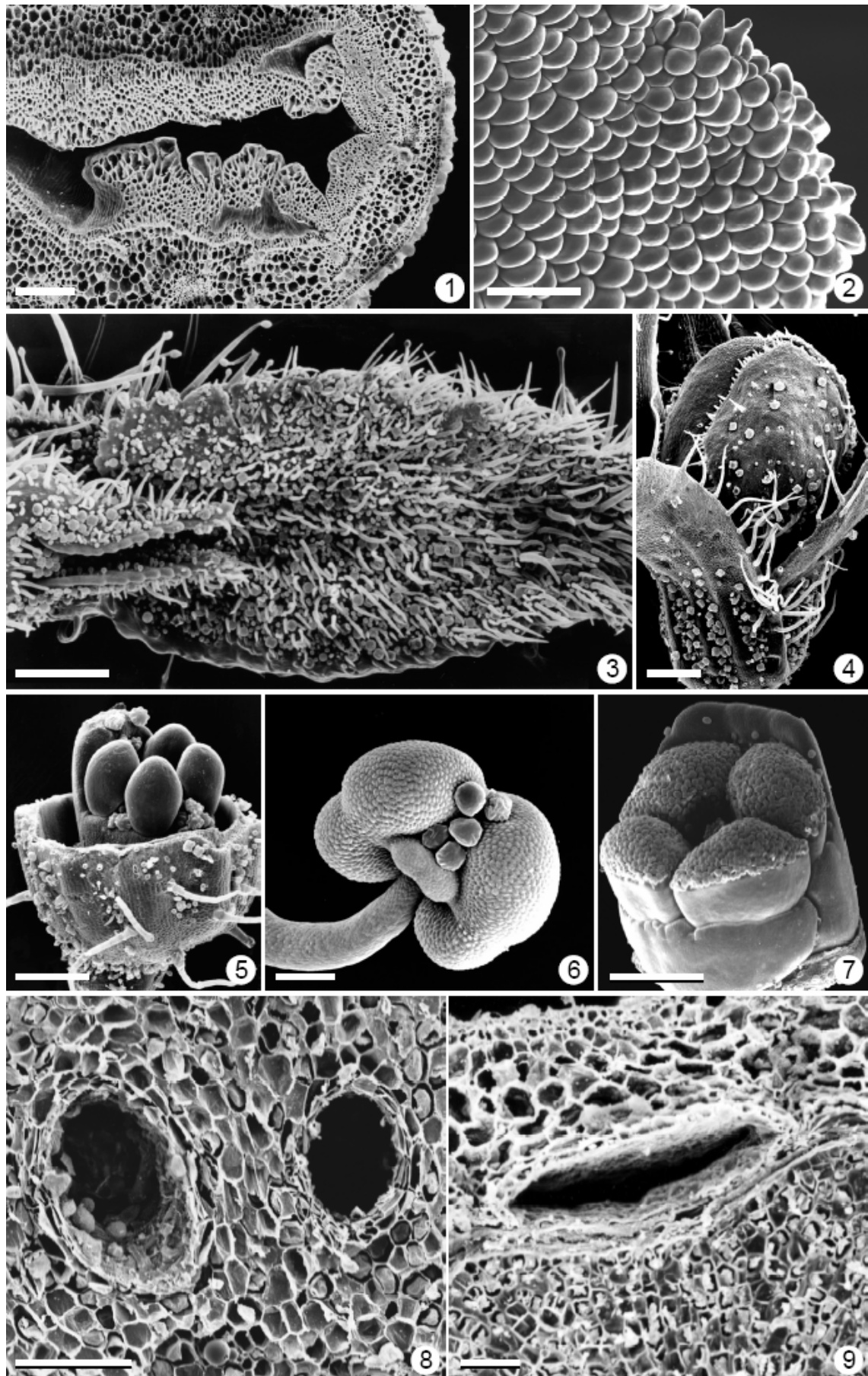


Fig. A

A enorme diversidade de tricomas glandulares, no que refere à forma, dimensão, número de células, processo secretor, período de secreção e função (Figs.B1 – B15), faz com que a sua classificação não seja fácil. A característica principal, frequentemente utilizada para distinguir tricomas glandulares, é o tipo de produtos secretados ou absorvidos, que podem ser identificados *in situ* por meio de testes histoquímicos, com controlos apropriados (Figs. C5 – C23). A morfologia e a função dos tricomas glandulares são caracteres a que ulteriormente se recorre dentro dos grupos anteriormente referidos. Embora nenhuma das classificações de tricomas proposta até hoje seja completamente satisfatória, deve-se tanto quanto possível adoptar a terminologia já existente e definir claramente critérios que permitam comparar entre si tricomas de diferentes taxa (Theobald *et al.* 1980). O uso de parâmetros quantitativos simples permite, por exemplo, a distinção segura entre tricomas capitados e peltados. De acordo com Abu-Asab e Cantino (1987) deve considerar-se capitado todo o tricoma em que o comprimento do pedículo é maior que metade da altura da cabeça.

A micromorfologia dos tricomas glandulares e algumas classes de metabolitos por eles produzidos têm valor taxonómico, sendo usados na delimitação de diferentes taxa. A ocorrência de tricomas bisseriados e de tricomas peltados, e a presença de marcadores químicos, como as lactonas sesquiterpénicas e as lactonas monoterpénicas (iridóides), são enfatizadas por vários autores como caracteres de diagnóstico taxonómico para as Asteraceae e Lamiaceae (Spring 1989, 2000, Richardson 1992).

A produção de óleos essenciais e resinas por tricomas glandulares é característica de diversas famílias, em particular, das Asteraceae, Lamiaceae, Verbenaceae, Rubiaceae, Geraniaceae, Solanaceae e Plumbaginaceae (Metcalf e Chalk 1983).

IDIOBLASTOS, CAVIDADES E CANAIS SECRETORES

