

植物含晶细胞的结构与功能

严巧娣^{1,2,*} 苏培玺¹

¹中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽内陆河流域综合研究站, 兰州 730000; ²中国科学院研究生院, 北京 100049

Crystal Idioblasts in Plants: A Review of Their Structure and Functions

YAN Qiao-Di^{1,2,*}, SU Pei-Xi¹

¹Linze Inland River Basin Comprehensive Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; ²Graduate University, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

摘要 文章就植物含晶细胞的组分、分布、形态、存在形式和功能的研究进展作了介绍。

关键词 含晶细胞; 异细胞; 草酸钙; 晶体形成; 晶体发育

1 含晶细胞的组分及其分布

显微镜使用一开始就有植物中细胞内晶体的报道(Frey 1929)。Foster (1956)将可以产生晶体并专事于这种功能的细胞称作含晶异细胞(crystal idioblast),简称含晶细胞。植物草酸钙晶体被认为是首先通过光学显微镜观察而被报道的物质之一。从这个初始的报道开始,尔后就陆续在自然界各处都找到了草酸钙晶体(Nakata 2003),如岩石、土壤以及所有五界生命(原核、原生、真菌、植物、动物界)中都观察到。所有情况中的晶体都是由来自环境中钙和生物体合成的草酸形成的(Nakata 2003)。尤其是在从海洋藻类(Friedmann等1972)到陆地被子植物(Prychid和Rudall 1999)很多不同的植物群中都有草酸钙晶体的发生。

含晶细胞中晶体主要成分大多数是草酸钙(Finley 1999)。植物中的草酸钙沉积是普遍的。植物中有超过215个科的成员在组织中有草酸钙晶体聚积,其中约54%为热带植物,3%为热带—亚热带植物,1%为亚热带植物,2%为亚热带—温带植物,18%为温带植物,21%广泛分布于动植物栖息地(McNair 1932)。产生草酸的植物(包括很多农作物)可聚积3%~80% (W/W)干重的草酸,植物中大概有90%的钙可以在草酸盐中发现(Gallaher 1975 Libert和Franceschi 1987)。事实上,植物的任何组织中都观察到晶体;而无论是在哪个组织中发现的晶体,大部分都聚积在特化细胞(specialized cell)——含晶细胞的液泡中

(Nakata 2003)。

一些植物或组织中可能含有除草酸钙晶体之外的其他晶体类型,如红藻和褐藻中的似蛋白质的晶体(Wetherbee等1984; Pueschel 1994)、Comelinanae植物中的硅酸盐晶体(Prychid和Rudall 1999)、CaCO₃晶体(喻富根和李正理 1991; Sugimura等1999)等。最为人知的CaCO₃晶体是钟乳体,它曾在爵床科(Acanthaceae)、葫芦(Cucurbitaceae)、桑科(Moraceae)及荨麻科(Urticaceae)中发现(Sugimura等1999)。桑科中作为蚕取食作物的木本的桑椹(*Morus* spp.)进化出了在近轴叶片中含有的钟乳体异细胞(Sugimura等1999)。不同桑树品种中的钟乳体形态不同,这可以作为品种分类的标准。桑树叶中Ca含量表现出显著的多样性,它与叶片成熟度及成熟过程叶片中异细胞的发育有关(Sugimura等1999)。

由于含晶细胞中其他晶体类型的报道较少,本文主要介绍与草酸钙晶体相关的研究进展。

2 草酸钙晶体的形态与存在形式

2.1 草酸钙晶体的形态 植物中草酸钙晶体的形态和大小各异。根据常见的草酸钙晶体形态,大致可分为以下5类:(1)针晶体,狭长的延伸的针状晶体束;(2)柱状晶,一个有锐利末端的延伸的晶

收稿 2005-12-12 修定 2006-06-26

资助 国家自然科学基金(40471046)。

✉-mail: yanqd@lzb.ac.cn, Tel: 0931-4967230

体,可能延伸成立方体;(3)多种形状的棱柱晶;(4)晶体砂,单个细胞中由很多微小的、单独的晶体组成的结晶块;(5)晶簇,一个单独的球形晶体集合。其他形状似乎是这些形态的变异或中间体(Franceschi和Horner 1980)。有时,数种形态的晶体有可能在同一植物的同一或不同组织或器官中并存,而在其他一些种或属甚至目中,只有一种形态的晶体存在(McNair 1932)。因此,植物中不同类型晶体的存在与否,可用作一些类群分类的有用性状(Prychid和Rudall 1999)。

