

בלוטות ושמן אתרי בצמחים ארומטיים ממשפחת השפתניים

נתיב דודאי, אלי פוטיבסקי, עוזי רביד ואלה ורקר

מבוא

צמחים ארומטיים משמשים את האדם זה מאות בשנים, כתבלינים קולינריים (לבישול), כעשבי תה ולצורך הפקת חומרי טעם וריח המשמשים בתעשיות שונות, כגון קוסמטיקה, מזון, יין, ממתקים, משקאות וכו' (פוטיבסקי, 1979).

במשפחות רבות קיימים מינים ריחניים, והעיקריות בהן הן: שפתניים, מורכבים, סוככלים, גרניים, ורבניים ודגניים. שמנים אתרים הם המרכיבים הריחניים המצויים בחלקים שונים של צמחים ארומטיים. מכיוון שהם מתנדפים בטמפרטורות רגילות הם נקראים essential oils, volatile oils או ethereal oils. השמנים בדרך-כלל חסרי צבע, בעיקר מיד לאחר הפקתם, אך לאחר זמן הם מתחמצנים וצבעם נעשה כהה. את המרכיבים הכימיים של השמנים האתריים ניתן לחלק לשתי קבוצות, בהתאם למקור הביולוגי:

1. נגזרות טרפניות הנוצרות במעגל החומצה המבלונית. 2. חומרים ארומטיים המתקבלים דרך מעגל החומצה השקיקמית (1). לרוב השמנים האתריים יש ריח אופייני, הם בעלי מקדם שבירת אור גבוה ורובם פעילים אופטית (2). הם אינם מסיסים במים, אלא באחוז נמוך ביותר, אך מסיסים באתר, בכוהל וברוב הממיסים האורגניים המקובלים. כל השמנים האתריים מכילים תערובות שונות ומורכבות של חומרים כימיים. הקבוצות הפונקציונליות המאפיינות את השמנים האתריים הן רכות, ועממן נמנים פחמימנים, כהלים, קטונים, אלדהידים, אתרים, אפוקסידים, אסטרים ועוד.

(1) החומצה המבלונית בעלת ששה אטומי פחמן היא שלב חשוב בביולוגיה של טרפנים מאצטיל קואנזים A. יצירת "יחידת איזופרן ביולוגית" בעלת חמישה אטומי פחמן מחומצה מבלונית יוצאת לפועל תוך "איבוד" הפחמן הקרבוקסילי. צימוד בין שתי יחידות איזופרניות מביא ליצירת מונוטרפנים המכילים עשרה אטומי פחמן. חלק מהחומרים הנדיפים שאינם איזופרנואידים נוצרים במעגל הביולוגי של החומצה השקיקמית. החומצה השקיקמית היא שלב מפתח בביולוגיה של חומצות אמיניות מסוכרים.

(2) פעילות אופטית (סיבוב אופטי): תכונה של תרכובות מסוימות ותמיסותיהן לסובב משור הויברציה של האור המקוטב—מידת הסיבוב (שמאלה או ימינה) תלויה בריכוז התמיסה דרכה עוברת קרן האור המקוטב. אם הסיבוב הוא ימינה, אזי התרכובת מסומנת (+) או d-, אם שמאלה - אז הסימון הוא (-) או l-.

החומרים מאופיינים בשני מדדים עיקריים:

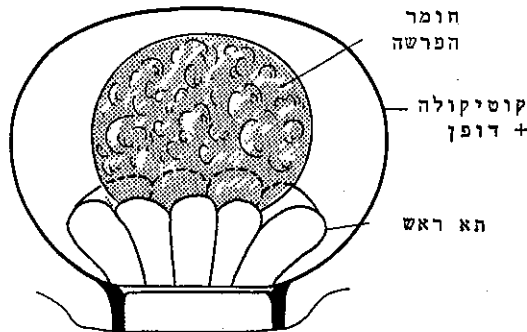
1. תכולה - כמות השמן האתרי בחומר הצמחי, הנמדדת באמצעות הפקה מכמות נתונה של חומר צמחי, בדרך-כלל על-ידי זיקוק באדי מים.
2. הרכב - מרכיבי השמן האתרי (הרכב איכותי) והיחסים הכמותיים ביניהם (הרכב כמותי) נמדדים בשיטות כרומטוגרפיות, כימיות וספקטרליות.

בדיקת איכות נוספת לשמן האתרי היא הבדיקה האורגנולפטית. מאחר שהשמן האתרי משמש בתעשיות טעם וריח, קיימים "מריחים" מקצועיים בסגנון הטועמים בענף הלין. לעתים יש למרכיבים בריכוז מינימלי או לצירוף של מרכיבים מספר השפעה על הריח והאיכות. לצורך הבנת ההפרשה של שמן אתרי מצמחים והגורמים המשפיעים עליה נתרכז במשפחת השפתניים, שהיא ללא ספק המשפחה החשובה ביותר מבחינה זאת מאחר שהיא מכילה מספר מינים רב ביותר של צמחים ארומטיים, לכן היא אף נקראת לעתים משפחת הנענה, על-שם הסוג הארומטי *Mentha*.