Os idioblastos, as cavidades e os canais secretores são estruturas de secreção internas. Os idioblastos são, na maioria dos casos, células hipertrofiadas, maiores que as células vizinhas, que ocorrem isoladas e contêm mucilagens, óleos essenciais e resinas ou misturas destes três tipos de secretados. São frequentemente designadas, apenas por células de mucilagens e por células de óleos, e apesar de serem morfológicamente idênticas, são de fácil separação por testes histoquímicos (Figs. C29, C30). As primeiras apresentam uma secreção lamelada constituída por polissacáridos ou por misturas de polissacáridos, proteínas e poli-fenóis (taninos), enquanto que nas segundas a secreção é homogénia, brilhante e contém óleos essenciais ou misturas de terpenóides, ácidos gordos e agliconas flavonóidicas, podendo ter ainda uma fracção polissacarídica diminuta (Metcalf e Chalk 1983, Fahn 1988, Gregory e Baas 1989).

As paredes celulares destes dois tipos de idioblastos são geralmente também diferentes, celulósicas nos idioblastos de mucilagem e suberificadas nos de óleos. Contudo, em grupos de plantas primitivas, como as Magnoliales e Laurales, onde não ocorrem outras estruturas secretoras além dos idioblastos de mucilagem e óleos, as paredes destas células são em ambos os casos suberificadas. A camada de suberina, que tem como função compartimentar a secreção, protegendo as células adjacentes de compostos tóxicos, pode ser interpretada como uma relíquia

Fig. B. Fotografias em microscopia de varrimento mostrando diversos tipos morfológicos de tricomas glandulares em Lamiaceae (1 – 13) e Asteraceae (14, 15). **1, 2**, Tricomas peltados, respectivamente, na superfície abaxial da folha de *Lavandula viridis* e na superfície externa da corola de *Plectranthus madagascariensis*. **3 – 7**, Tricomas glandulares das folhas e flores de *P. ornatus*. **3,4**, Tricomas capitados de pedículo longo, respectivamente em fase secretora e pós-secretora. **5**, Tricoma conoidal. **6**, Tricoma digitiforme. **7**, Tricomas capitados de pedículo curto. **8, 9**, Tricomas conoidais da flor de *P. madagascariensis*, respectivamente em fase secretora e pós-secretora. **10, 12**, Tricomas elipsoidais de *P. laxiflorus*. **11**, Tricomas com características mistas de tricomas glandulares e de cobertura em *L. viridis*. **13**, Tricoma peltado do nectário de *Leonotis leonurus*. **14, 15**, Tricomas bisseriados das folhas de *Osteospermum ecklonis*. Barras = 25µm.

