

ODŻYWIANIE SIĘ ROŚLIN WYŻSZYCH WAPNIEM

Calcium nutrition of higher plants

Paweł WÓJCIK

Summary. The current knowledge on calcium nutrition of higher plants is reviewed. Calcium deficiency in plant tissues causes many physiological disorders which lead to significant losses in plant production. Particularly, severe symptoms of calcium deficiency are observed in intensive plant production. Calcium shortage in plants is related to poor calcium ion uptake, its limited movement to above-ground parts of plant and strong competition about calcium between leaves and generative plant parts (fruits, seeds). In this paper some factors related to soil and plant biology influencing calcium uptake by plants are discussed.

Key words: higher plants, calcium uptake, movement, distribution.

Mgr Paweł Wójcik, Zakład Nawożenia Roślin Sadowniczych, Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa, ul. Pomologiczna 18, 96–100 Skierniewice

WSTĘP

Wzrost zainteresowania rolą wapnia w odżywianiu się roślin wyższych związany był z odkryciem wielu chorób fizjologicznych spowodowanych niedoborem tego składnika. Niska koncentracja wapnia w tkankach roślin jest główną przyczyną występowania m.in.: gorzkiej plamistości podskórnej, skorkowacenia miąższu, oparzelizny powierzchniowej, zbrązowienia przygnieźdnego, pęknięć, różnego rodzaju rozpadów i szklistości miąższu u jabłek, skorkowacenia miąższu u gruszek, pęknięcia owoców u czereśni, suchej zgnilizny wierzchołków u pomidora i papryki, wewnętrznego zbrunatnienia główek u brukselki, zamierania liści sercowych u selera [4,61]. Coroczne straty w plonie roślin związane z niedoborem wapnia są znaczne w skali kraju. Wraz z postępującą intensyfikacją produkcji roślin w Polsce, problem niedoboru wapnia w roślinach narasta. Warunkiem ograniczenia strat, spowodowanymi nieodpowiednim odżywianiem się roślin wapniem, jest znajo-

mość zachowania się tego składnika w glebie oraz jego pobierania i transportu w roślinie.

ZAWARTOŚĆ I FORMY WAPNIA W GLEBIE

Średnia zawartość wapnia w skorupie ziemskiej wynosi około 3,6% jej masy i jest znacznie wyższa w stosunku do pozostałych makroskładników niezbędnych dla wzrostu i rozwoju roślin wyższych tj.: potasu, magnezu oraz fosforu. Jedyne tlen, krzem, glin oraz żelazo występują w większych ilościach w litosferze niż wapń. W glebach węglanowych (rędziny) zawartość wapnia jest znacznie wyższa i może sięgać nawet 15%. Pierwotnym źródłem wapnia w glebie są minerały takie jak: hornblenda, kalcyt, gips, fosforyty oraz dolomit. Zawartość wapnia w glebie zależy głównie od rodzaju skały macierzystej, z jakiej ona powstała oraz stopnia zaawansowania w niej procesów wietrzenia i przemiany [6]. Gleby wytworzone z wapieni oraz gleby pobagiennie są zasobne w wapń. Najmniej wapnia spotyka się w glebie płowej oraz bielico-

wej. Wraz ze starzeniem się gleb oraz pod wpływem intensywnego ich przezywania przez opady atmosferyczne, ilość wapnia w ich wierzchnich warstwach systematycznie zmniejsza się. Wymywanie wapnia jest procesem naturalnym. Ocenia się, że w warunkach klimatu umiarkowanego w ciągu roku wymywane jest około 100–150 kg Ca/ha. Przemieszczanie się wapnia do głębszych warstw gleb o niskiej pojemności sorpcyjnej zachodzi intensywnie pod wpływem wysokich opadów deszczu. Gleby zlokalizowane na stromych zboczach są szczególnie ubogie w wapń, gdyż usuwany jest on z tych miejsc pod wpływem erozji wodnej.

W glebach uprawnych wapń jest zazwyczaj dominującym kationem zarówno w kompleksie sorpcyjnym, jak i roztworze glebowym. Ilość wapnia wymiennie związanego przez kompleks sorpcyjny gleby wynosi około 60–80% ogólnej jego pojemności [32]. Nawet na glebach bardzo kwaśnych stopień wysycenia kompleksu sorpcyjnego przez jony wapnia waha się w granicach 10–30%. W związku z wysoką zawartością wapnia w kompleksie sorpcyjnym, ilość jonów wapnia znajdująca się w roztworze glebowym jest również wysoka i wielokrotnie przewyższa zawartość potasu, magnezu oraz fosforu. Najczęściej zawartość wapnia w roztworze glebowym wynosi 200–300 mg Ca^{2+}/L , choć jak wynika z badań Ali Abbasa i Barbera [2] oraz Reisenauera [55] ulega ona dużym wahaniom w zależności od typu i rodzaju gleby oraz warunków klimatycznych. Ocenia się, że ilość wapnia występującego w kompleksie sorpcyjnym oraz roztworze glebowym wynosi 20–60% w stosunku do ogólnej jego zawartości w glebie [6]. Ilość dostępnego dla roślin wapnia w glebie nie gwarantuje jednak dostatecznego pobierania tego składnika przez roślinę [61].

POBIERANIE JONÓW WAPNIA PRZEZ KORZENIE ROŚLIN

Proces pobierania składników mineralnych przez komórki korzeni roślin składa się z trzech etapów: przemieszczania składnika do powierzchni korzeni, absorpcji jego przez ścianę komórkową epiblemy oraz przenikania jonów przez

błonę komórkową. Przemieszczanie się składników mineralnych do powierzchni korzeni odbywa się na zasadzie dyfuzji oraz z przepływem masowym wody. Jony wapnia przemieszczają się do korzeni roślin głównie z przepływem masowym wody [64]. Dyfuzja jonów wapnia do korzeni nie ma zazwyczaj większego znaczenia w pobieraniu tego składnika przez roślinę. W przypadku, gdy ilość wapnia przemieszczającego się do powierzchni korzeni za pomocą przepływu masowego wody jest niższa od szybkości pobierania tego składnika przez korzenie, to wówczas przemieszczanie się jonów wapnia do korzeni na zasadzie dyfuzji zyskuje na znaczeniu [7]. Taki przypadek może mieć miejsce u gatunków roślin o wysokich wymaganiach pokarmowych w stosunku do wapnia (np. łubin, bób, rabarbar, kapusta głowiasta), rosnących na glebie o niskiej koncentracji jonów wapnia w roztworze glebowym.