בלוטות השמן האתרי

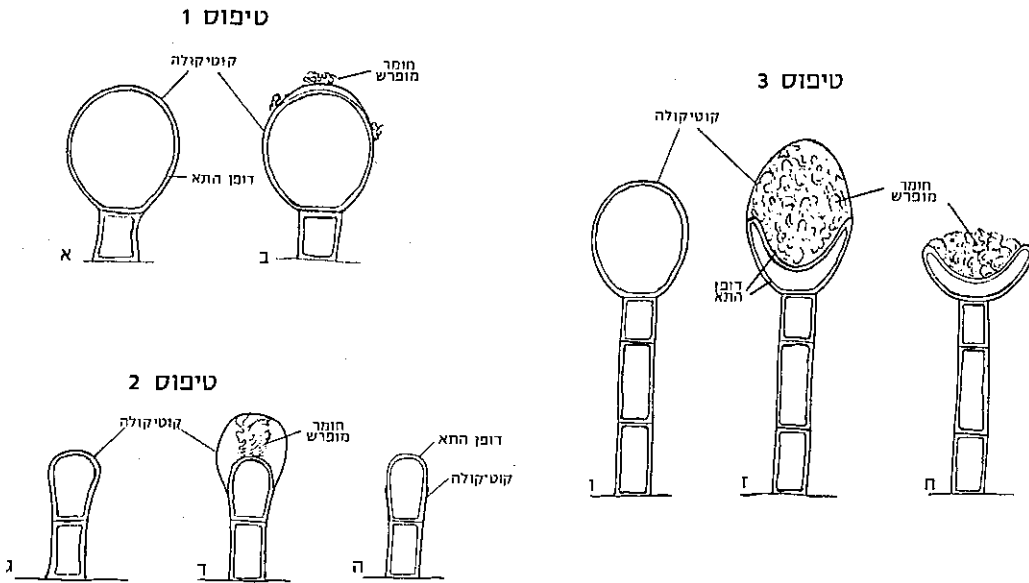
השמן האתרי מופרש בצמח מבלוטות (glands), שהן שערות מפרישות מיוחדות המצויות על פני האפידרמיס של חלקי הצמח השונים. בצמחים ממשפחת השפתניים אופיינו שני סוגי בלוטות:

1. **בלוטות דמויות-מגן (peltate glands):** בלוטות אלה הן בעלות ראש רחב ושטוח (ציור 1, תמונה 1). הבלוטה בנויה מתא בסיס אפידרמלי (basal cell), תא עוקץ קצר (stalk cell), שדפנותיו הצדדיות ספוגות קוטין, ומראש רב-תאי. במינים רבים מורכב ראש זה מ-4 תאים במרכז ומ-6-12 תאים בהיקף, בהתאם למין (Werker et al., 1985b), כל התאים פחות או יותר במישור אחד. תאי הראש הם המפרישים את השמן האתרי דרך דופןם החיצונית אל תוך חלל, הנוצר כתוצאה מניתוק הקוטיקולה, יחד עם חלק מהדופן, מיתר הדופן, ומהתרוממותה. חלל זה נקרא חלל תת-קוטיקולרי (Amelunxen, 1965). כל עוד אין פגיעה חיצונית במעטה הקוטיקולרי נשאר חומר ההפרשה כלוא בחלל התת-קוטיקולרי.



ציור 1: ציור סכמטי של בלוטה דמוית-מגן בשפתניים.

שערות מפרישות בשפתניים



צילור 2: צילור סכמטי של הטיפוסים השונים של הבלוטות הקטנות בעלות ראש כדורי (Werker et al., 1985b).

לגבי הימצאות הקוטיין בדפנות הצדדיות של תא העוקץ בבלוטות השפתניים ובבלוטות רבות אחרות, הובעה הדעה כי התופעה קשורה בפיקוח על זרימת חומר ההפרשה ומניעת חזרתו דרך הדפנות (Fahn, 1979; פאהן, 1987). כל שיערה בלוטית מתפתחת מתא אפידרמיס. Bosabalidis and Tsekos (1982) תיארו את מהלך התפתחותה של בלוטה דמויית-מגן באזובנית (*Origanum*). סוג זה של בלוטות נמצא בכל המינים של שפתניים ארומטיים שנבדקו.

2. בלוטות קטנות בעלות ראש כדורי (*capitate glands*). ישנם טיפוסים שונים של בלוטות בעלות ראש כדורי, הנבדלים ביניהם באופן ההפרשה ובמבנה (צילור 2) (Werker et al., 1985b).

טיפוס 1. תא בסיס, 1-2 תאי עוקץ וראש כדורי, פחות או יותר, חד-תאי (לפעמים דו-תאי). חומרי ההפרשה מופרשים כלפי חוץ דרך דופן תא הראש והקוטיקולה שלו, כנראה דרך נקבים קטנים בקוטיקולה (Amelunxen, 1964). לפעמים נאגרים חומרי ההפרשה זמן מה בחלל קטן, תת-קוטיקולרי, בטרם יופרשו כלפי חוץ.

טיפוס 2. תא בסיס, 1-2 תאי עוקץ ותא ראש אחד, דמוי-אגס, מורחב בחלקו העליון. חומר ההפרשה מופרש דרך הדופן החיצונית אל חלל תת-קוטיקולרי גדול, אך לבסוף נקרעת הקוטיקולה והחומר המופרש משתחרר (תמונה 2 א, ב).

