

WŁODZIMIERZ BREŚ
Akademia Rolnicza w Poznaniu

ZAMIERANIE LIŚCI SAŁATY ZWIJAJĄCYCH GŁÓWKĘ (LATEX TIPBURN)

Zamieranie liści sałaty zwijających główkę (*Latex tipburn*) nie jest problemem nowym. Liczba roślin z objawami choroby jest znacznie mniejsza w produkcji polowej niż przy uprawie pod osłonami. Symptomy podobne do tej choroby wykazują także: kalafior [29, 37, 38], kapusta głowiasta [32, 33], kapusta brukselska [28], truskawki [11].

Latex tipburn w sałacie objawia się jako nekroza brzegowa najmłodszych, wewnętrznych liści. Nekroza brzegowa widoczna jest zwykle na szczycie liścia, rzadziej na brzegach bocznych. W miejscach porażonych możliwa jest infekcja wtórna przez patogeny. W uprawie polowej objawy *tipburn* pojawiają się stosunkowo późno, tj. w fazie dobrze już rozwiniętej główki, krótko przed osiągnięciem dojrzałości zbiorczej. W uprawie pod osłonami symptomy tej choroby fizjologicznej pojawiają się znacznie wcześniej, zwykle tuż przed formowaniem się główki lub w początkowej fazie jej tworzenia.

Zamieranie brzegów blaszki jest poprzedzone ciemnieniem nerwów dochodzących do krańców liścia. Ta zmiana koloru spowodowana jest powiększeniem rurek mlecznych (mleczników) na skutek wzrostu ciśnienia turgorowego wewnątrz systemu mlecznego, a następnie jego uszkodzenia. Z pękniętych rurek mleczko (*latex*) wypływa do otaczającej go tkanki, powodując zniszczenie parenchymy oraz zatkanie ksylemu. Kolejny etap to koagulacja lateksu w obrębie systemu mlecznego pomiędzy pęknięciem a brzegiem blaszki liściowej [31].

Komórki brzegowe oddzielone na skutek uszkodzenia mleczników szybko tracą turgor. Komórki miękiszu zieleniowego zamierają – pojawia się nekroza. Jeżeli uszkodzenie systemu mlecznego dotyczy drobniejszych nerwów, mleczko rozlewa się na powierzchni liścia niszcząc tylko przyległe komórki miękiszu zieleniowego. Dlatego też może nie wystąpić brzegowa nekroza blaszki liściowej, ale rozwój wierzchołka liścia jest zakłócony. W rezultacie ma miejsce niewielkie zdeformowanie tego organu [13]. Bezpośrednia przyczyna zamierania komórek w tkance nie jest dokładnie poznana. Prawdopodobnie utrata łączności między membranami jest początkowym stadium w rozwoju uszkodzeń. Pojawienie się *latex tipburn* jest kojarzone z niedoborami Ca w roślinie. Wapń odgrywa ważną rolę w funkcjonowaniu membran. Van Steveninck [43] wykazał, że usunięcie Ca^{+2} z membran zwiększa ich przepuszczalność. Läuchli i Epstein [24] stwierdzili migrację jonów potasowych z odciętych korzeni kukurydzy do otaczającego je roztworu, który nie zawierał jonów wapniowych. Nadmierna przepuszczalność membran, widoczna jako wilgotnienie i gwałtowne przemieszczanie jonów potasowych z komórek w czasie wczesnej fazy

rozpadu tkanki, jest charakterystyczna dla niedoboru Ca w jabłku [3]. Dzięki obecności wapnia w membranach komórkowych ograniczona jest więc dyfuzja jonów oraz utrzymywany mechanizm selektywnego pobierania jonów [19].