Jony wapnia po dotarciu do powierzchni korzeni napotykają na swej drodze barierę w postaci ściany komórkowej epiblemy. Część wapnia sorbowana jest przez ujemnie naładowane miejsca ściany komórkowej, utworzone przez grupy karboksylowe kwasu poligalakturonowego. Ujemnie naładowane miejsca w ścianie komórkowej mają wysokie powinowactwo do wapnia [15]. Badania Kellera i Deuela [34] wykazały, że zdolność sorbowania kationów przez ścianę komórkową epiblemy zależy w dużym stopniu od gatunku rośliny. Autorzy ci dowiedli, że wymienna pojemność kationowa epiblemy u kukurydzy i pszenicy jest dwukrotnie niższa w porównaniu do pomidora. Keller i Deuel uważają, że rośliny odznaczające się wysoką wymienną pojemnością kationową epiblemy mają równocześnie wysoką zdolność pobierania kationów wapnia. Jony Ca^{2+} znajdujące się w ścianie komórkowej są w stanie równowagi z jonami wapnia występującymi w roztworze glebowym [23]. Zawartość jonów wapnia w ścianie komórkowej korzeni regulowana jest na drodze dyfuzji i wymiany jonowej. Jony wapnia niezwiązane z jonomi wymiennymi miejscami ściany komórkowej epiblemy przemieszczają się przez błonę komórkową na zasadzie dyfuzji [54]. Transport ten odbywa się poprzez selektywnie działające kanały oraz

nośniki (permeazy) [59]. W błonie komórkowej znajdują się także pompy wapniowe, będące ATP-azami, mogące transportować jony wapnia wbrew gradientowi ich stężeń [13]. Oznacza to, że oprócz pasywnego mechanizmu wpływu Ca^{2+} do komórek epiblemy, istnieje jeszcze aktywny transport tego kationu z cytoplazmy na zewnątrz błony komórkowej. Obecnie prowadzone prace badawcze nad pobieraniem wapnia przez rośliny dotyczą głównie roli kanałów wapniowych w tym procesie. Badania Tsien i Tsien [68] wykazały, że dzięki obecności kanałów wapniowych w błonie komórkowej, tempo transportu Ca^{2+} jest około 3 rzędy wielkości (10^3) szybsze w porównaniu do przenikania tego kationu za pomocą nośników jonowych oraz około 11 rzędów wielkości szybsze od jego swobodnej dyfuzji. Według Maasa [41] przy niskiej koncentracji jonów wapnia w środowisku odżywczym ($\text{mg Ca}^{2+}/\text{L}$) przenikanie tego składnika przez błonę komórkową epiblemy odbywa się wyłącznie aktywnie, przy udziale energii metabolicznej rośliny.

Korzenie mogą pobierać wapń w postaci jonu Ca^{2+} lub w formie chelatu. Biorąc pod uwagę, że jony wapnia z natury trudno tworzą chelaty wydaje się, że znaczenie pobierania wapnia w formie chelatu przez korzenie nie ma większego znaczenia. Pośrednim na to dowodem jest niska zawartość schelatowanego wapnia w roztworze glebowym w porównaniu do jonów Ca^{2+} [6].

CZYNNIKI GLEBOWE WPŁYWAJĄCE NA POBIERANIE WAPNIA

WILGOTNOŚĆ

Jony wapnia jak i pozostałe składniki mineralne pobierane są przez korzenie wraz z wodą. W warunkach polowych niedostateczna ilość wody w glebie jest jednym z decydujących czynników ograniczających pobieranie składników mineralnych przez roślinę [61]. Niedobór wody w glebie ogranicza transpirację roślin, co silnie redukuje przemieszczanie się jonów wapnia do powierzchni korzeni [6]. Dodatkowo w warunkach niedoboru wody w glebie wzrasta proporcja rozpuszczalnych soli do jonów wa-

pnia w roztworze glebowym, co prowadzi do spadku tempa pobierania Ca^{2+} przez korzenie roślin [58].

Zbyt wysoka zawartość wody w glebie również prowadzi do ograniczenia pobierania wapnia przez rośliny [65]. Zjawisko ograniczenia pobierania jonów wapnia przez korzenie pod wpływem nadmiernej wilgotności gleby związane jest ze szkodliwym działaniem substancji, tworzących się w warunkach ograniczonego dostępu tlenu (CH_4 , C_2H_4 , NO_2^-) oraz zahamowaniem wzrostu korzeni [46].

TEMPERATURA

Mimo, że przemieszczanie się jonów wapnia z przepływem masowym wody do powierzchni korzeni oraz przenikanie tego składnika przez błonę komórkową epiblemy nie są procesami uzależnionymi od temperatury gleby, to jednak ma ona pośredni wpływ na pobieranie jonów wapnia przez korzenie. Wraz ze wzrostem temperatury gleby, intensywnie tworzą się nowe korzenie, które stanowią główne miejsca pobierania jonów wapnia [46].

PRZEWIEWNOŚĆ

O pobieraniu jonów wapnia oraz innych składników mineralnych przez rośliny decyduje natlenienie gleby. Biorąc pod uwagę, że przenikanie jonów wapnia przez błonę komórkową do wnętrza komórek epiblemy odbywa się zazwyczaj biernie, bez udziału energii metabolicznej, wpływ obecności tlenu w glebie na pobieranie jonów wapnia przez korzenie ma charakter pośredni. Wpływ tlenu w glebie na zdolność pobierania jonów wapnia przez korzenie jest dwójakiego rodzaju. Po pierwsze przy niedostatecznej zawartości tlenu w glebie tworzenie się nowych korzeni, odpowiedzialnych za pobieranie jonów wapnia jest silnie ograniczone [6]. Po drugie warunki beztlenowe w glebie powodują tworzenie się substancji toksycznych, które w pierwszej kolejności działają szkodliwie na młode korzenie odpowiedzialne za pobieranie Ca^{2+} . Marschner [46] uważa, że niedostateczna zawartość tlenu w glebie może bezpośrednio ograniczać pobieranie jonów wapnia, gdyż proces przenikania tego składnika do korzeni uzależ-

niony jest w pewnym stopniu od energii metabolicznej rośliny.

RODZAJ KOLOIDU

Siła wiązania kationu przez ujemnie naładowane cząstki koloidalne gleby zależy głównie od jego wartościowości i stopnia uwodnienia. Im wartościowość kationu jest wyższa, a jego otoczka wodna jest mniejsza, tym silniej wiązany jest on przez ujemnie naładowane koloidy. Dlatego też jony wapnia są silniej wiązane przez kompleks sorpcyjny gleby niż potasu i magnezu. Niektóre koloidy glebowe tj.: kaolinit, smektyt, montmorylonit, huminy, kwasy huminowe oraz kwasy fulwowe wykazują preferencję w wiązaniu jonów wapnia [3]. Zawartość wapnia w roztworze glebowym nie jest więc proporcjonalna do wysycenia kompleksu sorpcyjnego tym składnikiem, utworzonego przez wyżej wymienione koloidy [27]. O dostępności wapnia w glebie dla rośliny decyduje więc nie tylko obecność wapnia w kompleksie sorpcyjnym, ale także rodzaj koloidów glebowych tworzących ten kompleks. Przy wysokiej zawartości wyżej wymienionych koloidów w glebie, a szczególnie kaolinitu, pobieranie wapnia przez korzenie roślin jest silnie utrudnione [6].

ODCZYN

Według Maasa [41] jednym z najistotniejszych czynników wpływających na pobieranie Ca^{2+} przez korzenie jest odczyn pożywki. Odczyn gleby poniżej pH 4.5 powoduje raptowny wzrost koncentracji jonów Fe^{2+} , Mn^{2+} oraz Al^{3+} w roztworze glebowym, co ogranicza pobieranie jonów wapnia przez roślinę [60]. Wpływ wysokich stężeń Fe^{2+} , Mn^{2+} i Al^{3+} w roztworze odżywczym na ograniczenie pobierania jonów wapnia przez rośliny związany jest z ich toksycznym działaniem na rozwój nowych korzeni oraz współzawodnictwem jonowym z Ca^{2+} [29]. Według Laggetta i Gilberta [36] wysoka koncentracja jonów wodoru w roztworze glebowym nie ogranicza pobierania jonów wapnia przez roślinę. Tego samego zdania jest Barber [6].

