

Proefstation voor de Bloemisterij
Linnaeuslaan 2a
1431 JV Aalsmeer (tel. 02977-26151)

Invloed van de worteltemperatuur op
de groei en ontwikkeling van planten
- Literatuurstudie -

Rapport nr. 19

juli 1984
Ir. J. Vogelesang
Proefstation Aalsmeer

Dit rapport wordt u toegestuurd na storting van f. 7,50 op giro 174855 ten
name van Proefstation Aalsmeer onder vermelding: Rapport nr. 19.



VOORWOORD

Deze literatuurstudie is verricht in het kader van het onderzoek naar toepassingsmogelijkheden voor het gebruik van rest- en afvalwarmte als verwarmingsbron in de glastuinbouw. Het gebruik van deze zogenaamde laagwaardige warmte biedt de mogelijkheid de warmte dicht bij het gewas te brengen, met name in de wortelzone. Kennis omtrent de invloed van de worteltemperatuur in relatie tot de luchttemperatuur op de groei en ontwikkeling van planten is daarom noodzakelijk.

INHOUD

	pag.
1. Inleiding	3
2. Invloed van de worteltemperatuur op de verschillende processen in de plant	4
2.1. Fotosynthese	4
2.2. Respiratie van de wortels	4
2.3. Wateropname	4
2.4. Watertransport en transpiratie	4
2.5. Mineralenvoorziening	4
2.6. Transport van assimilaten	5
2.7. Groeiregulatoren	5
3. De invloed van de worteltemperatuur op de groei en ontwikkeling van groente- en bloemisterijgewassen	6
3.1. Inleiding	6
3.2. Snijbloemen	6
3.3. Potplanten	9
3.4. Groentegewassen	11
4. Discussie	16
5. Literatuurlijst	20

1. Inleiding

Het is bekend dat de belangrijkste functie van de spruit de produktie en verdeling van assimilaten is die via de fotosynthese in de groene delen van de plant gevormd worden. Het stengellichaam zorgt voor het transport van assimilaten en van door het wortelstelsel opgenomen water en mineralen.

Een belangrijke functie van het wortelstelsel is de opname van water en mineralen. Wortels fungeren als een sink voor de assimilaten die in de spruit gevormd zijn. Verder is bekend dat er in de wortels groeiregulators gevormd worden zoals cytokininen, gibberellinen en andere belangrijke synthese producten.

In een constant milieu is er normaal gesproken een logaritmisch lineaire relatie tussen het spruitdrooggewicht en het worteldrooggewicht; er is dan sprake van een constante source-sink relatie. Omgevingsfactoren hebben invloed op de verdeling van de droge stof over de spruit en de wortel. De spruit-wortelverhouding verandert ook tijdens de ontwikkeling van de plant. Terwijl tijdens de vegetatieve groei de gewichtstoename van spruit en wortel parallel verloopt, treedt bij de overgang naar het generatieve stadium hierin een duidelijke verandering op: de spruitgroei gaat normaal door, terwijl het worteldrooggewicht afneemt (Scott Russell, 1977).

Brouwer formuleerde het zogenaamde 'functioneel evenwicht' tussen spruit en wortel. Spruit en wortel concurreren als het ware om water en mineralen enerzijds en carbohydraten anderzijds. Het orgaan dat het dichtst bij de limiterende factor zit wordt het eerst 'bediend' en dit resulteert in een relatief hogere groeisnelheid van dat orgaan. Carbohydraten limiteren vaker de wortelgroei dan de spruitgroei, terwijl bij een toename van de hoeveelheid carbohydraten de wortelgroei juist bevorderd wordt. Op dezelfde manier heeft een gebrek aan water en mineralen de meeste invloed op de spruitgroei, terwijl een grotere water- en mineraalopname de spruitgroei relatief meer doet toenemen (Wiersum, 1983).

In deze literatuurstudie zal de invloed van de worteltemperatuur op de groei en ontwikkeling van planten centraal staan. Eerst zal in hoofdstuk 2 kort ingegaan worden op de invloed van de worteltemperatuur op de verschillende processen die zich in de plant afspelen. Daarna zal in hoofdstuk 3 een literatuuroverzicht gegeven worden van onderzoek bij groente- en bloemisterijgewassen waarbij de worteltemperatuur een onderzochte milieufactor is. De literatuurstudie wordt afgesloten met een discussie.

2. Invloed van de worteltemperatuur op de verschillende processen in de plant

2.1. Fotosynthese

In het algemeen geldt dat de assimilatiesnelheid (Net Assimilation Rate) onafhankelijk is van de worteltemperatuur, behalve voor extreme temperaturen. De vorm van de responsecurve is afhankelijk van het gewas.

2.2. Respiratie van de wortels

Bij lagere worteltemperaturen neemt de respiratie van de wortels af (Cooper, 1973). Onder normale omstandigheden vormt de respiratie die nodig is voor de opname van ionen ongeveer 60% van de totale respiratie van de wortels. Hoewel een groot gedeelte van de wortelrespiratie wordt gebruikt voor ionenopname, is de relatieve hoeveelheid niet constant en wordt beïnvloed door de lichthoeveelheid toegediend aan de spruit. Een grotere lichthoeveelheid (daglengte) heeft een sterk positief effect op de ionenopname, terwijl de wortelrespiratie nauwelijks beïnvloed wordt. Een kleinere lichthoeveelheid heeft een sterk negatief effect op de ionenopname en slechts een klein effect op de wortelrespiratie. Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat een kleinere hoeveelheid carbohydraat beschikbaar komt voor de wortelrespiratie, waarbij de ionenopnamen de kleinste prioriteit krijgt (Veen, 1981).