Przyczyny zamierania liści sałaty zwijających główkę

Związek między występowaniem tipburn a zaburzeniami w gospodarce wapniowej rośliny został udowodniony wielokrotnie. Thibodeau i Minotti [44], stosując roztwory azotanu wapniowego i chlorku wapniowego do oprysku sałaty, nie dopuścili do pojawienia się tej choroby, natomiast użycie octanu sodowego, cytrynianu trójsodowego i szczawianu sodowego oraz szczawianu amonowego stymulowało jej pojawienie się. Szczególnie szybkie występowanie zaburzeń zanotowane po oprysku szczawianem amonowym związane było z redukcją stężenia Ca w tkance na skutek wytworzenia się w komórkach nierozpuszczalnego szczawianu wapniowego. Wg Borkowskiego i Ostrzyckiej [10] oprysk sałaty roztworem chlorku wapniowego lub azotanu wapniowego ogranicza pojawienie się latex tipburn, natomiast sprzyja pojawieniu się „suchego” tipburn. Odmienne wyniki uzyskał Rosen [37] w przypadku dolistnego stosowania chlorku wapniowego oraz chelatu wapniowego w uprawie kalafiora. Żaden z zastosowanych oprysków nie wpłynął na liczbę roślin z tipburn. Liczne badania potwierdzają natomiast, że zawartość Ca w tkance porażonej jest wyraźnie niższa w porównaniu z nie porażoną częścią liścia [12, 37, 42].

Wapń pobierany jest przez rośliny na drodze dyfuzji przez włókniki korzeniowe. Korkowacenie endodermy uniemożliwia przemieszczanie się Ca do rośliny [40]. Udowodniono, że jony Ca^{+2} są transportowane do komórek roślinnych w sposób bierny [27]. Indukowany działaniem bodźców zewnętrznych transport jonów Ca^{+2} do komórki jest konsekwencją przejściowego wzrostu przepuszczalności błon komórkowych [30]. Wnikanie jonów wapniowych zachodzi poprzez selektywnie działające pory – kanały wapniowe. Otwarcie lub zamknięcie kanałów uzależnione jest od potencjału membranowego. Większość wewnętrznej puli Ca występuje w postaci związanej z białkami błon plazmatycznych, jak również z nieorganicznymi i organicznymi anionami. Wapń odgrywa ważną rolę w strukturalnej integracji plazmalemy i ściany komórkowej. W przypadku deficytu wapnia błony komórkowe tracą swoje własności półprzepuszczalne [25]. Regulacja poziomu wolnych jonów Ca^{+2} w cytoplazmie następuje przez udział aktywnych Ca^{+2} – pomp, zlokalizowanych w plazmalemie i błonach organelli komórkowych [36]. Aktywność Ca^{+2} – ATPaz włączonych w funkcjonowanie Ca^{+2} – pomp, regulowana jest poprzez kalmodulinę – niskocząsteczkowe białko regulatorowe [5]. Kalmodulina wchodzi w odwracalne interakcje z Ca^{+2} tworząc kompleks białko–Ca, który z jednej strony modyfikuje aktywność enzymów, z drugiej zaś podlega regulacji przez zmiany stężenia Ca^{+2} w komórce. Najobficiej występuje ona w młodszych, dzielących się i rosnących komórkach tkanek etiolowanych oraz w aktywnych fotosyntetycznie tkankach roślin zielnych [39].

Wapń przemieszczany jest w roślinie przez ksylem. Najwięcej Ca^{+2} gromadzi się w tkance o największej intensywności transpiracji. Młode liście sałaty okryte liśćmi starszymi mają ograniczoną transpirację. Tym samym koncentracja wapnia w liściach młodszych jest mniejsza niż w liściach starszych [42]. Okrycie liścia folią aluminiową, a przez to ograniczenie transpiracji i przemieszczenia Ca, miało podobny skutek w badaniach prowadzonych przez Barta i Tibbittsa [2].

Wielu badaczy wskazuje na związek wilgotności względnej powietrza i tipburn. Wg Colliera i Tibbittsa [14] zmniejszenie wilgotności względnej powietrza w czasie dnia oraz podwyższenie wilgotności względnej w nocy ogranicza występowanie zaburzeń w gospodarce wapniem sałaty. Rezultaty tych badań są zbieżne z wynikami uzyskanymi przez Palzkill i innych [32]. W warunkach wysokiej wilgotności względnej powietrza przy niskiej temperaturze, transpiracja roślin jest wyraźnie zmniejszona. Ilość dostarczanego do liścia Ca jest więc znacznie mniejsza, a często niewystarczająca.