2.2 草酸钙晶体的存在形式 植物中的草酸钙主要以2种水合状态存在,即一水合物 $\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ (水草酸钙石)和多水合物 $\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot (2+x) \text{H}_2\text{O}$ (草酸钙石)(Wyssling 1981)。两者具有不同的结构,一水合物属于单斜晶系而多水合物属于四方晶系(McNair 1932; Wyssling 1981)。而晶体的形态可能与草酸钙晶体的水合状态有关(McNair 1932)。据报道,草酸钙晶体的一水合物状态很稳定,而多水合物状态则呈现为亚稳态(McNair 1932; Wyssling 1981)。因两者属于不同的结晶系,多水合物不能直接转变为一水合物,必须经过多水合物的溶解(Wyssling 1981)。钙对草酸的相对浓度被认为可影响体外形成的晶体的水合形式(McNair 1932; Wyssling 1981)。中性环境中, Ca^{2+} 和草酸根离子形成2种水合物的微晶体沉淀,而随着 Ca^{2+} 浓度的降低,多水合物会慢慢消减甚至消失。而当Ca加入浓缩的草酸溶液中时则较多形成一水合物晶体;当草酸混入浓缩的Ca溶液中时则形成多水合物(Wyssling 1981)。在植物中,这2种水合状态下都发现了相同的晶体形态(Franceschi和Horner 1980)。从2种草酸钙水合物的形成条件和稳定性来看,McNair (1932)认为,多水合物较易在温带植物中出现,而一水合物则在热带植物中更为丰富。

3 草酸钙晶体的形成与发育

草酸钙晶体通常以一种特定的形态在特定的空间位置形成。这个特性可能会是植物分类学和系统学中有用的特征。含晶细胞表现出的特征包括:一个增大的核、特化的质体、增多的内质网、高水平的rRNA及独特的液泡成分(Franceschi和Horner 1980)。

晶体的形成可能与某种膜系统相关。在很多已研究过的针晶体异细胞中,膜复合物在中心液泡中形成并随后输送到晶体发育所在的膜腔中(Franceschi和Horner 1980)。而大分子结构的晶体腔被认为可能在确定晶体的形态和生长中起作用(Horner和Wagner 1980; Webb等1995)。晶体腔似乎是通过形成一脂类和多聚糖的隔离物来分离液泡成分和晶体成长所需空间的(Nakata 2003)。有些异细胞中在晶体和晶体腔的壁之间有一层鞘(Franceschi和Horner 1980)。成熟的含晶细胞中,晶体可能为类似细胞壁的物质包围(Franceschi和Horner 1980)。

细胞核和核仁的扩大是含晶细胞发育过程中观察到的最初改变之一(Franceschi和Horner 1980)。此时,胞质密集,并且富含细胞器和小泡;与周围细胞相比,质体变小并且几乎没有基粒(Franceschi和Horner 1980)。

在含晶细胞发育过程中,有时会发现一些与晶体腔相关的结构,如在九节属植物*Psychotria punctata*的中心液泡中,发现有大量直径在 $10 \sim 13 \text{ nm}$ 的微管,通常平行于发育中的晶体腔存在(Franceschi和Horner 1980)。作为细胞骨架元件的微管,已经发现有在细胞生长时调节细胞形状的功能(翟中和等2000)。含晶细胞(如针晶体和柱状晶)在晶体生长时会有所延长,因而研究者们推测微管可能作用于调节晶体和细胞的生长(Nakata 2003)。在晶体快速生长时期,对晶体和细胞生长的细致的调节是极为重要的。Kostman和Franceschi (2000)根据研究典型水生大漂属植物*Pistia stratiotes*的实验结果,认为其针晶体异细胞的皮层微管网络似乎限制了细胞直径的增大,但并不影响其延长,因而针晶体异细胞两端延长,成为一橄榄球状细胞。用秋水仙碱阻止微管的延伸,他们观察到异细胞的形状出现较大的变化,但并不影响晶体的形态(除了晶体的长度以外)。因此认为,微管似乎与控制异细胞的形状有关联,而与晶体的生长无关(Kostman和Franceschi 2000)。