2.3. Wateropname

Een hogere worteltemperatuur resulteert in een toename van de wateropname (Brouwer en Kuiper, 1972; Cooper, 1973; Nielsen, 1974). Waargenomen is dat een verhoging van de worteltemperatuur direct leidt tot een hogere, constante wateropname binnen 15 tot 30 minuten. Daarna neemt de wateropnamesnelheid opnieuw toe en na 30 tot 60 minuten is er opnieuw een hogere, constante wateropnamesnelheid. De eerste verandering zou het gevolg zijn van een afgenomen viscositeit van het water bij hogere temperaturen; de tweede verandering zou het gevolg zijn van de toegenomen permeabiliteit van de celmembranen voor water.

De invloed van de worteltemperatuur op de wateropname is afhankelijk van de voorgaande worteltemperatuur (bijvoorbeeld de opkweekperiode) (Brouwer en Kuiper, 1972).

De invloed van de worteltemperatuur op de wateropname is veel groter bij planten afkomstig uit een warm klimaat zoals komkommer en katoen, dan bij planten afkomstig uit een gematigd klimaat zoals bijvoorbeeld kool (Brouwer en Kuiper, 1972).

2.4. Watertransport en transpiratie

Cooper concludeert in zijn review dat er een optimale worteltemperatuur is voor het watertransport, die per plantensoort verschilt. De transpiratie neemt toe bij toenemende worteltemperaturen; bij sommige plantensoorten is er een optimum waarna de transpiratie afneemt.

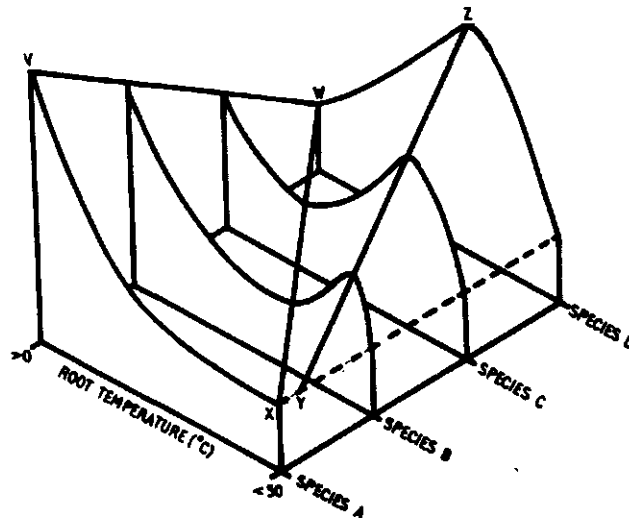
Een verandering in de worteltemperatuur beïnvloedt de waterbalans van de plant. Bij een stijging van de worteltemperatuur vertonen veel plantensoorten druppeltjes water aan de rand van het blad (guttatie); bij een daling van de worteltemperatuur verliezen de bladeren hun turgor. De reactie verschilt per plantensoort. Ook is gevonden dat de snelheid van temperatuurverandering de respons beïnvloed: een snelle afkoeling veroorzaakt ernstiger verwelkingsverschijnselen dan een langzame afkoeling (uit Cooper, 1973).

2.5. Mineralenvoorziening

De bodemtemperatuur heeft invloed op het vrijkomen van elementen uit hun organische of anorganische vorm. Verder heeft het invloed op de opname van de elementen door de wortels. Ook het inbouwen van mineralen in organische verbindingen en het transport daarvan naar de spruit wordt beïnvloed door de worteltemperatuur. Uit onderzoek dat door Nielsen (1974)

wordt aangehaald, blijkt dat reacties van de plant op een veranderde worteltemperatuur afhangt van de beschikbare hoeveelheid mineralen. Bij een tekort aan mineralen wordt er een hoger optimum gevonden voor de worteltemperatuur.

Een afname van de groei door lage temperaturen zal de vraag naar mineralen doen afnemen; tegelijkertijd kan een verminderde respiratie de actieve opname van mineralen door de wortels beïnvloeden. Lage bodemtemperaturen hebben vaak een negatieve invloed op de ionenopname; in andere onderzoeken is echter ook waargenomen dat de bodemtemperatuur géén invloed heeft op de opname van fosfor uit een bodem met hoge concentraties van dat ion (Scott Russell, 1977). Cooper (1973) concludeert uit zijn literatuurstudie dat er een relatie is tussen de worteltemperatuur en het mineraalgehalte van de plant zoals deze weergegeven is in figuur 1.



Figuur 1: Relatie tussen worteltemperatuur en het % mineraalgehalte van plantweefsel in het algemeen (Cooper, 1973)

Curve A, B, C en D vertegenwoordigen 4 representatieve plantensoorten. Bij plantensoort A neemt het mineraalgehalte af bij toenemende worteltemperaturen tussen de 0° en 40°C. Bij plantensoort D wordt een optimum gevonden waarbij het mineraalgehalte optimaal is. Voor zover het de mineraalgehaltenes van N, P en K betreft, volgen de meeste plantensoorten curve D.

2.6. Transport van assimilaten

Lage worteltemperaturen zullen levensprocessen in de wortel vertragen en daarmee de sinkcapaciteit van wortels voor carbohydraten doen verminderen (Nielsen, 1974). Door een verminderd transport van assimilaten van de spruit naar de wortel kunnen er carbohydraten gaan accumuleren in de spruit. Hierdoor zou de fotosynthese en andere metabolische activiteiten negatief beïnvloed kunnen worden. Een gedeelte van de geaccumuleerde carbohydraten wordt blijvend ingebouwd in de celwanden (Nielsen, 1974).