טיפוס 3. תא בסיס, 2-5 תאי עוקץ, הנושאים תא ראש גדול ומעוגל אשר בבלוטות צעירות דומה לזה של טיפוס 1. חומר ההפרשה מופרש גם כאן אל חלל תת-קוטיקולרי, אך עם הצטברות החומר קורסת הדופן החיצונית ומתקבלת צורה של מעין גביע. לבסוף נקרעת הקוטיקולה והחומר המופרש משתחרר, פרט לשאריות הנותרות ב"גביע" (תמונה 2 ג, ד).

יש מיני שפתניים בהם מופיע טיפוס 1 בלבד (**קורנית מקורקפת**); אחרים בהם מופיעים טיפוסים 1 ו-2 (**אזוב מצוי וזוטה לבנה**), או 1 ו-3 (**רוזמרין רפואי**), אך עשירים במיוחד טיפוס הבלוטות במיני **מרווה** (Werker et al., 1985a,b,c). **במרווה מרושתת ובמרווה ריחנית** נמצאו בלוטות בעלות כל שלוש צורות ההפרשה המצולנות לעיל, אך כל טיפוס בלוטה מצטיין ברב-גוניות רבה בצורת הבלוטות, בגודל היחסי של תאיהן ובגודלן הכללי (תמונה 3).

הבלוטות הקטנות בעלות הראש הכדורי מתפתחות בגיל צעיר מאוד של האיבר עליו הן גדלות, והן מפרישות ומסלימות את הפרשתן כאשר האיבר עדיין צעיר מאוד. בכל שלושת הטיפוסים חומר ההפרשה אינו נאגר, אלא מיד או מעט מאוחר יותר משתחרר כלפי חוץ. הבלוטות דמויות-המגן, לעומת זאת, מתחילות ומסלימות את תהליך ההפרשה בגיל מאוחר הרבה יותר של האיבר עליו הן גדלות.

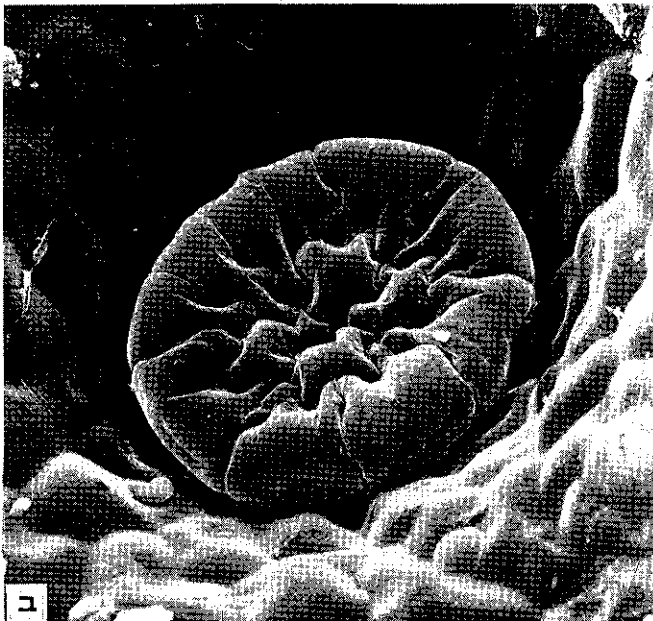
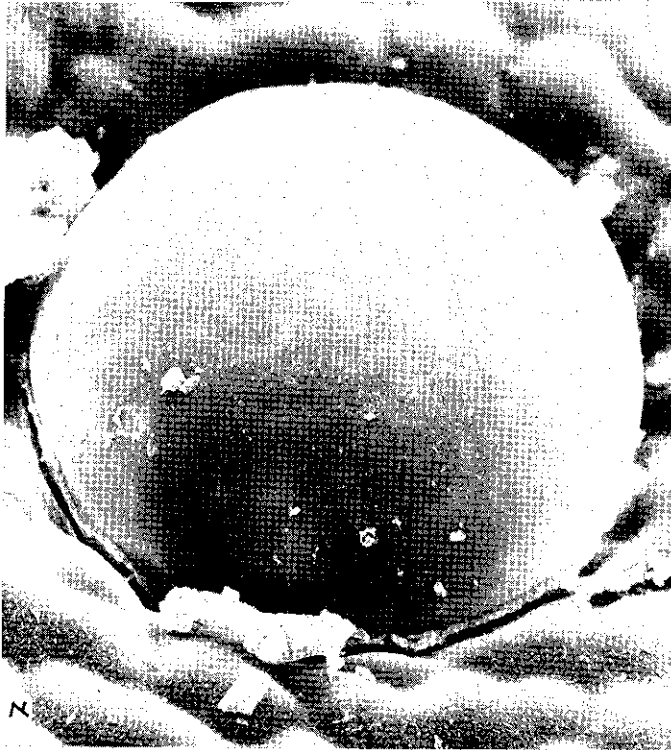
נשאלת השאלה, מדוע זקוקים הצמחים לשני סוגי בלוטות כה שונים זה מזה - דמויות-מגן ובעלות ראש כדורי. בהתאם לדעה המקובלת הגורסת כי השמן האתרי משמש להגנה (ר' גם סעיף להלן), מציעים Werker וחבריה (1985a), שהבלוטות הקטנות בעלות הראש הכדורי, בהיותן פעילות בגיל צעיר של האיבר ובהפרישן כלפי חוץ, גורמות להרחקת מזיקים פוטנציאליים עוד בטרם פגעו אלה באיבר הצעיר. הבלוטות דמויות-המגן, לעומת זאת, משמשות להגנה בגיל מאוחר יותר של האיבר, וחומר ההפרשה פוגע במזיק רק כאשר האחרון פוגע בבלוטה וגרום לשחרור חומר ההפרשה. בגיל זה של העלה הנזק הנגרם לכל הצמח אינו גדול.

