«КРИСТАЛЛЫ» В ЛИСТЬЯХ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ *BETA VULGARIS* L.

© *Г. А. Семенова,*[1] *А. К. Романова*[2]

[1] *Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН*
и [2] *Институт фундаментальных проблем биологии РАН,*
Пущино, Московская обл.;
электронный адрес: aromanova27@rambler.ru

Кристаллоносные клетки (К-клетки) широко распространены в растительных тканях, однако происхождение кристаллов и функции их остаются дискуссионными. В листьях сахарной свеклы мембранные везикулы, видимые в электронном микроскопе, возникают в цитоплазме и проникают в вакуоль путем пиноцитоза с участием тонопласта. В световом микроскопе они светятся подобно кристаллам в К-клетках. Подобные везикулы-«кристаллы» заполняют и К-клетки. Содержимое везикул-«кристаллов» электронно-прозрачно на всех этапах развития листьев. Сделано предположение о том, что как отдельные везикулы-«кристаллы» в цитоплазме и в вакуолях, так и скопления их в К-клетках, сосудистых пучках и в клетках эпидермиса являются литическими компартментами. Позднее, по-видимому, формируются истинные кристаллы.

Ключевые слова: *Beta vulgaris*, вакуоль, кристаллоносные клетки, пиноцитоз.

Скопления кристаллических структур в вакуолях специализированных клеток растительных тканей, называемых кристаллическими идиобластами, или кристаллоносными клетками (К-клетки), известны со времен Левенгука. В ряде работ показано, что такие кристаллы состоят преимущественно из оксалата кальция и формируются в виде друз, рафид и кристаллического песка (Arnott, Pautard, 1970; Franceschi, Horner, 1980; Webb, 1999). К-клетки найдены во всех видах тканей более чем в 215 семействах растений, но до сих пор не совсем ясны пути их формирования и функциональное назначение (Nakata, 2003).

Основные предполагаемые функции скоплений оксалата кальция в К-клетках следующие. 1. Поддержание ионного и осмотического баланса в клетках. Растворимые соли оксалата могут играть важную роль в осморегуляции (Franceschi, Horner, 1980; Libert, Franceschi, 1987). Наблюдалась положительная корреляция между содержанием кальция в среде и образованием оксалатов. При высоком уровне кальция число К-клеток увеличивалось, а при низком — уменьшалось (Borchert, 1985; Franceschi, 1989; Volk et al., 2002). 2. Защита от поедания животными (Molano-Flores, 2001) и насекомыми и от патогенных микроорганизмов (Libert, Franceschi, 1987). Но защита от животных не может быть универсальной функцией К-клеток, так как многие кормовые растения содержат большую массу К-клеток, что, однако, в большинстве случаев не мешает их поеданию. 3. Нейтрализация органических кислот, особенно щавелевой кислоты (Libert, Franceschi, 1987), и сопряженная с этим процессом детоксикация тяжелых металлов (Choi et al., 2001; Ryan et al., 2001).

Вопросу формирования кристаллов в К-клетках было уделено большое внимание и показано, что процесс формирования кристаллов происходит в вакуолях в особых камерах кристаллизации, ограниченных мембранами (Arnott, Pautard, 1970; Franceschi, Horner, 1980; Franceschi, 1984; Kausch, Horner, 1984). Камера кристаллизации фактически является мембранной везикулой внутри вакуоли (Franceschi, 1984; Webb, 1999), но процесс формирования и происхождения мембранной везикулы до сих пор неясен.

Задачей настоящего исследования было выявление места и способа формирования камер кристаллизации (мембранных везикул) на основании результатов светового и электронного микроскопирования. Обсуждается предположение о том, что содержимое камеры кристаллизации до образования в ней истинных кристаллов является важным компонентом, участвующим в метаболизме.

Материал и методика

Выращивание сахарной свеклы *Beta vulgaris* L., подвида *saccharifera* одноростковая, проводили на промытом речном песке (в качестве субстрата) при искусственном освещении с плотностью потока фотонов 250 ± ± 50 мкмоль/м^2 с фотосинтетически активной радиацией при 25 ± 2 °C и влажности воздуха 65 %, с поливом полной смесью Кнопа 3 раза в 1 нед, а в остальные дни — водой.

Высечки листьев фиксировали 2%-ным глутаральдегидом в фосфатном буфере с постфиксацией 1%-ным OsO_4 или без него. После обезвоживания в серии спиртов и ацетонов образцы заключали в эпоксидную смолу Эпон-812. Ультратонкие и полутонкие срезы готовили на ультратоме LKB (Швеция). Для световой микроскопии срезы толщиной 2—4 мкм не окрашивали, а ультратонкие срезы для электронной микроскопии контрастировали уранил-ацетатом и цитратом свинца. Изображения, полученные в световом микроскопе Axiostar (Германия), фото-