2.7. Groeiregulators

De wortels zijn een belangrijke syntheseplaats voor cytokoninen en gibberellinen; auxinen worden voornamelijk in de spruit geproduceerd terwijl ethyleen in alle plantedelen gevormd kan worden. De worteltemperatuur kan zowel invloed hebben op de vorming van groeiregulators als het transport van de wortel naar de spruit toe.

3. De invloed van de worteltemperatuur op de groei en ontwikkeling van groente- en bloemisterijgewassen

3.1. Inleiding

Op dit terrein van onderzoek is relatief veel onderzoek verricht aan groentegewassen. Sinds de komst van de Nutriënt Film Technique als teeltmethode staat de worteltemperatuur als een te beïnvloeden milieufactor sterk in de belangstelling. Met name de tomaat is in dit opzicht een veel onderzocht gewas.

Uit de literatuur is gebleken dat bij bloemisterijgewassen de worteltemperatuur ook in de jaren '30-'50 in de belangstelling heeft gestaan. De bodem werd daarbij verwarmd met elektrische kabels.

Sinds de energiecrisis is juist de toepassing van hogere worteltemperaturen in combinatie met lagere luchttemperaturen naar voren gekomen. Dit laatste wordt nl. als een mogelijkheid beschouwd om een verminderd energieverbruik te realiseren.

3.2. Snijbloemen

In het onderzoek van Allen (1934) wordt voor een aantal snijbloemen onderzocht of er een positief effect is van bodemverwarming op het bloeitijdstip en de bloemkwaliteit. Verhoging van de bodemtemperatuur naar respectievelijk 15,5 en 22°C vertraagt het in bloei komen enigszins bij violieren, kasleeewebekken en freesia's ten opzichte van de controle (+11°C). Bij violieren en goudsbloem neemt de stengellengte iets toe bij een hogere bodemtemperatuur, terwijl bij kasleeewebekken en freesia's de stengellengte juist iets afneemt. Als gevolg van de hogere bodemtemperatuur neemt het aantal bloemen per plant toe bij goudsbloem en kasleeewebek, terwijl hogere bodemtemperaturen een duidelijk negatief effect hebben op het aantal bloemen per plant bij freesia's. Bij violieren zijn verschillen tussen de cultivars aanwezig. De 11°C-behandeling vertoont N-gebreksverschijnselen als gevolg van de lage bodemtemperatuur. Seeley (1965) heeft eveneens het effect van bodemverwarming onderzocht bij kasleeewebekken. Bij standaard luchttemperaturen blijken bodemtemperaturen tussen 10 en 22°C geen significante invloed te hebben op het bloeitijdstip, het aantal geoogste bloemen en de bloemkwaliteit. Alleen bij de cultivar 'Jackpot', een Fl-hybride, geeft bodemverwarming een significant langere stengellengte.

Anjer

In diverse onderzoeken bij anjers (Holley, 1954; Seeley en Steiner, 1965; Johnson en Haun, 1972; Ferry en Hanan, 1978) wordt gevonden dat bodemtemperaturen tussen 7 en 21°C nauwelijks invloed hebben op de totale opbrengst. Alleen zeer hoge bodemtemperaturen (32°C) beïnvloeden de totale opbrengst negatief. Johnson en Haun hebben niet alleen gekeken naar de invloed van de bodemtemperatuur op de groei en produktie, maar zij hebben ook de daglengte in hun onderzoek betrokken. Uit dit onderzoek blijkt dat er een duidelijke interactie optreedt tussen daglengte en bodemtemperatuur ten aanzien van de kwaliteit van anjers. Onder langedag omstandigheden neemt de stengellengte en -sterkte toe als gevolg van bodemtemperaturen van 21 en 32°C ten opzichte van de controle en 18°C. Onder normale dagomstandigheden is er alleen bij een bodemtemperatuur van 21°C sprake van een toename van de kwaliteit. Deze resultaten duiden er op dat bodemverwarming het meeste effect heeft op de bloemkwaliteit als er tegelijkertijd een extra groeistimulans is zoals langedag. In andere onderzoeken bij anjers is er geen effect van bodemverwarming op de bloemkwaliteit en sortering waargenomen.

In het onderzoek van Seeley en Steiner is er geen effect waargenomen van bodemtemperaturen van 15,5 en 21°C op het verloop van de bloemproduktie in de tijd. Ferry en Hanan nemen waar dat anjers in koude grond (7-10°C) 1 à 2 weken eerder op snee kunnen staan dan anjers in warmere bodem (10-

25,5°C). Ook Johnson en Haun nemen waar dat onder normale dagomstandigheden hogere bodemtemperaturen (21 en 32°C) vertragend werken op het in bloei komen van anjers.

Roos

In een tweetal onderzoeken van Shanks en Laurie (1949a; 1949b) wordt de invloed van bodemtemperatuur op de groei van cv. 'Better Times' onderzocht. In het eerste onderzoek neemt het vers- en drooggewicht van de spruit toe met bodemtemperaturen van 11 tot 19°C en dit neemt weer af bij een bodemtemperatuur van 22°C. Bij lage bodemtemperaturen ontstaan planten die donkerder van kleur zijn met kortere internodiën. Planten die groeien bij een bodemtemperatuur van 22°C zijn langer en minder vertakt. In het tweede onderzoek is het drooggewicht van de spruit en de toename van de stengellengte het grootst bij een worteltemperatuur van 18°C; dit komt overeen met het eerste experiment waaruit naar voren kwam dat het optimum voor de spruitgroei tussen een worteltemperatuur van 16,5 en 19,5°C zou liggen.