הרכב החומרים המופרשים מן הבלוטות השונות

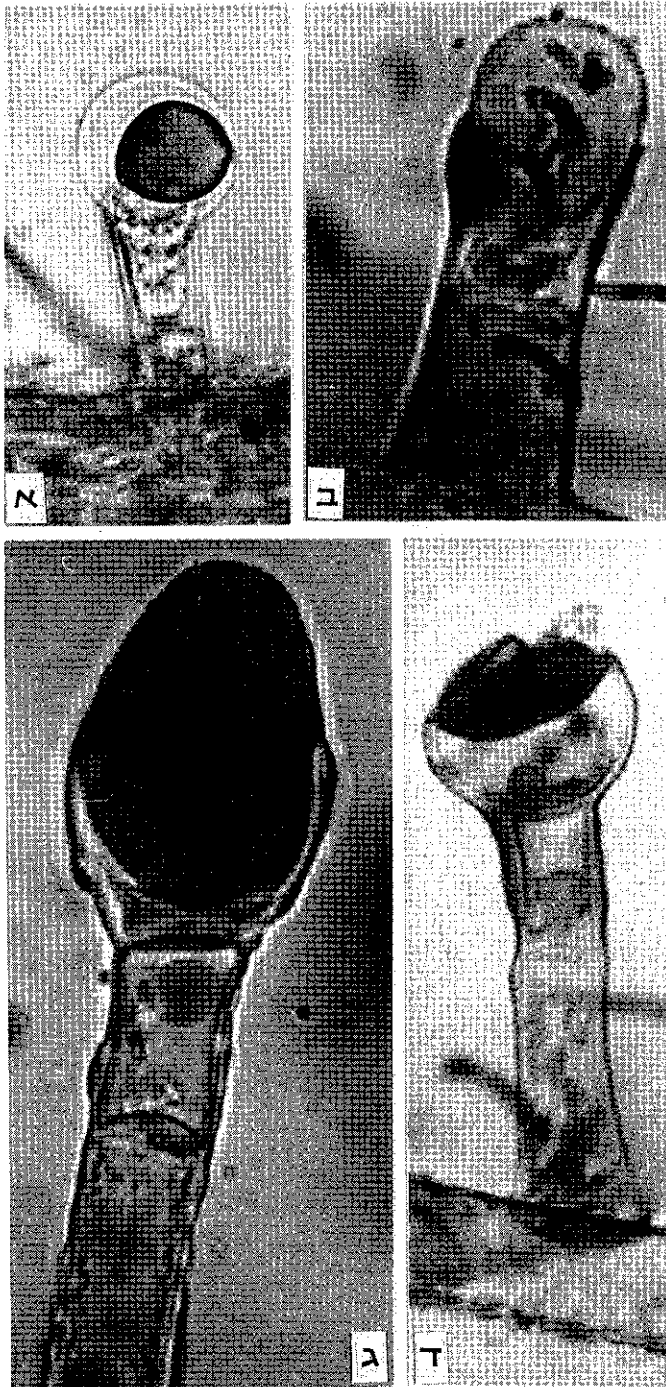
בבדיקות היסטוכימיות של כל סוגי הבלוטות נמצאו חומרים ליפופיליים (שהרכבם במינים שונים נבדק בשיטות כימיות) וכן רב-סוכרים בבלוטות בעלות הראש הכדורי ועקבות שלהם בבלוטות דמויות-המגן (שהרכבם טרם נבדק).

לשם עריכת השוואה של הרכב חומרי ההפרשה בין טיפוס הבלוטות השונים, בודדו מעלים בלוטות משני הסוגים ונבדק הרכב השמן האתרי שלהן בגז כרומוטוגרף (Amelunxen et al., 1969) ו-**בנענה** (Venkatachalam et al., 1984) **במרווה רפואית**. לא נמצאו הבדלים איכותיים, אלא כמותיים בלבד במרכיבים השונים, בין הבלוטות הקטנות בעלות הראש הכדורי לסוגיהן לבין הבלוטות דמויות-המגן.