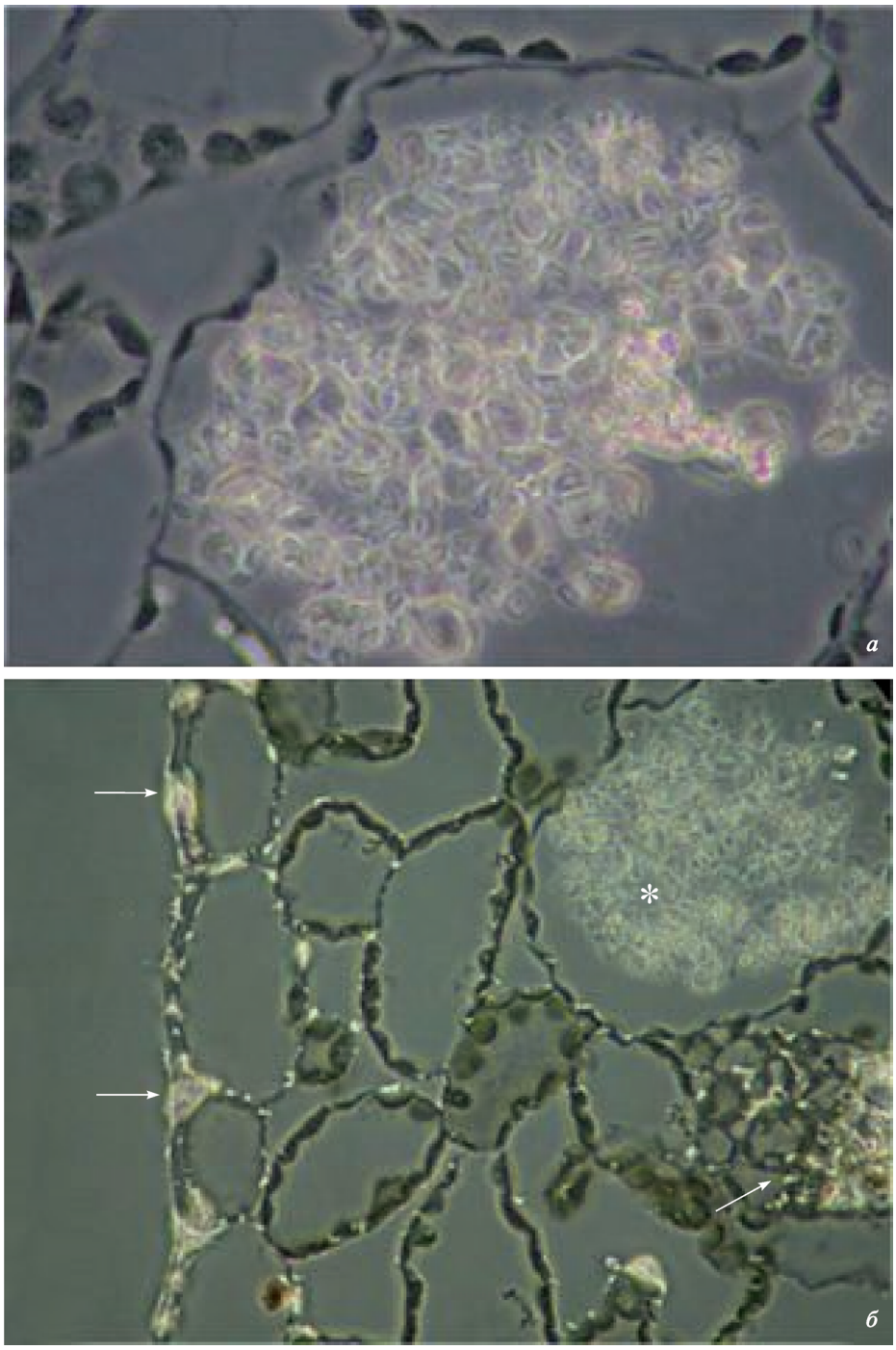

Рис. 1. Световые микрографии поперечного среза зрелого листа свеклы.

а — К-клетка, содержащая скопление кристаллов; вдоль клеточной оболочки в узком слое цитоплазмы расположены хлоропласты. *б* — многочисленные одиночные светящиеся «кристаллы» в хлоренхиме листа образуют скопления не только в К-клетках (*звездочка*), но и в сосудистом пучке и в клетках эпидермиса (*стрелки*). Об. 100×, ок. 10×.

графировали с помощью цифровой камеры. Ультратонкие срезы просматривали и фотографировали в электронном микроскопе JEM 100B (Япония).

