

## EL CALCIO EN LA NUTRICIÓN DE LOS CULTIVOS

Oscar Gabriel Villegas Torres<sup>1\*</sup>, Irán Alia Tejacal<sup>1</sup>, Carlos Manuel Acosta Durán<sup>1</sup>,  
María Andrade Rodríguez<sup>1</sup>, Víctor López Martínez<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Av. Universidad 1001, colonia Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, México. C.P. 62209.

Correo electrónico: [voscar66@yahoo.com.mx](mailto:voscar66@yahoo.com.mx)

\*Autor para correspondencia

---

### RESUMEN

El calcio es un nutrimento esencial para las plantas. Al ser adquirido por las raíces se transporta vía xilema siguiendo el flujo transpiratorio y es distribuido básicamente, por la misma vía hacia todos los órganos de la planta. La concentración de calcio en las plantas fluctúa entre 0.2% y 3.0% del peso seco del tejido de la hoja, con valores de suficiencia del 0.3 al 1.0 % en las hojas de la mayoría de los cultivos; por el reducido transporte del mismo al citoplasma, la mayor cantidad se acumula en forma de cristales de oxalato de calcio en la pared celular y la vacuola. Este nutrimento interviene en numerosas funciones dentro de la planta, como el de ser un segundo mensajero y brindarle estabilidad estructural a la pared y membrana celular.

**Palabras clave:** *simplasto, apoplasto, xilema, floema, transportadores.*

### ABSTRACT

The calcium is an essential nutriment for the plants. To the being acquired by the roots is transported via xilema following the flow transpirate and is distributed, basically, by the same one via towards all the organs of plants them. The calcium concentration in the plants fluctuates between 0.2 % and 3.0 % of the dry weight of the weave of the leaf, with values of sufficiency from the 0.3 % to the 1.0 % in the leaves of most of the cultures; by the reduced transport of the same one to the cytoplasm, the greater amount is accumulated in crystal form of calcium oxalate in the cellular wall and the vacuola. This nutriment takes part in numerous functions within the plant, like the one of being a second messenger and to offer him to structural stability to the wall and cellular membrane.

**Key words:** *symplast, apoplast, xylem, phloem, carriers.*

## INTRODUCCIÓN

En términos de su requerimiento por las plantas superiores, el calcio está clasificado como nutriente secundario; sin embargo, está involucrado en numerosos procesos bioquímicos y morfológicos. A pesar de ser uno de los elementos más abundantes en el suelo, su concentración en el citosol está restringido a niveles de aproximadamente  $10^{-7}$  M o menos, debido a que concentraciones altas interfiere con una gran variedad de procesos celulares cruciales, incluyendo señales dependientes de calcio, energía metabólica basado en el fosfato y la dinámica el microesqueleto.

### Absorción y distribución en las plantas

El calcio (Ca) es un nutriente esencial para las plantas. Éste es adquirido de la solución del suelo por las raíces y transportado al tallo vía xilema. La raíz debe balancear la liberación de Ca al xilema con la necesidad de las células individuales de la raíz para usar el Ca citoplásmico  $[Ca^{2+}]_{cit}$  en las señales intracelulares. Lo anterior es la evidencia para la hipótesis actual: el Ca viaja apoplásticamente a través de la raíz a la banda de Caspari, entonces, éste evita la vía del citoplasma de las células de la endodermis. Es notable que, si bien los canales de  $Ca^{2+}$  y  $Ca^{2+}$ -ATPasas están presentes y podrían catalizar la entrada y salida de  $Ca^{2+}$  a través del plasmalema de las células de la endodermis, su capacidad de transporte es improbable ser suficiente para la descarga del xilema. Además, parece no haber competencia, o interacciones, entre  $Ca^{2+}$ ,  $Ba^{2+}$  y  $Sr^{2+}$  para el transporte al tallo. Esto parece incompatible con una vía simplástica que involucre como mínimo dos tipos de transporte catalizados por proteínas. Lo anterior indica que una cantidad importante de  $Ca^{2+}$  se transporta por vía apoplástica al xilema. Son desconocidas las contribuciones relativas de estas dos vías de liberación del  $Ca^{2+}$  al xilema. Sin embargo, la separación funcional de los flujos simplásticos de  $Ca^{2+}$

(para la nutrición de la raíz y las señales de la célula) y los flujos apoplásticos de  $Ca^{2+}$  (para transferir al tallo) podrían capacitar a la raíz para satisfacer la demanda del tallo de  $Ca^{2+}$  sin comprometer el  $[Ca^{2+}]_{cit}$  para las señales celulares. Esto también es compatible con la correlación observada entre la tasa de transpiración y el calcio liberado al tallo (White, 2001).