SKŁAD MINERALNY ROZTWORU GLEBOWEGO

O pobieraniu jonów wapnia przez komórki epiblemy w dużym stopniu decyduje obecność w roztworze glebowym niektórych składników mineralnych. Obecność wysokich stężeń NH_4^+ , K^+ i Mg^{2+} w roztworze glebowym ogranicza pobieranie jonów wapnia przez roślinę [25]. Zjawisko to polega na zubożeniu części ujemnych ładunków cytoplazmy epiblemy przez jony amonu, potasu i magnezu, co zmniejsza siłę przyciągania Ca^{2+} [12]. Proces ten zachodzi dzięki łatwemu przenikaniu kationów potasu i amonu przez błonę komórkową. Kationy szybko przenikające przez błonę komórkową epiblemy mają zatem dużą zdolność antagonistyczną w stosunku do innych kationów, w tym jonów Ca^{2+} . W przypadku antagonizmu między kationem magnezu a wapniem, zjawisko to można wytłumaczyć konkurencją o to samo miejsce na nośniku w błonie komórkowej epiblemy [38]. Według Geraldsona [21] największy wpływ na pobieranie wapnia przez roślinę wywierają jony amonu i potasu, a w następnej kolejności magnezu i sodu.

Pobieranie kationów (w tym jonów wapnia) przez roślinę zależy w dużej mierze od zawartości w roztworze glebowym niektórych anionów. Ze względu na łatwość przenikania anionów NO_3^- do komórek epiblemy, odgrywają one szczególnie ważną rolę w pobieraniu Ca^{2+} przez roślinę [70]. Wzrost przenikania Ca^{2+} do komórek epiblemy w obecności anionów azotanowych związany jest bezpośrednio ze zmianą pH cytoplazmy. Pod wpływem intensywnego pobierania NO_3^- odczyn cytoplazmy ulega obniżeniu, co stymuluje pobieranie Ca^{2+} . Biorąc pod uwagę, że aniony azotanowe powodują wzrost pobierania kationów przez korzenie w sposób niespecyficzny, nie zawsze obecność tych jonów w dużej ilości w roztworze glebowym prowadzi do wzrostu pobierania jonów wapnia. Obecność wysokich stężeń niektórych anionów w roztworze glebowym może nawet powodować ograniczenie pobierania jonów wapnia przez korzenie. Przykładem tego są aniony siarczanowe, które poprzez tworzenie słabo rozpuszczalnej soli CaSO_4 istotnie ograniczają pobie-

ranie wapnia przez roślinę [46]. Również przy wysokiej zawartości anionów HPO_4^{2-} i PO_4^{3-} w roztworze glebowym, pobieranie jonów wapnia przez korzenie może być ograniczone z powodu tworzenia się trudno rozpuszczalnych fosforanów wapnia Ca_2HPO_4 , $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$.

ZASOLENIE

Problem zasolenia gleby i negatywny jego wpływ na pobieranie m.in. jonów wapnia przez roślinę istnieje powszechnie w tych regionach, w których występują niskie opady z jednocześnie wysokimi temperaturami powietrza [43]. W tych warunkach w roztworze glebowym i kompleksie sorpcyjnym znajdują się duże ilości m.in. jonów sodu. Wysoka koncentracja sodu w roztworze glebowym wpływa bezpośrednio oraz pośrednio na ograniczenie pobierania jonów wapnia przez roślinę [46]. Bezpośredni wpływ wysokiej zawartości sodu w glebie na pobieranie wapnia przez korzenie polega na zobojętnieniu ujemnych ładunków cytoplazmy komórek epiblemy przez Na^+ , co zmniejsza szybkość pobierania jonów wapnia. Natomiast pośredni wpływ związany jest z ograniczeniem wzrostu korzeni. W warunkach klimatu umiarkowanego, w jakim znajduje się Polska, zasolenie gleb nie ma praktycznego znaczenia. W uprawie roślin pod osłonami, na podłożu o niskiej pojemności sorpcyjnej (np. wełna mineralna), podawanie pożywki o zbyt wysokim stężeniu często ogranicza pobieranie jonów wapnia, mimo stosowania właściwej proporcji między składnikami [16]. Zjawisko to związane jest w dużej części z powstawaniem tzw. suszy fizjologicznej, polegającej na ograniczeniu przenikania wody z roztworu pożywki do komórek epiblemy. Powoduje to, że pobieranie składników mineralnych przez korzenie jest silnie osłabione. Według Adamsa i El-Gizawy [1] ograniczenie przenikania jonów do komórek epiblemy w warunkach zasolenia podłoża nie jest jednakowe dla poszczególnych składników mineralnych. Według tych autorów przy wysokim stężeniu soli w pożywce, rośliny znacznie łatwiej pobierają jony potasu niż wapnia.

CZYNNIKI BIOLOGICZNE WPLYWAJĄCE NA POBIERANIE WAPNIA

GATUNEK I ODMIANA

Pobieranie jonów wapnia przez rośliny warunkowane jest w dużej części genetycznie [11,46]. Rośliny jednoliścienne zazwyczaj pobierają mniejsze ilości wapnia w stosunku do większości roślin dwuliściennych [28,39,40]. Również wśród roślin dwuliściennych występuje istotne zróżnicowanie pod względem zdolności pobierania jonów wapnia. Przykładem ilustrującym zróżnicowane pobieranie jonów wapnia przez różne gatunki roślin mogą być badania Loneragana i in. [40], przeprowadzone w kulturach wodnych na 30 gatunkach roślin, należących do traw, roślin zbożowych oraz motylkowych. Wyniki badań tych autorów jednoznacznie wykazały, że przy każdej koncentracji wapnia w pożywce rośliny motylkowe pobierały wyraźnie więcej tego składnika, niż rośliny zbożowe i trawy. Wraz ze wzrostem stężenia wapnia w pożywce wzrastało pobieranie tego składnika przez wszystkie gatunki roślin, choć największy wzrost zanotowano u roślin motylkowych. Według Marschnera [46] zróżnicowane pobieranie jonów wapnia występuje także między odmianami roślin należącymi do tego samego gatunku. Potwierdzają to wyniki badań Colliera i in. [14], Greenleafa i Adamsa [22], Koksala [35] oraz Millikana i Hanger [53]. Generalnie można stwierdzić, że gatunki roślin rosnące na glebach o niskim pH wykazują obniżoną zdolność pobierania jonów wapnia. Według Marschnera [46] oraz Jonesa i Lunta [30] wysoka zawartość wapnia w roślinie nie oznacza jednak wysokich wymagań pokarmowych w stosunku do tego składnika. Jak podaje Marschner [45] rośliny rosnące na glebie kwaśnej mogą pobierać podobną ilość wapnia w porównaniu do gatunków roślin rosnących na glebie o odczynie alkalicznym. Jones i Lunt [30] twierdzą, że wymagania pokarmowe roślin w stosunku do wapnia są względnie niskie. Według tych autorów wysoka ilość wapnia pobierana przez rośliny związana jest z ich „luksusowym” odżywianiem. Autorzy ci uważają, że zjawisko to występuje szczególnie powszechnie u gatunków ro-

ślin dziko rosnących. Według Loneragana i Snowballa [39] nadmierne pobieranie wapnia przez rośliny w stosunku do ich wymagań pokarmowych może wynikać z faktu, że wapń wykorzystywany jest przez roślinę do neutralizacji nadmiernych ilości kwasu szczawiowego. Innego zdania jest Marschner [46], który twierdzi, że wysokie pobieranie wapnia wynika z posiadania przez rośliny dużej ilości cellulozy, stanowiących „zlewnie” dla tego składnika.