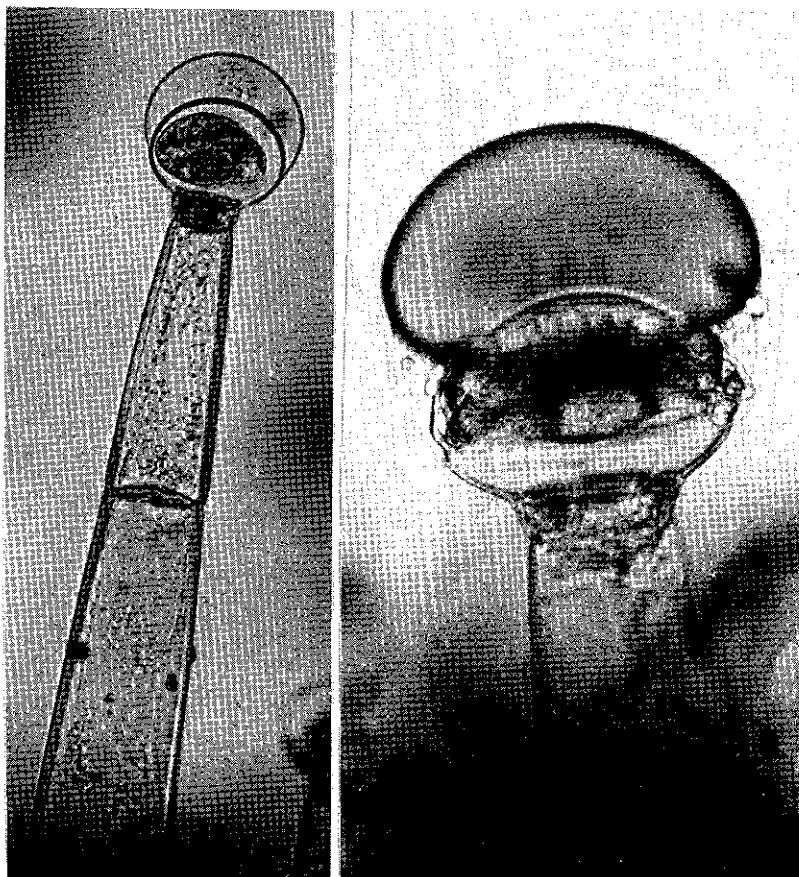
בהשוואה שנערכה בין מרכיבי חומר ההפרשה בפרחים - על חלקיהם השונים - לבין אלה



תמונה מס' 1: בלוטת שמן גדולה של אוריגנו, לפני (א) ואחרי (ב) שהקוטיקולה שלה נקרעה (צילום במיקרוסקופ אלקטרוני סורק).



תמונה מס' 2: בלוטות קטנות בפעילות (משמאל) ואחרי פעילות (מימין).
 א, ב' - טיפוס 2; ג, ד' - טיפוס 3 (תמונות ב', ד' (Werker et al., 1985b).



תמונה מס' 3: טיפוס של בלוטות גדולות בעלות ראש כדורי במרווה מרושתת ובמרווה ריחנית (Werker et al., 1985c).

שבעלים וכן בהשוואת שכיחות טיפוס הבלוטות השונים על האלברים השונים, נמצא, שבאזובית לא קיימים הבדלים איכותיים במרכיבי השמן האתרי המופקים משני סוגי הבלוטות העיקריים (Werker et al., 1985a). לעומת זאת, נמצאו ראיות המרמזות על הבדלים כאלה במרווה ריחנית ובמרווה מרושתת (Werker et al., 1985c). בצמחים אלה נמצאה התאמה בין צפיפות הבלוטות לבין כמות השמן האתרי המופרשת.

מקום סינתזת השמן האתרי

בלוטות של כמה מיני שפתניים נבדקו במיקרוסקופ אלקטרוני חודר ונצפו השינויים האולטראסטרוקטורליים החלים בתאי הראש בעת שהבלוטות פעילות ביצירת חומרי ההפרשה ובהפרשתם. בבלוטות דמויות-מגן, בכל המינים שנבדקו, הייתה עלייה גדולה ברטיקולום האנדופלסמטי (endoplasmic reticulum-ER) (Amelunxen, 1965; Schnepf, 1972; Heinrich, 1973; Bosabalidis and Tsekos, 1982; Danilova and Kashina, 1987).

בבלוטות הקטנות בעלות הראש הכדורי, ככל שכמות השמן האתרי שלהן קטנה יותר וכמות הפוליסכרידים (מוצילגים) גדולה יותר, מצטמצמת כמות הרטיקולום האנדופלסמטי ועולה כמות גופיפי הגולג'י (במרווה Schnepf, 1972, ובנענה Amelunxen 1964). בחלק מהבלוטות במינים השונים דווח על עלייה במספר המיטוכונדריה, עובדה המעידה על פעילות מטבולית גבוהה (Bosabalidis and Tsekos, Schnepf, 1972; 1982). יחד עם זאת נצפו הבדלים מסוימים בין המינים השונים שנבדקו, אשר כידוע גם מפרישים חומרים שונים האופייניים לכל מין: הרטיקולום יכול להיות חלק (Smooth ER) או מחוספס (Rough ER) וכך הצטופלסמה היסודית (Ground cytoplasm) והפלסטידות יכולות לקחת חלק ביצירת חומרי ההפרשה.

גורמים המשפיעים על תכולה והרכב של שמן אתרי בצמח

בראש ובראשונה יש לציין, שכל הגורמים אשר נבדקו השפיעו רק על ההרכב הכמותי, דהיינו על היחסים בין המרכיבים השונים בכל מין של צמח, ולא על ההרכב האיכותי, שנקבע באופן גנטי. גם זנים שונים בתוך אותו המין לא נבדלים בדרך-כלל בהרכבם מבחינה איכותית, אלא רק מבחינת היחס בין המרכיבים.