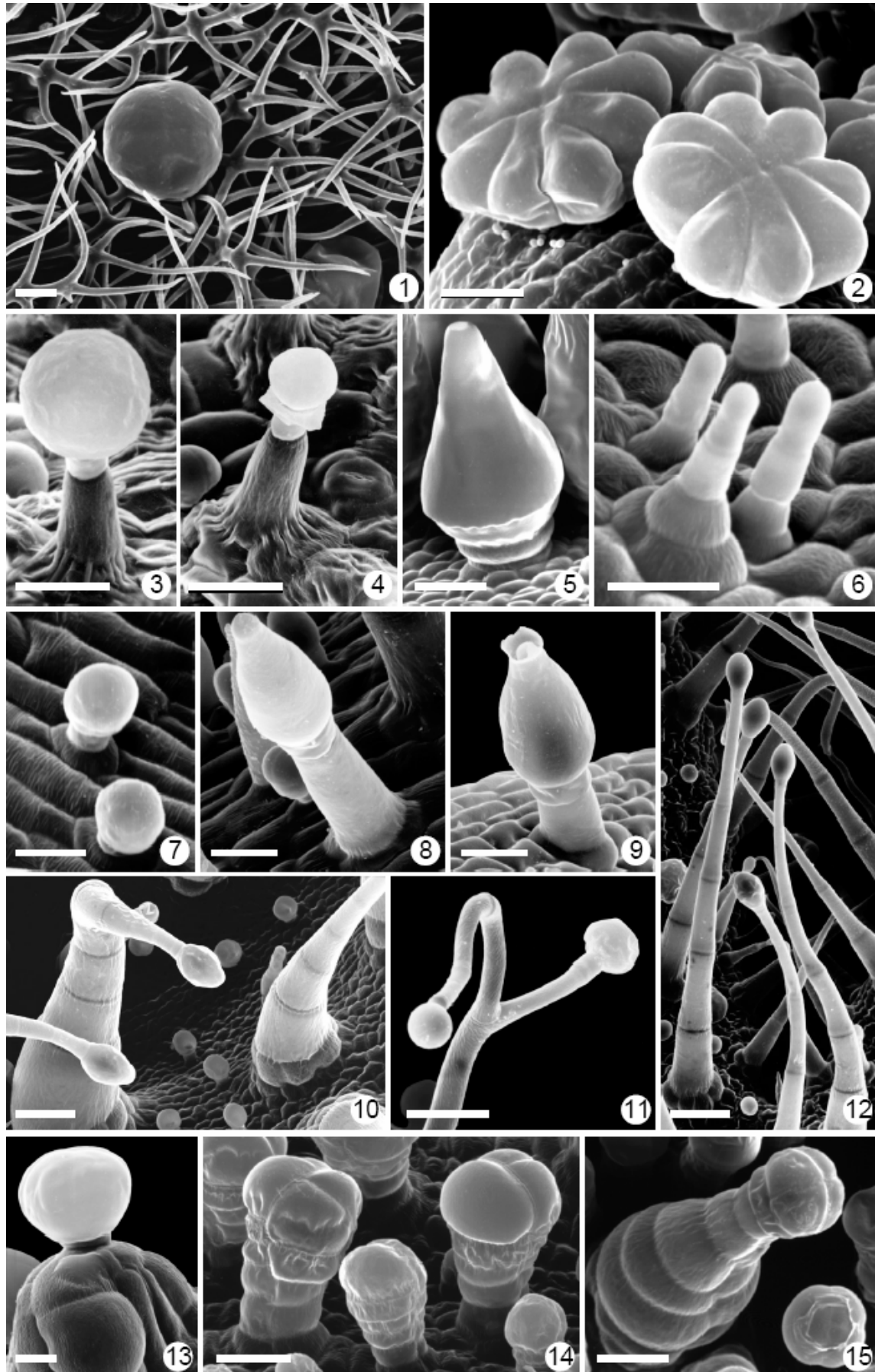


Fig. B

ancestral, nas células de mucilagem desses taxa, se admitirmos que estas evoluíram a partir de idioblastos de óleos, substituindo-os em certas famílias primitivas (Baas e Gregory 1985). As dicotiledóneas mais avançadas, como as Malvaceae, poderiam ter perdido, durante a evolução, a capacidade de depositar a camada de suberina. A partir dos idioblastos de mucilagem sem paredes suberificadas poder-se-iam ter desenvolvido as bolsas e os canais de mucilagem, ou em alternativa, estes poderiam ter surgido “*de novo*” várias vezes durante a evolução das dicotiledóneas (Bakker e Baas 1993).

Apesar da ocorrência de células, cavidades e canais de mucilagem ser ubíqua nas Bombacaceae, Malvaceae, Sterculiaceae e Tiliaceae, a sua presença só tem valor taxonómico a nível da espécie ou de categorias inferiores.

Alguns tecidos glandulares eliminam os secretados para espaços intercelulares com forma e dimensões variáveis. – cavidades ou bolsas, estruturas mais ou menos isodiamétricas, e canais secretores com formas alongadas (Figs. A8, A9).

As cavidades e os canais secretores diferenciam-se a partir de maciços de células meristemáticas. Divisões sucessivas, na sua maioria radiais e tangenciais, formam rapidamente um conjunto de células, que constituem mais tarde as células epiteliais que delimitam o lúmen, e as células da bainha. O espaço intercelular, que será no futuro, o lúmen da cavidade ou do canal, forma-se entre as células mais internas deste maciço por um processo de esquizogenia, que envolve a degradação das pectinas da lamela média, ou