



Calcium in aardappel

H. Velvis



Nota 89



Calcium in aardappel

H. Velvis

Plant Research International B.V., Wageningen
april 2001

Nota 89

© 2001 Wageningen, Plant Research International B.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Plant Research International B.V.

Plant Research International B.V.

Adres : Droevendaalsesteeg 1, Wageningen
: Postbus 16, 6700 AA Wageningen
Tel. : 0317 - 47 70 00
Fax : 0317 - 41 80 94
E-mail : post@plant.wag-ur.nl
Internet : <http://www.plant.wageningen-ur.nl>

Inhoudsopgave

	pagina
Samenvatting	1
Summary	3
Inleiding	5
2. De betekenis van calcium voor de groei en ontwikkeling van de plant	7
3. Opname en transport van calcium in de plant	9
4. Literatuur over effecten van calciumtekort op de gewasontwikkeling, de opbrengst, en het optreden van ziekten en plagen	11
Effecten op gewasontwikkeling en opbrengst	11
Effecten op het optreden van ziekten en plagen	13
5. Evaluatie en conclusies	17
6. Literatuur	19

Samenvatting

Een overzicht wordt gegeven van de literatuur m.b.t. het element calcium in aardappel. Daarbij wordt gekeken naar de functie in de plant, de opname en het interne transport, en de gevolgen van tekorten voor de opbrengst en de vatbaarheid voor pathogene. Calcium is een belangrijk element voor de structuur van celwanden en celmembranen en als 'second messenger' in een groot aantal stimulus-respons reacties in de plant. De opname en het transport vindt hoofdzakelijk plaats met de waterstroom mee naar de meest transpirerende delen. Calcium wordt slecht getransporteerd via het phloem naar de knol. Als gevolg daarvan zijn de gehalten in de knol zo'n tien tot vijftig keer lager dan in het loof. Problemen ontstaan m.n. door een te laag gehalte in de knol. Dat kan resulteren in (a) een slechtere knolontwikkeling en dus lagere opbrengst, (b) een grotere vatbaarheid voor knolziekten, zowel fysiologisch als door pathogenen, en (c) een slechtere kieming en opkomst. Verbetering van het calciumgehalte in de knol kan worden bereikt door gerichte calciumbemesting in de directe knolgroei-omgeving of door het remmen van de bladtranspiratie. Knollen blijken zelf vrij makkelijk calcium te kunnen opnemen, hetzij via de schil hetzij via zogenaamde knol- en stolonworteltjes. Verbetering van het vermogen tot calciumaccumulatie d.m.v. veredeling behoort tot de toekomstperspectieven. Praktijkproeven met calciumbemesting leiden soms tot hogere knolopbrengsten, m.n. op gronden met een van nature zeer laag calciumgehalte. Over het algemeen worden fysiologische gebrekverschijnselen in de knol door goed geplaatste calciumbemesting onderdrukt. Een verhogend effect op de weerstand tegen knolpathogene (*Erwinia*, *Fusarium*) wordt ook regelmatig aangetoond, maar is niet altijd aanwezig, hoewel onder laboratoriumcondities aanzienlijke aantastingreducties zijn bereikt (*Erwinia*). De interactie plant/pathogeen is echter complex en wordt door veel meer factoren dan calcium bepaald. Aangetoond is dat calcium door het vormen van calcium-pectaat complexen de celwanden meer weerstand geeft tegen celwand-lyserende enzymen. Ook is calcium essentieel bij de productie van phytoalexinen.

Slechtere kieming en sub-apicale necrose van kiemtoppen door calciumgebrek is meestal bestudeerd aan knollen zonder grond. De indruk is dat de calciumgehalten in de grond over het algemeen voldoende hoog zijn om dit tekort snel te compenseren. Over effecten van dit verschijnsel op de opbrengst is geen literatuur gevonden. Geconcludeerd wordt dat voor het zetmeelgebied vooral de verbetering van de knolkwaliteit door calcium (weerstand tegen knolziekten en kiemkracht) relevant is.

Summary

The role of calcium in the potato plant is reviewed with regard to its function, uptake and transport, and the consequences of deficiency for yield and disease susceptibility. Calcium is an important element for the structure of cell walls and cell membranes, and also as a 'second messenger' in many stimulus-response reactions in the plant. Uptake and transport of calcium mainly takes place passively with the water movement towards highly transpiring plant parts. Re-allocation via the phloem system is very limited. As a consequence tuber calcium concentrations are ten to fifty times lower than in the foliage. Most deficiency problems are related to low tuber contents of calcium. That may result in: (a) an impairment of tuber development and thus a lower yield, (b) a greater susceptibility for tuber diseases, both physiological and caused by pathogens, and (c) a bad sprout development and emergence. Improvement of the tuber calcium content may be obtained by a well directed placement of calcium fertiliser in the soil surrounding the developing tubers or by inhibition of leaf transpiration. Tubers are able to take up calcium rather easily from the soil suspension, through the peel or via small tuber- and stolonroots. Breeding of potato varieties with the ability of a more efficient calcium accumulation is a promising tool for the future. Field experiments with calcium fertilisation sometimes, but not always, lead to higher tuber yields, especially in soils with a low calcium content. Generally, physiological disorders of the tubers are lowered by an efficiently placed calcium fertilisation. Improvement of the resistance against tuber pathogens (*Erwinia*, *Fusarium*) is also often achieved, but is not always consistent, although considerable disease reductions have been obtained under laboratory conditions (*Erwinia*). The interaction of plant and pathogen, however, is rather complex and is governed by several other factors besides calcium. Research has shown that calcium can improve the resistance of cell walls against cell wall degrading enzymes by the formation of calcium-pectate complexes. In addition, calcium is an essential second messenger in the production of phytoalexins. Inhibition of germination and sub-apical necrosis of sprouts by calcium deficiency is mostly observed in experiments with tubers in soilless cultures. Apparently, soil concentrations of calcium generally are sufficient to compensate for low calcium contents of the seed tuber. No literature was found with regard to effects of a delayed sprout emergence, caused by calcium deficiency, on potato crop development and yield. It is concluded that particularly the improvement of tuber quality (resistance against tuber pathogens and a better germination) is relevant for the starch potato growing area.

Inleiding

Naast de hoofdmeststoffen stikstof, fosfor en kalium zijn ook andere micro- en macroelementen belangrijk voor de groei van het aardappelgewas en voor de opbrengst aan aardappelen. In een nota getiteld 'Beschikbaarheid voor het aardappelgewas van macro- en micro-elementen in relatie tot opbrengst en gevoeligheid voor ziekten' geven Turkensteen & Mulder (1997) van het H.L. Hilbrands Laboratorium voor Bodemziekten (HLB) aan dat aanvullende bemesting met een aantal van deze elementen zou kunnen leiden tot hogere opbrengsten en een verminderde gevoeligheid voor ziekten. Met name calcium- en boriumgebrek zou in het fabrieksaardappelgebied vaak voorkomen (Mulder & Turkensteen, interne notitie HLB, 1997).

In het kader van het Agrobiokon deelproject 'Innovatie aardappelzetmeelteelt' wordt getracht meer helderheid te krijgen over het voorkomen van tekorten in het genoemde gebied. T.a.v. borium zijn in een eerste regiobrede inventarisatie geen te lage gehalten in knollen of loof (bladsteeltjes) aangetoond (van Haren *et al.*, 1999). T.a.v. calcium waren de gehalten in het loof voldoende maar in het pootgoed veelal te laag. In het vervolgonderzoek is de aandacht toegespitst op calcium. De resultaten van dat onderzoek worden elders gepubliceerd.

In dit rapport wordt een literatuuroverzicht gegeven van de betekenis van calcium voor de aardappelplant en de consequenties van tekorten op de opbrengst en op de vatbaarheid voor ziekten en plagen.