גיל ופנולוגיה

כמות השמן בעלה עולה עם גילו ויורדת במהלך הזדקנותו. בתפוחת עולה כמות השמן עם התפתחותה והתבגרותה של זו. כאשר שיא הכמות חל בעת פריחה מלאה ואחר-כך לקראת סוף הפריחה מתרחשת ירידה. בתפוחת מצויה כמות השמן הגדולה ביותר ביחס לחלקים אחרים בצמח. שיא כמות השמן בעלים היה בתחילת הפריחה **בנענה חריפה** (Pepermint) (Burbott and Loomis, 1968) - וב**אזובית** (Maarse, 1974).

בבדיקות של תכולת השמן בחומר טרי בעלים בגללאים שונים במיני **נענה** שונים נמצאה ירידה במנתון עם ההתבגרות, לעומת זאת הייתה עלייה חדה במנתול ולאחר מכן ירידה מתונה. בתכולת השמן (באחוזים) הייתה ירידה עם התבגרות העלה. הירידה באחוז השמן האתרי בקבוצות הגיל האמצעיות נבעה מגדילה של העלה ומהיעדר ייצור נוסף של בלוטות ושל שמן אתרי בבלוטות הקיימות. בהמשך ההתפתחות חל גם איבוד של שמן אתרי (Clark and Menary, 1980 וכן Duriyaprapan and Briten, 1981).

רמת השקיה ודישון

בעבודה שבוצעה באזובית פשוטה (*Origanum vulgare*) (סנדרוביץ 1983) נמצא, שככל שרמת ההשקיה עולה, כך גדלה תכולת השמן האתרי. כמו כן נמצאה קורלציה ישירה בין רמת ההשקיה לתכולת הפנולים בשמן האתרי וקורלציה שלילית לתכולת הטרפנים שבו. לא נמצאה השפעה של רמות דישון על תכולת השמן האתרי והרכבו במינים רבים שנבדקו. מאידך, רמות דישון אופטימליות מעלות את כמות היבול הכללית, ומכאן גם את כמות השמן האתרי.

טמפרטורה ואור

בריון (*Ocimum basilicum* - Sweet Basil) לא אובחנה השפעה של טמפרטורה על המרכיבים העיקריים בשמן האתרי, אלא על ריכוזם של אלה המצויים בכמות קטנה במיוחד בטרפנים מכילי חמצן וטרפנים פחמימניים (Pogany et al., 1968). לעומת זאת, בנענה אובחנה השפעה של טמפרטורה, אורך יום ועוצמת אור על כמות השמן האתרי. עם זאת, הרכב השמן האתרי ותכולתו בעלים הושפעה רק מאורך היום (Clark and Menary, 1979). תכולת המנתון והמנתול עלו בשמן האתרי ביום ארוך, בעוד שתכולת מנטופורן ומנתול-אצטט עלו ביום קצר.

תפקיד השמן האתרי

"המטבוליטים (חומרים) המשניים" בצמחים הם חומרים שאין להם תפקיד ידוע במסלולים הביוכימיים היסודיים של הצמח (גדילה, התפתחות, התרבות). מאחר שרבים מהחומרים הם טוקסיים, הרי אגירתם באיברים מיוחדים (בלוטות) מגנה עליהם מפני "הרעלה עצמית". נשאלת השאלה, מהו תפקידם של חומרים אלה ומדוע משקיע הצמח אנרגיה ביצירתם ובבניית מערכות מורכבות לאגירתם. קיימות כמה השערות באשר לתפקידו של השמן האתרי, ואלה הן:

- א. הגנה - פונגיצידית (נגד פטריות).
- אנטי-בקטריאלית (נגד חיידקים).
- נגד חרקים, מכרסמים ויונקים.
- אללופטית (הגנה סביבתית נגד נביטה וגידול של צמחים מתחרים).
- ב. קירור פני העלה.
- ג. מאגר אנרגיה לשימוש הצמח.

באשר לשתי ההשערות האחרונות, הנוגעות להיבט הפיסיקלי של תפקיד השמן האתרי, הרי נמצא כי השמן האתרי אינו יכול לתרום לקירור העלה באופן משמעותי. האפשרות שבלוטות השמן משמשות כמאגרי אנרגיה מסתמכת על כך, שהירידה בכמות השמן האתרי בעלה אינה יכולה להיות מוסכרת בהתנדפות או בהתפרקות. עלים מנותקים, העומדים באוויר החופשי, אינם מאבדים כמות כה גדולה של שמן אתרי, ושמן בבקבוק אינו מתפרק במשך זמן רב. מכאן נובע (Burbott and Loomis, 1969), שהצמח משתמש בשמן האתרי לצורכי גדילה או מטבוליזם. מאידך, יש לציון כי עדיין אין הוכחות ישירות לטענה זו (למשל, באמצעות סימון השמן בחומרים רדיו-אקטיביים ומעקב אחריהם בגוף הצמח). כמו כן אין להניח, שהתא מסוגל למחזר חומרים שכבר הופרשו אל מחוץ לדופן. ההשערה המקובלת כיום, שהוצעה לראשונה על-ידי פרנקל בשנות ה-60, היא, שהשמן האתרי משמש להגנה (סיכום ספרות בקשר לתיאוריית ההגנה הכימית - אצל שמידע ואהרונסון, 1984). השערה זו מתחזקת מתוקף הוכחות המתקבלות מניסויים מבוקרים שנערכו באורגניזמים שונים, ובהם נבדקה השפעתו של השמן האתרי במגע ישיר עם המזיק.