por um processo de lisigenia em que ocorre autólise de uma ou mais células secretoras. Em algumas espécies parece ocorrer um processo misto de esquizolisigenia, iniciando-se a estrutura por esquizogenia e crescendo ulteriormente por autólise de células glandulares.

Apesar da biogénese das cavidades e dos canais secretores por lisigenia ser discutida em todos os livros de anatomia e de ter sido referida em alguns estudos recentes (Monteiro *et al.* 1995, Brubaker *et al.* 1996), o conceito de lisigenia continua a ser, tal como no passado, altamente polémico. Em espécies relativamente próximas, a formação de cavidades e de canais secretores tem sido descrita como ocorrendo quer por esquizogenia quer por lisigenia. Na interpretação destas observações contraditórias diferentes explicações têm sido propostas; enquanto alguns autores alertam para problemas de má preservação dos tecidos vegetais (Carr e Carr 1970, Turner 1986), outros admitem que diferentes processos ontogénicos poderão ter lugar nos vários órgãos de uma mesma espécie (Langenheim *et al.* 1978). Recentemente Turner (1998, 1999) ao reavaliar o conceito de lisigenia, estudando as cavidades de *Citrus limon* em material criopreservado e quimicamente fixado, sugere que a lisigenia não é mais de que um artefacto.

A formação do lúmen das cavidades e dos canais é concomitante com o início do processo secretor. Neste contexto é crível que o aumento do lúmen do destas cavidades secretoras dependa da pressão exercida pelo secretado sobre as células epiteliais, que se achatam, sofrendo deformação plástica (Figs. A8, A9).