Результаты

На поперечном срезе листа сахарной свеклы можно видеть, что многочисленные К-клетки располагаются в один слой на границе палисадной и губчатой тканей. На рис. 1, *а* представлен срез К-клетки, видимый в световом микроскопе при большом увеличении. Вакуоль К-клетки заполнена скоплением отдельных мелких кристаллов (диаметром около 10 мкм), а в остальном К-клетки не отличаются от соседних клеток хлоренхимы. На поперечном срезе листа видно, что кроме скопления кристаллов в К-клетках разбросаны по разным тканям многочисленные одиночные образования, которые преломляют и рассеивают свет в световом микроскопе (рис. 1, *б*). Как кристаллы в К-клетках, так и одиночные кристаллы или их мелкие

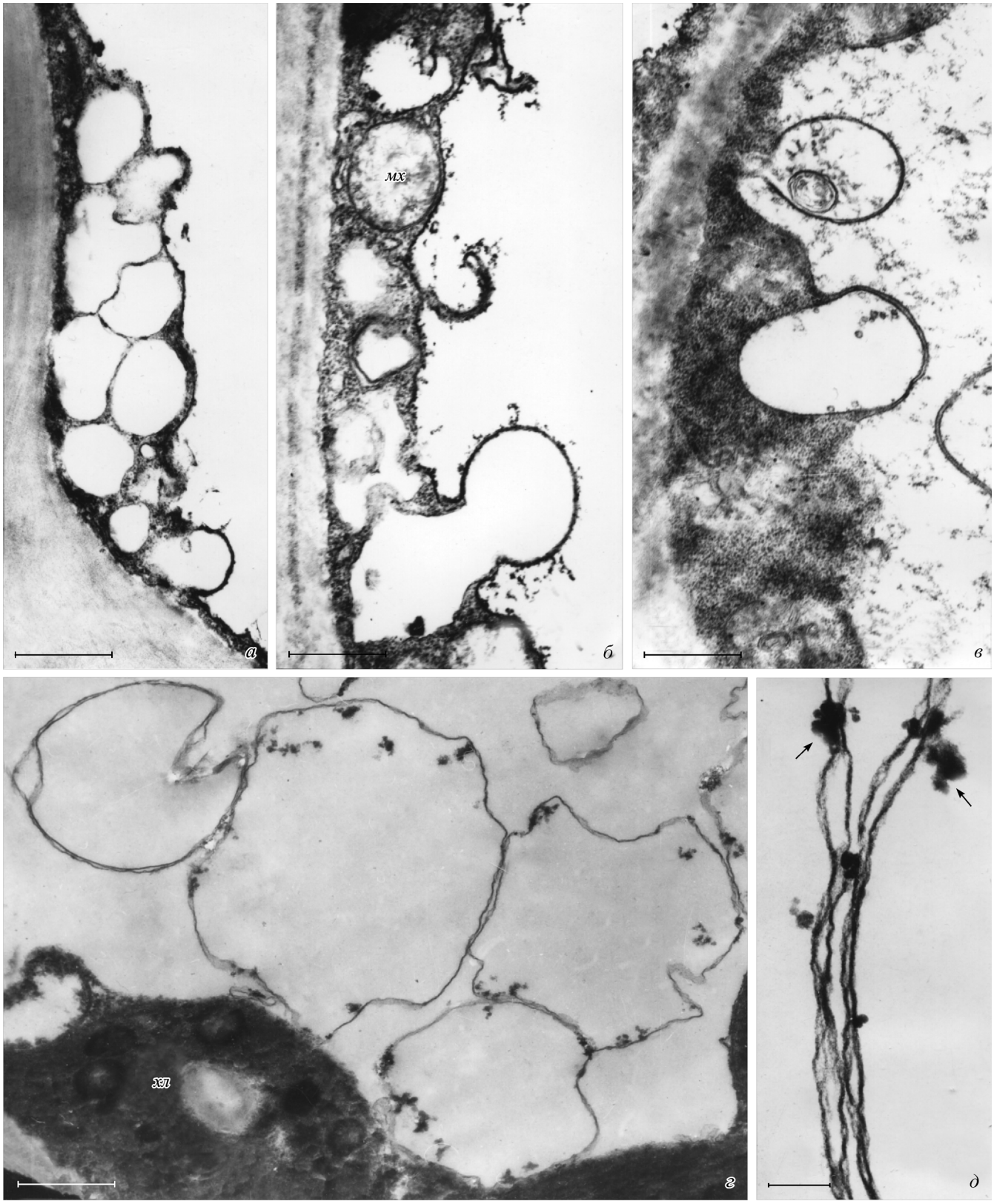

Рис. 2. Электронные микрографии клеток поперечного среза зрелого листа свеклы.

а — участок цитоплазмы, примыкающий к внешней стенке клетки эпидермиса, в котором видно скопление мембранных везикул-«кристаллов». *б* — участок цитоплазмы клетки хлоренхимы; видно проникновение мембранной везикулы-«кристалла» в вакуоль из цитоплазмы с участием тонопласта. *в* — участок цитоплазмы клетки-спутника в проводящем пучке; видны 2 везикулы-«кристалла» с разной степенью проникновения в вакуоль. *г* — периферический участок К-клетки с крупными везикулами-«кристаллами», ограниченными двойной мембраной. *д* — двойные мембраны двух соседних везикул-«кристаллов» при большом увеличении; кроме мембран видны электронно-плотные образования (*стрелки*). *мх* — митохондрия, *хл* — хлоропласт. *Масштабные отрезки*: *а*—*г* — 1 мкм, *д* — 0.2 мкм.