超微结构研究的结果表明,高钙聚集能力的含晶细胞通常含有丰足的内质网,并且内质网网络贯穿整个含晶细胞的细胞质(Kostman等2003)。

这些丰富的内质网网络可能对异细胞承受草酸钙晶体形成时大量Ca的涌入是必需的(Libert和Franceschi 1987)。除了丰富的内质网以外,有时,针晶体异细胞成熟后期,内质网结构会发生改变也值得注意。这些改变包括内质网内腔的扩大(Mollenhauer和Larson 1966; Kostman等2003)。Mollenhauer和Larson (1966)进一步观察到内质网有分泌功能,其内腔扩大部分中的内含物明显地以小泡形式移至液泡中(晶体形成的部位)。

通过分离出的晶体,研究者们确定了与植物晶体或与晶体基质相关的蛋白(Webb等1995; Bouropoulos等2001; Nakata等2003)。Webb等(1995)认为,有许多不同的多肽与葡萄的针晶束相关。Bouropoulos等(2001)报道,晶体相关基质大分子与调节晶体晶核形成及形态有联系。他们观察到烟草、番茄及九重葛属植物(*Bougainvillea* sp.)的晶体中含有酸性蛋白质,其成分与在针状体海绵动物和鹿角中发现的蛋白成分相似(Bouropoulos等2001)。体外结晶现象的试验结果表明,烟草中与晶体相关的大分子的装配可促进草酸钙晶体中晶核的形成,而用作为对照的模式多肽[牛血清蛋白、聚天冬氨酸(polyaspartate)和聚赖氨酸(polylysine)]却没有这种功能(Bouropoulos等2001)。这个结果支持晶体伴生的大分子在晶体形成和生长过程中起作用的想法。

4 草酸钙晶体的功能

草酸钙晶体对于正常的植物生长和发育的价值在很大程度上仍是未知的,并且很可能是可变的(Prychid和Rudall 1999)。而晶体形态和大小的多样性及其优势分布和空间分布引发形成了许多有关植物内晶体功能的假说。其可能的功能涉及到钙调节、离子平衡(如 Na^+ 、 K^+)、植物防御、组织支撑和植物硬度、解毒(如重金属或草酸)以及光的聚集和反射等。

4.1 Ca调节 Ca是一种重要的基本植物营养元素,植物对其需求形式是以离子形式表现出来的。 Ca^{2+} 是从单细胞细菌到复杂的神经细胞的细胞信号转导中最常见的元素(Clapham 1995)。作为胞质第二信使, Ca^{2+} 连接一定范围内的外界刺激与生理反应。在 Ca^{2+} 信号转导途径中,其中心环节是调节胞质 Ca^{2+} 水平以响应胞内外的信号,因而,

Ca^{2+} 水平在细胞内以亚微摩尔水平被精确控制(韩宁等2005)。大多数植物通过特殊的细胞器如内质网、液泡、叶绿体和线粒体的吸收来调节胞质 Ca^{2+} 水平,或主动将 Ca^{2+} 泵入质外体中(Bush 1993)。一般认为,含晶细胞的主要功能是一个局部钙库,可减少毗邻细胞周围的质外体中Ca浓度(Borchert 1986; Franceschi 1989)。支持这一假说的研究表明,草酸钙晶体的大小及数量随着植物生长环境中Ca浓度的变化而变化(Borchert 1986; Franceschi 1989)。外源 Ca^{2+} 可诱导大量草酸钙晶体的快速生成(在1 h之内, Borchert 1986)。近来,很多报道都支持草酸钙的形成对Ca浓度调节发挥重要作用(Ilarslan等2001; Pennisi和McConnell 2001; Volk等2002)。Pennisi和McConnell (2001)及Volk等(2002)分别验证了不同形态晶体对Ca浓度的波动是否有不一样的敏感性。通过水生大漂属植物*Pistia stratiotes*中聚积的针晶和晶簇的研究,Volk和他的同事们(2002)认为,晶簇和针晶的形成有不同但相关的作用,并指出针晶体的形成可能有双重功效:一是Ca调节,二是植物防御;而晶簇(球形)的形成则只与Ca调节有关。他们发现,晶簇的形成是动态的,与Ca水平的波动相互响应。当Ca水平高时,晶簇的大小和数量迅速增长;而当Ca受限制时,晶簇的大小和数量减少。以此推测,其分解出的Ca可便于植物利用。晶体的这种主动生长以及当组织中Ca匮乏时晶体消失的现象在很多植物中都有存在(Tilton和Horner 1980; Franceschi 1989; Ilarslan等1997)。另外,Volk等(2002)用草酸钙氧化酶抗体识别出一种推定的酶,该酶可能在释放草酸钙过程中起作用。这种酶在含晶细胞处于Ca受限制的植物生长条件时是丰富的,而当处于Ca可用性高的植物生长条件时就会减少。