De structuur van het rapport is zo dat achtereenvolgens in het kort wordt beschreven: (a) wat de betekenis is van calcium voor de groei en ontwikkeling van de plant, (b) hoe de opname en het transport binnen de plant plaatsvindt, en (c) wat er bekend is uit de literatuur over het effect van tekorten (dan wel opheffen daarvan) op de gewas-ontwikkeling, de opbrengst en het optreden van ziekten en plagen. Tot slot worden de gegevens geëvalueerd met het oog op de zetmeelteelt.

2. De betekenis van calcium voor de groei en ontwikkeling van de plant

Calcium is evenals andere nutriënten een essentieel element voor de groei van het gewas. De rol die calcium speelt in de plant heeft vooral te maken met het feit dat het als tweewaardig kation gemakkelijk hechte, maar wel reversibele, inter- en intramoleculaire bindingen kan vormen.

Calcium is dus vooral een structurelement, dat hoofdzakelijk in typische structuur-componenten van de plantencel is terug te vinden, zoals in de celwand en in de verschillende plasmamembranen.

Pectine is het belangrijkste component van de middenlamel, die de scheiding vormt tussen twee cellen, en van de primaire celwand. Pectine is een polymeer van galacturonzuur waarbij het merendeel van de vrije carboxylgroepen geësterificeerd is met methylgroepen. Meestal komt het in zowel geësterificeerde als niet-geësterificeerde vorm (pectaat) voor. Bij de laatste kan Ca als 2-waardig ion twee polygalacturonaten via hun vrije carboxylgroepen aan elkaar verbinden (Ca-brug). Op die manier ontstaat een stevige structuur die minder toegankelijk is voor pectolytische enzymen. Deze structuurfunctie van calcium in de celwand bepaalt mede de weerstand tegen knolziekten (zie ook verderop).

Plasmamembranen zorgen voor de compartimentatie binnen het cytoplasma van de cel. De buitenste begrenzing wordt gevormd door de plasmalemma. Plasmamembranen bestaan voornamelijk uit proteïnen en lipoiden. Calcium stabiliseert de membranen doordat het bruggen vormt tussen de carboxyl- en fosfaat groepen van de proteïnen en fosfolipiden. Bij een tekort aan calcium wordt het 'lekker' van opgeloste stoffen uit de cel bevorderd, en bij een ernstig tekort kan totale desintegratie van de membraanstructuur gaan optreden.

Het is dan ook belangrijk dat in typische celvermeerderingsweefsels zoals de groeipunten van de spruit en de wortel voldoende toevoer van calcium plaatsvindt. Bij aardappel kan een tekort aan calcium leiden tot een slechte ontwikkeling van de kiem of de stolon, of zelfs tot afsterving van het weefsel vlak onder de top ('sub-apicale necrose'). Dit verschijnsel gaat gepaard met desintegratie van de membraanstructuren in de cellen (Hecht-Buchholz, 1979). Necrose van de toppen van stolonen en van in het donker kiemende spruiten bleek te kunnen worden voorkomen door ze direct te behandelen met een calcium-oplossing (Krauss & Marschner, 1971b, Dyson & Digby, 1975 a en b).

De rol van calcium beperkt zich echter niet tot de structuurcomponent. Calcium is daarnaast verreweg het belangrijkste kation dat als zogenaamde 'second messenger' betrokken is bij een groot aantal stimulus-respons reacties in de plant (Poovaiah & Reddy, 1987), waarbij extracellulaire signalen zoals b.v. licht, phytohormonen, zwaartekracht, mechanische beschadiging of infectie door pathogenen worden omgezet in intracellulaire metabolische reacties. De eerste reactie op een impuls is veelal de verhoogde influx van calcium in de cel. Normaliter is het calciumgehalte in het cytoplasma uitzonderlijk laag (0.1-0.2 μM) in vergelijking tot dat van andere kationen en ook in vergelijking tot de extracellulaire concentratie aan calcium. Deze verhoging van het calciumgehalte brengt een keten van reacties op gang waarbij meestal bepaalde Ca^{2+} -bindende eiwitten een intermediaire rol vervullen. Calmoduline (CaM) is hiervan de belangrijkste. Dit is een eiwit met een laag molecuulgewicht dat vrij selectief calcium bindt, en dat in afwezigheid van calcium inactief is. Door binding met calcium ondergaat het een functionele verandering waardoor het in staat wordt gesteld enzymen te activeren. Er is een groot aantal Ca^{2+} -CaM-afhankelijke enzymen bekend.

Op deze manier is calcium als activator essentieel voor veel fysiologische processen die tijdens de groei van de plant optreden. Specifiek voor aardappel zijn te noemen de initiatie van de knolvorming, een hormonaal gestuurd proces (Balami *et al.*, 1986), en de productie van phytoalexinen, die gevormd worden als reactie op infectie door pathogene organismen (Smith, 1996; Zook *et al.*, 1987).

3. Opname en transport van calcium in de plant

De opname van calcium door de wortel en de binnenwaartse verplaatsing door de cortex is vooral een passief proces met de waterstroom mee en vindt hoofdzakelijk plaats via de intercellulaire ruimte, de apoplast (Clarkson, 1984). Bij de passage van de endodermis, waar de bandjes van Caspari de vrije doorgang via de apoplast verhinderen, wordt Ca^{2+} waarschijnlijk wel actief door de endodermiscellen opgenomen en eveneens weer actief uitgescheiden aan de kant van de centrale cylinder.

Ook het interne xyleemtransport van calcium is een passief transport met de waterstroom mee naar de meest transpirerende delen van de plant, de bladeren. De mate waarin calcium zich in deze richting verplaatst is overigens niet alleen afhankelijk van de snelheid van de waterstroom, maar ook van het aantal vrije 'binding-sites' (celwand R-COO⁻) dat het onderweg tegenkomt.

In de cel komt calcium met name in gebonden vorm voor. De concentratie aan vrij Ca^{2+} in het cytoplasma is, zoals gezegd, over het algemeen bijzonder laag. Opname in de cel vindt grotendeels actief plaats via speciale Ca^{2+} -channels in de plasmalemma, waarbij auxine een activerende rol vervult (Shishova *et al.*, 1999).

De remobilisatie van calcium vanuit het blad, via het phloem, naar andere delen van de plant is uitermate slecht, in tegenstelling tot dat van veel andere elementen (Nelson *et al.*, 1990; Wiersum, 1966). Bij aardappel ligt het Ca-gehalte van de knol over het algemeen dan ook een factor tien tot vijftig lager dan in het blad (Walworth & Muniz, 1993).

De Ca-voorziening van de aardappelknollen vindt plaats (a) deels via het phloem, (b) deels met de waterstroom mee door het stolon-xyleem, en (c) deels door directe opname vanuit de externe knolomgeving.