Tal como nos tricomas glandulares as classes maioritárias de compostos que constituem os secretados podem ser localizados *in situ* (Figs. C24-C28), permitindo a classificação destas estruturas glandulares. Cavidades e canais secretores de compostos lipofílicos são frequentes, respectivamente, nas Myoporaceae, Rutaceae e Mirtaceae e nas Asteraceae, Apiaceae e

Fig. C. Caracterização histoquímica das principais classes de metabolitos presentes no secretado em epidermes secretoras de Lamiaceae (1 – 3) e Orchidaceae (4); em tricomas glandulares de Lamiaceae (5 – 15, 21 – 23) e Asteraceae (16 – 20); em idioblastos secretores de Leguminosae (29, 30); em canais secretores de Asteraceae (24 – 27) e Bombacaceae (28); em laticíferos de Apocynaceae (31,32) e Moraceae (33 – 35). Material fresco (1, 2, 5 – 27, 29 – 35) e material fixado (3, 4, 28). **1, 14, 17**, Sudão IV, para lípidos totais. **2, 7, 15, 18, 25**, Azul do Nilo, para lípidos ácidos e neutros. **3, 22, 29, 33, 34**, Negro Sudão B, para lípidos totais. **4, 11, 28**, PAS, para polissacáridos. **6, 24**, Tetróxido de ósmio, para lípidos insaturados. **8 – 10, 21, 26, 32**, Reagente de Nadi, para terpenóides. **19, 20**, Tricloreto de antimónio, para esteróides, respectivamente em luz visível e em UV. **22, 23**, Cloreto de ferro, para compostos fenólicos. **27**, Autofluorescência em UV. **30**, Sulfato de cobre/ácido rubeânico, para ácidos gordos. **5, 12, 13, 31**, Tricomas glandulares e laticífero sem qualquer coloração. Barras = 50µm (1, 2, 4, 26 – 30, 33, 35); Barras = 25µm (3, 5 – 7, 11, 16 – 21, 24 – 26, 31, 32, 35); Barras = 15µm (8 – 10, 12 – 15)