4.2 植物保护和防御 尽管形成晶体的确切功能还不清楚,但有越来越多的研究将晶体形成的作用定位在植物保护和防御上(Finley 1999; Sutela和Kauppi 1999; Ward等1997; Ruiz等2002),其主要依据是晶体形成的时间、空间或形态上的参量。其中有2则报道认为,在金午时花(*Sida rhombifolia*)的叶片(Molano-Flores 2001)和挪威云

杉(*Picea abies*)的种子(Sutela和Kauppi 1999)中,草酸钙晶体的聚积随人为的“取食”或组织损伤而增加。因而,在有些植物中,草酸钙的形成就成为一个可诱导的保护响应。

在瞪羚(*Gazella dorcas*)食草性的研究中,研究者注意到,全能花属植物*Pancratium sickenbergeri*只有其叶片的尖端受到啃食。用显微镜观察叶片时,可明显看到叶片的尖端是整个叶片中唯一全无针晶的部分(Ward等1997)。Ruiz等(2002)通过对3个不同地方的*P. sickenbergeri*进行观察,见到生长在放牧最多的地方的植物含有的晶体最多,而生长在放牧最少的地方的则积聚较少或没有晶体;且剪下的或受损伤的植物叶片中草酸钙的积聚并没有增加。这表明,在这种情况下,晶体的形成是非诱导性的(Ruiz等2002)。这样看来,这一研究中形成的晶体可能是一个进化了的程序化过程,晶体的形成也可能是出于对取食压力的选择(Ruiz等2002)。

某些植物的草酸钙晶体有倒钩和凹槽(Sakai和Jones 1972),有人认为,其一旦被取食,有倒钩的晶体突出物会刺激食草动物的黏膜(Ward等1997),而凹槽会使一些化学刺激物(如一类有毒的蛋白水解酶或葡糖苷)进入动物伤口(Prychid和Rudall 1999),从而避免伤害。由此看来,这些结构可能有防止被取食的威慑作用。

4.3 重金属的解毒 研究表明,植物可用有机酸(如柠檬酸、苹果酸和/或草酸)与游离的重金属离子结合为非活性态以增强其对重金属的耐受性(Ryan等2001)。有些植物用草酸(盐)解除环境中有害金属的毒性,如铅、铝、镉和镉等。此类作用于植物生长环境的金属,通常将重金属结合成草酸盐晶体(Ma等2001;龙新究等2003;李德华等2004)。在酸性土壤(约世界上可耕种土地的40%)中,铝的毒性是限制作物生产的重要问题。微摩尔浓度的铝就能抑制植物根的生长并影响植株体内营养物质和水的平衡(Foy等1978)。这种根功能的减弱是许多重要农作物生长的一大难题(Ma等2001)。草酸解除铝毒可能的机制可归为两类,即外部斥铝和内部解毒(李德华等2004)。前者是指植物通过根系分泌草酸到环境中与铝络合而使铝失活;后者是指植物将铝以无毒形式——草酸铝储

存于液泡中,降低细胞质中的游离铝离子浓度(龙新究等2003;李德华等2004)。如荞麦类植物,这2种解毒铝的机制都有(李德华等2004)。

4.4 其他功能 某些植物的有机酸可影响离子吸收和离子平衡。草酸是很多植物的主要有机酸,并可能在离子平衡中起特殊作用(Dijkshoorn 1973)。荞麦中Ca的聚集可引发草酸增加;与低钾水平相比,高钾水平下形成的草酸盐较少(Dunne 1932)。另外,很多人认为草酸盐是代谢终产物,过量的草酸盐可能对植物有毒害。因此认为它可能是一个排泄产物。有人认为晶体和形成晶体的异细胞结构是分离这种产物的一种方法,并将草酸钙含晶细胞称为排泄异细胞(Foster 1956)。晶体能移除去植物体内多余的草酸(Franceschi和Horner 1980)。因而,含晶细胞中草酸盐晶体的形成可能有助于调控植物体内的离子平衡。