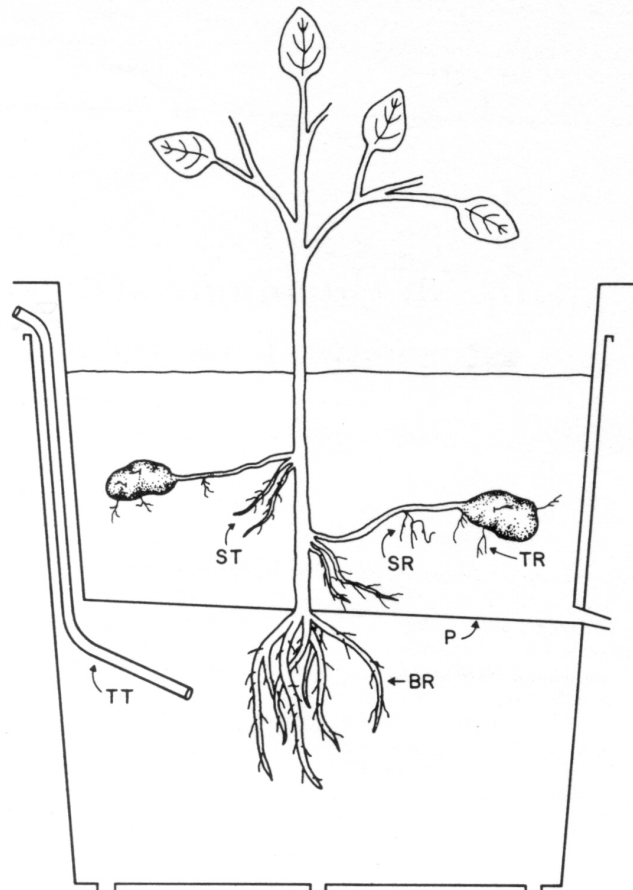
De toevoer via het phloem is dus uitermate beperkt. De toevoer via het xyleem hangt samen met de transpiratiestroom binnen de plant. Aangetoond is dat verlaging van de bladtranspiratie leidt tot hogere Ca-gehalten in de knol (Win *et al.*, 1991). Bij verlaging van de bladtranspiratie wordt relatief meer van de door de wortel opgenomen calcium via het stolon-xyleem getransporteerd naar de knol. In het onderzoek van Win *et al.* werden aardappelplanten (cv Atlantic) in het veld tijdens een droge periode besproeid met een transpiratieremmend middel. Het calciumgehalte in eind oogstknollen van de behandelde veldjes lag 64-109% hoger dan in die van de controle.

Behalve door verlaging van de bladtranspiratie wordt ook door verhoging van de knoltranspiratie het calciumtransport naar de knol verbeterd (Krauss & Marschner, 1973; Wiersum, 1966).

Uit meerdere onderzoeken is gebleken dat, om tot een substantiële verhoging van het calciumgehalte in de zich ontwikkelende knollen te komen, vooral de opname uit de directe knolomgeving belangrijk is. Daarbij kan het gaan om rechtstreekse opname door de knol zelf via het periderm (Krauss & Marschner, 1971a en 1975) of om opname via zogenaamde stolon- of knolworteltjes (Kratzke & Palta, 1985; Struckmeyer & Palta, 1986). Het betreft onderzoek dat veelal onder in-vitro omstandigheden is uitgevoerd. Een aantal resultaten wordt hier wat uitvoeriger weergegeven.

In experimenten van Krauss & Marschner (1975) met watercultures waarbij de stolonen en knollen ruimtelijk gescheiden werden van de wortels, bleek de knolvoorziening met calcium vrijwel uitsluitend aangewezen op exogeen aanbod. De knollen, gekweekt in zogenaamde 'knolkamers' met een luchtvochtigheid van 80-90%, bleken zich alleen goed te ontwikkelen als ze behandeld werden met een CaSO_4 -oplossing.

Hiermee vergelijkbare experimenten werden uitgevoerd door Kratzke & Palta (1986). Deze onderzoekers kweekten aardappelplanten in een 'divided-pot system', waarbij de hoofd-wortels zich ontwikkelden in het onderste en de stolonen en knollen in het bovenste compartiment (zie Fig. 1, ontleend aan Kratzke & Palta, 1986).



Cross-section of the divided-pot system. The pot was divided in 2 halves with a plastic bag (P). The lower half was watered via a flexible polyvinyl chloride tube (TT). TR = tuber roots, SR = stolon roots, BR = basal roots, ST = stem-stolon junction roots.

Figuur 1. Divided-pot systeem van Kratzke & Palta (figuur overgenomen uit Kratzke & Palta, 1986).

De potten ontvingen als bemesting een Hoagland oplossing met daarin als basisgift voor de hele plant 100 mg/l Ca in de vorm van CaCl_2 . Een extra hoge bemesting met calcium (3000 mg/ml) in het onderste compartiment leidde niet tot een hoger knolgehalte aan calcium. Dezelfde bemesting in het bovenste compartiment gaf evenwel een verdrievoudiging van het knolgehalte: van 0.09 naar 0.27% in de schil en van 0.05 naar 0.18% in het knolvlees. De conclusie was dat de calciumvoorziening van de knollen m.n. plaatsvindt door opname vanuit de directe omgeving en niet via het hoofdwortelstelsel. De opname kan daarbij plaatsvinden via de stolon- en knol-worteltjes of door directe opname door de knollen zelf. Er zijn aanwijzingen dat het merendeel van de calcium via de stolonworteltjes en de stolonen de knol binnenkomt en dat dit wordt aangevoerd niet alleen via xyleem maar in dit geval ook via het phloem (Davies & Millard, 1985).

Tot slot van dit hoofdstuk kan nog worden vermeld dat er behoorlijke rasverschillen kunnen bestaan in vermogen om calcium in de knol op te nemen. Diverse genotypes van het geslacht *Solanum* blijken een hoog gehalte aan calcium in de knol te kunnen accumuleren. Proeven met selectie en inkruising lijken veelbelovend voor het ontwikkelen van *Solanum tuberosum* rassen met een hoog calciumopnemend vermogen (Bamberg *et al.* 1993 en 1998).

4. Literatuur over effecten van calciumtekort op de gewasontwikkeling, de opbrengst, en het optreden van ziekten en plagen

Effecten op gewasontwikkeling en opbrengst

Gevolgen van calciumgebrek zouden zich kunnen manifesteren zowel in een vroeg stadium bij de ondergrondse kieming van de pootaardappel als later tijdens de ontwikkeling van het gewas en bij vorming van de nieuwe knollen. Uiteindelijk zou dit kunnen leiden tot een lagere eindopbrengst aan knollen.

Een tekort aan calcium in de pootaardappel kan calciumgebrek in de jonge kiemen veroorzaken, zich uitend in een slechtere groei en mogelijk zelfs bruinverkleuring en afsterving van het weefsel vlak onder de top (subapicale necrose), met als gevolg een slechtere opkomst van het gewas in het voorjaar (Mulder & Turkensteen, 1997). Een slecht kiemende aardappel is bovendien kwetsbaarder voor aantasting van bodembewonende pathogenen als *Rhizoctonia solani*. Het tekort aan calcium kan worden opgeheven door opname uit de directe omgeving van de groeiende kiem, hetzij via de epidermis hetzij via het zich ontwikkelende wortelstelsel. Opkomstproblemen zullen zich dus m.n. voordoen wanneer het tekort aan calcium in de kiem niet snel genoeg gecompenseerd wordt door opname uit de grond. Over de effecten van door calciumgebrek veroorzaakte opkomstproblemen op de uiteindelijke knolopbrengst zijn in de literatuur geen gegevens gevonden.

Tekorten in het bovengrondse gewas worden weinig aangetroffen. Zelfs in een grond met een laag calcium gehalte van minder dan 350 mg/kg deed zich in de toppen van de planten geen tekort aan calcium voor (Simmons *et al.*, 1988).

Voor de knolzetting en -ontwikkeling is calcium een essentieel element. De knolzetting wordt geïnitieerd o.i.v. bepaalde phytohormonen (cytokininen), waarbij calcium als 'second messenger' fungeert (Balami *et al.*, 1986). In experimenten van Krauss & Marschner (1975) bleek de knolontwikkeling zonder toevoer van calcium uit de directe omgeving compleet te stagneren. In een potexperiment van Olsen *et al.* (1996), waarbij de potten bemest werden met een Hoagland oplossing met of zonder calcium, lag de knolopbrengst in de potten zonder calciumbemesting 78% (bij knol-initiatie) tot 42% (bij de volwassen knollen) lager dan in de potten mét calciumbemesting. De grond die voor deze proef werd gebruikt had zelf een zeer laag calciumgehalte van 0.3 meq Ca per 100 g grond (= 60 mg/kg).