De beste wortelgroei is in beide onderzoeken waargenomen bij lagere bodemtemperaturen. De grootste spruit-wortelverhouding op drooggewichtsbasis wordt in het eerste experiment gevonden bij een bodemtemperatuur van 19,5°C; in het tweede experiment ligt het maximum bij 22°C, de hoogste onderzochte bodemtemperatuur. De bodemtemperatuur heeft ook invloed op de structuur van de wortels. Wortels die gegroeid zijn bij 11°C bodemtemperatuur zijn lang, wit van kleur, hebben een grote diameter en zijn weinig vertakt. Bij een hoge bodemtemperatuur (22°C) ontstaan dunne, houtachtige wortels met weinig wortelharen, die bruin van kleur zijn en goed vertakt.

Brown en Omrod (1980) nemen in hun onderzoek met cv. 'Sonora' waar, dat bij normale luchttemperatuurregimes (20/16° dag/nacht) de beste groei plaatsvindt bij 18°C bodemtemperatuur en niet bij de hogere bodemtemperatuur van 25°C. Dit stemt overeen met de resultaten van Shanks en Laurie die eveneens deze luchttemperaturen aanhielden. Brown en Omrod hebben echter ook de invloed van bodemverwarming onderzocht bij lagere luchttemperaturen (16/10° dag/nacht). Bij deze lage luchttemperaturen heeft een hogere bodemtemperatuur van 25°C wél een positief effect op de groei (in cm); deze is zelfs nog beter dan bij de normale luchttemperaturen met 18°C bodemtemperatuur.

Het aantal gesneden rozen wordt bij jonge planten slechts weinig beïnvloed door de bodem- of luchttemperatuur: een normaal luchttemperatuurregime met een bodemtemperatuur van 18°C geeft dezelfde opbrengst als het regime met een lage luchttemperatuur en een bodemtemperatuur van 25°C. Alleen de combinatie van lage lucht- én bodemtemperatuur geeft een reductie van het aantal bloemen. In een experiment met planten die een paar maanden ouder zijn, wordt het aantal gesneden rozen sterk negatief beïnvloed door lage luchttemperaturen; een hoge worteltemperatuur heeft dan géén compenserend effect. Dit laatste komt overeen met de resultaten van het onderzoek van Kohl et. al. (1949): in dit onderzoek wordt het gemiddeld aantal bloemen per plant negatief beïnvloed door hogere bodemtemperaturen van 17 - 29°C. Het plantmateriaal was in dit onderzoek 2-jarig. Zeroni en Gale (1982) vinden in hun onderzoek met cv. 'Sonia' een optimale bloemproductie bij een bodemtemperatuur van $\pm 21^\circ\text{C}$; deze hoeveelheid is ongeveer gelijk aan de produktie van een commerciële teelt. Dit onderzoek heeft plaatsgevonden in een onverwarmde kas met relatief hoge dagtemperaturen (24-30°C) en relatief lage nachttemperaturen (4-9°C).

In het onderzoek van Brown en Omrod heeft een hoge bodemtemperatuur van 25°C bij normale luchttemperaturen een negatief effect op de kwaliteit van het geoogste produkt. Dit negatieve effect kan opgeheven worden door een hogere bemesting met stikstof: de stengellengte neemt toe, het vers- en drooggewicht van de stengel en de plant neemt toe en ook het aantal bladeren en het bladoppervlak wordt positief beïnvloed door een hogere

bemesting. Ook het al eerder genoemde negatieve effect van een hoge bodemtemperatuur op het aantal bloemen wordt teniet gedaan door extra bemesting. Bij lagere luchttemperaturen heeft een hogere bemesting geen invloed op de groei en kwaliteit van de bovengrondse delen. Door de extra bemesting neemt het N-gehalte van de bladeren niet meer toe dan met 20%. Volgens de auteurs zou een verklaring voor het effect van de extra bemesting kunnen zijn, dat bij een hogere bodemtemperatuur de opname van mineralen wordt beïnvloed als gevolg van een veranderde wortelstructuur (zie Shanks en Laurie). Een verhoogde concentratie zou de verminderde effectiviteit kunnen compenseren. In het onderzoek van Shanks en Laurie wordt door middel van chemische analyse van het plantmateriaal aangetoond dat N-gehaltes in verschillende verbindingen in zowel de spruit als de wortel afnemen bij hogere bodemtemperaturen (11 - 22°C) en normale luchttemperaturen. Zij concluderen hieruit dat bij lage bodemtemperaturen de N-opname en/of de translocatie niet de limiterende groeifactor kan zijn. Uit het onderzoek van Brown en Omrod blijkt dat stikstof bij hogere bodemtemperaturen en normale luchttemperaturen wel een limiterende groeifactor kan zijn. Bij hoge bodemtemperaturen en lage luchttemperaturen is dat niet het geval.

Kohl et. al. (1949) nemen in hun onderzoek géén invloed waar van de bodemtemperatuur op de gemiddelde stengellengte en de bloemkleur en -kwaliteit. In het onderzoek van Zeroni en Gale (1982) wordt de beste kwaliteit waargenomen bij een bodemtemperatuur van + 20°C; bij deze temperatuur is er sprake van een optimum voor de stengellengte, stengeldiameter en het aantal bladeren. Merkwaardig is dat in dit onderzoek voor zowel de bloemproductie als voor de meeste van de kwaliteitparamaters er een onverwachte positieve respons is op een bodemtemperatuur van 30°C.