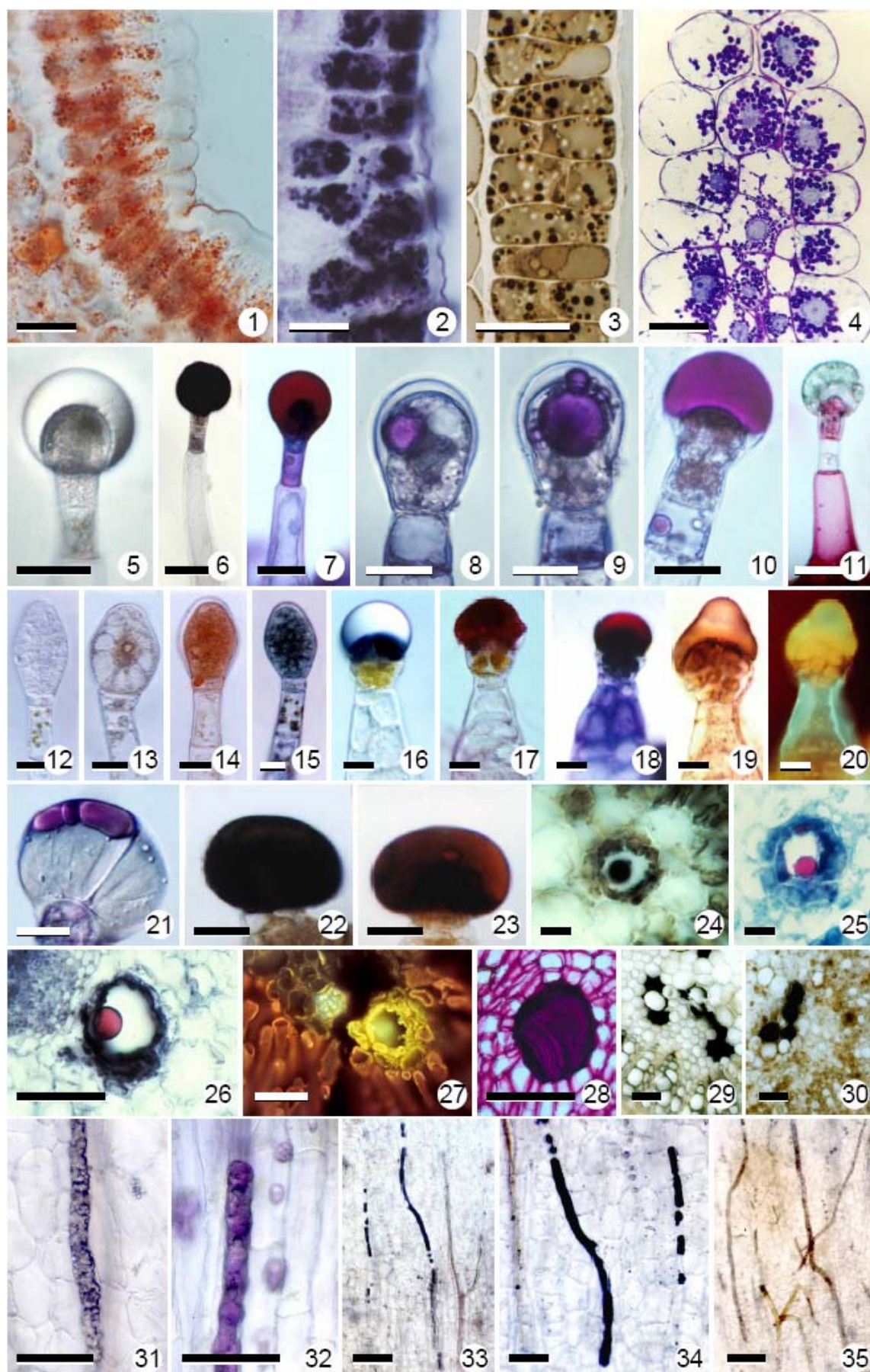


Fig. C

Pinaceae. Nas Anacardiaceae, Hypericaceae e Leguminosae ocorrem quer bolsas quer canais. A presença destas estruturas secretoras deve ser aceite, mais como uma característica de diagnóstico do que como um carácter com valor taxonómico (Metcalf e Chalk 1983).

LATICÍFEROS

As estruturas secretoras envolvidas na produção de látex denominam-se laticíferos. O látex é uma suspensão ou emulsão de pequenas partículas dispersas num meio com índice de refacção muito variável. Embora a composição do látex difira nas diversas espécies onde ocorre, as partículas dispersas são maioritariamente moléculas terpénicas, ácidos orgânicos, iões e sais minerais. Alguns látex são ricos em alcalóides (Papaveraceae), açúcares (Asteraceae), amido e vitamina B₁ (Euphorbia), enzimas proteolíticas (*Carica*), taninos (*Musa*) e partículas de borracha (*Hevea*). Apesar de muitos látex conterem borracha, são escassas as plantas que a produzem em quantidade e com qualidade que justifique a sua exploração (Fahn 1979, Metcalfe e Chalk 1983).

Os laticíferos são células muito alongadas ou séries de células que se fundem entre si e contêm látex. Em termos estruturais agrupam-se em duas classes: não-articulados e articulados. Os laticíferos não-articulados são formados por células isoladas que têm crescimento indefinido, diferenciando-se em estruturas tubulares gigantes que apresentam crescimento intrusivo. Têm origem em iniciais, que ocorrem no embrião, e que sofrem divisões nucleares não acompanhadas das respectivas citocineses, dando origem a estruturas cenocíticas, que podem ou não ramificar. A penetração das extremidades do laticífero entre as células vizinhas parece ser possível por pectinólise da lamela média, e a sua capacidade de crescer é grandemente determinada quer pela composição específica das suas paredes, quer pela actividade de moléculas que as tornam mais laxas.