W doświadczeniach wazonowych prowadzonych w warunkach kontrolowanych badano także wpływ temperatury strefy korzeniowej na pojawienie się brzegowej nekrozy liści w sałacie. Utrzymywanie temperatury powyżej 23°C spowodowało niewielkie tylko zmniejszenie liczby roślin z tipburn w porównaniu z temperaturą 15°C [14]. W uprawie hydroponicznej (NFT – cienkwarstwowe kultury przepływowe) zróżnicowanie temperatury roztworu nie wpłynęło na liczbę roślin porażonych [4, 41].

Istotnym czynnikiem wpływającym na pojawienie się tipburn jest światło. Tibbitts i Rao [45] oraz Schlaghauer i inni [41] udowodnili, że im dłuższy dzień i większa intensywność światła (sztuczne oświetlenie), tym większy plon sałaty, ale jednocześnie tym większa liczba roślin porażonych. Można więc zgodzić się z sugestią Tibbittsa i Rao [45] oraz Coxa i innych [17], że gwałtowny przyrost tkanki sprzyja pojawieniu się tipburn. Ograniczenie wzrostu roślin na skutek zastosowania inhibitorów powoduje wyraźne zmniejszenie masy sałaty oraz liczby roślin z brzegową nekrozą liści [6, 15]. Regulatory wzrostu są więc kolejnym czynnikiem związanym z tipburn.

Wg Crispa i innych [16] zawartość auksyn wzrasta w brzegowej części liścia krótko przed pojawieniem się symptomów choroby, natomiast według Bangertha [3] wysoki poziom auksyn sprzyja transportowi wapnia w roślinie. Lau i Yang [23] sugerują, że interakcja jonów wapniowych i cytokinin stymuluje syntezę etylenu, który ogranicza pojawienie się tipburn na sałacie. Przeprowadzone w Instytucie Warzywnictwa w Skierniewicach doświadczenia dowiodły, że spryskiwanie roślin roztworem NAA (kwas α -naftylooctowy) istotnie ogranicza zamieranie liści zwijających główkę w uprawie sałaty [7, 9]. Mechanizm działania NAA polega prawdopodobnie na obniżeniu poziomu IAA (kwas indoloctowy) w roślinach, na skutek zwiększenia aktywności IAA oksydaz [8].

W badaniach Itai i Vaadia [16] stwierdzono, że stres wodny powoduje obniżenie produkcji cytokinin w korzeniach *Nicotiana rustica*. Wg Poovaiaha i Leopolda [35] oraz Poovaiaha [34] Ca może znacznie modyfikować działanie każdego z dotychczas poznanych pięciu hormonów.

Jak już wspomniano, zaburzenia w pobieraniu oraz w przemieszczaniu Ca są ściśle związane z pojawieniem się tipburn na liściach sałaty. Istotną rolę odgrywa tu parcie korzeniowe i transpiracja. Wysoka koncentracja składników pokarmowych w strefie korzeniowej obniża parcie korzeniowe, co może powodować pojawienie się tipburn [18]. W uprawie hydroponicznej ryzyko występowania tego zaburzenia fizjologicznego może być wyraźnie obniżone dzięki zastosowaniu pożywki o niskiej zawartości anionów [47]. Jednakże wg Benoita i Ceustermansa [4] obniżenie stężenia pożywki w NFT w uprawie wiosennej z 3 do 2 mS nie wpłynęło na obniżenie liczby roślin porażonych. W uprawie jesiennej, stosując roztwory o różnym stężeniu (wyższym i niższym, stałym i zmiennym), najwyższy plon oraz najmniejszą liczbę roślin z tipburn zanotowano przy stężeniu 2 mS. Wg tych samych autorów rodzaj soli wapniowej użyty do sporządzania pożywki w NFT nie wpłynął modyfikująco na liczbę roślin porażonych. Również poziom Ca w pożywce nie wpływa na zróżnicowanie liczby roślin z tipburn [4, 41, 47].