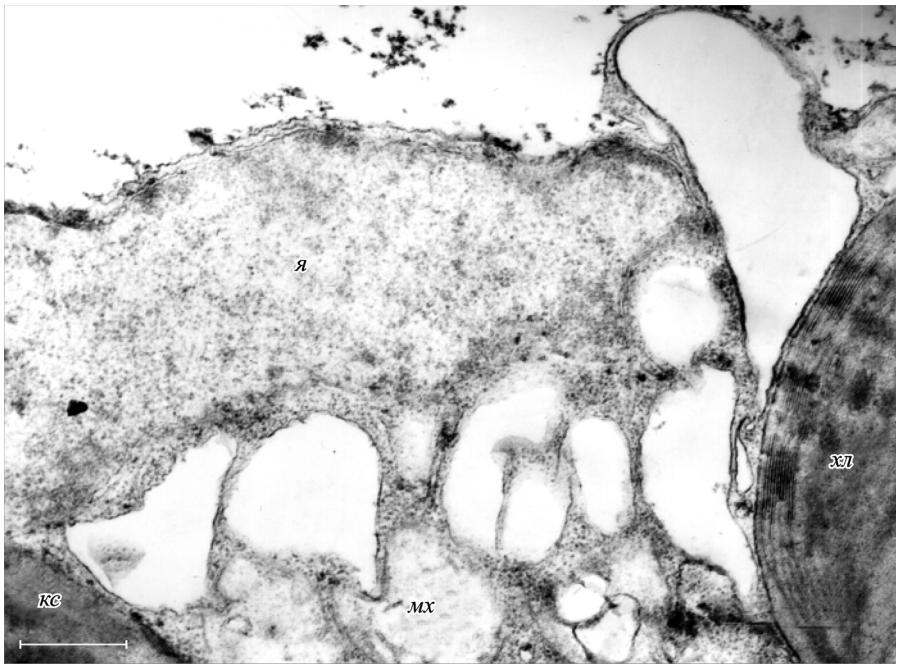

Рис. 3. Образование везикул-«кристаллов» в цитоплазме молодого листа свеклы. Угадывается упорядоченное расположение цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭР), из которых они возникли.

Обозначения те же, что и на рис. 2. *Масштабные отрезки* — 1 мкм.

скопления видны в поляризованном свете (не показано). Небольшие скопления одиночных кристаллов можно наблюдать и в клетках эпидермиса, и в клетках хлоренхимы, и в проводящих пучках (рис. 1, *б*).

Ультратонкие срезы, сделанные на том же материале, при просмотре в электронном микроскопе показывают, что на роль одиночных кристаллов могут претендовать только электронно-прозрачные мембранные везикулы округлой или угловатой формы (рис. 2, 3). На рис. 2, *а* видна часть цитоплазмы, примыкающей к внешней стенке клетки эпидермиса; видно, что цитоплазма заполнена скоплением мембранных везикул, собранных в два ряда. На рис. 2, *б* видны везикулы в цитоплазме клетки хлоренхимы; одна из везикул проникает в вакуоль, а другие расположены в цитоплазме. На рис. 2, *в* представлен участок цитоплазмы клетки-спутника в проводящем пучке. Видны две мембранные везикулы с разной степенью проникновения в вакуоль. В вакуоли К-клетки расположены крупные везикулы, ограниченные двойной мембраной и имеющие угловатые очертания (рис. 2, *г*). Двойные мембраны двух соседних везикул при большом увеличении видны на рис. 2, *д*.

Электронно-прозрачные участки, обычно угловатых очертаний, подобные представленным на рис. 3, можно

Рис. 4. Часть цитоплазмы клеток хлоренхимы листа свеклы при большом увеличении.

а — параллельный ряд цистерн ЭР, одна из которых, расширяясь, проникает в вакуоль в виде везикулы-«кристалла». *б* — внедрение везикулы-«кристалла» в вакуоль с участием двух мембран — ретикулярной (*тонкие стрелки*) и тонопластной (*жирные стрелки*), виден тонкий слой цитоплазмы между ними. *Масштабные отрезки*: *а* — 0.5 мкм, *б* — 0.2 мкм.