Os laticíferos articulados são formados por fileiras de células, que se dispõem em série, podendo as suas paredes terminais permanecer integras – laticíferos articulados não-anastomosados (Figs. C31, C32), ou serem parcialmente ou totalmente degradadas – laticíferos articulados anastomosados (Figs. C33 - C35). A extensão da destruição dessas paredes é variável nas diversas espécies, e quando completa origina uma estrutura cenocítica, que é difícil de distinguir daquela que constitui os laticíferos não-articulados, excepto se seguirmos o seu desenvolvimento desde o embrião (Mahlberg 1993). À medida que a planta se desenvolve a partir do embrião, estes laticíferos alongam-se por diferenciação de novas células meristemáticas.

Em Cactaceae, Mauseth (1978) refere a presença de laticíferos articulados de um tipo raro, em que o lúmen resulta da lise de diversas células e não da degradação das paredes terminais de fiadas de células, como é habitual. Para além disso, estes laticíferos são delimitados por um epitélio estratificado, bastante espesso, aumentando de diâmetro por desorganização de algumas dessas células. Estudos detalhados são absolutamente necessários em outras espécies para sustentar de uma forma inequívoca este tipo invulgar de laticíferos.

Nos diferentes órgãos, os laticíferos acompanham frequentemente o tecido vascular ocorrendo particularmente associados aos tubos floémicos ou aos raios xilémicos. Embora a distribuição dos laticíferos varia de uma espécie para outra, o seu tipo anatómico é geralmente constante nos diferentes membros de uma família. Nas Apocynaceae, Asclepiadaceae, Urticaceae e Moraceae são não-articulados e nas Asteraceae, Convolvulaceae, Caricaceae, Musaceae e Papaveraceae são articulados. Embora em Euphorbiaceae ocorram, na maioria das espécies, laticíferos não-articulados, em algumas espécies produtoras de borracha, como *Hevea brasiliensis* e *Manihot glaziovii* estão presentes laticíferos articulados (Metcalf e Chalk 1983).

REFERÊNCIAS

- Abu-Asab, MS, PD Cantino 1987. Phylogenetic implications of leaf anatomy in subtribe Melittidinae (Labiatae) and related taxa. *Journal of the Arnold Arboretum* 68: 1 – 34.
- Ascensão L, MS Pais 1987. Glandular trichomes of *Artemisia campestris* (ssp. *maritima*): ontogeny and histochemistry of secretory products. *Botanical Gazette* 148: 221 – 227.