El transporte del Ca en el xilema ocurre por flujo de masa del  $Ca^{2+}$  libre, y algo de Ca complejado orgánicamente, y por movimiento cromatográfico a lo largo de los sitios de intercambio de Ca en las paredes del xilema. La competencia entre los sitios de demanda se intensifica cuando la concentración de  $Ca^{2+}$  en el xilema es bajo y la transpiración es grande (Clarkson, 1984). Las respuestas de crecimiento tópico involucra el bombeo de calcio vacuolar hacia el apoplasto seguido por su migración por medio de gradientes de potencial eléctrico el cual se desarrolla en el apoplasto después de la geoestimulación (Clarkson, 1984).

La redistribución de las hojas maduras a los meristemas a través del floema es probablemente bajo, si es que ocurre, debido a que en los tubos cribosos no puede haber más que concentraciones micro molares de  $Ca^{2+}$  libre (Clarkson, 1984). En el Cuadro 1 se presenta la concentración de calcio en el xilema y en el floema en relación con la de otros nutrientes. La concentración de Ca en las plantas fluctúa entre 0.2 y 3.0 % del peso seco del tejido de la hoja, con valores de suficiencia del 0.3% al 1.0% en las hojas de la mayoría de los cultivos. La concentración más alta se encuentra en las hojas más viejas. Se ha sugerido que la concentración total de Ca no es un valor confiable en relación con la suficiencia, debido a que se acumula en algunas plantas como cristales de oxalato de calcio. Por lo tanto, el Ca extractable puede ser mejor indicador para la suficiencia (Jones *et al.*, 1991).

Cuadro 1. Concentraciones y formas químicas de los nutrimentos en el xilema y el floema.

Nutrimento	Xilema		Floema	
	Concentración ----- mM -----	Forma química	Concentración ----- μM -----	Forma química
Nitrógeno	700 a 30 000	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ; N-amino	*	No NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
Fósforo	30 a 1 500	H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	10 000	*
Potasio	500 a 11 500	K <sup>+</sup>	20 000 a 85 000	*
Calcio	400 a 4 500	Ca <sup>2+</sup>	250 a 2 650	*
Magnesio	80 a 1 125	Mg <sup>2+</sup>	2 100 a 23 000	*
Azufre	1 400	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	900 a 1 200	No SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
Hierro	15-30	Complejo de Fe (anión)	75-220	*
Sodio	1 600 a 2 600	Na <sup>+</sup>	60 a 19 000	*
Cloro	1 300 a 3 300	Cl <sup>-</sup>	7 900 a 11 900	*

\* Dato no disponible. Tomado de Robson y Pitman, 1983.

En contraste con los demás macronutrimentos, una proporción alta de Ca total en los tejidos de la planta está frecuentemente localizado en las paredes celulares debido a la gran cantidad de sitios de unión encontradas en éstas, así como, por el reducido transporte del mismo al citoplasma. La mayoría de las plantas dicotiledóneas tienen una gran capacidad de acumulación de Ca, en comparación con las gramíneas. Esta característica se basa en la gran capacidad de intercambio catiónico (CIC) que tienen los tejidos debido al contenido mayor de poliuronidos en las paredes celulares. La CIC constituye sitios para la adsorción del Ca. Normalmente, el contenido mayor de Ca en los tejidos es apoplástico, con grandes variaciones cuantitativas atribuible a la diferente CIC de las especies. Debido a que las diferentes especies crecen igualmente bien en un amplio intervalo de concentración de Ca, sus requerimientos metabólicos están basados en actividades químicas, no en concentraciones (Hanson, 1984; Marschner, 2002). El Ca es abundante en donde crecen la mayoría de las plantas. Sin embargo, el Ca libre en el citosol debe estar restringido a niveles de aproximadamente 10<sup>-7</sup> M o menos (Ca citosólico, 100 a 500 nM; Ca vacuolar, micromolar a milimolar) debido a que concentraciones altas interfieren en