BUDOWA KORZENIA

Według Hasslinga i in. [24] najintensywniejsze pobieranie Ca^{2+} i jego transport do walca osiowego ma miejsce w wierzchołkowej strefie korzenia, w której zachodzi jednocześnie najszybsze pobieranie wody. Potwierdzają to badania Robardsa i in. [57] w których wykazano, że najszybsze pobieranie Ca^{2+} przez korzenie jęczmienia wystąpiło w odległości do 6 cm od wierzchołka ich wzrostu. W dalszej odległości nastąpił raptowny spadek pobierania jonów wapnia. Jednocześnie nie stwierdzono aby pobieranie jonów potasu oraz fosforu przez korzenie jęczmienia ulegało zmianie wraz ze wzrostem odległości od ich wierzchołka wzrostu. Clarkson [13] uważa, że ograniczenie pobierania jonów wapnia przez korzenie wraz ze wzrostem odległości od wierzchołka wzrostu spowodowane jest suberynizacją komórek epiblemy i endodermis oraz tworzeniem się pasemek Caspariego między komórkami endodermis. Tego samego zdania są Enstone i Peterson [17].

TRANSPIRACJA ROŚLIN

Lazaroff i Pitman [38] uważają, że intensywność transpiracji nadziemnych części roślin jest ważnym czynnikiem regulującym ilość pobieranego wapnia przez korzenie. Im większa jest ilość wody przepływająca przez ksylem, tym większa jest równocześnie ilość wapnia pobrana przez korzenie. Według Barbera [6] związek między ilością pobranej wody przez roślinę a wielkością pobrania wapnia przez korzenie nie jest proporcjonalny. Autor ten przychylił się jednak do opinii, że intensywność transpiracji roślin jest jednym z najważniejszych czynników wpływających na pobieranie jonów wapnia.

Wszystkie czynniki, które stymulują intensywność transpiracji roślin, tj: gatunek roślin, faza rozwoju rośliny, wielkość powierzchni liści, wilgotność gleby, temperatura i względna wilgotność powietrza mają zatem wpływ na pobieranie jonów wapnia przez korzenie. Według Barbera [6], na podstawie wartości wyżej wymienionych czynników można przewidywać ilość pobrania wapnia przez roślinę.

RIZOSFERA

Jest to strefa gleby bezpośrednio przylegająca do powierzchni korzenia i wykazująca dużą aktywność mikrobiologiczną. Aktywność ta stymulowana jest przez substancje pochodzące z cząpeczek korzeniowej oraz rozpuszczalne związki organiczne wydzielane z korzenia. Właściwości ryzosfery są odmienne od głównej masy gleby. Według Marschnera i innych [50] zmiany chemiczne, jakie zachodzą w ryzosferze odgrywają ważną rolę we wzroście korzeni oraz dostępności składników mineralnych dla roślin. Badania Redrawna (za Youssef i Chino [71]) wykazały, że wraz ze wzrostem odległości od powierzchni korzenia jęczmienia ilość wapnia w glebie zmniejsza się. Według tego autora akumulacja wapnia w ryzosferze związana jest z faktem, że jony wapnia są wyraźnie wolniej pobierane przez korzenie roślin niż woda. Szczególnie duże ilości wapnia występują w ryzosferze roślin jednoliściennych [7]. Przy wysokiej koncentracji Ca^{2+} i SO_4^{2-} w roztworze glebowym na powierzchni korzeni tworzy się trudno rozpuszczalna sól CaSO_4 . Prowadzi to do ograniczenia pobierania wapnia, a także innych składników mineralnych [31,44]. Również tworzenie się węglanów i szczawianów wapnia na powierzchni korzeni ogranicza pobieranie jonów wapnia [8]. Obniżenie pobierania jonów wapnia przez korzenie w wyniku tworzenia się trudno rozpuszczalnych soli w ryzosferze związane jest ze zmniejszeniem powierzchni sorpcyjnej korzeni. Rośliny wapniolubne, aby nie dopuścić do tworzenia się trudno rozpuszczalnych soli CaCO_3 i CaSO_4 na powierzchni korzeni, obniżają pH ryzosfery poprzez wydzielanie do gleby dużych ilości H^+ oraz kwasów organicznych. Jednocześnie wydzielane przez korze-

nie kwasy organiczne stanowią ligandy dla jonów wapnia, zabezpieczając tym samym tworzenie się trudno rozpuszczalnych związków wapnia. Podwyższanie odczynu rizosfery oraz wydzielanie kwasów organicznych przez korzenie może także zwiększać pobieranie wapnia przez rośliny poprzez ograniczenie fitotoksyczności metali ciężkich [26]. Zjawisko to powoduje, że rośliny, które mają wysoką zdolność do inaktywacji nadmiernych ilości metali ciężkich w środowisku odżywczym, pobierają większe ilości jonów wapnia.

MIKORYZA

U większości gatunków roślin występuje specyficzny rodzaj symbiozy między korzeniami a grzybami glebowymi, zwany mikoryzą. Według Marschnera i Della [47] mikoryza ułatwia odżywianie się roślin rosnących na glebie o małej zawartości dostępnych składników mineralnych. Mimo iż nie ma bezpośrednich dowodów potwierdzających związek między mikoryzą a ilością pobieranego wapnia przez roślinę, to jednak Marschner i Dell [47] nie wykluczają takiej możliwości. Według Marschnera [46] zwiększenie pobierania wapnia z gleby przez korzenie w wyniku mikoryzy zewnętrznej może wynikać ze wzrostu dostępności tego składnika oraz zwiększenia powierzchni absorbującej wodę i składniki mineralne. Autor ten twierdzi, że mikoryza może odgrywać istotną rolę w odżywianiu się roślin wapniem, gdy rosną one na glebie kwaśnej, o niskiej koncentracji wapnia w roztworze glebowym.

FITOHORMONY

Według Marschnera [46] działanie fitohormonów na proces odżywiania się roślin ma pośredni wpływ, wynikający z ich oddziaływania na wzrost i rozwój systemu korzeniowego. Fitohormonem, któremu przypisuje się istotną rolę w regulacji mineralnego odżywiania się roślin jest IAA (kwas 3-indoliloctowy) należący do grupy auksyn [48]. Hormon ten syntetyzowany jest w najmłodszych tkankach nadziemnych części roślin, skąd przemieszczany jest bazyfetalnie w kierunku korzeni, gdzie jest akumulowany [51]. Najwyższą koncentrację IAA w ob-

rębie korzeni stwierdza się w komórkach wierzchołkowych, co powoduje tworzenie się nowych korzeni (zwłaszcza włosnikowych), a w konsekwencji zwiększenie pobierania Ca^{2+} [42].