Nie stwierdzono także zależności między formą azotu w pożywce oraz stosunkiem jonów NO_3 do NH_4 a tipburn [47]. Odmienny wynik otrzymał Wiebe [46] przy uprawie sałaty gruntowej – amonowa forma azotu bardziej sprzyjała pojawieniu się zaburzeń w pobieraniu Ca niż forma azotanowa. Warto również podkreślić, że w NFT stosunek jonów K:Ca:Mg nie wpływa na liczbę roślin z objawami tipburn [47]. Wielu badaczy zwraca uwagę na związek między zawartością różnych jonów w roślinie a podatnością na zaburzenia w gospodarowaniu wapniem sałaty uprawianej w glebie lub podłożach ogrodnich. Stwierdzono wyższą koncentrację Ca oraz niższą Mg i Na w roślinach nie porażonych w stosunku do zawartości tych składników w sałacie z objawami tipburn [1, 42]. Zwiększenie zawartości Mg przy jednoczesnym niedoborze Ca w roślinie nie zapewnia stabilizacji struktur membran komórkowych [43]. Wpływ sodu nie jest bezpośrednio związany z niedostatkami Ca, ale wg Lapiny i innych [22] może być wyjaśniony w ten sposób, że Na zaburza funkcjonowanie komórek roślinnych, powodując nabrzmienie chloroplastów i plastydów, co może wywołać nekrozę. Kontrowersyjne są wyniki badań dotyczące wpływu odżywienia potasem na zaburzenia w gospodarce wapniem roślin. Wg Colliera i Huntingtona [12] wyższe nawożenie potasem, a w konsekwencji wyższy stopień odżywienia tym składnikiem, nie wpłynęło na zmniejszenie liczby roślin porażonych, natomiast wg Borkowskiego i Ostrzyckiej [10] powoduje wzrost liczby roślin porażonych. Na podstawie pracy Ferguson i Dróbaka [19] można wyróżnić dwie kategorie deficytu Ca w roślinie. W pierwszym przypadku rezultatem niskiego poziomu wapnia lub zaburzenia równowagi jonowej jest bezpośredni wpływ niedostatku Ca na strukturę komórki i jej funkcjonowanie natychmiast, gdy wapń osiągnie nieodpowiednią koncentrację lub gdy pojawi się zachwianie równowagi jako rezultat wysokiej koncentracji takich jonów jak Mg^{+2} , K^+ , H^+ . Do drugiej kategorii zaliczymy przypadek, w którym tkanka mimo niskiego poziomu Ca początkowo nie wykazuje typowych objawów niedoboru. Dopiero pojawienie się dodatkowych, specyficznych uwarunkowań fizjologicznych powoduje ujawnienie zatajonego dotychczas deficytu wapnia. Podatność sałaty na tipburn wiąże się z jej genotypem. W licznych doświadczeniach porównawczych wykazano, że w identycznych warunkach niektóre odmiany nie wykazują w ogóle objawów zaburzeń gospodarki wapniem lub też objawy te dotyczą

niewielkiej części uprawianych roślin [17, 41]. Przykładem takiej odmiany może być Grand Rapid [1, 41]. Jednakże wg Colliera i Tibbittsa [13] uprawa w warunkach kontrolowanych różnych odmian sałaty nie zawsze potwierdza ich odporność. Według ww. autorów nie ma odmian odpornych, natomiast są odmiany mniej lub bardziej tolerancyjne, w zależności od panujących warunków uprawy.

Typowe, wydawałoby się, objawy tipburn bywają jednak czasami mylone z zaburzeniami wywołanymi przez wirusy: LYNV – wirus nekrotyczny żółtaczkii sałaty i LMV – wirus mozaiki sałaty [21].

Na zakończenie warto przypomnieć, że przy groźbie wystąpienia omawianej choroby fizjologicznej poleca się obfite opryskiwanie sałaty Pomonitem, stosując 10 cm³ tego preparatu na 40 dm³ wody. Wykonanie oprysku roztworem o wyższym stężeniu Pomonitu (50 mg NAA) przy pochmurnej pogodzie wczesną wiosną powoduje opóźnienie wiązania główek [8].