diferentes procesos celulares cruciales (el Ca es citotóxico, en concentraciones altas podría reaccionar con el H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup> y formar un precipitado insoluble). Las plantas acumulan Ca en exceso a los requeridos en el citosol. Además, la mayoría de las plantas no tienen sistemas excretores bien desarrollados para disponer del exceso de Ca. En su lugar, las plantas superiores parecen modular las diferencias entre la abundancia natural de Ca en el medio y los niveles muy bajos requeridos para el Ca libre citosólico mediante el control de su distribución y compartimentación dentro de la célula. La pared celular y la vacuola proveen los depósitos mayores para el Ca en las plantas. La mayoría de las plantas acumulan cristales de oxalato de calcio en respuesta al exceso de este elemento. Con un producto de solubilidad de 1.3 x 10<sup>-9</sup> en agua, el oxalato de calcio provee una sal relativamente insoluble y metabólicamente inactiva para el Ca secuestrado, de esta manera, constituye un depósito de gran capacidad para el Ca, y las plantas pueden acumular esta sal en cantidades sustanciales, por arriba del 80% de su peso seco o 90% del Ca total. Los cristales de oxalato de calcio pueden formarse en cualquier órgano y tejido de la planta: raíces, tallos, hojas, flores, frutos y semillas y en tejidos como epidermis, parénquima y

tejido vascular (Hepler y Wayne, 1985; Webb, 1999; White, 2000).

### **Función del calcio en la fisiología de la planta**

El Ca actúa como segundo mensajero en la regulación de una gran variedad de procesos fisiológicos y anatómicos. La regulación del Ca celular es una función esencial, realizado por un conjunto de procesos complejos colectivamente llamado homeostasis de Ca. Algunos de los componentes involucrados en ésta son las bombas ( $\text{Ca}^{2+}$ -ATPasas), transportadores secundarios (antiportes  $\text{H}^+/\text{Ca}^{2+}$ ) y canales iónicos, todos ellos encontrados en el plasmalema y las endomembranas. Una hipótesis para entender cómo la homeostasis de Ca influye en la acción celular sugiere que son importantes las propiedades espaciales y temporales de los cambios en los niveles de Ca inducidos por estímulos. La oportunidad y la localización de los cambios de Ca en la célula, junto con los cambios en la actividad de otros mediadores celulares (como vacuolas, las cuales liberan Ca en el momento que se requiera), pueden explicar la variedad y especificidad de las respuestas celulares que son disparadas por el Ca. Los eventos en cascada en señales de Ca involucran, también, proteínas ligadas con este elemento y proteínas kinasas, las cuales, captan, amplifican y traducen la señal de Ca. El desarrollo de este sistema homeostático es evolutivamente antiguo y probablemente refleja una necesidad bioquímica de mantener concentraciones bajas de Ca en el ambiente rico de  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  en el citosol. La invención evolutiva, sin embargo, ha convertido este requerimiento en un sistema complejo para regular la función celular a través de fluctuaciones controladas en las concentraciones de Ca (Bush, 1995; Pandey *et al.*, 2000; Anil y Sankara, 2001).

Diferentes estímulos externos inducen un cambio pequeño y localizado en

la concentración de Ca, el cual altera drásticamente los gradientes citosólicos que conducen finalmente a un cambio en la homeostasis de Ca de la célula (varios procesos fisiológicos son también acompañados con cambios en el Ca citosólico). Éste cambio o disturbio en la concentración de Ca es percibido por la maquinaria celular como una señal. Algunas señales externas que involucran un cambio en la concentración de  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$ , y pueden diferir en fuente, patrón de cambio o duración del cambio son las siguientes:

**1) Estreses.** Frío: en estas señales, la fuente de Ca podría ser tanto extracelular como intracelular, y de acuerdo con las respuestas podría variar de un incremento rápido transitorio a un patrón más complejo del tipo de onda. El calor induce cambios en el nivel de Ca el cual se ha encontrado que está correlacionado con la termotolerancia en plántulas de tabaco. Hipoxia en plántulas de Arabidopsis. Sequía en mutantes de cacahuete. Senescencia en hojas de pistacho. Una condición hipoosmótica en células de tabaco induce una respuesta citosólica bifásica, donde el primer incremento transitorio es mediado por almacenes externos seguido por un segundo incremento transitorio proveniente de almacenes de Ca internos. El Ca está involucrado en la tolerancia a la salinidad y en señales inducidos por elicitores. Recientemente se ha comprobado que las señales inducidas por el ozono también son mediadas por un incremento transitorio en la concentración de Ca citosólico.

**2) Señales mecánicas.** La respuesta al toque, viento y gravedad es mediada por un cambio en la concentración de Ca citoplásmico.