遮荫植物椒草属(*Peperomia*)的一些种具有这样的叶片结构:厚而清晰的多层上层皮(即“窗口组织”,window tissue)叠加在栅栏组织细胞上形成光合作用层。其每个栅栏细胞中都有一个晶簇的液泡。晶簇是一个由中心向外各个方向辐射的小平面聚集而成的多面体球形。基于这种结构,有人推测,这种弱光适应性植物的晶体有助于将光平均分配给沿着边缘壁排列和围绕在液泡周围的叶绿体中,也可能将多余的光反射回“窗口组织”,以驱散间歇光照时的间歇光(Franceschi 2001)。

有研究表明,晶体形成与叶龄结构和植物硬度呈负相关关系(Finley 1999)。Finley (1999)报道,在5种林下植物中,嫩叶中的草酸钙晶体要比成熟叶片中的晶体多;而成熟叶片的硬度又要比嫩叶高。即随着叶龄的增长,其相应的硬度也随之增加而晶体数则会减少。因此,Finley (1999)认为晶体形成可作为提高植物硬度的一种补充。

在水生植物中,通常含有与通气组织相关的草酸钙晶体,有时晶体会伸入气腔(air space)中,如天南星科(Aracea)和香蒲属(*Typha*)的针晶体等。这类晶体可能与气腔的形成有关(Prychid和Rudall 1999)。

此外,国内的研究结果认为,含晶细胞一般

比较集中在沙生、旱生(李正理和李荣敖1981; 刘家琼1982; 马骥等1997; 苏培玺等2005)植物的叶和轴器官中, 他们认为是植物旱生结构的一种特征, 并且可能与植物适应干旱、盐碱有关。刘家琼(1982)和苏培玺等(2005)认为, 这些沙生、旱生植物中的含晶细胞有较高的渗透势, 并有较强的吸水能力, 从而在外界环境水分状况较好和导管中水分输导良好时, 它们可以吸收并贮存水分; 外界环境干旱时, 导管中水分输导受阻而不能正常供给植物体内各部分对水分的需求, 此种结构组织可为其周边细胞提供一个较为湿润的小环境, 从而提高植物的抗旱性。

5 结语

含晶细胞在植物体中广泛存在, 无论是其分布、结构, 还是其内含物晶体的形成发育等诸多方面, 都暗示含晶细胞有重要的生理功能, 可能在植物体响应环境的过程中起作用。

有报道表明, 草酸生化合成途径中, 抗坏血酸可能是其初级前体, 抗坏血酸(盐)可能是在含晶细胞中直接产生的(Kostman等2001)。与这一过程相关的酶如半乳糖酸内酯(L-galactono- γ -lactone)脱氢酶等已分离纯化出来(Kostman和Koscher 2003)。但人们对草酸钙的生化合成和此过程在植物体的生物合成网络以及生理活动中的作用仍不清楚。对此问题的研究, 今后可从筛选草酸钙聚集缺失突变体入手(Nakata 2003; Nakata和McConn 2003), 并从草酸钙晶体的含量、空间分布、数量和形态上加以识别(Nakata和McConn 2003)。不同草酸钙晶体缺失突变体已经被分离得到, 各种影响突变体晶体的晶核形成、形态、分布或数量的变异因素都从细胞水平和生化特征上有所揭示(Nakata 2003; Nakata和McConn 2003)。这些突变体都将可能是进一步研究此问题的工具, 应加强这方面的研究和应用。

参考文献

韩宁, 綦翠华, 丁同楼, 王宝山(2005). 植物膜Ca²⁺运输系统与逆境应答. 植物生理学通讯, 41 (5): 577~582
李德华, 黄升谋, 贺立源, 刘武定(2004). 植物根系有机酸的分泌和解铝毒作用. 植物生理学通讯, 40 (4): 505~510
李正理, 李荣敖(1981). 我国甘肃九种旱生植物同化枝的解剖观察. 植物学报, 23: 181~185
刘家琼(1982). 我国荒漠不同生态类型植物的旱生结构. 植物生