Dit zou kunnen betekenen dat het toepassen van een grondbemesting met calcium een verhoging van de opbrengst geeft of wellicht beter ontwikkelde (grotere) knollen.

De gegevens uit de literatuur over de invloed van calciumbemesting op knolopbrengst onder praktijkomstandigheden geven echter een wat wisselend beeld. Uitgaande van modelproeven zoals die uitgevoerd zijn door m.n. Krauss & Marschner en Kratzke & Palta (zie Hoofdstuk 2) werd bij veldexperimenten veelal plaatsing van calcium in de knolgroei-omgeving nagestreefd, soms met aanvullende bijmestingen gedurende de groei van het gewas. Hier volgt een beknopt overzicht van de literatuur op dit gebied.

Simmons & Kelling (1987) vonden in een tweejarig onderzoek geen opbrengstverhoging door een voorjaarsbemesting met gips bij doseringen van 84-588 kg Ca per ha (1984) en van 56-336 kg Ca per ha (1985). Wel een opbrengstverhoging (maximaal 11%) kregen zij wanneer de gipsbemesting werd gecombineerd met een side-dressing met calciumnitraat, toegediend op twee tijdstippen: bij opkomst en

bij knolzetting. De proef met side-dressing werd alleen uitgevoerd op een grond met een van nature laag calciumgehalte (< 300 mg/kg). De gipsbemesting had wel invloed op de kwaliteit (US1A grade) en op de sortering van de knollen. Gipsbemesting leverde over het algemeen wat grotere knollen op en meer knollen in de 'prime size' sortering van 170-370 g. Bij gronden met een hoger calciumgehalte (> 500 mg/kg) waren de effecten niet consistent.

Door *Simmons et al. (1988)* werd gedurende drie achtereenvolgende jaren het effect van verschillende calciumbronnen (calciumsulfaat, lime en calciumchloride) en wijzen van toediening (preplant, side dress en broadcast) vergeleken. In twee van de drie jaren had calcium m.n. in de vorm van gips een verhogend effect op de opbrengst (tot maximaal 13%). Ook in deze proeven werd een verbetering van de kwaliteit en de sortering geconstateerd o.i.v. calciumbemesting. De proeven werden uitgevoerd in gronden met een laag calciumgehalte van < 350 mg/kg.

Silva et al. (1991) vonden geen verhoging van de opbrengst na gipsbemesting in een onderzoek over drie jaar. De gipsbemesting werd op verschillende manieren toegediend. De grond had een gehalte aan uitwisselbaar calcium van 538-943 kg per ha.

Sterrett & Henninger (1991) vonden eveneens geen opbrengstverhoging na bemesting met calcium carbonaat of calcium sulfaat in verschillende doseringen op twee grondsoorten met een laag (320 kg/ha) en een hoog (> 1200 kg/ha) calciumgehalte.

Tanfik & Palta (1992) vonden tijdens een tweejarig onderzoek een consistente maar meestal niet significante verhoging van de opbrengst na toediening van calciumnitraat en N-HIB (beide 113 kg Ca/ha) in de rug gedurende de knolvorming. Alleen de behandeling met N-HIB gaf in een van de jaren een significant effect. De proeven werden uitgevoerd in grond met een redelijk hoog calciumgehalte (1200 kg/ha).

Locascio et al. (1992) vonden slechts in 1 van de 3 jaren een lichte en significante verhoging (tot 6%) van de opbrengst na bemesting met gips. Gips werd op twee manieren toegediend: band en broadcast. Het calciumgehalte van de grond varieerde van 436 tot 860 mg/kg.

Clough (1994) vond tijdens een driejarig onderzoek geen effect van calciumbemesting op de opbrengst of de sortering van drie rassen. Calcium werd toegediend als preplant calciumsulfaat (30 cm brede band op het midden van de rij, daarna ingewerkt in het bed) en als side dressing met calciumnitraat 7 weken na poten. In de discussie schrijft Clough dat hij gezien het vrij hoge calciumgehalte in de grond ($5.7 \text{ meq}/100\text{g} = > 1000 \text{ ppm}$) ook geen effect op de opbrengst verwacht had. Hij verwijst daarbij naar het onderzoek van Simmons & Kelling van 1987.

Kleinhenz et al. (1999) vonden in een tweejarig onderzoek met verschillende calciumbronnen en wijzen van toediening geen effect op de opbrengst en de sortering van het ras Atlantic. Het bodemgehalte aan calcium was laag: 350-410 mg/kg.

De conclusie uit deze literatuurgegevens moet zijn dat opbrengstverhoging door calciumbemesting, ook wanneer die wordt toegediend nabij de knolvormingszone, niet gegarandeerd is. De waargenomen positieve effecten op de opbrengst zijn meestal (niet altijd!) bereikt op gronden met een laag calciumgehalte. In de aangehaalde publicaties is wel vrijwel overal sprake van een significante verhoging van het calciumgehalte van de knol en van een verbetering van de kwaliteit, waaronder vermindering van fysiologische gebreksziekten in de knol. Kennelijk is calcium in de meeste gevallen geen beperkende factor voor de knolopbrengst geweest. Voor het zetmeelgebied is bij de regiobrede inventarisatie een gemiddeld gehalte van 2300 mg/kg calcium gevonden (van Haren *et al.*, 1999). Uitgaande van een gemiddelde bulkdichtheid van 1.1 en een bouwvoordiepte van 25 cm, komt dit overeen met een bouwvoorhalte van 6300 kg/ha. Dat is hoog in vergelijking met de literatuurgegevens. Voor het zetmeelgebied mag daarom geen groot opbrengstverhogend effect van calciumbemesting worden verwacht.

Effecten op het optreden van ziekten en plagen

Tekorten aan calcium doen zich, zoals boven bleek, meestal niet voor in het bovengrondse gewas maar in de knollen. In deze paragraaf zal de aandacht daarom vooral gericht zijn op de effecten die in de knol kunnen optreden. Een te laag calciumgehalte kan leiden tot zowel fysiologische gebreksymptomen als tot een verhoogde vatbaarheid voor aantasting door pathogene organismen. Beide verschijnselen leiden tot een verlies aan knolkwaliteit.

Fysiologisch kwaliteitsverlies als gevolg van calciumgebrek in de knol

Een van de oorzaken van kwaliteitsverlies bij knollen is het optreden van fysiologische gebrekverschijnselen zoals interne roestplekken (internal brown spot). Dit verschijnsel treedt op bij een te laag calciumgehalte van de knol, en verhoging van dit gehalte door gerichte bemesting leidt over het algemeen tot vermindering van de verschijnselen (Clough, 1994; Collier *et al.*, 1978 en 1980; Kleinhenz *et al.*, 1999; Olsen *et al.*, 1996; Silva *et al.*, 1991; Tawfik & Palta, 1992; Tzeng *et al.*, 1986; Win *et al.*, 1991). Voor de zetmeelteelt lijkt het optreden van interne roestplekken van minder belang.