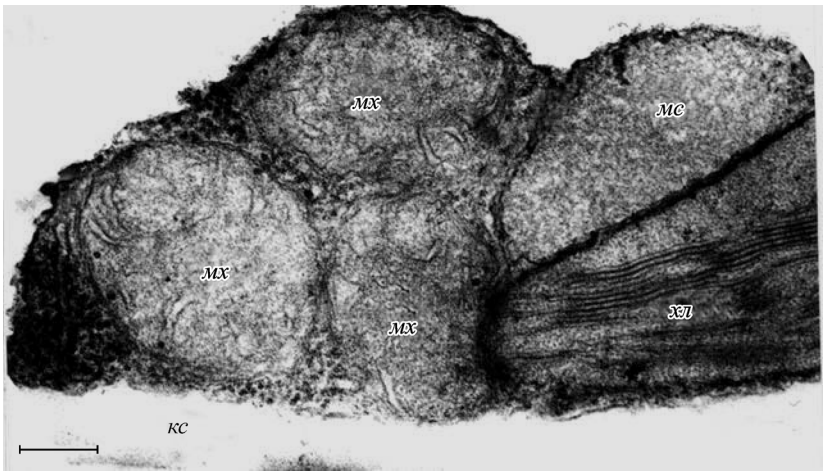

Рис. 5. Комплекс цитоплазматических органелл — хлоропласт (*хл*), микросома (*мс*) и митохондрии (*мх*) в тесном контакте; видны две цистерны ЭР (*стрелки*) и клеточная стенка (*кс*).

Масштабный отрезок — 0.2 мкм.

видеть в цитоплазме хлоренхимы листьев любых возрастов: от совсем молодых (1—2 см) до полностью развитых взрослых листьев. К-клетки с большим скоплением кристаллов также наблюдали в листьях всех возрастов, и их размер соответствует размеру клеток хлоренхимы на данном этапе развития. В вакуолях клеток хлоренхимы округлые везикулы, покрытые двойной мембраной, наблюдали преимущественно у взрослых и отмирающих листьев.

Многочисленные наблюдения в листьях всех возрастов позволяют описать предполагаемую схему образования одиночных «кристаллов» и их скоплений. Здесь мы слово «кристалл» берем в кавычки, так как трудно назвать кристаллом электронно-прозрачную емкость, по плотности не отличимую от содержимого вакуоли.

По-видимому, зарождение везикул-«кристаллов» происходит в цитоплазме, в цистернах ЭР (рис. 4, *а*). Цистерны, расширяясь, приобретают угловатые очертания (рис. 3), но при выходе в вакуоль и одеваясь второй мембраной округляются (рис. 4, *а*, *б*). Как правило, именно в тех частях цитоплазмы, где происходит образование везикул, собраны хлоропласты, митохондрии и микросомы в плотном контакте друг с другом (рис. 5). Две мембраны, покрывающие везикулы-«кристаллы» при выходе их в вакуоль, обычно не плотно прилегают друг к другу, образуя зазор разной степени сближения (рис. 2, *д*), вплоть до полного слияния. В зазоре между мембранами и на самих мембранах можно видеть электронно-плотные образования разной формы. Это могут быть остатки цитоплазматических элементов, что видно на рис. 4, *б*.

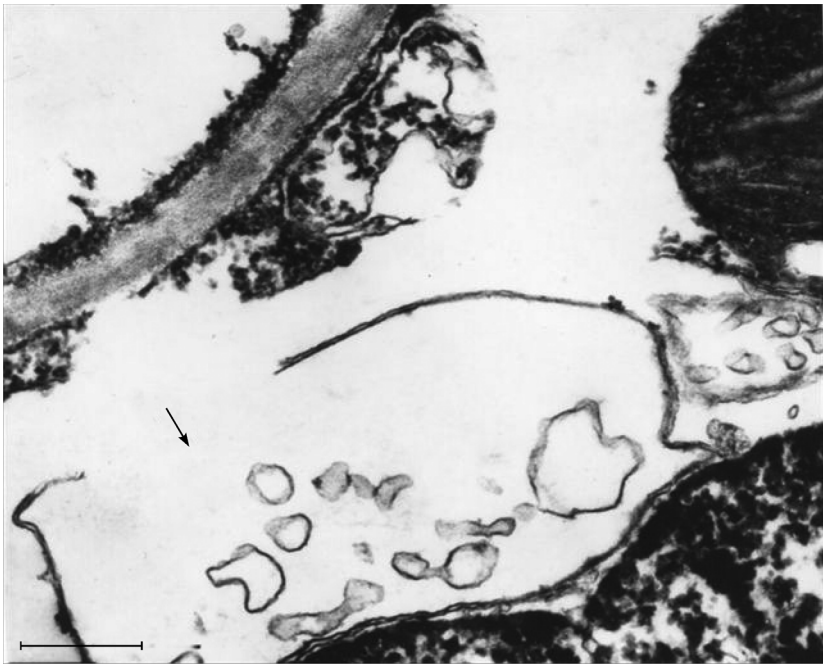

Рис. 6. Часть клетки хлоренхимы старого листа свеклы.

Обе мембраны везикулы-«кристалла» разорваны (*стрелка*), а все цитоплазматические структуры деградированы. Гиалоплазма отсутствует, плазмалемма и тонопласт повреждены. *Масштабный отрезок* — 0.5 мкм.

Картины разрывов двойной мембраны, покрывающей везикулы-«кристаллы», а также деградации и лизиса цитоплазматических структур (рис. 6) мы наблюдали в многочисленных вариациях, обычно во взрослых и стареющих листьях. Мы подсчитали, что на 50 обычных клеток хлоренхимы приходится 1 К-клетка. В 1 клетке свеклы содержалось не более 30 хлоропластов. Объем 1 хлоропласта около 60 мкм^3, и тогда суммарный объем хлоропластов в клетке составит 1800 мкм^3, а в 50 клетках хлоренхимы — 90 000 мкм^3.