Chrysant

In een aantal onderzoeken bij chrysanten is naast de invloed van worteltemperatuur ook de fotoperiode in het onderzoek betrokken. De invloed van de bodemtemperatuur op het vers- en drooggewicht is afhankelijk van het groeistadium en de cultivar (Barett, Omrod and Jung, 1978; Cairol, 1982; Gisleröd, 1982). Zowel Brown en Omrod (1980) als Cairol nemen waar dat een verhoogde bodemtemperatuur (20-25°C) tijdens de langedagperiode (LD) een positief effect heeft op de groei en kwaliteit van chrysanten, terwijl tijdens de kortedagperiode (KD) dit effect negatief kan zijn. Cairol en Barett et al. nemen waar dat tijdens de LD-periode de planthoogte positief beïnvloed wordt door hogere bodemtemperaturen, terwijl tijdens de bloeiperiode de langste planten juist die van de controle zijn (onverwarmd: + 12°C). Cairol neemt waar dat bodemverwarming tijdens de LD-periode de toename in versgewicht méér beïnvloed wordt dan de toename in drooggewicht. Wordt alleen bodemverwarming toegepast tijdens de KD-periode dan ontstaan kortere planten met een hoger percentage drogestof. Het aantal internodieën van de plant wordt nauwelijks beïnvloed door bodemverwarming. In het onderzoek van Gisleröd in NFT is er tijdens alle groeistadia een positief effect van worteltemperatuur op de planthoogte (bodemtemperaturen van 16 tot 24°C). Er wordt tevens een seizoeneffect waargenomen: in het voorjaar is de toename in lengte groter dan de toename in versgewicht waardoor langere, dunnere planten ontstaan bij hogere worteltemperaturen. In de herhaling in het herfstseizoen worden lengte en versgewicht in dezelfde mate beïnvloed. Bodemverwarming versnelt het bloeitijdstip enigszins (Gisleröd, 1982; Barett, Omrod and Jung, 1978; Brown and Omrod, 1980). Moustafa en Morgan (1982) nemen in hun onderzoeken waar dat lage nachttemperaturen (7 en 9° ten opzichte van 15°C) de kwaliteit van de bloemen positief beïnvloedt. Bij lage nachttemperaturen neemt het aantal bloemen per steel echter af, maar dit effect kan opgeheven worden door bodemverwarming! In eerder onderzoek van Moustafa en Morgan (1981) is gebleken dat ook het versgewicht/steel toeneemt bij een lagere nachttemperatuur. Een verklaring hiervoor kan zijn dat bij lagere

nachttemperaturen de respiratie vermindert, waardoor er meer koolhydraten beschikbaar zijn voor de groei en ontwikkeling. Dit laatste stemt overeen met de resultaten van Brown en Omrod die bij lagere luchttemperaturen hogere gehalten carbohydraten in het blad vinden. In het onderzoek van Barrett et al., waarbij een standaard luchtregime is aangehouden, wordt geen invloed waargenomen van verhoogde bodemtemperatuur ($19-23^{\circ}\text{C}$) op de kwaliteit.

Bolgewassen

Bodemverwarming heeft ook een duidelijk effect op de teelt van een aantal bolgewassen. Uit het onderzoek van Cathey met irissen (1954) is gebleken dat hogere bodemtemperaturen van 4° tot 27°C het bloeitijdstip duidelijk vervroegen. Een continue bodemtemperatuur van 27°C blijkt te hoog te zijn en geeft hogere percentages bloemknopverdroging. Wordt in dit geval vanaf het moment van knopvorming de bodemtemperatuur verlaagd tot de luchttemperatuur (10°C) dan geeft dat een hoger bloeipcentage. Een hoge bodemtemperatuur heeft een negatieve invloed op de kwaliteit: kortere stengels en een lager bloem- en bladdrooggewicht.

Ook bij gladiolen geeft een hogere bodemtemperatuur ($+25^{\circ}\text{C}$) een duidelijk snellere bloei ten opzichte van de controle van $+15^{\circ}\text{C}$ bij een minimum luchttemperatuur van 8°C (Emsweller, 1931). De kleur van de bladeren was in de verwarmde bodem eerst lichtgroen, maar dat trok later bij.

Snijlelies kunnen goed geteeld worden met behulp van grondverwarming, waarbij de kasttemperatuur dan omlaag kan van 13°C naar $8-10^{\circ}\text{C}$ (Boontjes en van de Rotten, 1982). De trekduur en de kwaliteit wordt hierdoor niet nadelig beïnvloed, terwijl er wel sprake is van energiebesparing. Temperaturen op 5-10 cm onder de grond waren $14-16^{\circ}\text{C}$.

3.3. Potplanten

Janes en McAvoy hebben in een aantal onderzoeken de invloed van hogere worteltemperaturen onderzocht op de groei en ontwikkeling van Poinsettia (1982; 1983). Bij standaard luchttemperaturen (nachttemperatuur van 15°C) neemt bij de drie onderzochte cultivars de planthoogte af bij hogere worteltemperaturen van 18° tot 29°C ; tevens neemt het aantal internodiën af. Hogere worteltemperaturen lijken de ontwikkeling van bracteeën te stimuleren en ook de axillaire scheutontwikkeling wordt beïnvloed. De drie onderzochte cultivars reageren echter duidelijk verschillend. De verdeling van de drogestof is bij de drie cultivars verschillend. Het lijkt er op dat bij hogere worteltemperaturen er relatief minder droge stof "besteed" wordt aan stengel en bladeren en relatief meer aan axillaire scheuten en schutbladeren. Het anthocyaangehalte van de schutbladeren wordt ook positief beïnvloed door hogere worteltemperaturen.

Bij een lagere nachttemperatuur van $11,5^{\circ}\text{C}$ heeft bodemverwarming een andere invloed op de groei en ontwikkeling van Poinsettia. Onder deze omstandigheden neemt de planthoogte juist toe van $17-26^{\circ}\text{C}$ pottemperatuur, terwijl bij een pottemperatuur van 29°C de planten weer compacter blijven. Een worteltemperatuur van 23°C is optimaal voor de groei van schutbladeren en axillaire scheuten en de vorming van anthocyaan. Deze planten zijn beter dan de planten die gegroeid zijn bij een hogere nachttemperatuur van $16,5^{\circ}\text{C}$ zonder wortelverwarming.