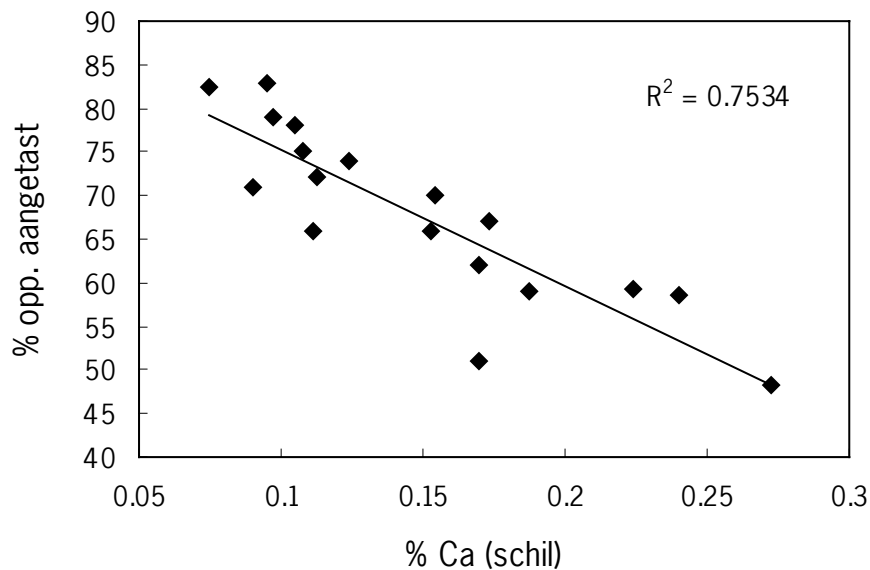
Vatbaarheid voor pathogenen

Calciumgebrek kan van invloed zijn op de vatbaarheid voor bewaarziekten van de knol, veroorzaakt door bacteriën en schimmels. De belangrijkste daarvan zijn:

- *natrot*, veroorzaakt door de bacterie *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*;
- *droogrot*, veroorzaakt door schimmelsoorten van het geslacht *Fusarium*, m.n. *F. solani* var. *coeruleum* en *F. sulphureum*;
- *gangreen*, veroorzaakt door de schimmel *Phoma exigua* subsp. *foveata*;
- en verder *rot* als gevolg van de schimmel *Phytophthora infestans*.

In breed opgezette enquête naar de Amerikaanse bewaarpraktijk (Varns *et al.*, 1985) is becijferd dat er gedurende de eerste 3 maanden van de aardappelopslag gemiddeld een verlies optreedt van 1.6-3.8%, waarvan ruwweg eenderde veroorzaakt wordt door bacterie- en schimmelrot. Verliescijfers voor Nederland in het algemeen en voor de zetmeelteelt in het bijzonder zijn in de literatuur niet gevonden.

Natrot (*Erwinia*). Verreweg het meeste onderzoek naar de invloed van het calciumgehalte van de knol op het optreden van knolziekten is gedaan aan *Erwinia carotovora*. Model hiervoor staan de proeven die door McGuire & Kelman (1984) zijn uitgevoerd. Deze onderzoekers verhoogden het knolgehalte op kunstmatige manier via vacuüm infiltratie met calciumnitraat. De knollen (ras: Superior) werden geïnfecteerd met *Erwinia* en vervolgens geïncubeerd in zogenaamde mist chambers waarin de knollen vochtig werden gehouden. Na 60 uur bij 20 °C werden de knollen beoordeeld. Het percentage aangetast knoloppervlak nam af van 93% bij een calciumgehalte van 0.10% tot 0% bij een calciumgehalte van 0.51% in de schil. Een soortgelijke proef werd gedaan met knollen die in het veld geteeld waren bij verschillende calciumniveaus. Het percentage aangetast knoloppervlak varieerde nu van ca 80% bij een gehalte van 0.06% tot 50% bij een gehalte van 0.28% in de schil (zie figuur 2, ontleend aan McGuire & Kelman). Bijbehorende gehalten in het knol vlees varieerden van 0.011-0.062% (= 110-620 mg/kg). Verhoogde weerstand hing samen met de pectaatamenstelling van de celwanden in de schil. Wanneer aardappelknollen werden behandeld met cultuurfiltraten van *Erwinia* die de pectolytische enzymen polygalacturonase en pectaat lyase bevatten, was de weefselaantasting minder bij een hoger Ca-gehalte in de knol (McGuire & Kelman, 1986). Dit hoger Ca-gehalte ging gepaard met een eveneens hoger gehalte aan calciumgalacturonaat in de celwanden. Dat wijst erop dat hogere resistentie tegen aantasting door *Erwinia* inderdaad te maken heeft met een verbeterde pectaatstructuur in de middenlamel onder



Figuur 2. Percentage knoloppervlak aangetast door *Erwinia* in relatie tot het calciumgehalte in de schil (McGuire & Kelman, 1984)

invloed van calcium. Het onderzoek dat hierboven is aangehaald had betrekking op de relatie tussen aantasting en calciumgehalte binnen één aardappelras.

Wanneer verschillende rassen met een verschillende resistenties tegen *Erwinia* met elkaar vergeleken worden, dan ligt de zaak complexer. Door Pagel en Heitefuss (1989) werd slechts weinig verband gevonden tussen Ca-gehalte en resistentie bij zes cultivars met een verschillende resistentie tegen *Erwinia*, maar wel tussen het gehalte aan pectine en aan niet-geësterificeerde pectine en mate van resistentie. Celwanden van de resistente cultivars bleken wel in staat in vitro meer calcium te binden dan vatbare. In een ander onderzoek evenwel (McMillan *et al.*, 1993) bleek resistentie juist gekoppeld aan een hogere graad van pectine-esterificatie.

Een andere manier waarop calcium in kan grijpen op een verhoogde ziekteverstand tegen *Erwinia* is via de biosynthese van phytoalexinen. Zoals in Hoofdstuk 2 aangegeven treedt calcium op als 'second messenger' bij diverse stimulus-respons reacties in de plant. Zo ook bij de productie van phytoalexinen. Phytoalexinen zijn anti-microbiële stoffen die normaal niet in de plant aanwezig zijn, maar die gevormd worden als reactie op infectie door pathogenen. In de solanaceae zijn het m.n. de terpenoïde phytoalexinen zoals rishitine, lubimine en phytuberine die een rol spelen (Kuc *et al.*, 1976). Ook als reactie op infectie door *Erwinia* treedt er vorming van phytoalexinen op in zowel knollen als andere plantdelen (Abenthum *et al.*, 1995; Hildenbrand & Ninnemann, 1994; Lyon, 1972; Roeber, 1989). Ca^{2+} wordt genoemd (en aangetoond) als één van de regulerende factoren in het responsproces dat leidt tot accumulatie van phytoalexinen (Smith, 1996; Zook *et al.*, 1987). Daar staat tegenover dat vrij Ca^{2+} de gevoeligheid van *Erwinia* voor van een van de belangrijkste phytoalexinen, rishitine, ook weer kan verminderen (Lyon, 1978).

Tot slot kan genoemd worden de rol die calcium speelt in de expressie van virulentiegenen bij *Erwinia carotovora*. Ca bleek de productie van PehA endopoly-galacturonase, één van de belangrijkste virulentie-bepalers in de vroege stadia van infectie, te onderdrukken (Flego *et al.*, 1997).

De verhoging van de weerstand tegen *Erwinia* is het onderwerp geweest van meerdere veldexperimenten. Er wordt hier een beknopt overzicht gegeven van de literatuurgegevens.

Door Tzeng, McGuire & Kelman (1990) werden verschillende aardappelrassen (14 stuks) bekeken op hun gevoeligheid voor *Erwinia*, in relatie tot het calcium-gehalte. Uit dit onderzoek kwam naar voren dat niet calcium alleen, maar eerder het calciumgehalte in combinatie met het droge stofgehalte samenhang met de vatbaarheid.

Bartcz et al. (1992) vonden in onderzoek over een periode van drie jaar een wisselend effect van calciumbemesting (CaSO_4) op de resistentie tegen *Erwinia* van de nateelt. Hun conclusie is dat andere factoren zoals de hoeveelheid neerslag en ras de effectiviteit van calciumbemesting op de weerstand tegen *Erwinia* sterk kunnen beïnvloeden.

Cotter & Cullis (1992) vonden in veldexperimenten met verschillende calcium-bemestingen geen correlatie tussen het calciumgehalte in de periderm en de aantasting door *Erwinia* (*chrysanthemi*).

Tanfik & Palta (1992) vonden wel een significante reductie van de natrot aantasting bij een hoger calciumgehalte in de knollen. De knollen waren geteeld bij verschillende calciumbemestingen.