במקרים אחרים לא נוצר מגע ישיר כזה, אלא האוויר הכליל אדי שמן אתרי, שמקורם בחלקי צמח אשר הוחזקו בכלי הגידול שבו שהם המזיק, מטרם הראשונה של הניסויים שבוצעו בשנים האחרונות היתה איתור חומרים ממקורות טבעיים היכולים לפגוע במזיקים ולהחליף בכך חומרים סינתטיים, שרעילותם הצטמצמה במשך הזמן כתוצאה מ"התחסנות" המזיק כנגדם (על-ידי טלקציה).

רגישותן של פטריות לשמנים אתריים נבדקה במהלך ניסויים רבים שנערכו על-ידי קבוצות מחקר שונות. אלה ביצעו סקרי רגישות של מינים שונים לשמנים אתריים, שהופקו מצמחים שונים (לדוגמה (Saksena and Tripathi, 1984). ברור שרגישותן של פטריות לשמן אתרי זה או אחר אינה שווה, מאידך אין פטרייה שאינה רגישה, אפילו ברמה נמוכה, לכל השמנים האתריים. נערך ניסיון לשם השוואה בין השפעת השמן האתרי של נענה חריפה להדברת פטריות, לבין זו של פונגיצידים כימיים מסחריים אחדים, המקובלים בחקלאות.

ההשוואה נערכה על-ידי עירבוב כל אחד מהחומרים במצע לגידול הפטריות בצלחת פטרי. נמצא שהשמן האתרי היה יעיל בעיכוב מגוון רחב של פטריות, וזאת אף בריכוזים נמוכים מאלה של הפונגיצידים המסחריים (Singh et al., 1983). לדוגמה, פטרייה התוקפת אורז (*Helminthosporium*) הושמדה כליל, כולל גופי הפרי, בריכוז של 2000 חלקי מיליון של השמן האתרי.

שיטות דומות נוסו בחיידקים, בחרקים שונים (Marcus and Lichtenstein, 1979; Tanaka et al., 1985; Farhood et al., 1976; Zaika et al., 1983) ובאקריות (Larson and Berry, 1984; Klinghauf et al., 1983). התוצאות היו דומות לאלו שנצפו בפטריות.

השפעת השמן האתרי על דיכוי התפתחות צמחים במרחקים משתנים מצמח האם (אללופטיה) נבדקה, הן במערכות של ניסיונות מעבדהיים (Muller et al., 1964) והן בניסויי שדה אקולוגיים (Friedman et al., 1977; Friedman and Orshan, 1975). בכולם נמצאה השפעה אללופטית, המגנה על הצמח בעיקר מפני תחרות על מקורות אור ומים. שמן אתרי נמצא בחלקים הרפרודוקטיביים (רבייה), לעתים בריכוזים גבוהים מאלו המצויים בחלקים הווגטיביים. צמחים ארומטיים נחשבים כמקור עשיר ביותר ולכן מועדף למרעה דבורים (Proagh and Ohe, 1983), והדבש המופק הינו ארומטי. כמו כן נמצא בעבודות שנעשו בארץ (בקר, איזיקוביץ ודפני 1988) ובחו"ל (Proagh and Ohe, 1984; Waller et al., 1983), שניתן להתנות דבורים לריחות. מכאן סביר להניח (אם כי אין עדיין הוכחות ישירות), שהשמן האתרי בחלקים הרפרודוקטיביים משמש לא רק להגנת האיברים החיוניים במחזור החיים, אלא הוא גם גורם רב ערך מהיותו אמצעי זיהוי, המעודד האבקה.

רשימת הספרות:

1. Amelunxen, F. 1964. Elektronenmikroskopische untersuchungen an den drüsenhaaren von *Mentha piperita* L. *Planta Med.* 12: 121-139.
2. Amelunxen, F. 1965. Elektronenmikroskopische untersuchungen an den drüsenschuppen von *Mentha piperita* L. *Planta Med.* 13: 457-473.
3. Amelunxen, F., H. Wahling, T. Arbeiter 1969. Über den Nachweis des ätherischen Öls in isolierten Drüsenhaaren und Drüsenschuppen von *Mentha piperita* L. *Pflanzen Physiol.* 61: 68-72.
4. Bosabalidis, A., I. Tsekos 1982. Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. *Planta Med.* 156: 496-504.
5. Burbott, A.J., W.D. Loomis 1969. Evidence for metabolic turnover of monoterpenes in peppermint. *Plant Physiol.* 44: 173-179.
6. Clark, R.J., R.C. Menary 1979. Effects of photoperiod on the yield and composition of peppermint oil. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104: 699-702.
7. Clark, P.J., R.C. Menary 1980. Environmental effects on peppermint. I. Effect of daylength photon flux density, night temperature and day temperature on yield and composition of peppermint oil. *Aust. Plant. Physiol.* 7: 685-692.
8. Danilova, M.F. and Kashina T.K. 1987. Ultrastructure of glandular scales in *Perilla ocymoides* (Lamiaceae) in connection with their possible involvement in the synthesis of steroid hormones and gibberellins. *Bot. In. SSSR*, 72: 427-435 (in Russian).
9. Duriyoprapan, S., E.J. Briten, 1981. The effect of age and location of leaf on quality of Japanese Mint oil production. *J. of Exp. Bot.* 33: 810-814.