Ook in het onderzoek van Kofranek (1952), waar planten na 3 maanden opkweek gedurende 2 of 6 dagen blootgesteld worden aan lage (4°C) of hoge bodemtemperaturen (27°C), is een toename waargenomen van de omvang van de schutbladeren als gevolg van een tijdelijke hoge bodemtemperatuur.

In een onderzoek met cyclamen (Stephens en Widmer, 1976) worden na de opkweek de planten gedurende 4 of 6 weken blootgesteld aan hogere pottemperaturen van 13 tot 30°C . Bij hogere pottemperaturen neemt het aantal dagen tot bloei toe en het aantal bloemen per plant af. Er is sprake van een interactie tussen de pottemperatuur en het seizoen: het effect is het

grootst bij planten afkomstig van de 1e zaaidatum (februari) en het kleinst bij planten afkomstig van de 3e, tevens de laatste, zaaidatum in mei. Direct na de behandeling zijn planten afkomstig van de behandeling met 18,5 en 24°C pottemperatuur het grootst. Het stadium van de plant tijdens de behandeling heeft geen invloed op de respons. Bij cyclamen is het niet duidelijke waar het effect van een verhoogde pottemperatuur aangrijpt: de wortel of de laagliggende knol?

In een onderzoek met *Petunia* in klimaatkamers (Merritt en Kohl, 1982) is de invloed onderzocht van een verhoogde pottemperatuur onder KD- en LD-condities (fotosynthetisch actieve straling was gelijk). Een verhoging van de pottemperatuur van gemiddeld 17°C naar 23°C heeft onder zowel KD- als LD-condities invloed op de plantengroei. Het belangrijkste effect is, dat er significant meer bladoppervlak en hoeveelheid droge stof wordt geproduceerd. Verder versnelt een hogere pottemperatuur de bloei en het bevordert de strekking; het effect van de fotoperiode op vroegheid en strekking is echter groter. Het wortelstelsel van planten die gegroeid zijn bij een hogere pottemperatuur heeft weinig witte wortels. Hoewel aan deze planten geen vochttekortverschijnselen te zien waren, zijn bruine wortels aan de onderkant van de pot waargenomen als gevolg van een vochttekort door de hogere bodemtemperatuur. Planten die opgegroeid zijn bij de lagere pottemperatuur hebben een omvangrijk wit wortelstelsel op de bodem van de pot.

Bodemverwarming heeft een positief effect op de groei en bloei van *Primula* (White, 1982). De vegetatieve groei, gemeten in eenheden bladoppervlak en gewicht wordt positief beïnvloed door een verwarmde bodem van 16°C; de combinatie verwarmde bodem en wisseltemperatuur 's nachts (10/6°C) geeft nog betere vegetatieve groei. De beste bloeiende planten met de meeste bloemen en het hoogste bloemgewicht worden verkregen door een behandeling met verwarmde bodem en lage nachttemperatuur van 2°C; de behandeling met een nacht- en bodemtemperatuur van 10°C geeft een slechtere bloei.

Hogere bodemtemperaturen hebben een positieve invloed op de groei en ontwikkeling van diverse bladplanten. Bonadruk (1981) concludeert uit zijn onderzoek dat bladplanten van goede kwaliteit geproduceerd kunnen worden bij lagere luchttemperaturen als de bodem verwarmd wordt (minimum van 21°C). Bij een minimum luchttemperatuur van 7°C wordt de opkweek van stek van *Dieffenbachia*, *Aglaonema*, *Epipremnum* en *Philodendron* met respectievelijk 45%, 45%, 35% en 25% versnelt ten opzichte van de controle zonder bodemverwarming (gemiddeld 9°C lager 's nachts). Zelfs koude-gevoelige gewassen zoals *Epipremnum* en *Aglaonema* vertonen geen schadesymptomen bij luchttemperaturen die dit normaal wel veroorzaken. Nisen et al. (1977) neemt bij *Ficus elastica* waar dat hogere bodemtemperaturen van 15 tot 30°C bij een minimum luchttemperatuur van 15°C alle bestudeerde kwaliteitskenmerken positief worden beïnvloed: de planthoogte, de lengte van internodiën en het bladoppervlak. De toename van 25 naar 30°C is slechts gering. In dezelfde groeiperiode kunnen dus planten worden verkregen met een betere kwaliteit of planten met dezelfde kwaliteit kunnen worden verkregen in een kortere periode.

Conover en Poole (1973) hebben de invloed onderzocht van bodemverwarming en schermpercentage op het forceren van *Caladium bicolor*. Dit onderzoek heeft plaatsgevonden in Florida in het voorjaar. Uit dit onderzoek blijkt dat bodemtemperaturen van 21 tot 32°C de kwaliteit positief beïnvloeden. Er worden meer bladeren per plant gevormd van gelijke of betere kwaliteit. Verschillen tussen cultivars zijn aanwezig. Bij een bodemtemperatuur van 32°C wordt echter het kleinste wortelstelsel gevormd en het is de vraag wat voor invloed een ongunstige spruit-wortelverhouding heeft op de kwaliteit van de planten na de verkoop. Poole en Waters (1971) nemen een duidelijk seizoeneffect waar. Een bodemtemperatuur van 24-27°C ver-

snelt de opkweekperiode van stek van bijna alle onderzochte bladplanten in de winterperiode en voor een aantal bladplanten ook in de zomer.