Bain et al. (1996) onderzochten het effect van calciumbemesting (gips) op de vatbaarheid van de aardappelplant voor aantasting door *Erwinia* gedurende het hele traject van moederknol tot dochterknol. De afbraak van geïnfecteerde moederknollen en eveneens het optreden van zwartbenigheid aan de stengel werden in de gipsveldjes significant vertraagd. Later was het effect niet meer merkbaar. De dochterknollen hadden een hoger calciumgehalte en waren resistenter tegen *Erwinia*. Het effect was echter niet consistent.

Mehta et al. (1997) vonden een lichte negatieve correlatie tussen het calciumgehalte in de schil en de mate van aantasting door rot (hoofdzakelijk natrot) in een bewaarproef met 10 verschillende (typisch Indiase) aardappelrassen en 8 aardappelhybriden. Bij nadere bestudering van hun gegevens bleek de relatie echter vooral door één extreme uitkomst bepaald te worden. Zonder deze uitkomst was er van een effect van calcium weinig meer over ($p = 0.726$).

Geconcludeerd mag worden dat de effecten van verhoging van het calciumgehalte in knollen op de weerstand tegen *Erwinia* niet eenduidig zijn. In proeven met één cultivar en onder sterk geconditioneerde omstandigheden worden duidelijk positieve effecten gemeten, maar met in het veld geteeld materiaal van verschillende cultivars zijn de resultaten nogal wisselend. Veelal is het een combinatie van factoren (klimatologisch, rasafhankelijk) die het effect bepalen. Dit bevestigt de conclusie van Lyon (1989) in een overzichtsartikel over de biochemische achtergrond van de resistentie van aardappel tegen *Erwinia*, namelijk dat bij het proces van infectie door *Erwinia* een groot aantal mechanismen betrokken is. Calcium is daar slechts één van.

Droogrot (Fusarium), gangreen (Phoma) en Phytophthora. Er is vrij weinig literatuur over het effect van calcium op rot veroorzaakt door schimmels.

Langerfeld (1973) heeft de vatbaarheid voor *Fusarium solani* subsp. *coeruleum* getest van aardappelknollen (ras: Isola), geteeld op veldjes die gedurende 9 jaar bemest waren met bepaalde combinaties van meststoffen (NK, NP, PK, Ca, NPK en NPK in combinaties met Ca, Mg, Mn, B of Cu). De knollen werden na infectie met *Fusarium* gedurende 7 weken bewaard. De aantastingsindex van knollen van grond met alleen calcium (kalk) lag 72% lager lag dan die van knollen van onbemeste grond. N, P en K in verschillende combinaties hadden ook een reducerend effect (32-53 % t.o.v. niet bemest), maar combinaties van NPK met Ca, Mg, Mn, B of Cu waren effectiever (reductie 37-65% t.o.v. NPK alleen). De gehalten van de knollen zijn niet bepaald.

Olsson (1988a en 1988b) vond weinig effect van een hoger calciumgehalte op de knolweerstand tegen *Phoma exigua* en *Fusarium solani*. Magnesium had meer effect, en dan m.n. op de resistentie tegen Phoma. Verschillen in resistentie tussen diverse rassen konden echter niet verklaard worden uit een verschil in magnesium- of calciumgehalte. Het effect van een hoger magnesiumgehalte was bovendien niet consistent, soms leken andere (klimatologische) omstandigheden waaronder de knollen geteeld werden meer bepalend voor de vatbaarheid.

Ook t.a.v. de resistentie tegen *Fusarium* en *Phoma* lijkt op basis van deze schaarse literatuurgegevens de (voorzichtige) conclusie gewettigd dat calcium weliswaar een verhoging van de weerstand teweeg kan brengen, maar dat andere factoren dat effect kunnen overschaduwten of teniet doen. Naast calcium kunnen ook andere elementen de weerstand tegen schimmelinfectie vergroten.

Over een direct effect van een hoger calciumgehalte van knollen op *Phytophthora*-aantasting is geen literatuur gevonden. Verschillende mechanismen die bij *Erwinia* beschreven zijn zullen echter ook een rol spelen bij de knolweerstand tegen *Phytophthora* en ander schimmels. De rol van phytoalexinen is vooral door het onderzoek aan geïnduceerde resistentie tegen *Phytophthora* aan het licht gekomen (Kuc *et al.*, 1976). De betekenis van calcium op cellulair niveau als activator in de weerstandsreactie van de aardappelplant tegen *Phytophthora* is meerdere keren aangetoond, zowel voor knol (Miura *et al.*, 1999; Subramaniam *et al.*, 1997) als voor blad (Chai & Doke, 1987).

5. Evaluatie en conclusies

Calcium is een essentieel element bij de groei van de aardappelplant, waarbij het vooral de functies vervuld van *structurelement* in celwanden en celmembranen en van *activator* ('second messenger') in vele stimulus-respons reacties.

Het transport van calcium in de plant vindt hoofdzakelijk plaats via het xyleem met de waterstroom naar de meest transpirerende delen van de plant. De re-distributie via het phloem is slecht. Als gevolg daarvan doen tekorten zich met name voor in de knol. De gehalten in de knol liggen zo'n tien tot vijftig keer lager dan in het blad. Verlaging van de bladtranspiratie gecombineerd met een hoge knoltranspiratie leidt tot een shift in het calciumtransport in de richting van de knol.

Ter compensatie van het lage calciumgehalte kunnen knollen daarnaast vrij gemakkelijk rechtstreeks calcium opnemen uit hun directe omgeving via de schil of via zogenaamde knol- en stolonworteltjes. Er bestaan rasverschillen in het vermogen tot accumulatie van calcium in de knol. Tevens zijn er aan aardappel verwante soorten met een hoog calcium-accumulerend vermogen. Proeven met inkruising lijken veelbelovend.

In de literatuur worden zelden tekorten in het loof geconstateerd. De meeste literatuurgegevens hebben betrekking op verschijnselen die bij de knol optreden.

Deze verschijnselen zijn als volgt te in te delen:

a. calciumgebrek en knolontwikkeling.

Calcium kan een beperkende factor zijn bij de knolontwikkeling, met als gevolg een lagere opbrengst. Effecten van calciumbemesting op de opbrengst zijn wisselend. Soms worden opbrengstverhogingen van zo'n 10% gehaald. Dat is dan vaak op gronden met een van nature laag calciumgehalte. Over het algemeen lijkt het calciumgehalte, ook voor het zetmeelgebied, niet beperkend voor de opbrengst. Dat wil zeggen dat een extra calciumtoediening geen verhogend effect meer heeft.

b. calciumgebrek en het optreden van knolziekten.

Calciumgebrek in de knol kan leiden tot fysiologische gebreksverschijnselen en tot een lagere weerstand tegen knolziekten veroorzaakt door bacteriën en schimmels. Goed geplaatste calciumbemesting in de directe omgeving van de knolgroei verhoogt veelal het calciumgehalte van de knol en vermindert in veel gevallen fysiologische gebreksymptomen als interne roest. Vaak wordt ook de weerstand tegen knolziekten (*Erwinia*, *Fusarium*) verhoogd. Dit hangt vooral samen met de versterkende functie van calcium in de middenlamellen van de celwanden, maar ook met de rol van calcium als 'second messenger' bij de productie van phytoalexinen. Naast calcium zijn er echter vele andere factoren die de vatbaarheid van knollen bepalen. Als gevolg daarvan zijn de effecten van een hoger calciumgehalte op de resistentie tegen bacteriën en schimmels vaak niet consistent. Het is moeilijk een cijfer te geven voor de potentiële verbetering die door verhoging van het calciumgehalte van de knol mogelijk is. Onder ideale omstandigheden is voor *Erwinia*-aantasting een reductie bereikt van 40 á 50%, voor *Fusarium* is er één voorbeeld van 70% reductie.

c. calciumgebrek en de kieming van de knol.