**3) Hormonas.** Las auxinas, giberelinas, ácido abscísico y citocininas provocan cambios en la concentración de Ca en el citosol, al igual que,

**4) la luz roja y azul** (Cuadro 2) (Sanders *et al.*, 1999).

Cuadro 2. Estímulos fisiológicos que elevan la concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  en el citosol de células vegetales.

Estímulo	Ejemplos de respuesta
Luz roja	Fotomorfogénesis
Ácido abscísico	Cierre de estomas
Giberelinas	Secreción de $\alpha$ -Amilasa
Salinidad/sequía	Síntesis de prolina
Estrés hipoosmótico	Osmoadaptación
Toque	Disminución del crecimiento
Elicitores de hongos	Síntesis de fitoalexinas
Frío	Expresión del gene K1N1
Golpe de calor	Termotolerancia
Estrés oxidativo	Inducción de radicales libres
Factores NOD	Encurvamiento del pelo radical

Tomado de Sanders *et al.*, 1999.

En un experimento en donde se expusieron protoplastos a temperaturas bajas (10-15 °C) con una solución circulante, el  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$  se incrementó en un 64% de los protoplastos analizados. Dependiendo de la restitución del nivel inicial de  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$ , tres tipos de cinéticas fueron obtenidas en estos protoplastos: 1) en 21% de los protoplastos,  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$  se incrementó a un máximo en los primeros 10-20 s de iniciada la disminución de la temperatura, seguida por una disminución rápida; 2) en 11% de los protoplastos, el  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$  incrementó y disminuyó algo lento; y 3) en 32% se obtuvo un incremento constante de  $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cit}}$  después del inicio de la disminución de la temperatura (Sebastiani *et al.*, 1999).

El Ca está involucrado en el crecimiento polarizado, mitosis y movimiento citoplásmico; en concentraciones relativamente altas en el citoplasma (1 - 10 mM) inhibe el crecimiento (Hepler y Wayne, 1985).

El NaCl disminuye el paso del agua a través de la membrana y raíces por la reducción de la actividad de canales de agua. La función del Ca para disminuir el estrés por NaCl podría estar relacionado con la función de éstos (Carbaval *et al.*,

2000); la presencia de iones K y en particular Ca disminuyen la entrada de  $\text{Na}^+$  a las células de las plantas, y en consecuencia, disminuyen el daño por  $\text{Na}^+$  y de esta manera, evitan la reducción de la producción (Jacoby, 1999).

El Ca está implicado en la función del floema: la entrada de Ca en los tubos cribosos de *Fabaceae* estimula la dispersión rápida y reversible de la P-proteína cristalóide para obstruir los poros del plato criboso. No se sabe aún si este fenómeno está estrictamente limitado a las *Fabaceae* o si otras familias tienen mecanismos similares, tal vez involucrando a otras P-proteínas o platidios. La concentración de Ca libre en tubos cribosos de *Ricinus communis* es significativamente superior a la encontrada en los tejidos circundantes, y han sido detectadas en la savia del floema de arroz kinasas dependientes de Ca. Se ha propuesto que canales de Ca podrían ser activados durante heridas o ataque de patógenos facilitando la entrada de Ca a los tejidos del floema. También se ha detectado una proteína que se liga con el Ca, diferente a la calmodulina, en los exudados de floema de *Cucurbita maxima* que podría estar asociada con la función de la P-proteína (Eckardt, 2001).

## **Función del calcio en la estructura de la célula**

El Ca funciona predominantemente como componente estructural en las paredes celulares y en mantener la integridad del plasmalema; la deficiencia de este nutrimento incrementa la permeabilidad de la membrana, la disolución de la lámina media y los cambios asociados con la pared celular (Gislerød, 1999). La mayor parte del Ca que entra en la planta es acumulado en las paredes celulares y membranas. En la pared celular, la acumulación se facilita por la unión con los polímeros de pectina, particularmente de la lámina media, para formar una red de pared celular que incrementa la fuerza mecánica (Tzoutzoukou y Bouranis, 1997; Gerasopoulos y Chebli, 1999).

En contraste con los demás macronutrientes, una alta proporción del calcio total en los tejidos de la planta están frecuentemente localizado en las paredes celulares debido a la gran cantidad de sitios de unión encontradas en éstas, así como, por el reducido transporte del mismo al citoplasma. En la lámina media se encuentra unido a los grupos carboxilo de los ácidos poligalacturónicos (pectinas) en una forma relativamente intercambiable. En plantas dicotiledóneas, las cuales tienen una alta capacidad de intercambio de cationes (CIC), más de 50% del calcio total se encuentra unido a los pectatos. En frutos de manzano, el Ca unido a las paredes celulares representa aproximadamente 90% (Marschner, 2002).