Inną grupą fitohormonów, która również ma wpływ na formowanie się korzeni są cytokininy, syntetyzowane głównie w komórkach merystematycznych korzenia [42]. Charakterystyczną właściwością cytokinin jest ich zdolność do stymulacji podziałów komórkowych w obecności auksyny. A więc tylko w obecności auksyny w korzeniach, cytokininy odgrywają istotną rolę w procesie inicjacji lub tworzenia się nowych korzeni, a tym samym w regulacji pobierania jonów Ca^{2+} [37].

W badaniach Karmokera i Stevenincka [33] wykazano pozytywną korelację między zawartością ABA (kwas abscysynowy) w korzeniach fasoli, a ich zdolnością do pobierania jonów wapnia. Autorzy ci uważają, że wpływ ABA na pobieranie Ca^{2+} ma charakter pośredni poprzez regulowanie wzrostu i rozwoju korzeni przez ten fitohormon. Potwierdzają to wyniki badań Bidingtona i Dearmana [10], w których stwierdzono, że obecność wysokich stężeń ABA w wierzchołkowych częściach korzenia prowadzi do inicjacji korzeni bocznych i tworzenia się włosników korzeniowych.

TRANSPORT WAPNIA W ROŚLINIE

BLISKI TRANSPORT

Terminem bliskiego transportu jonów określa się przemieszczanie jonów w poprzek korzenia, od epiblemy przez korę pierwotną do walca osiowego. Istnieją dwie drogi przemieszczania się jonów do walca osiowego: symplastem i apoplastem. W przypadku jonów wapnia bliski transport odbywa się apoplastem, a więc w porównie wolnej przestrzeni korzenia, na zasadzie wymiany jonowej oraz dyfuzji [67]. Przemieszczanie się jonów wapnia apoplastem do walca osiowego kończy się z chwilą osiągnięcia przez te jony komórek endodermy, których ściany styczne inkrustowane są suberyną. Aby pokonać tę przeszkodę jony Ca^{2+} muszą przeniknąć przez

błone komórkową do wnętrza komórek endodermi, a następnie zostać wydzielone do naczyń ksylemu. Po obu stronach endodermi rejestruje się podobne stężenie Ca^{2+} . Na tej podstawie przypuszcza się, że jony wapnia aktywnie usuwane są do ksylemu. O aktywnym usuwaniu Ca^{2+} z komórek endodermi do ksylemu świadczą wyniki badań Marschnera [45]. Autor ten w jednoznaczny sposób wykazał, że pod wpływem inhibitorów oddychania oraz związków rozpręgających fosforylację, następuje zahamowanie transportu jonów wapnia do walca osiowego przy jednoczesnym braku wpływu tych związków na absorpcję Ca^{2+} przez komórki epiblemy. Według Clarksona [13] kontaktująca się z elementami walca osiowego plazmolema komórek endodermi wyposażona jest w cząsteczki pompy wapniowej (Ca^{2+} -ATPazy). Jony Ca^{2+} transportowane apoplastem w pobliżu pasemek Caspariego przenikają więc przez kanały wapniowe do cytoplazmy komórek endodermi, stąd przy udziale pomp wapniowych usuwane są do naczyni ksylemu.

DALEKI TRANSPORT

Termin ten określa przemieszczanie jonów między organami roślin, zachodzące zarówno akropetalnie jak i bazypetalnie. Daleki transport jonów odbywa się w ksylemie oraz floemie. W przypadku jonów wapnia transport ten zachodzi głównie w ksylemie [9]. Siłą napędową ruchu roztworu w naczyniach ksylemu są: ciśnienie hydrostatyczne korzenia oraz gradient potencjału wodnego wytwarzanego przez transpirujące liście. Transport jonów wapnia w ksylemie ma charakter akropetalny, a więc zachodzi w kierunku nadziemnych części roślin. Dowodzą tego wyniki badań Marschnera i Richtera [49], które wykazały, że ^{45}Ca podany na powierzchnię korzenia kukurydzy (3 cm powyżej wierzchołka wzrostu) został prawie w całości przemieszczony powyżej miejsca aplikacji. Przemieszczające się jony wapnia w roztworze ksylemu ulegają sorbcji przez ujemnie naładowane grupy funkcyjne występujące w ścianie komórkowej [46]. Badania Dematry i innych [15] wykazały, że 1 m³ ściany komórkowej ksylemu wiąże około 300–500 moli Ca^{2+} . Według Hansona [23] oko-

ło 50% jonów wapnia w ksylemie występuje w formie kompleksów organicznych utworzonych głównie z kwasem cytrynowym oraz jabłkowym. Obecność związków kompleksujących jony wapnia w roztworze ksylemu ogranicza sorbowanie Ca^{2+} przez ujemnie naładowane grupy funkcyjne ściany ksylemu. Gdy stężenie jonów Ca^{2+} w ksylemie jest wysokie (3 mmol/L), mogą one przenikać do przyległych komórek parenchymy i floemu. Jony wapnia znajdujące się w roztworze ksylemu są w równowadze z jonami tego pierwiastka zasorbowanego w ścianie ksylemu. Z tego powodu szybkość transpiracji liści nie jest prostym odzwierciedleniem zaopatrzenia ich w wapń. Przy niskim wysyceniu ujemnych ładunków ksylemu jonami wapnia, dochodzi do intensywnej sorpcji tego jonu z roztworu przepływającego w ksylemie. W konsekwencji ilość wapnia docierająca do transpirujących liści jest znacznie mniejsza, niż wynika to ze stężeniu wapnia w roztworze ksylemu korzenia. Według Fergusona i Bollarda [20] obecność w roztworze ksylemu dużych ilości kationów Mg^{2+} i Sr^{2+} zwiększa przemieszczanie jonów wapnia do części nadziemnych roślin, w wyniku wypierania Ca^{2+} przez wyżej wymienione kationy ze ściany naczyń. Jednocześnie autorzy ci nie stwierdzili wpływu jonów potasu, sodu, fosforu i glinu na transport wapnia do części nadziemnych roślin.

Brak wyróżnicowanych naczyń w najmłodszych odcinkach pędu oraz mała intensywność ich transpiracji powoduje, że przemieszczanie się jonów wapnia do tych organów jest niewielkie. Według Banuelos i in. [5] transport jonów wapnia w ksylemie do rozwijających się tkanek nadziemnych części roślin stymulowany jest obecnością wysokiej koncentracji IAA w tych miejscach oraz jego bazypetalnym transportem. Badania tych autorów wykazały, że opryskiwanie pomidorów TIBA (kwas 2,3,5 trijodobenzoesowy), inhibitorem transportu IAA, ograniczało przemieszczanie się jonów wapnia do owoców. Według Marschnera [46] rola IAA w transporcie jonów wapnia w ksylemie ma istotne znaczenie jedynie w tkankach odznaczających się wysokim metabolizmem (pąki kwiatowe, merystemy wzrostu pędów, rozwijające się

nasiona i owoce). Regulacja hormonalna transportu wapnia w ksylemie nie jest obecnie dobrze poznana.