Een te laag calciumgehalte in de pootaardappel kan leiden tot slechtere kieming (kortere kiem, sub-apicale necrose, en als gevolg daarvan meervoudige vertakking van de kiem). Proeven die hiermee zijn gedaan zijn steeds betrekking op aardappels die in het donker gekiemd zijn zonder grond. Behandeling van kiemen met een calciumoplossing voorkomt deze verschijnselen. Over de gevolgen van slechte kieming door calciumgebrek voor de eindopbrengst zijn geen literatuurgegevens gevonden. Waarschijnlijk wordt het tekort bij een voldoende hoog calciumgehalte in de grond vrij snel gecompenseerd door opname via het wortelstelsel of door rechtstreekse opname door de ondergrondse spruit zelf.

Met het oog op het zetmeelteelt zijn uit deze gegevens de volgende conclusies te trekken:

- a. Het is niet te verwachten dat calciumbemesting zal leiden tot opbrengstverhoging, uitgezonderd wellicht in velden met een zeer laag calciumgehalte.
- b. Verhoging van het knolgehalte aan calcium zal leiden tot een gemiddeld hogere weerstand tegen knolziekten. Bewaarverliezen t.g.v. rot kunnen daardoor kleiner worden. Dit is niet gegarandeerd, omdat vatbaarheid van knollen door veel meer factoren dan alleen calcium bepaald wordt.
- c. Verhoging van het calciumgehalte geeft een gemiddelde betere kwaliteit van het pootgoed, niet alleen door een grotere resistentie tegen knolziekten, maar ook door een betere kiemkracht. De consequenties hiervan voor de eindopbrengst zijn op basis van literatuurgegevens moeilijk te becijferen.
- d. Mogelijkheden om knollen met een hoger calciumgehalte te krijgen zijn: (1) goed geplaatste calciumbemesting in de knolgroeizone (het 'knolnest') en het verbeteren van de opname ter plekke, (2) remming van de bladtranspiratie, en (3) veredeling. De eerste twee zijn voor de praktijk van de zetmeelaardappelteelt het makkelijkst te realiseren.

6. Literatuur

- Abenthum, K., S. Hildenbrand & H. Ninnemann, 1995.
Elicitation and accumulation of phytoalexins in stems, stolons and roots of *Erwinia*-infected potato plants. *Physiological-and-Molecular-Plant-Pathology*. 46 (5), 349-359.
- Bain, R.A., P. Millard & M.C.M. Perombelon, 1996.
The resistance of potato plants to *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* in relation to their calcium and magnesium content. *Potato Research* 39: 185-193.
- Balami, V. K. Veluthambi & B.W. Poovaiah, 1986.
Effect of calcium on tuberization in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Physiol.* 80: 856-858.
- Bamberg, J.B., J.P. Palta, L.A. Peterson, M. Martin & A.R. Krueger, 1993.
Screening tuber-bearing *Solanum* (potato) germplasm for efficient accumulation of tuber calcium. *Am. Potato J.*, 70: 219-226.
- Bamberg, J.B., J.P. Palta, L.A. Peterson, M. Martin & A.R. Krueger, 1998.
Fine screening potato (*Solanum*) species germplasm for tuber calcium. *American Journal of Potato Research*, 75: 181-186.
- Bartz, J.A., S.J. Locascio & D.P. Weingartner, 1992.
Calcium and potassium fertilization of potatoes grown in North Florida. II. Effect on the bacterial soft rot potential in the tubers. *Am. Potato J.*, 69: 39-50.
- Chai, H.B. & N. Doke, 1987.
Activation of the potential of potato leaf tissue to react hypersensitively to *Phytophthora infestans* by cystospore germination fluid and the enhancement of this potential by calcium ions. *Physiological-and-Molecular-Plant-Pathology*, 30 (1): 27-37.
- Clarkson, D.T., 1984.
Calcium transport between tissues and its distribution in the plant. *Plant, Cell and Environment* 7: 449-456.
- Clough, G.H., 1994.
Potato tuber yield, mineral concentration, and quality after calcium fertilization. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 119(2): 175-179.
- Collier, G.F., D.C.E. Wurr & V.C. Huntington, 1978.
The effect of calcium nutrition on the incidence of internal rust spot in the potato. *J. Agr. Sci.* 1978, 91: 241-243.
- Collier, G.F., D.C.E. Wurr & V.C. Huntington, 1980.
The susceptibility of potato varieties to internal rust spot. *J. Agr. Sci.* 1980, 94: 407-410.
- Cother, E.J. & B.R. Cullis, 1992. The influence of tuber position on periderm calcium content and its relationship to soft rot susceptibility. *Potato Research* 35: 271-277.
- Davies, H.V. & P. Millard. 1985.
Fractionation of calcium in sprouting and non-sprouting potato tubers. *Annals of Botany* 56: 745-754.
- Dyson, P.W. & J. Digby, 1975a.
Effects of calcium on sprout growth and sub-apical necrosis in Majestic potatoes. *Potato Research*, 18: 290-305.
- Dyson, P.W. & J. Digby, 1975b.
Effects of calcium on sprout growth of ten potato cultivars. *Potato Research*, 18:363-377.
- Flego, D.M. Pirhonen, H. Saarilahti, T.K. Palva & E.T. Palva (Reprint Author), 1997.
Control of virulence gene expression by plant calcium in the phytopathogen *Erwinia carotovora*. *Molecular-Microbiology*. Sep. 1997; 25 (5) : 831-838.
- Haren, R.F.J. van, A.J. Haverkort & K.B. Zwart, 1999.
Jaarverslagen 1998 en werkplannen 1999 deelprojecten 'Gewasgroeimodellen' en 'Nutriënten' van deelclusterproject 'Innovatie Zetmeelaardappelteelt'. Nota 159, AB-DLO