Объем клетки, но нашим измерениям, составлял 50×30×30 мкм = 4500 мкм^3, соответственно объем кристаллов в ней также достигал 45 000 мкм^3. Таким образом, объем «кристаллической субстанции», заполняющей 1 К-клетку, достигает 50 % объема хлоропластов, содержащихся в 50 клетках хлоренхимы.

Обсуждение

Возникающие в цитоплазме везикулы — «кристаллы», проникающие в вакуоли путем пиноцитоза, и «кристаллы», заполняющие К-клетки, имеют одинаковую природу, происхождение и морфологию. И те и другие, имея внешние признаки кристаллов (угловатую форму и способность светиться в поляризованном свете), на срезах выглядят как электронно-прозрачные емкости, ограниченные двойной мембраной, по плотности содержимого не отличимые от плотности вакуолярного сока, в котором они располагаются.

В ряде работ сформулировано представление о том, что кристаллы образуются в вакуолях К-клеток в особых камерах кристаллизации, окруженных мембраной (Arnott, Pautard, 1970; Horner, Wagner, 1980; Barnabas, Arnott, 1990; Webb, 1999). Камера кристаллизации фактически является мембранной везикулой (Franceschi, 1984; Webb, 1999). Мы полагаем, что камеры кристаллизации и везикулы-«кристаллы», представленные выше, — это одни и те же структуры.

О происхождении мембран, окружающих камеры кристаллизации, и об их химическом составе нет единого мнения. По данным одних авторов, в этом процессе участвуют плазмалемма и диктиосомы (Horner, Wagner, 1980), а другие авторы полагают, что мембраны камер кристаллизации являются производными тонопласта (Horner, Whitmoyer, 1972; Васильев, 2009). У свеклы (Franceschi, 1984) и юкки (Kausch, Horner, 1984) мембраны камеры кристаллизации, как полагают авторы, возникают de novo прямо в вакуолях из трубчатых мембранных структур. Ранее в листьях сахарной свеклы наблюдали структуры, подобные пиноцитозным везикулам, однако их возникновение связывали с плазмалеммой (Парамонова, 1974).

Наши многочисленные наблюдения наличия в цитоплазме клеток листьев свеклы электронно-прозрачных угловатых везикул и картины, которые можно трактовать как выход этих везикул в вакуоль с участием тонопласта, позволяют сделать вывод о том, что везикулы-«кристаллы» формируются именно в цитоплазме, вероятно из цистерн ЭР (рис. 3, 4). Наблюдали также расширения просветов цистерн ЭР по мере развития будущих рафидных клеток (Mollenhauer, Larson, 1966). Подобные картины и для других видов кристаллов представлены недавно (Васильев, 2009). Все элементы цитоплазмы К-клеток сахарной свеклы не отличаются от таковых соседних клеток. В согласии с Франчески (Franceschi, 1984) мы полагаем, что отличие К-клеток от обычных можно свести к количественному содержанию «кристаллов», и потенциально любая клетка хлоренхимы может стать К-клеткой.

Отсутствие мембран при фиксации материала без обработки четырехокисью осмия (Семенова, 2005) позволяет предполагать, что мембраны везикул-«кристаллов» являются истинными билипидными мембранами, такими же как мембраны плазмалеммы и тонопласта. В настоящей работе хорошим маркером везикул-«кристаллов» в вакуолях является двойная мембрана. Другие авторы, показавшие наличие мембран камер кристаллизации, не акцентировали внимание на этом факте, однако на микрографиях из их работ также можно видеть двойную мембрану (Franceschi, 1984, рис. 7; Frank, Jensen, 1970, рис. 9—11, 13; Horner, Wagner, 1980, рис. 24, 25).

В одном из обзоров автор обращает внимание на то, что камера кристаллизации является матрицей, определяющей форму и размер будущего кристалла (Webb, 1999). Конфигурация камеры кристаллизации имеет форму кристалла на самых ранних этапах развития, когда еще не произошел процесс минерализации, т. е. процесс образования истинного кристалла (Arnott, Pautard, 1970; Arnott, Webb, 1983; Barnabas, Arnott, 1990; Васильев, 2009). Таким образом, камера кристаллизации может выглядеть снаружи кристаллом, не имея внутри кристалла, что мы и стремились подчеркнуть в этой работе (рис. 1, *б*; 2, *г*). Почему же светятся в поляризованном свете мембранные везикулы-«кристаллы»? Возможно, что свечение является результатом сложения эффектов дифракции и интерференции света на многослойных наноструктурах, которыми являются мембраны.