Według Sheara i Fausta [62] oraz Stebbinsa i Deweya [63] daleki transport jonów wapnia może odbywać się także we floemie, choć autorzy ci twierdzą, że ilość przemieszczanego wapnia w łyku jest niewielka w porównaniu do wielkości transportu tego składnika w ksylemie. Stężenie wapnia w cytoplazmie komórek sitowych wynosi około 1 mmol Ca^{2+}/L [13]. Większość tego kationu występuje we floemie w formie związanej lub w postaci trudno rozpuszczalnych soli. Wytrąceniu Ca^{2+} w roztworze floemu sprzyja jego alkaliczny odczyn (pH 8–8.5), jak i wysoka koncentracja fosforanów (5–20 mmol/L). Według Hansona [23] jony Ca^{2+} mogą być wiązane przez różne organelle komórkowe i cytoplazmatyczne białka. Clarkson [13] twierdzi, że główną rolę w wiązaniu jonów Ca^{2+} w cytoplazmie komórek sitowych stanowi tzw. białko P, które nie podlega transportowi.

DYSTRYBUCJA WAPNIA W ROŚLINIE

Pobieranie wapnia przez rośliny zachodzi nieprzerwanie przez cały okres ich wzrostu i rozwoju, co związane jest z ciągłą transpiracją liści, zachodzącą niezależnie od ich aktywności fizjologicznej. W nocy, kiedy aparaty szparkowe liści są zamknięte pobieranie wapnia przez rośliny oraz jego przemieszczanie do liści jest silnie ograniczone. Z tego powodu pobieranie wapnia przez rośliny zachodzi głównie w dzień, gdy aparaty szparkowe liści są otwarte. Poszczególne organy roślin odznaczają się jednak różnicowaną zdolnością do „przyciągania” wapnia. Świadczą o tym badania Andre (za Mieczyską [52]), które dowiodły, że najniższa koncentracja wapnia wśród badanych organów słonecznika była w korzeniach. Świadczy to, że wapń pobrany przez korzenie jest w przeważającej ilości transportowany do nadziemnych części roślin. Niska koncentracja wapnia w korzeniach wskazuje także, że przemieszczanie się tego składnika w kierunku bazypetalnym we floemie jest silnie ograniczone. W doświadczeniu tym stwierdzono dodatkowo wyraźne różnice w koncentra-

cji wapnia pomiędzy nadziemnymi organami roślin. W łodydze słonecznika koncentracja wapnia była mniejsza w stosunku do liści. Według tego autora wysoka koncentracja wapnia w liściach związana jest z intensywną transpiracją tych organów. Ririe i Toth [56] badając za pomocą izotopu ^{45}Ca rozmieszczenie wapnia u kilku gatunków roślin uprawnych stwierdzili, że w starszych liściach wapń gromadził się w większych ilościach niż w młodszych. Według autorów wysokie stężenie wapnia w starszych liściach jest wynikiem ograniczonego wycofywania tego składnika z liści. Badania tych autorów wykazały jednocześnie, że w starszych liściach wapń gromadzi się głównie w ich nerwach, podczas gdy u liści najmłodszych rozmieszczenie wapnia jest równomierne w całej blaszce liściowej. Potwierdzają to także wyniki badań Fausta i Sheara [18] przeprowadzone na jabłoniach. Abutalybow (za Mieczyską [52]) wykazał, że młode liście zawierają większą ilość wapnia ekstrahowanego wodą w porównaniu do liści starszych. Według tego autora wapń estrahowany wodą stanowi frakcję uczestniczącą w procesach metabolicznych rośliny. Zmniejszanie się ilości „aktywnego” wapnia wraz z wiekiem liści świadczy, że zapotrzebowanie wapnia przez te organy zmniejsza się wraz z ich rozwojem, mimo ciągłej akumulacji tego składnika. W miarę wzrostu i rozwoju rośliny następuje więc z jednej strony ciągłe pobieranie wapnia przez korzenie i przemieszczanie jego do części nadziemnych roślin, z drugiej zaś przechodzenie jego do form nieaktywnych. Ogonki liściowe, zwłaszcza znajdujące się u podstawy pędów zawierają kilkakrotnie wyższą koncentrację wapnia niż blaszka liściowa. Według Terblanche i in. [66] silna akumulacja wapnia w ogonkach liściowych związana jest z tworzeniem się dużej ilości szczawianów wapnia, z których to wapń nie jest wykorzystywany w procesach metabolicznych rośliny.

W organach generatywnych roślin (nasiona, owoce) występuje niska koncentracja wapnia. Według Fergusona [19] spowodowane jest to tym, że składniki mineralne do tych organów docierają floemem, w którym przemieszczanie wapnia jest silnie ograniczone. Wieneke [69]

uważa jednak, że przemieszczanie się składników mineralnych do organów generatywnych może zachodzić także ksylemem. Autor ten twierdzi, że znaczenie przemieszczania się wapnia do organów generatywnych roślin w ksylemie zależy od wielu czynników, m.in. gatunku rośliny i warunków pogodowych. Wieneke [69] uważa, że główną przyczyną niskiej zawartości wapnia w owocach jest słaba transpiracja tych organów w porównaniu z liśćmi. Intensywna transpiracja liści powoduje, że przemieszczanie jonów wapnia w ksylemie kierowane jest preferencyjnie do tych organów. Może dochodzić nawet do wycofywania wapnia z owoców w przypadku intensywnej transpiracji liści.

Również w obrębie owocu występuje istotne zróżnicowanie stężenia wapnia. Najwyższa koncentracja wapnia w jabłkach znajduje się w skórce oraz w miąższu bezpośrednio przyległym do gniazda nasennego. Najniższa zawartość wapnia występuje natomiast w miąższu w odległości około 1 mm od powierzchni skórki. U pomidora, papryki, jabłek oraz gruszek wyższa koncentracja wapnia ma miejsce w części szypułkowej w porównaniu do ich dolnej strony. Z tego powodu objawy niedoboru wapnia w owocach u wyżej wymienionych gatunków roślin występują w dolnej części owocu, w pobliżu skórki.

PODSUMOWANIE

Mimo że zawartość wapnia w glebie jest znacznie wyższa od potrzeb pokarmowych roślin w stosunku do tego składnika, problem niedoboru wapnia jest istotnym czynnikiem ograniczającym uzyskiwanie wysokich plonów dobrej jakości. Niedobór wapnia w roślinie związany jest z ograniczeniem jego pobierania, transportu oraz niewłaściwą dystrybucją tego składnika w roślinie. Na proces pobierania, transportu i dystrybucji wapnia w roślinie wpływa wiele czynników glebowych, biologicznych oraz klimatycznych. Mimo licznych badań nad odżywianiem się roślin wapniem, wiele aspektów tego procesu jest niedostatecznie poznanych, co utrudnia ograniczenie występowania niedoboru wapnia poprzez stosowanie odpowiednich zabiegów

agrotechnicznych. Wapnowanie gleby, racjonalne nawożenie azotem, potasem oraz magnezem, utrzymywanie gleby w optymalnym uwilgoczeniu oraz w dobrej strukturze stwarza możliwość dostatecznego pobierania wapnia przez roślinę. Nie zawsze jednak dobre warunki glebowe do pobierania wapnia przez roślinę gwarantują wystarczającą koncentrację tego składnika we wszystkich częściach roślin, szczególnie generatywnych. Zawartość wapnia w częściach generatywnych roślin nie jest bowiem ściśle związana z ilością pobranego wapnia przez korzenie. O koncentracji wapnia w częściach generatywnych roślin decyduje w dużym stopniu transport i dystrybucja tego składnika w roślinie.