态学与地植物学丛刊, 6 (4): 314~319
龙新宪, 杨肖娥, 叶正钱(2003). 超积累植物的金属配位体及其在植物修复中的应用. 植物生理学通讯, 39 (1): 71~77
马骥, 王勋陵, 王燕春(1997). 骆驼蓬属营养器官的旱生结构. 西北植物学报, 17 (4): 478~482
苏培玺, 安黎哲, 马瑞君, 刘新民(2005). 荒漠植物梭梭和沙拐枣的花环结构及C₄光合特征. 植物生态学报, 29: 1~7
喻富根, 李正理(1991). 构树叶表皮晶细胞的解剖. 植物学报, 33: 249~255
翟中和, 王喜忠, 丁明孝(2000). 细胞生物学. 第1版. 北京: 高等教育出版社
Borchert R (1986). Calcium acetate induces calcium uptake and formation of calcium-oxalate crystals in isolated leaflets of *Gleditsia tracanthos* L. *Planta*, 168: 571~578
Bouropoulos N, Weiner S, Addadi L (2001). Calcium oxalate crystals in tomato and tobacco plants: morphology and *in vitro* interactions of crystal-associated macromolecules. *Chem Eur J*, 7: 1881~1888
Bush DS (1993). Regulation of cytosolic calcium in plants. *Plant Physiol*, 103: 7~13
Clapham DE (1995). Intracellular calcium. Replenishing the stores. *Nature*, 375: 634~635
Dijkshoorn W (1973). Organic acids and their role in ion uptake. In: Butler GW, Bailey RW (eds). *Chemistry and Biochemistry of Herbage* (Vol 2). New York: Academic Press, 63~187
Dunne TC (1932). Plant buffer systems in relation to the absorption of bases by plants. *Hilgardia*, 7: 207~234
Finley DS (1999). Patterns of calcium oxalate crystals in young tropical leaves: a possible role as an anti-herbivory defense. *Rev Biol Trop*, 47: 27~31
Foster AS (1956). Plant idioblasts: remarkable examples of cell particles from photosynthetic tissue. II. Oxidative decarboxylation of oxalic acid. *Physiol Plant*, 7: 614~624
Foy CD, Chaney RL, White MC (1978). The physiology of metal toxicity in plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 29: 511~566
Franceschi VR (1989). Calcium oxalate formation is a rapid and reversible process in *Lemma minor* L. *Protoplasma*, 148: 130~137
Franceschi VR (2001). Calcium oxalate in plants. *Trends Plant Sci*, 6: 331
Franceschi VR, Horner HT (1980). Calcium oxalate crystals in plants. *Bot Rev*, 46: 361~427
Frey A (1929). Calciumoxalat-monohydrat und trihydrat. In: Linsbauer K (ed). *Handbuch der Pflanzenanatomie* (Vol 3). Berlin: Gebruder Borntraeger, 82~127
Friedmann EI, Roth WC, Turner JB, McEwen RS (1972). Calcium oxalate crystals in the aragonite-producing green alga *Penicillium* and related genera. *Science*, 177: 891~893
Gallaher RN (1975). The occurrence of calcium in plant tissue as crystals of calcium oxalate. *Commun Soil Sci Plant Anal*, 6: 315~330
Horner HT Jr, Wagner BL (1980). The association of druse crystals with the developing stomium of *Capsicum annuum* (Solanaceae) anthers. *Am J Bot*, 67: 1347~1360