El Ca constituye un elemento estructural en la arquitectura de la membrana: los puentes electrostáticos formados por el Ca y componentes de la capa lipídica de la membrana permiten el anclaje y estacionalidad de las proteínas integrales. La estabilidad de la membrana, microviscosidad y el estado de la fase lipídica pueden ser controlados por el Ca. Los enlaces electrostáticos formados entre

los grupos  $^{-}O-P-OH$  de las cabezas hidrofílicas de los fosfolípidos inducen a cambios estructurales de la membrana con efectos fisiológicos. Los puentes electrostáticos mediados por el Ca entre las proteínas y los lípidos de las membranas pueden tener las siguientes posibilidades: uniones fosfolípido-fosfolípido, entre los fosfolípidos de la misma membrana; uniones fosfolípido-proteína, entre los fosfolípidos de la membrana y las colas carboxílicas de las proteínas transmembranales, con lo cual se reduce su movilidad; y uniones proteína-citoesqueleto (Leshem *et al.*, 1992).

El Ca preserva la integridad de la membrana de dos maneras: una, al retrasar los cambios en los lípidos que la conforman debidos a la senescencia; y otra, por el incremento de los procesos de reestructuración (Gerasopoulos y Chebli, 1999).

La presencia de Ca en el protoplasto (en concentraciones milimolares) incrementa las uniones entre la pared celular y el plasmalema, y actúa como protección contra iones disruptivos tales como el  $H^{+}$  o  $Na^{+}$  (Clarkson y Hanson, 1980; Palta, 1996).

Si bien otros cationes pueden reemplazar el Ca de los sitios de unión, ellos no son capaces de reemplazar la función de éste en la estabilización de la membrana. La ausencia de Ca en la membrana hace que se vuelva porosa y los solutos se pierdan del citoplasma. Con deficiencias de Ca hay una desintegración de la estructura de la membrana. Los desórdenes ocurren primeramente en los tejidos meristemáticos como en el ápice de la raíz, puntos de crecimiento de las partes altas de las plantas y órganos de almacenamiento (Kirkby y Pilbeam, 1984).

La deficiencia de Ca modifica la acción selectiva de cationes, induce cambios ultraestructurales y altera el

proceso relacionado con la fusión del plasmalema, también, causa la separación de la fase fosfolipídica en membranas artificiales (Marmé, 1983).

### Efecto de una elevada concentración de calcio en las plantas

El Ca es un catión relativamente no tóxico en grandes cantidades y las plantas pueden adaptarse a un intervalo amplio de suministro. La toxicidad aparece lentamente y, por lo general, puede ser atribuido por un efecto indirecto donde intervienen otros iones (Hanson, 1984; Nonami *et al.*, 1995).

Entre los efectos que se pueden presentar en las plantas cuando son sometidas a concentraciones altas de calcio son: detención del crecimiento con base en impedir la extensión de la pared celular, rigidez de la membrana celular y se incrementan los depósitos insolubles en paredes y vacuolas (Hanson, 1984).

El incremento en el suministro de Ca, en la mayoría de las especies, aumenta la producción de cristales de oxalato de calcio (Cuadro 3). En algunas especies el oxalato de calcio podría representar la forma dominante del Ca (como en las hojas maduras del betabel) (Marschner, 2002).

En las hojas de las plantas que reciben altas concentraciones de Ca durante el crecimiento o en condiciones de

alta intensidad luminosa, la mayor proporción del material de pectato existente es como pectato de calcio. Esto hace que los tejidos sean altamente resistentes a la degradación por las poligalacturonasas.

La concentración alta de  $Ca^{2+}$  de manera que rebasa la tolerancia fisiológica, disminuye la fotosíntesis y la disrupción de los flujos de  $K^+$  (Marschner, 2002).

### CONCLUSIÓN

El estudio del calcio desde el punto de vista de la fisiología vegetal es fundamental para comprender con mayor precisión el papel que juega en el desarrollo y producción de cultivos, lo cual permite, el diseño de metodologías en las cuales se puedan aplicar los conocimientos generados en virtud de mejorar la respuesta de las plantas y repercuta en el incremento de las cosechas y la calidad de las mismas.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el financiamiento otorgado por el Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP) a través del proyecto de investigación con número de folio UAEMOR-PTC-167.

Cuadro 3. Suministro de calcio y producción de compuestos unidos con este elemento en relación con la concentración total en plantas de betabel joven.