LITERATURA

- [1] ADAMS P., EL-GIZAWY A. M. 1986. Effect of salinity and watering level on the calcium content of tomato fruit. *Acta Horticulturae*. **176**: 128–136.
- [2] ALL ABBAAS H., BARBER S. A. 1964. The effect of root growth and mass flow on the availability of soil calcium and magnesium to soybeans in a greenhouse experiment. *Soil Sci.* **97**: 103–107.
- [3] ALLAWAY W. H. 1945. Availability of replaceable calcium from different types of colloids as affected by degree of calcium saturation. *Soil Sci.* **59**: 207–217.
- [4] BANGERTH F. 1979. Calcium-related physiological disorders of plants. *Ann. Rev. Phytopathol.* **17**: 97–122.
- [5] BANUELOS G. S., BANGERTH F., MARSCHNER H. 1988. Basipetal auxin transport in lettuce and its possible involvement in acropetal calcium transport and incidence of tipburn. *J. Plant Nutr.* **11**: 525–533.
- [6] BARBER S. A. 1995. Soil Nutrient Bioavailability. A Mechanistic Approach. John Wiley and Sons, INC, ss. 415.
- [7] BARBER S. A., OZANE P. G. 1970. Autoradiographic evidence for the differential effect of four plant species in altering the Ca content of the rhizosphere soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **34**: 635–637.
- [8] BARBER S. A., WALKER J. M., VASEY E. H. 1963. Mechanisms for the movement of plant nutrients from the soil and fertilizer to the plant root. *J. Arg. Food Chem.* **11**: 204–207.
- [9] BELL C. W., BIDDULPH O. 1963. Translocation of calcium. Exchange versus mass flow. *Plant Physiol.* **38**: 610–614.
- [10] BIDDINGTON N. L., DEARMAN A. S. 1982. The effect of abscisic acid on root and shoot growth of cauliflower plants. *Plant Growth Regul.* **1**: 15–24.
- [11] BOUSQUET U., SCHEIDECKER D., HELLER R. 1981. Effect des conditions de culture sur la nutrition calcique de plantules calcifuge on calcicoles. *Physiol. Veg.* **19**: 253–262.
- [12] CLAASSEN M. E., WILCOX G. E. 1974. Comparative re-

- duction of calcium and magnesium composition of corn tissue by $\text{NH}_4\text{-N}$ and K fertilization. *Agron. J.* **66**: 521–522.
- [13] CLARKSON D. T. 1984. Calcium transport between tissues and its distribution in the plant. *Plant Cell Environ.* **7**: 449–456.
- [14] COLLIER G. F., SCAIFE M. A., HUNTINGTON V. C. 1976. Nutritional aspects of physiological disorders. Wellesbourne, *Natl. Veg. Res. Rept.* **5**: 43–44.
- [15] DEMATRY M., MORVAN C., THELLIER M. 1984. Calcium and wall. *Plant Cell Environ.* **7**: 441–448.
- [16] EHRET D. L., HO L. C. 1986. Translocation of calcium in relation to tomato fruit growth. *Annals of Botany.* **58**: 679–688.
- [17] ENSTONE D. E., PETERSON C. A. 1992. The apoplastic permeability of root apices. *Can. J. Bot.* **70**: 1502–1512.
- [18] FAUST M., SHEAR C. B. 1973. Calcium translocation patterns in apples. *Proc. of Research Institute of Pomology, Skierniewice. SERIA E.* **3**: 423–431.
- [19] FERGUSON I. B. 1979. The movement of calcium in non-vascular tissue of plants. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* **10**(1/2): 217–224.
- [20] FERGUSON I. B., BOLLARD E. G. 1976. The movement of calcium in woody stems. *Ann. Bot.* **40**: 1057–1065.
- [21] GERALDSON C. M. 1967. Evaluation of the nutrient intensity and balance system of soil testing. *Proc. Soil Crop Sci. Soc. Floryda.* **27**: 59–67.
- [22] GREENLEAF W. H., ADAMS F. 1969. Genetic control of blossom-end rot disease in tomatoes through calcium metabolism. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* **94**: 248–250.
- [23] HANSON J. B. 1984. The function of Ca in plant nutrition. W: P. B. TINKER, A. LAUCHI (red.), *Advances in Plant Nutrition. Vol. 1*. Praeger Publishers, New York, s. 149–208.
- [24] HAUSSLING M., JORNS C. A., LEHMBECKER G., HECHT-BUCHHOLZ CH., MARSCHNER H. 1988. Ion and water uptake in relation to root development in Norway spruce. *J. Plant Physiol.* **133**: 486–491.
- [25] HAYNES R. J. 1990. Active ion uptake and maintenance of cation-anion balance: a critical examination of their role in regulating rhizosphere pH. *Plant Soil.* **126**: 247–264.
- [26] HORST W. J., MARSCHNER H. 1978. Effect of excessive manganese supply on uptake and translocation of calcium in bean plants. *Z. Pflanzenphysiol.* **87**: 137–148.
- [27] HUNSAKER V. E., PRATT P. F. 1971. Calcium magnesium exchange equilibria in soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **35**: 151–152.
- [28] ISLAM A. K. M. S., ASHER C. J., EDWARDS D. G. 1987. Response of plants to calcium concentration in flowing solution culture with chloride or sulphate as the counter-ion. *Plant Soil.* **98**: 377–395.
- [29] ISLAM A. K. M. S., EDWARDS D. G., ASHER C. J. 1980. pH optima for crop growth. Results of a flowing solution culture experiment with six species. *Plant Soil.* **54**: 339–357.
- [30] JONES R. G., LUNT O. R. 1967. The function of calcium in plants. *Bot. Rev.* **33**: 407–426.
- [31] JUNGK A. 1991. Dynamics of nutrient movement at the soil-root interface. W: J. WASEL, A. ESHEL, U. KAFKAFI (red.). *Plant Roots. The Hidden Half*. Marcel Dekker, New York, s. 455–481.
- [32] JUO A. S. R., BARBER S. A. 1969. An explanation for the variability in Sr-Ca exchange selectivity of soil, clays and humic acid. *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.* **33**: 360–363.
- [33] KARMOKER J. L., STEVENINCK R. F. M. 1978. Stimulation of volume flow and ion flux by abscisic acid excised root systems of *Phaseolus vulgaris* L. cv. Redland Pioneer. *Planta.* **141**: 37–43.
- [34] KELLER P., DEUEL H. 1957. Kationenaustauschkapazität und Pektingehalt von Pflanzenwurzeln. *Z. Pflanzenernähr. Dung. Bodenk.* **79**: 119–131.
- [35] KOKSAL A. J. 1973. Wechselwirkungen zwischen Sorten, Unterlagen und Zwischenveredlungen bei Apfel. *Gartenbauwissenschaft.* **38**: 287–310.
- [36] LAGGETT J. E., GILBERT W. A. 1969. Calcium uptake by soybeans. *Plant Physiol.* **44**: 1182–1186.
- [37] LAU O. L., YANG S. F. 1975. Interaction of kinetin and calcium in relation to their effect on stimulation of ethylene production. *Plant Physiol.* **55**: 738–740.
- [38] LAZAROFF N., PITMAN M. G. 1966. Calcium and magnesium uptake by barley seedlings. *Aust. J. Biol. Sci.* **19**: 991–1005.
- [39] LONERAGAN F. J., SNOWBALL K. 1969. Calcium requirements of plants. *Aust. J. Agric. Res.* **20**: 465–478.
- [40] LONERAGAN J. F., SNOWBALL K., SIMMONS W. J. 1968. Response of plants to calcium concentration in solution culture. *Aust. J. Agric. Res.* **19**: 845–857.
- [41] MAAS E. V. 1969. Calcium uptake excised maize roots and interactions with alkali cations. *Plant Physiol.* **44**: 985–989.
- [42] MAC ISAAC S. M., SAWHNEY V. K., POHORECKY Y. 1989. Regulation of lateral root formation in lettuce seedling roots. I. Interacting effect of naphtaleneacetic acid and kinetic. *Physiol. Plant.* **77**: 287–293.
- [43] MALAVOLTA E., DANTAS J. P., MORIAS R. S., NOQUEIRA F. D. 1979. Calcium problem in Latin America. *Commun. in Soil Science and Plant Analysis.* **10**(1/2): 29–40.
- [44] MALZER G. L., BARBER S. A. 1975. Precipitation of calcium and strontium sulfates around plant roots and its evaluation. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **39**: 492–495.
- [45] MARSCHNER H. 1983. General introduction to the mineral nutrition of plants. W: A. LAÜCHLI, R. L. BIELESKI (red), *Inorganic Plant Nutrition*. Encycl. Plant Physiol., Vol. **15B**. Springer-Verlag, Berlin, s. 5–60.
- [46] MARSCHNER H. 1996. Mineral Nutrition of Higher Plants. Second Edition. Academic Press, Harcourt Brace and Company, Publishers, ss. 889.
- [47] MARSCHNER H., DELL B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil.* **159**: 89–102.
- [48] MARSCHNER H., NEUHAUS H. 1977. Wirkung von 2,3,5-Trijoodbenzoesäure (TIBA) auf den Calcium Transport und die Kationenaustauschkapazität in Sonnenblumen. *Z. Pflanzenphysiol.* **85**: 29–44.
- [49] MARSCHNER H., RICHTER CH. 1974. Calcium Transport in Wurzeln von Mais und Bohnenkeimpflanzen. *Plant Soil.* **40**: 193–210.