LITERATURA

- [1] Ashkar S. A., Ries S. K.: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1971, 96 (4): 448–452. Lettuce tipburn as related to nutrient imbalance and nitrogen composition.
- [2] Barta D. J., Tibbitts T. W.: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1986, 111 (3): 413–416. Effects of artificial enclosure of young lettuce leaves on tipburn incidence and leaf calcium concentration.
- [3] Bengert F.: Annu. Rev. Phytopathol. 1979, 17, 97–122. Calcium – related physiological disorders of plants.
- [4] Benoit F., Ceustermans N.: Soilles culture. 1986, 2 (1): 5–17. Survey of a decade of research (1974–1984) with nutrient film technique (NFT) on glasshouse vegetables.
- [5] Biały J., Lechowski Z.: Wiad. botaniczne 1990, 34 (4): 11–30. Rola wapnia w funkcjonowaniu systemów informacyjnych komórki roślinnej.
- [6] Borkowski J.: Acta Agrob. 1975, 28, 253–262. Influence of new synthetic growth regulators RW₃, RW₁₃ and RW₁₄ on the growth, yield and health of lettuce in the glasshouse.
- [7] Borkowski J.: Proc. of Plant Growth Regulators. III International Symposium of Plant Growth Regulators. Varna 1981: 743–750. Influence of alpha-naphtalenacetic acid (NAA) and the pH of the substrate on the occurrence of latex tipburn (a physiological disorder) and the yield of lettuce.
- [8] Borkowski J.: Mat. Sympozjum Ochrona Roślin Warzywnych pod osłonami. Inst. Warzywnictwa, Skierniewice 1988: 115–129. Przyczyny niektórych zaburzeń fizjologicznych u pomidorów i sałaty uprawianych pod osłonami.
- [9] Borkowski J., Bereśniewicz A.: Biuletyn Warzywniczy 1985, 28: 9–26. Wpływ wapnowania kredą i popiołem z węgla brunatnego oraz opryskiwań kwasem alfa-naftylooctowym na plon i występowanie zaburzeń fizjologicznych sałaty.
- [10] Borkowski J., Ostrzycka J.: Acta Hort. 1973, 29: 327–329. The control of blossom – end rot of tomato and tipburn in lettuce by using the proper fertilization.
- [11] Bradfield E. G., Guttridge C. G.: Ann. Bot. 1979, 42: 363–372. The dependence of calcium transport and leaf tipburn in strawberry on relative humidity and nutrient solution concentration.
- [12] Collier G. F., Huntington V. C.: Scientia Hort. 1983, 21: 123–128. The relationship between leaf growth, calcium accumulation and distribution, and tipburn development in field – grown butterhead lettuce.
- [13] Collier G. F., Tibbitts T. W.: Hort. Reviews 1982, 4: 49–65. Tipburn in lettuce.
- [14] Collier G. F., Tibbitts T. W.: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1984, 109 (2): 128–131. Effects of relative humidity and root temperature on calcium concentration and tipburn.