3.4. Groentegewassen

Tomaat

In het onderzoek van Gosselin en Trudel (1982a) worden pottemperaturen aangehouden van 14 tot 34°C bij normale luchttemperaturen (21/17°C dag/nacht). Uit dit onderzoek blijkt dat het worteldrooggewicht afneemt bij hogere worteltemperaturen en dat het spruitdrooggewicht een optimum heeft bij 24°C (na drie maanden onderzoek). Er wordt een optimum voor de spruit-wortelverhouding gevonden bij 29°C.

Uit het onderzoek van Moorby en Graves(1980) blijkt dat wortels die in NFT gevormd worden bij een worteltemperatuur van 16°C zich langzamer uitbreiden en dikker en bruiner zijn dan de fijn vertakte wortelstelsels die gevormd worden bij worteltemperaturen van 23°C en hoger. Het laatstgenoemde wortelstelsel lijkt groter, maar het drooggewicht is vaak kleiner dan het wortelstelsel dat gevormd is bij lagere temperaturen. De wortels die gegroeid zijn bij 28°C hebben minder cellagen in de cortex en de secundaire xylemvaten zijn groter. Ook Abdelhafeez et. al. (1971) hebben waargenomen dat wortels die gegroeid zijn bij lage bodemtemperaturen dikker, witter en minder vertakt zijn dan wortels die gegroeid zijn in warmere bodems.

Shishidi en Hori (1979) vinden in hun onderzoek met jonge tomatenplanten dat bij een luchttemperatuurregime van 24/17°C dag/nacht het drooggewicht van de wortels toeneemt als gevolg van worteltemperaturen van 12 tot 24°C; voor het spruitgewicht is er een optimum bij 17°C. Bij een lager luchttemperatuurregime van 17/12°C dag/nacht neemt het drooggewicht van de wortels zowel als van de spruit toe als gevolg van worteltemperaturen van 12 tot 24°C; bovendien zijn de drooggewichten van alle onderdelen van de plant groter bij deze lagere luchttemperaturen dan bij de hogere luchttemperaturen.

Ook Maher (1978, 1980) neemt bij jonge tomatenplanten waar dat 30 dagen na het planten de hoeveelheid wortels (versgewicht) toeneemt als gevolg van een worteltemperatuur van 25°C ten opzichte van onverwarmde NFT. Dit effect is het sterkst bij de laagste nachttemperatuur (5°C). Wortelverwarming geeft een groter spruitversgewicht bij een nachttemperatuur van 13°C, maar heeft geen effect bij 18°C.

Chong en Ito (1982) vinden in hun onderzoek met tomatenplanten in NFT dat aan het eind van de oogstperiode het drooggewicht van de spruit en de wortel op dezelfde wijze is beïnvloed door hogere worteltemperaturen van 15 tot 30°C. De wortels worden echter sterker beïnvloed dan de spruit. De spruit/wortelverhouding neemt af in de volgende reeks van worteltemperaturen: 20, 25, 30 en 15°C. Het grootste worteldrooggewicht wordt in dit onderzoek niet gevonden bij de laagst onderzochte worteltemperatuur, maar juist bij een worteltemperatuur van 25-30°C (de luchttemperatuur is in dit onderzoek niet geregistreerd).

Uit het onderzoek van Cooper en Thornley met jonge planten (1976) is gebleken dat het percentage droge stof dat in de wortels gevonden wordt ($=F_r$) afneemt bij hogere worteltemperaturen van 15°C tot 30°C. In het begin van de groei neemt F_r sterk af naar een bepaald niveau tussen 0.10 en 0.15.

Bij hogere worteltemperaturen neemt de wateropname toe (Rudd-Jones en Winsor, 1978, Moorby en Graves, 1980; Chong en Ito, 1982). Ook de mineraalopname wordt positief beïnvloed door hogere worteltemperaturen. De mate waarin de opname van een element beïnvloed wordt door de worteltemperatuur kan verschillen per element (Moorby en Graves, 1980; Chong en Ito, 1982). Moorby en Graves nemen waar dat de opname van fosfor temperatuurgevoeliger is dan de opname van nitraat en kalium.

Uit het onderzoek van Cornillon en Kung (1982) blijkt dat de relatie tussen de nachttemperatuur en de worteltemperatuur grote invloed heeft op de mineraalopname. De combinatie hoge worteltemperatuur (21°C) en lage nachttemperatuur (10°C) doet de mineraalopname sterk afnemen in vergelijking tot de combinatie van lage nachttemperatuur en een lage worteltemperatuur van 11°C . Bij een hogere nachttemperatuur van 15°C met bodemverwarming neemt de mineraalopname in eerste instantie ook af, maar na 21 dagen herstelt deze zich.

Maher (1978) neemt waar dat voor de meeste elementen het mineraalgehalte in de bladeren toeneemt als gevolg van een hoge worteltemperatuur. Ook Rudd-Jones en Winsor (1978) nemen waar dat de totale hoeveelheid N, P en K in de plant toeneemt bij hogere worteltemperaturen tot 28°C . Chong en Ito (1982) nemen geen invloed waar van de worteltemperatuur op het mineraalgehalte in de bladeren. Gosselin en Trudel (1982a) nemen een afname waar van het N-gehalte bij hogere worteltemperaturen, voor het K-gehalte is er een optimum gevonden bij 29°C , terwijl het P-gehalte en ook enkele andere elementen positief beïnvloed worden door hogere worteltemperaturen tot 34°C . In een studie met jonge tomatenplanten (1973) neemt Cooper géén invloed waar van 20°C - 30°C op het N- en P-gehalte van de spruit. Alleen een worteltemperatuur van 15°C heeft een negatieve invloed op het fosforgehalte.