- Ilarslan H, Palmer RG, Horner HT (2001). Calcium oxalate crystals in developing seeds of soybean. *Ann Bot*, 88: 243~257
- Ilarslan H, Palmer RG, Imsande J, Horner HT (1997). Quantitative determination of calcium oxalate in developing seeds of soybean (Leguminosae). *Am J Bot*, 84: 1042~1046
- Kostman TA, Franceschi VR (2000). Cell and calcium oxalate crystal growth is coordinated to achieve high-capacity calcium regulation in plants. *Protoplasma*, 214: 166~179
- Kostman TA, Franceschi VR, Nakata PA (2003). Endoplasmic reticulum sub-compartments are involved in calcium sequestration within raphide crystal idioblasts of *Pistia stratiotes* L. *Plant Sci*, 165: 205~212
- Kostman TA, Koscher JR (2003). L-galactono- γ -lactone dehydrogenase is present in calcium oxalate crystal idioblasts of two plant species. *Plant Physiol Biochem*, 41: 201~206
- Kostman TA, Tarlyn NM, Loewus FA, Franceschi VR (2001). Biosynthesis of L-ascorbic acid and conversion of carbons 1 and 2 of L-ascorbic acid to oxalic acid occurs within individual calcium oxalate crystal idioblasts. *Plant Physiol*, 125: 634~640
- Libert B, Franceschi VR (1987). Oxalate in crop plants. *J Agr Food Chem*, 35: 926~938
- Ma JF, Ryan PR, Delhaize E (2001). Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends Plant Sci*, 6: 273~278
- McNair JB (1932). The intersection between substances in plants: essential oils and resins, cyanogen and oxalate. *Am J Bot*, 19: 255~271
- Molano-Flores B (2001). Herbivory and calcium concentrations affect calcium oxalate crystal formation in leaves of *Sida* (Malvaceae). *Ann Bot*, 88: 387~391
- Mollenhauer HH, Larson DA (1966). Developmental changes in raphide-forming cells of *Vanilla planifolia* and *Monstera deliciosa*. *Ultrastruct Res*, 16: 55~70
- Nakata PA (2003). Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Sci*, 164: 901~909
- Nakata PA, Kostman TA, Franceschi VR (2003). Calreticulin is enriched in the crystal idioblasts of *Pistia stratiotes*. *Plant Physiol Biochem*, 41: 425~430
- Nakata PA, McConn MM (2003). Calcium oxalate crystal formation is not essential for growth of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol Biochem*, 41: 325~329
- Pennisi SV, McConnell DB (2001). Inducible calcium sinks and preferential calcium allocation in leaf primordia of *Draacaena sanderiana* Hort. Sander ex M. T. Mast. (Dracaenaceae). *HortScience*, 36: 1187~1191
- Prychid CJ, Rudall PJ (1999). Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematics. *Ann Bot*, 84: 725~739
- Pueschel CM (1994). Protein crystals in *Haplogloia kuckuckii* (Chordariales, Phaeophyceae): another mechanism for nitrogen storage in brown algae? *Phycologia*, 33: 91~96
- Ruiz N, Ward D, Saltz S (2002). Calcium oxalate crystals in leaves of *Pancreatium sickenbergeri*: constitutive or induced defense? *Funct Ecol*, 16: 99~105
- Ryan PR, Delhaize E, Jones DL (2001). Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 52: 527~560
- Sakai WS, Jones RC (1972). Raphides with barbs and grooves in *Anthosoma sagittifolium* (Araceae). *Science*, 178: 324~325
- Sugimura Y, Mori T, Nitta I, Kotani E, Furusawa T, Tatsumi M, Kusakari SI, Wada M, Morita Y (1999). Calcium deposition in idioblasts of mulberry leaves. *Ann Bot*, 83: 543~550
- Sutela ET, Kauppi A (1999). Calcium oxalate crystals in the mature seeds of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst. *Trees*, 13: 131~137
- Tilton VR, Horner HT (1980). Calcium oxalate raphide crystals and crystalliferous idioblasts in the carpels of *Ornithogalum caudatum*. *Ann Bot*, 46: 533~539
- Volk GM, Lynch-Holm VJ, Kostman TA, Goss LJ, Franceschi VR (2002). The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant Biol*, 4: 34~45
- Ward D, Spiegel M, Saltz D (1997). Gazelle herbivory and inter-population differences in calcium oxalate content of leaves of a desert lily. *J Chem Ecol*, 23: 333~346
- Webb MA, Cavaletto JM, Carpita NC, Lopez LE, Arnott HJ (1995). The intravacuolar organic matrix associated with calcium oxalate crystals in leaves of *Vitis*. *Plant J*, 7: 633~648
- Wetherbee R, Janda DM, Bretherton GA (1984). The structure, composition and distribution of proteinaceous crystalloids in vegetative cells of the red alga *Wrangelia plumosa*. *Protoplasma*, 119: 135~140
- Wyssling AF (1981). Crystallography of the two hydrates of crystalline calcium oxalate in plants. *Am J Bot*, 68: 130~141