- [15] Corgan J. N., Cotter D. J.: Hort Science 1971, 6: 19–20. The effects of several chemical treatment on tipburn of head lettuce.
- [16] Crips P., Collier G. F., Thomas T. H.: Scientia Hort. 1976, 5: 215–226. The effect of boron on tipburn and auxin activity in lettuce.
- [17] Cox E. F., Mc Kee J. M. T., Dearmann A. S.: J. Hort. Sci. 1976, 51: 297–309. The effect of growth rate on tipburn occurrence in lettuce.
- [18] Ende J. van den, Koornneef P., Sonnevelde C.: Neth J. Agric. Sci. 1975, 23, 181–190. Osmotic pressure of the soil solution: Determination and effects on some glasshouse crops.
- [19] Ferguson J. B., Dróbak B. K.: Hort Science 1988, 23 (2): 262–266. Calcium and the regulation of plant growth and senescence.
- [20] Itai Ch., Vaadia Y.: Plant Physiol. 1971, 47: 87–90. Cytokinin Activity in Water – stressed shoots.
- [21] Lahoz E., Alioto D., Jengo C., Rogozzino A.: Informatore Fitopatologica 1987, 1: 47–51. La malattia fisiologiche e virali della lattuga in Lazio e Campania.
- [22] Lapina L. P., Popov B. A., Strogonov B. P.: Sov. Plant. Physiol. 1968, 15, 890–894. Effect of isoosmotic concentration of NaCl, Na₂SO₄ and dextran on the structure of chloroplasts.
- [23] Lau O. L., Yang S. F.: Plant Physiol. 1975, 55: 738–740. Interaction of kinetin and calcium in relation to their effect on stimulation of ethylene production.
- [24] Laüchli A., Epstein K.: Plant Physiol. 1970, 45: 639–641. Transport of potassium and rubidium in plant roots. The significans of calcium.
- [25] Marinos N. G.: Am. J. Bot. 1962, 49: 834–841. Studies on submicroscopic aspects of mineral deficiencies. I. Calcium deficiency in the shoot apex of barley.
- [26] Marschner A., Ossenbergh-Neuhaus H.: Z. Pflanzenphysiol. 1977, 85: 29–44. Effect of 2, 3, 5 -trüodobenzoic acid /TIBA I on calcium translocation and cation exchange capacity in sunflower.
- [27] Mettler J. J., Leonard R. T.: Plant Physiol. 1979, 63: 183–190. Ion transport in isolated protoplast from tabacco suspension cells. I. General characteristics.
- [28] Meynard D. N., Barker A. V.: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1972, 97: 789–792. Internal browning of brusseles sprouts: calcium deficiency disorder.
- [29] Meynard D. N., Warner D. C., Howell J. C.: Hort Science 1981, 16 (2): 193–195. Cauliflower leaf tipburn a calcium deficiency disorder.
- [30] Nischizuka Y.: Nature 1984, 308: 693–698. The role of protein kinase C in cell surface signal transduction and tumor promotion.
- [31] Olson K. C., Tibbitts T. W., Struckmeyer B. E.: Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1967, 91: 377–385. Morfology and significance of laticifer rupture in lettuce tipburn.
- [32] Palzkill D. A., Tibbitts T. W., Struckmeyer B. E.: Hort Science 1980, 15 (5): 659–660. High relative humidity promotes tipburn on young cabbage plants.
- [33] Palzkill D. A., Tibbitts T. W., Williams P. H.: J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1976, 101 (6): 645–648. Enhancement of calcium transport ti inner leaves of cabbage for prevention of tipburn.
- [34] Poovaiah B. W.: Hort Science 1988, 23 (2): 267–271. Molecular and cellular aspects of calcium action in plants.
- [35] Poovaiah B. W., Leopold A. C.: Plant Physiol. 1974, 54: 289–293. Hormone – solute interactions in the lettuce hypocotyl hook.
- [36] Poovaiah B. W., Veluthambi K.: The role of calcium and calmoduline in hormone action in plants: importance of protein phosphorylation. W: A. J. Trewavas (ed), Molecular and celular aspects of calcium in plant development 1986, 104: 83–90. Plenum Press, New York.
- [37] Rosen C. J.: Hort Science 1990, 25 (6): 660–663. Leaf tipburn in cauliflower as affected by cultivar, calcium sprays, and nitrogen nutrition.
- [38] Rosen C. J., Buchite H. J., Ahlstrand G. G.: J. Plant Nutr. 1987, 10: 1925–1934. Cauliflower response to gypsum on a coarse – textured soil: Relationship between tipburn and leaf nutrient distribution.
- [39] Sączyńska V.: Postępy biochemii 1989, 35: 89–108. Kalmodulina i jej rola w regulacji metabolizmu komórki roślinnej.

- [40] Scaife M. A., Clarkson D. T.: *Plant and Soil* 1978, 50: 723–725. Calcium related disorders in plants – a possible explanation for the effect of weather.
- [41] Schlaghauser B. E., Holcomb E. J., Orzolek M. D.: *Appl. Agric. Res.* 1987, 2 (2): 124–129. Effects of supplementary light, solution heating, and increased solution Ca levels on lettuce production in the nutrient film technique.
- [42] Sonneveld C., Mook E.: *Plant and Soil* 1983, 75: 29–40. Lettuce tipburn as related to the cation contents of different plant parts.
- [43] van Steveninck R. F. M.: *Physiol. Plant.* 1965, 18: 54–69. The significance of calcium on the apparent permeability of cell membranes and the effects of substitution with other divalent ions.
- [44] Thibodeau P. O., Minotti P. L.: *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1969, 94 I 4 I: 372–376. The influence of calcium on the development of lettuce tipburn.
- [45] Tibbitts T. W., Rao R. R.: *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1966, 93: 454–461. Light intensity and duration in the development of lettuce tipburn.
- [46] Wiebe H. J.: *Gartenbauwissenschaft* 1967, 32: 375–385. Investigations of tipburn on lettuce.
- [47] Willumsen J.: *ISOSC Proceedings* 1984, : 777–791. Nutritional requirements of lettuce in water culture.