Unión del calcio con otras moléculas	Concentración de calcio	
	0.33	5.0
	----- me L <sup>-1</sup> -----	
En solución acuosa	27	19
Pectatos	51	31
Fosfatos	17	19
Oxalatos	4	25
Otros	1	6

## LITERATURA CITADA

- Anil, V. S. and K. Sankara R. 2001. Calcium-mediated signal transduction in plants: A perspective on the role of  $\text{Ca}^{2+}$  and CDPKs during early plant development. *J. Plant Physiol.* 158: 1237-1256.
- Bush, D. S. 1995. Calcium regulation in plant cells and its role in signaling. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46: 95-122.
- Carbaval, M., A. Cerdá, and V. Martínez. 2000. Does calcium ameliorate the negative effect of NaCl on melon root water transport by regulating aquaporin activity?. *New Phytol.* 145: 439-447.
- Clarkson, D. T. 1984. Calcium transport between tissues and its distribution in the plant. *Plant Cell Environ.* 7: 449-456.
- Eckardt, N. A. 2001. A calcium-regulated gatekeeper in phloem sieve tubes. *Plant Cell* 13: 989-992.
- Gerasopoulos, D. and B. Chebli. 1999. Effects of pre- and postharvest calcium applications on the vase life of cut gerberas. *J. Hort. Sci. Biotech.* 74: 78-81.
- Hanson, J. B. 1984. pp. 149-208. *In: P. B. Tinker and A. Läuchli (eds.). Advances in plant nutrition. Vol 1. Praeger. United States of America.*
- Hepler, P. K. and R. O. Wayne. 1985. Calcium and plant development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36: 397-439.
- Jacoby, B. 1999. Mechanisms involved in salt tolerance of plants. pp. 97-123. *In: M. Passarakli (ed.). Handbook of plant and crop stress. 2<sup>nd</sup> ed. Marcel Dekker. New York, United States of America.*
- Jones, J.B. Jr., B. Wolf, H.A. Mills. 1991. *Plant analysis handbook.* Micro-Macro Publishing. Athens, GA, USA. 213 p.
- Kirkby, E. A. and D. J. Pilbeam. 1984. Calcium as a plant nutrient. *Plant Cell Environ.* 7: 397-405.
- Leshem, J. Y., R. L. Shewfelt, C. M. Wilmer, and O. Pantoja. 1992. Plant membranes: a biophysical approach to structure, development and senescence. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands.
- Marmé, D. 1983. Calcium transport and function. pp. 599-625. *In: A. P. Göttingen and M. H. Zimmermann (eds.). Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Volume 15 B. Springer-Verlag. Berlin, Germany.*
- Marschner, H. 2002. Mineral nutrition of higher plants. 2nd. ed. Academic Press. London, England.
- Nonami, H., K. Tanimoto, A. Tabuchi, T. Fukuyama and Y. Hashimoto. 1995. Salt stress under hydroponic conditions causes changes in cell wall extension during growth. *Acta Hort.* 396: 91-98.
- Pandey, S., S. B. Tiwari, K. C. Upadhyaya, and S. K. Sopory. 2000. Calcium signaling: linking environmental signals to cellular functions. *Crit. Rev. Plant Sci.* 19: 291-318.
- Robson, A. D. and M. G. Pitman. 1983. Interactions between nutrients in higher plants. pp 147-180. *In: A. Läuchli and R. L. Bielek (edit.). Inorganic plant nutrition. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series, Volume 15 A. Springer-Verlag. Berlin, Germany.*
- Sanders, D., C. Brownlee, and J. F. Harper. 1999. Communicating with calcium. *Plant Cell* 11: 691-706.
- Sebastiani, L., S. Lindberg and, C. Vitagliano. 1999. Cytoplasmic free  $\text{Ca}^{2+}$  dynamics in single tomato (*Lycopersicon esculentum*) protoplasts subjected to chilling temperatures. *Physiol. Plant.* 105: 239-245.
- Tzoutzoukou, C.G. and D. L. Bouranis. 1997. Effect of preharvest application of calcium on the postharvest physiology of apricot fruit. *J. Plant Nutr.* 20: 295-309.
- Webb, M. A. 1999. Cell-mediated crystallization of calcium oxalate in plants. *Am. Soc. Plant Physiol.*
- White, P. J. 2000. Calcium channels in higher plants. *Biochim. Biophys. Acta* 1465: 171-189.
- White, P. J. 2001. The pathways of calcium movement to the xylem. *J. Exp. Bot.* 52: 891-89