10. Fahn, A. 1979, Secretory Tissues in Plants. Academic Press, New-York, p.p 158-222.
11. Farbood, M.I., D.H. Mac Neil, and K. Ostovar, 1976. Effect of rosemary spice extractive on growth of microorganisms in meat. J. Milk Food Technol. 39: 675-679.
12. Friedman, J. and G. Orshan, 1975. The distribution emergence and survival of seedlings of *Artemisia herba-alba* Asso in the Negev Desert of Israel in relation to distance from the adult plant. J. Ecol. 63: 627-632.
13. Friedman, J., H. Orshan, and Y. Ziger-Cfir, 1977. Suppression of annuals by *Artemisia herba-alba* in the Negev Desert of Israel. J. Ecol. 65: 413-426.
14. Heinrich, G. 1973. Entwicklung, Feinbau und Ölgehalt der Drüsenschuppen von *Monarda fistulosa*. Planta Med. 23: 154-166.
15. Klinghauf, F., H.J., Bestmann. O. Vastrowsky, and K. Michelis, 1983. Wirkung von Aetherischen Oelen auf schad. Insekten. Mitt. Deutsch. Ges. Allg. Ent. 4: 123-126.
16. Larson, K.C. and R.E. Berry, 1984. Influence of peppermint phenolics and monoterpenes on two spotted spider mite. Environ. Entomol. 13: 282-285.
17. Maarse, H. 1974. Volatile Oil of *Origanum vulgare* L. III. Changes in composition during maturation. Flav. Ind. 5: 278-281.
18. Marcus, C. and E.P. Lichtenstein, 1979. Biologically active components of anise. J. Agric. Food Chem. 27: 1410-1405.
19. Muller, H., W. Muller, and B. Haines, 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. Science, 143: 471-473.

20. Pogany D., C.L. Bull and E. Kirch 1968. Composition of oil of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) obtained from plants grown at different temperatures. *Perfumery and Essential oil Rws.* 59: 858-865.
21. Proagh, J.P. and W. Ohe, 1983. The use of scents increase pollination. *Symp. Int. Sur la Pollination, Versailles.*
22. Saksena, N. and H.H.S. Tripathi, 1984. Plant Volatiles in relation to fungistasis. *Fitoterapia* 35: 243-244.
23. Schnepf, E. 1972. Tubuläres endoplasmatisches Reticulum in Drüsen mit lipophilen Ausscheidung von *Ficus*, *Ledum* und *Salvia*. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 163: 113-125.
24. Singh, A.K., A. Dikshit, and S.N. Dixit, 1983. Fungitoxic properties of essential oil of *Mentha arvensis* var. *Piperacens*. *Perfumer and Flavorist* 8: 55-58.
25. Tanaka, H., J.W. Ahu, M. Katayoma, K. Wada, S. Marumo, and Y. Osaka 1985. Isolation of two ovicidal substances against two spotted spider mite. *Agric. biochem.* 49: 2189-2190.
26. Venkatachalam K.V., R.K. Croteau, R. Kjonaas 1984. Development and essential oil content of secretory glands of sage (*Salvia officinalis*). *Plant Physiol.* 76: 146-150.
27. Waller, G.D., G.M. Loper, and R.L. Berdel, 1974. Olfactory discrimination by honeybees of terpenes identified from volatiles of Alfalfa Flowers. *J. Agric. Res.* 13: 191-197.
28. Werker, E., E. Putievsky, U. Ravid, 1985a. The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. *Ann. of Bot.* 55: 793-801.
29. Werker, E., U. Ravid, E. Putievsky 1985b. Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the *Labiatae*. *Isr. J. of Bot.* 34: 31-45.

30. Werker, E., U. Ravid, E. Putievsky 1985c. Glandular hairs and their secretion in the vegetative and reproductive organs of *Salvia sclarea* and *Salvia dominica*. *Isr. J. of Bot.* 34: 239-252.
31. Zaika, L.L. Kissinger, J.C. and Wasserman, A.E. 1983. Inhibition of lactic acid bacteria by herbs. *J. Food Sci.* 48: 1455-1459.
32. בקר, ר., איזיקוביץ, ד. ודפני, א. (1988). שמנים אתרליים באזוב מצוי כגורם זיהוי ומשיכה לחרקים. רתם 26: 61-37.
33. סנדרוביץ ד. (1983). השפעות משטרי השקיה ועקת-מים על ההתפתחות, לבול התבלין והשמן האתרי באזובית (*Origanum vulgare*). ע"ג לקבלת תואר "מוסמך במדעי החקלאות", הפקולטה לחקלאות, האוניברסיטה העברית בירושלים, רחובות.
34. פאהן, א. (1987). אנטומיה של הצמח. מהדורה שנייה. הוצאת הקיבוץ המאוחד.
35. פוטיבסקי, א. (1979). צמחי תבלין. מדע: 6: 288-286.
36. שמידע, א. ואהרונסון א. (1984). מבט אקולוגי על צמחי מזון, תבלין, רפואה, בושם ורעל. רתם 11: 56-17.