- [50] MARSCHNER H., ROMHELD V., HORST W. J., MARTIN P. 1986. Root-induced change in the rhizosphere: importance for the mineral nutrition of plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **149**: 441–456.
- [51] MARTIN H. V., ELLIOTT M. C. 1984. Ontogenetic changes in the transport of indol-3yl-acetic acid into maize roots from the shoot and caryopsis. *Plant Physiol.* **74**: 971–974.
- [52] MIECZYŃSKA A. 1965. *Fizjologia mineralnego żywienia roślin*. PWRiL, Warszawa, ss. 600.
- [53] MILLIKAN C. R., HANGER B. C. 1966. Calcium nutrition in relation to the occurrence of internal browning in brussels sprouts. *Aust. J. Agric. Res.* **17**: 863–874.
- [54] MOORE D. P., JOCOBSON L., OVERSTREET R. 1961. Uptake of calcium by excised barley roots. *Plant Physiol.* **36**: 53–57.
- [55] REISENAUER H. M. 1964. Mineral nutrition in soil solution. W: P. L. ALTMAN, D. S. DITTMER (red.), *Environmental Biology*. Fed. Am. Soc. Exp. Biol., Bethesda, MD, s. 507–508.
- [56] RIRIE D., TOTH S. J. 1952. Plant studies with radioactive calcium. *Soil Science*. **73**: 1–10.
- [57] ROBARDS A. W., JACKSON S. M., CLARKSON D. T., SANDERSON J. 1973. The structure of barley roots in relation to the transport of ions into the stile. *Protoplasma*. **77**: 291–312.
- [58] ROBBINS W. R. 1937. Relation of nutrient salt concentration to growth of the tomato and to the incidence of blossom-end rot of the fruit. *Plant Physiol.* **12**: 21–50.
- [59] SANDERS D., SLAYMAN C. L. 1989. Transport at the plasma membrane of plant cells: a review. W: J. DAINITY (red), *Plant Membrane Transport*. Elsevier, Amsterdam, s. 3–11.
- [60] SAS L., MERCIK S., BORKOWSKA B., MICHALCZUK L. 1995. Zakwaszenie gleb w sadach – rozważania przyczyn, skutków oraz możliwości przeciwdziałania. *Zeszyty Naukowe ISK*. **2**: 33–40.
- [61] SHEAR C. B. 1975. Calcium related to disorders of fruit and vegetable. *Hort Science*. **10**(4): 361–365.
- [62] SHEAR C. B., FAUST M. 1974. Calcium transport in apple trees. *Plant Physiol.* **45**: 670–674.
- [63] STEBBINS R. L., DEWEY D. H. 1972. Role of transpiration and phloem transport in accumulation of ⁴⁵Ca in leaves of young apple trees. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* **97**: 471–474.
- [64] STREBEL O., DUYNISVELD W. H. M. 1989. Nitrogen supply to cereals and sugar beet by mass flow and diffusion on a silty soil. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **152**: 135–141.
- [65] STONT G. J. 1934. Influence of watering treatment on the occurrence of blossom-end rot in greenhouse tomatoes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **32**: 515–518.
- [66] TERBLANCHE J. H., WOOLDRIDGE L. G., HESEBECK I., JOUBERT M. 1979. The redistribution and immobilisation of calcium in apple trees with special reference to bitter pit. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* **10**(1/2): 217–224.
- [67] TRETYN A. 1994. *Wapni w komórkach eukariotycznych*. PWN, Warszawa ss. 236.
- [68] TSIEN R. W., TSIEN R. Y. 1990. Calcium channels, stores and oscillations. *Ann. Rev. Cell Biol.* **6**: 715–760.
- [69] WIENEKE J. 1974. Untersuchungen zur Translokation von ⁴⁵Ca in Apfelbaumen. II. Transport zur Frucht und Verteilung. *Gartenbauwissenschaft*. **39**: 57–67.
- [70] VAN BEUSICHEM M. L., KIRBY E. A., BAAS R. 1988. Influence of nitrate and ammonium nutrition and the uptake, assimilation and distribution of nutrients in *Ricinus communis*. *Plant Physiol.* **86**: 914–921.
- [71] YOUSSEF R. A., CHINO M. 1987. Studies on the behavior of nutrients in the rhizosphere. I. Establishment of a new rhizobox system to study nutrient status in the rhizosphere. *J. Plant Nutr.* **10**: 1185–1195.