- Hecht-Buchholz, C., 1979.
Calcium deficiency and plant ultrastructure. *Communications-in-Soil-Science-and-Plant-Analysis*, 10 (1-2): 67-81
- Hildenbrand, S. & H. Ninnemann, 1994.
Kinetics of phytoalexin accumulation in potato tubers of different genotypes infected with *Erwinia carotovora* ssp. *atroseptica*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 44 (5), 335-347.
- Kleinhenz, M.D., J.P. Palta, C.C. Gunter & K.A. Kelling, 1999.
Impact of source and timing of calcium and nitrogen applications on 'Atlantic' potato tuber calcium concentrations and internal quality. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 124(5): 498-506.
- Kratzke, M.G. & J.P. Palta, 1985.
Evidence for the existence of functional roots on potato tubers and stolons: significance in water transport to the tuber. *American-Potato-Journal*. 1985, 62: 5, 227-236
- Kratzke, M.G. & J.P. Palta, 1986.
Calcium accumulation in potato tubers: role of the basal roots. *HortScience*, 21(4): 1022-1024.
- Krauss, A. & H. Marschner, 1971a. Einfluss eines direkter Ca-Angebotes zu Kartoffelknollen auf Knollenertrag und Ca-Einlagerung. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 129: 1-9.
- Krauss, A. & H. Marschner, 1971b.
Auftreten von Calcium-Mangelnekrosen an Kartoffelstolonen. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 129: 89-91.
- Krauss, A. & H. Marschner, 1973.
Langstreckentransport von Calcium in Stolonen von Kartoffelpflanzen. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 136: 229-240.
- Krauss, A. & H. Marschner, 1975.
Einfluss des Calcium-Angebotes auf Wachstumsrate und Calcium-Gehalt von Kartoffelknollen. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*, 138: 317-326.
- Kuc, J., W.W. Currier & M.J. Shih, 1976.
Terpenoid phytoalexins. In: Friend-J and Threlfall (Eds.), *Biochemical aspects of plant-parasite relationships*. Academic Press, London, New York, San Fransisco. Pp. 225-237.
- Langerfeld, E., 1973.
Einfluss der Nährstoffversorgung des Bodens auf die Anfälligkeit von Kartoffelknollen gegenüber Lagerfäulen, verursacht durch *Fusarium coeruleum* (Lib.) Sacc. *Potato Research* 16: 290-292.
- Locascio, S.J., J.A. Bartz & D.P. Weingartner, 1992.
Calcium and potassium fertilization of potatoes grown in North Florida. I. Effects on potato yield and tissue Ca and K concentrations. *Am. Potato J.*, 69: 95-104.
- Lyon, G.D., 1972.
Occurrence of rishitin and phytuberin in potato tubers inoculated with *Erwinia carotovora* var. *atroseptica*. *Physiological-Plant-Pathology*. 2 (4), 411-416.
- Lyon, G.D., 1978.
Attenuation by divalent cations of the effect of the phytoalexin rishitin on *Erwinia carotovora* var. *atroseptica*. *Journal-of-General-Microbiology*. 109 (1): 5-10.
- Lyon, G.D., 1989.
The biochemical basis of resistance of potatoes to soft rot *Erwinia* spp. – a review. *Plant Pathology* 38: 313-339.
- McGuire, R.G. & A. Kelman, 1984.
Reduced severity of *Erwinia* soft rot in potato tubers with increased calcium content. *Phytopathology* 74: 1250-1256.
- McGuire, R.G. & A. Kelman, 1986.
Calcium in potato tuber cell walls in relation to tissue maceration by *Erwinia carotovora* pv. *Atroseptica*. *Phytopathology* 76: 401-406.
- McMillan, G.P., D. Hedley, L. Fyffe & M.C.M. Perombelon, 1993.
Potato resistance to soft-rot erwinias is related to cell wall pectin esterification. *Physiological-and-Molecular-Plant-Pathology*, 42 (4): 279-289.

- Mehta, A., S.P. Trehan & H.N. Kaul, 1997.
Calcium content in potato tuber in relation to keeping quality. *Agric. Sci. Digest* 17: 165-168.
- Miura, Y., H. Yoshioka, Park-HaeJun, K. Kawakita, N. Doke & H.J. Park, 1999.
Plasma membrane perturbation in association with calcium ion movement followed by fungal elicitor-stimulated oxidative burst and defense gene activation in potato tuber. *Annals-of-the-Phytopathological-Society-of-Japan* 65 (4): 447-453
- Mulder, A, & L.J. Turkensteen. 1997.
Structurele en tijdelijke tekorten van micro- en macro-elementen bij de zetmeelaardappelteelt in noordoost Nederland. (Overzichtsrapport, ongepubliceerd)
- Nelson, D.P., W.L. Pan & V.R. Franceschi, 1990.
Xylem and phloem transport of mineral nutrients from *Solanum tuberosum* roots. *Journal of Experimental Botany* 41: 1143-1148.
- Olsen, N.L., L.K. Hiller & L.J. Mitzel, 1996.
The dependence of internal brown spot development upon calcium fertility in potato tubers. *Potato Research* 39: 165-178.
- Olsson, K. 1988a.
Resistance to gangrene (*Phoma exigua* var. *foveata*) and dry rot (*Fusarium solani* var. *coeruleum*) in potato tubers. 1. The influence of pectin-bound magnesium and calcium. *Potato Research* 31: 413-422.
- Olsson, K., 1988b.
Resistance to gangrene (*Phoma exigua* var. *foveata*) and dry rot (*Fusarium solani* var. *coeruleum*) in potato tubers. 1. Evaluation of genotypic differences in pectin-bound magnesium and calcium for screening purposes. *Potato Research* 31: 423-429.
- Pagel, W. & R. Heitefuss, 1989.
Calcium content and cell wall polygalacturonans in potato tubers of cultivars with different susceptibilities to *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 35: 11-21.
- Poovaiah, B.W. & A.S.N. Redding, 1987.
Calcium messenger system in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 6 (1): 47-103.
- Roeber, K.C., 1989.
Investigation of the synthesis of polyphenols and phytoalexins in rot infected potato tubers. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen (BPP)*. 184 (3-4): 277-284.
- Shishova, M.F., S. Lindberg, V.V. Polevoi, 1999.
Auxin activation of Ca²⁺ transport across the plasmalemma of plant cells. *Russian Journal of Plant Physiology* 46 (5): 626-633.
- Silva, G.H., R.W. Chase, R. Hammerschmidt, M.L. Vitosh & R.B. Kitchen, 1991.
Irrigation, nitrogen and gypsum effects on specific gravity and internal defects of Atlantic potatoes. *Am. Potato J.*, 68: 751-765.
- Simmons, K.E. & K.A. Kelling, 1987.
Potato responses to calcium application on several soil types. *Am. Potato J.*, 64: 119-136.
- Simmons, K.E., K.A. Kelling, R.P. Wolkowski & A. Kelman, 1988.
Effect of calcium source and application method on potato yield and cation composition. *Agronomy-Journal*, 80: 13-21.
- Smith, C.J. 1996.
Accumulation of phytoalexins: Defence mechanism and stimulus response system. *New-Phytologist*. Jan. 1996. 132 (1): 1-45
- Sterrett, S.B. & M.R. Henninger, 1991.
Influence of calcium on internal heat necrosis of Atlantic potato. *Am. Potato J.*, 68: 467-477.
- Struckmeyer, B.E. & J.P. Palta, 1986.
Anatomical evidence for the existence of roots on potato tubers and stolons. *American-Potato-Journal*. 1986, 63: 1, 57-60
- Subramaniam, R., C. Despres & N. Brisson, 1997. A functional homolog of mammalian protein kinase C participates in the elicitor-induced defense response in potato. *Plant-Cell*. 9 (4): 653-664.

- Tawfik, A.A. & J.P. Palta, 1992.
Practical means of enhancing tuber calcium content and reducing incidences of soft rot and internal brown spot by application of soluble form of calcium during bulking. *HortScience* 27(6): 665.
- Turkensteen, L.J. & A. Mulder, 1996.
Beschikbaarheid voor het aardappelgewas van macro- en microelementen in relatie tot opbrengst en gevoeligheid voor ziekten. *SIO Onderzoek* 1995. Pp. 235-245.
- Tzeng, K.C., R.G. McGuire & A. Kelman, 1990.
Resistance of tubers from different potato cultivars to soft rot caused by *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*. *American-Potato-Journal*, 67: 287-305.
- Tzeng, K.C., A. Kelman, K.E. Simmons & K.A. Kelling 1986.
Relationship of calcium nutrition to internal brown spot of potato tubers and sub-apical necrosis of sprouts. *American-Potato-Journal*, 63: 87-97.
- Varns, J.L., L.A. Schaper & D.A. Preston, 1985. Potato losses during the first three months of storage for processing. *American-Potato-Journal*. 1985, 62: 91-99.
- Walworth, J.L. & J.E. Muniz, 1993.
A compendium of tissue nutrient concentrations for field-grown potatoes. *Am. Potato J.* 70, 579-597.
- Wiersum, L.K. 1966.
Calcium content of fruits and storage tissues in relation to the mode of water supply. *Acta Botanica Neerlandica* 15: 406-418.
- Win, K. G.A. Berkowitz & M. Henninger, 1991.
Antitranspirant-induced increases in leaf water potential increase tuber calcium and decrease tuber necrosis in water-stressed potato plants. *Plant Physiol.* 96, 116-120.
- Zook, M.N., J.S. Rush & J.A. Kuc, 1987.
A role for Ca²⁺ in the elicitation of rishitin and lubimin accumulation in potato tuber tissue. *Plant-Physiology*, 84 (2): 520-525