- Ascensão L, N Marques, MS Pais 1995. Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonurus* (Lamiaceae). *Annals of Botany* 75: 619- 626.
- Ascensão L, N Marques, MS Pais 1997. Peltate trichomes of *Leonotis leonurus* leaves: ultrastructure and histochemical characterization of secretions. *International Journal of Plant Science* 158: 247 – 256.
- Ascensão L, MS Pais 1998. The leaf capitate trichomes of *Leonotis leonurus*: histochemistry, ultrastructure and secretion. *Annals of Botany* 81: 263 – 271.
- Ascensão L, A Figueiredo, JG Barroso, LG Pedro, J Schriepsema, SG Deans, JJ Scheffer 1998. *Plectranthus madagascariensis*: morphology of the glandular trichomes, essential oil composition and its biological activity. *International Journal of Plant Science* 159: 31 – 38.
- Ascensão L, L Mota, MM Castro 1999. Glandular trichomes on the leaves and flowers of *Plectranthus ornatus*: morphology, distribution and histochemistry. *Annals of Botany* 84: 437- 447.
- Ascensão L, JAT da Silva, JG Barroso, AC Figueiredo, LG Pedro 2001. Glandular trichomes and essential oils of *Helichrysum stoechas*. *Israel Journal of Plant Science* 49: 115 – 122.
- Baas P e M Gregory 1985. A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells. *Israel Journal of Botany* 34: 167 – 186.
- Bakker ME, P Baas 1993. Cells walls and mucilage cells. *Acta Botanica Neerlandesa* 42:133 -139.
- Briskin DP 2000. Medicinal plants and phytomedicines. Linking plant biochemistry and physiology to human health. *Plant Physiology* 124: 507- 514.
- Brubaker BM, CG Benson, C Miller, DN Leach 1996. Occurrence of terpenoid aldehydes and lysigenous cavities in the “glandless” seeds of Australian *Gossypium* species. *Australian Journal of Botany* 44: 601 – 612.
- Carr DJ e GM Carr 1970. Oil glands and ducts I Eucalyptus L' Herit. II. Development and structure of oil glands in the embryo. *Australian Journal of Botany* 18: 191 – 212.
- Dickson WC 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, New York, London, Tokyo.
- Duke SO, C Canel, AM Rimando, MR Tellez, MV Duke, RN Paul 2000. Current and potential exploitation of plant glandular trichome productivity. *Advances in Botanical Research* 31: 121-151.
- Fahn A 1979. Secretory Tissues in Plants. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- Fahn A 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist* 108: 229 – 257.
- Fahn A.1990. Plant Anatomy. 4th Edition. Pergamon Press, Oxford.
- Gregory M e P Baas 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs of dicotyledons. *Israel Journal of Botany* 38: 125 – 174.
- Hulskamp M, V Kirik 2000. Trichome differentiation and morphogenesis in *Arabidopsis*. *Advances in Botanical Research* 31: 237 – 260.
- Langenheim JH, WH Stubblebine, DE Lincoln, CE Foster 1987. Implications of variation in resin composition among organs, tissues and populations in the tropical legume *Hymenaea*. *Biochemical Systematic Ecology* 6: 299 – 313.
- Mahlberg PG 1993. Laticifers: an historical perspective. *The Botanical Review* 59: 1 – 23.
- Metcalfe CR, L Chalk 1983. Anatomy of the Dicotyledons. II. Wood Structure and Conclusion of General Introduction. 2nd. Edn. Clarendon Press, Oxford.
- Monteiro WR, MMCastro, A Fahn, W Cadeira 1995. Observations on the development of the foliar secretory cavities of *Podophyllum lanceolatum* (Asteraceae). *Nordic Journal of Botany* 15: 69 – 76.
- Richardson PM 1992. The chemistry of the Labiatae: an introduction and overview. In: Harley RM, T Reynolds (Eds.). *Advances in Labiatae Science*, pp.291 -297. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Sing G, RK Upadhyay 1993. Essential oils: a potent source of natural pesticides. *Journal Science of Indian Research* 52: 676 – 683.
- Spring O 1989. Microsampling: an alternative approach using sesquiterpene lactones for systematics. *Biochemical Systematic and Ecology* 17: 509- 517.
- Spring O 2000. Chemotaxonomy based on glandular trichome metabolites. *Advances in Botanical Research* 31: 153 -174.
- Theobald WL, JL Krahulik, RC Rollins 1980. Trichome description and classification. In: Metcalf CR, L Chalk (Eds.), *Anatomy of Dicotyledons*, 2nd ed., I, pp. 40 – 53. Clarendon Press, Oxford.
- Tyle VE 1999. Phytomedicines: back to the future. *Journal of Natural Products* 62: 1589 -1592.
- Turner GW 1986. Comparative development of secretory cavities in the tribes Amorpeae and Psoraleeae (Leguminosae: Papilionoideae). *American Journal Botany* 73: 1178 – 1192.
- Turner GW, AM Berry, EM Gifford 1998. Schizogenous secretory cavities of *Citrus limon* (L.) Burm. F. and a reevaluation of the lysigenous gland concept. *International Journal of Plant Science* 159: 75 – 88.
- Turner GW 1999. A brief history of the lysigenous concept. *The Botanical Review* 65: 76 – 88.
- Wagner GJ, E Wang, RW Shepherd 2004. New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany* 93: 3-11.

Wang E, GJ Wagner 2003. Isolation of the functions of genes central to diterpene metabolism in tobacco trichomes using post-transcriptional gene silencing. *Planta* 216: 686-691.

Warker AR, MD Marks 2000. Trichome initiation in Arabidopsis. *Advances in Botanical Research* 31: 219-236.

Werker E 2000. Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research* 31: 1-35.