По современным представлениям, вакуолярный сок представляет собой растворы сахаров и других продуктов фотосинтеза (Гамалей, 2006). Плотность содержимого везикул-«кристаллов» не выше плотности содержимого вакуоли, и, по-видимому, везикулы-«кристаллы» заполнены растворами каких-то веществ. Этими веществами могут быть следующие. 1. Щавелевая кислота, которая в силу своей агрессивности должна быть изолирована от окружающей среды, и (или) ее растворимые соли, которые синтезируются в растениях в большом количестве. Для всего семейства *Chenopodiaceae* характерен высокий уровень водорастворимых оксалатов, составляющих более 5 % сухого веса. Для *Beta vulgaris*, по некоторым данным, при общем содержании оксалатов 12.9 % их растворимые формы достигают 10.2 % (Libert, Franceschi, 1987). Реакцией с дитиоксамидом показано, что в К-клетках свеклы кристаллы дают положительную реакцию на оксалат кальция (Franceschi, 1984). Показано, что ^{14}C-щавелевая кислота используется для образования кристаллов оксалата кальция (Franceschi, 1987). На мутантах люцерны, дефицитных по синтезу щавелевой кислоты, исчезали и К-клетки (Nakata, McConn, 2000). В нашем материале мы истинных кристаллов не наблюдали, хотя нельзя исключить присутствие их в самом центре К-клеток, так как это место невозможно увидеть в пучке электронов. 2. Литические ферменты, так как наши наблюдения многочисленных картин распада структур в клетках и разрывов мембран везикул-«кристаллов» при этом позволяют предполагать наличие в них литических ферментов.

В кристаллах К-клеток было показано присутствие белков и аминокислот. Так, усиленный синтез белков в цитоплазме К-клеток показан гистохимическими методами (Frank, Jensen, 1970); с помощью флуоресцентной мик-

роскопии показано присутствие белков в К-клетках (Bruni et al., 1982); присутствие кислых белков установлено и в кристаллах, выделенных из листьев растений (Bouropoulos et al., 2001). Содержание литических ферментов в везикулах-«кристаллах» не исключает и присутствия в них щавелевой кислоты и (или) ее растворимых соединений. Биосинтез литических ферментов, в частности кислых гидролаз, в том числе протеаз, начинается в цистернах ЭР и аппарата Гольджи и заканчивается в вакуолях (Шарова, 2002).

В настоящее время сформировано представление о неравномерности распределения гидролаз в пространстве вакуолей в результате компартментации (Marty, 1999). Наши везикулы-«кристаллы» могут претендовать на роль гидролитических компартментов в вакуолях. Отсюда становится понятным их массивное скопление в зоне проводящих пучков (рис. 1, *б*; 2, *в*). По-видимому, гидролитическая активность характерна для этой зоны и связана с автофагией содержимого проводящих элементов ксилеммы и флоэмы (Гамалей, 2006).

Возможно, что накопление «кристаллов» в К-клетках свеклы приводит к созданию пула литических ферментов для массированного процесса внутриклеточного лизиса при старении и засыхании листьев. С этих позиций понятно скопление К-клеток в семенных оболочках (Arnott, Webb, 1983), в пыльниках (Horner, Wagner, 1980), в почках яблони (Дудинский, 1985) и в других структурах, подверженных быстрой элиминации. Выход «кристаллов» и их содержимого на поверхность листа через кутикулу клеток эпидермиса может выполнять защитную функцию от бактериальной и грибковой инфекции (рис. 1, *б*; 2, *а*).

В заключение мы полагаем, что как отдельные везикулы-«кристаллы» в цитоплазме и вакуолях, так и скопление их в К-клетках и сосудистых пучках в первую очередь являются компартментами, содержащими агрессивную литическую среду. Это не исключает и возможность в дальнейшем быть местом осаждения оксалата кальция с образованием истинных кристаллов.

Авторы приносят благодарность В. А. Поляковой за техническую помощь при культивировании сахарной свеклы и А. В. Шатилович за помощь при фотографировании в световом микроскопе.

Список литературы

Васильев А. Е. 2009. Ультраструктура и генезис друзоносных идиобластов в листьях *Urtica dioica* (Urticaceae) и *Populus deltoids* (Salicaceae). Бот. журн. 94 (3) : 321—327.

Гамалей Ю. В. 2006. Вакуом растений. Успехи соврем. биол. 126 (4) : 348—365.

Дудинский Я. А. 1985. Динамика отложения и особенности распределения кристаллов оксалата кальция в процессе развития вегетативных и генеративных почек яблони. ДАН СССР. 281 (6) : 1512—1514.

Парамонова Н. В. 1974. Структурные основы взаимоотношений между симпластом и апопластом в корнеплоде *Beta vulgaris* в период притока ассимилятов из листьев. Физиол. раст. 21 (3) : 578—587.

Семенова Г. А. 2005. Внутритилакоидное электронноплотное вещество в хлоропластах пижмы *Tanacetum vulgare* L. Цитология. 47 (6) : 510—517.

Шарова Е. И. 2002. Транспорт белков в клетках растений. Физиол. раст. 49 (2) : 286—301.

Arnott H. J., Pautard F. G. E. 1970. Calcification in plants. In: Biological calcification: cellular and molecular aspects. New York: Appleton-Century Crofts. 375—446.

Arnott H. J.,Webb M. A. 1983. Twin crystals of calcium oxalate in the seed coat of the kidney bean. Protoplasma. 114 : 23—34.

Barnabas A. D., Arnott H. J. 1990. Calcium oxalate crystal formation in the bean (*Phaseolis vulgaris* L.) sead coat. Bot. Gaz. 151 : 331—341.

Borchert R. 1985. Calcium-induced patterns of calcium-oxalate crystals in isolated leaflets of *Gleditsia triacanthos* L. and *Albizia julibrissin* Dirazz. Planta. 165 : 301—310.

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.

Bruni A., Dallolio G., Tosi B. 1982. A study of the development of raphide-forming cells in *Musa paradisiacal* using fluorescence microscopy. New Phytol. 92 : 581—587.

Choi Y.-E., Harada E., Wada M., Tsuboi H., Morita Y., Kusano T., Sano H. 2001. Detoxification of cadmium in tobacco plants: formation and active excretion of crystals containing cadmium and calcium trough trichomes. Planta. 213 : 45—50.

Franceschi V. R. 1984. Developmental features of calcium oxalate sand deposition in *Beta vulgaris* L. leaves. Protoplasma. 120 : 216—223.

Franceschi V. R. 1987. Oxalate acid metabolism and calcium oxalate formation in *Lemna minor* L. Plant Cell Environ. 10 : 397—406.

Franceschi V. R. 1989. Calcium oxalate formation is a rapid and reversible process in *Lemna minor* L. Protoplasma. 148 : 130—137.

Franceschi V. R., Horner H. T. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. Bot. Rev. 46 : 361—427.

Frank E., Jensen W. A. 1970. On the formation of the pattern of crystal idioblasts in *Canavalia ensiformis* D. C. IV. The fine structure of the crystal cells. Planta. 95 : 202—217.

Horner H. T., Wagner B. L. 1980. The association of druse crystals with the developing stomium of *Capsicum annuum* (Solanaceae) anthers. Amer. J. Bot. 67 : 1347—1360.

Horner H. T.,Whitmoyer R. E. 1972. Raphide crystal cell development in leaves of *Psychotria punctata* (Rubiaceae). J. Cell Sci. 11 : 339—355.

Kausch A. P., Horner H. T. 1984. Differentiation of raphide crystal idioblasts in isolated root cultures of *Yucca torreyi* (Agavaceae). Can. J. Bot. 62 : 1474—1484.

Libert B., Franceschi V. R. 1987. Oxalate in crop plants. J. Agric. Food Chem. 35 : 926—938.

Marty F. 1999. Plant vacuoles. Plant Cell. 11 : 587—599.

Molano-Flores B. 2001. Herbivory and calcium concentrations affect calcium oxalate crystal formation in leaves of *Sida* (Malvaceae). Ann. Bot. 88 : 387—391.

Mollenhauer H. H., Larson D. A. 1966. Developmental changes in raphide-forming cells *Vanilla planifolia* and *Monstera deliciosa*. J. Ultrastruct. Res. 16 : 55—79.

Nakata P. A. 2003. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. Plant Sci. 164 : 901—909.

Nakata P. A., McConn M. M. 2000. Isolation of *Medicago truncatula* mutants defective in calcium oxalate crystal formation. Plant Physiol. 124 : 1097—1104.

Ryan P. R., Delhaize E., Jones D. L. 2001. Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52 : 527—560.

Volk G. M., Lynch-Holm V. J., Kostman T. A., Goss L. J., Franceschi V. R. 2002. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. Plant Biol. 4 : 34—45.

Webb M. A. 1999. Cell mediated crystallization of calcium oxalate in plants. Plant Cell. 11 : 751—761.

Поступила 25 III 2010

THE «CRYSTALS» IN THE SUGAR BEET (*BETA VULGARIS* L.) LEAVES

G. A. Semenova,[1] *A. K. Romanova*[2]

[1] Institute of Theoretical and Experimental Biophysics RAS
and [2] Institute of Fundamental Problem of Biology RAS, Pushchino, Moscow Region;
e-mail: aromanova27@rambler.ru

Crystal containing cells widely distributed in plant tissues, though the origin of the crystals and their functions are still opened to question. Membrane vesicles in beet leaves are visible in electronic microscope. They originate in cytoplasm and penetrate into vacuole by pinocytosis with participation of tonoplast. In light microscope, vesicles are luminous likewise crystals in crystal cells. Such vesicles-«crystals» fulfill crystal cells also. The content of vesicles-«crystals» are electronic transparent at every path of leaf development. It was proposed that distinct vesicles-«crystals» in cytoplasm and vacuole and mass of them in crystal cells, vein bundles, and epidermal cells — all of them are lytic compartments. Later, obviously, true crystals are formed.

Key words: *Beta vulgaris*, vacuole, crystal cells, pinocytosis.