Shishido (1979) heeft in zijn studie de verdeling van de assimilaten bestudeerd. Uit zijn onderzoek blijkt dat bij lage luchttemperaturen ($17/12^{\circ}\text{C}$ dag/nacht) er meer transport van ^{14}C is naar de lager gelegen delen van de plant, waaronder de wortels. Dit benedenwaartse transport neemt toe bij verhoging van de worteltemperatuur; dit laatste effect is sterker bij hogere luchttemperaturen ($24/17^{\circ}\text{C}$ dag/nacht).

Cooper en Thornley (1976) nemen in hun onderzoek een duidelijke samenhang waar tussen de C- en de N-concentraties van de gehele plant. Deze concentraties bewegen tegengesteld aan elkaar: bij lage worteltemperaturen (15 en 20°C) is er een lagere N- en een hogere C-concentratie dan bij de hogere worteltemperaturen van 25 en 30°C . Verder vinden zij een relatie tussen de relatieve groeisnelheid en het produkt van carbohydraten en stikstof in de hele plant.

Janes et al. (1981) nemen waar dat de planten die groeien op een verwarmde bodem bij een nachttemperatuur van $15,5^{\circ}\text{C}$ de eerste 11-13 weken vegetatief groter zijn dan de controle-planten. Tussen de behandelingen is weinig verschil in drooggewicht waargenomen. Waarschijnlijk is de toegenomen lengte en versgewicht het gevolg van een grotere celstrekking die weer het gevolg is van een toegenomen wateropname. Tevens is in dit onderzoek waargenomen dat de 'Relative Leaf Area Growth Rate' (=RGLR) groter is bij planten op een verwarmde bodem. Dit resulteert in een toename van het bladoppervlak en bij een gelijkblijvende assimilatie - deze wordt nl. niet beïnvloed door bodemverwarming - ontstaan grotere, dunnere bladeren. Shishido en Hori (1979) nemen in hun onderzoek waar dat bij een lage worteltemperatuur van 12°C de bladontwikkeling, de planthoogte en de bladlengte negatief beïnvloed wordt; bij een lage luchttemperatuur is deze reactie sterker. Bij de hogere worteltemperaturen 17 en 24°C is er weinig invloed op de genoemde variabelen; de luchttemperatuur heeft wel invloed. In onderzoeken van Maher (1978, 1980) wordt 30 dagen na het planten géén invloed waargenomen van een worteltemperatuur van 25°C op de planthoogte en het aantal bladeren. Een hogere nachttemperatuur van 18°C ten opzichte van 13°C heeft wel effect. Janes et al. (1978) hebben waargenomen dat bij de combinatie van een zeer lage nachttemperatuur van 5°C met bodemverwarming er kortere internodiën ontstaan. Gosselin en Trudel (1982) nemen eveneens een invloed waar van de worteltemperatuur op de planthoogte: bij een luchttemperatuurregime van $21/17^{\circ}\text{C}$ dag/nacht is er

een optimum bij 24°C. De toename in lengte wordt meer veroorzaakt door een grotere strekking dan door een groter aantal internodiën.

In een onderzoek van Janes et al. (1981) en Abdelhafeez et. al. (1971) wordt géén invloed waargenomen op de bloeiontwikkeling. Phatak et al. (1966) nemen echter waar dat lagere worteltemperaturen van 10 tot 13°C het aantal bloemen per tros doet toenemen. Lage luchttemperaturen vermindern het aantal internodiën tot de eerste tros, waardoor vroegere bloei optreedt.

Uit diverse onderzoeken blijkt dat hogere worteltemperaturen een positief effect hebben op de totale opbrengst (Rudd-Janes and Winsor, 1978; Moorby and Graves, 1980; Janes et al., 1981; Chong en Ito, 1982; Gosselin en Trudel, 1982a, 1982b; Trudel and Gosselin 1982; Moss, 1983). De worteltemperatuur heeft zowel invloed op het aantal vruchten als op de vruchtgrootte.

Moorby en Graves nemen waar dat hogere worteltemperaturen (in NFT) het eerste oogsttijdstip verlaat. Ook Orchard (1980) neemt waar dat hogere worteltemperaturen in NFT de vroegheid negatief beïnvloedt. Maher (1978) neemt waar dat bij een nachttemperatuur van 13°C de vroege opbrengst positief beïnvloed wordt door hogere worteltemperaturen, terwijl bij een nachttemperatuur van 18°C er een negatief effect is van wortelverwarming op de vroege opbrengst. In andere onderzoeken (Janes et al., 1981; White, 1981) wordt juist een positief effect gevonden van wortelverwarming op de vroege opbrengst. De verklaring voor deze verschillen zou de luchttemperatuur kunnen zijn: in de laatste twee genoemde onderzoeken zijn lagere luchttemperaturen aangehouden. Ook de resultaten van Maher duiden in deze richting.

In het onderzoek van Maher (1978, 1980) wordt de vroege en de totale opbrengst niet negatief beïnvloed door lagere nachttemperaturen als wortelverwarming wordt toegepast. Het effect van bodemverwarming is het grootst bij een lagere nachttemperatuur. Bij een normaal luchttemperatuurregime (20/18°C dag/nacht) is er weinig profijt van wortelverwarming. Ook Janes et al. (1977) nemen waar dat de nachttemperatuur omlaag kan als bodemverwarming wordt toegepast. Wel is in een ander onderzoek gebleken (Janes et al., 1981) dat bij een lage nachttemperatuur met bodemverwarming de kwaliteit van de vruchten negatief wordt beïnvloed. Uit de onderzoeken van Maher en Janes et al. lijkt naar voren te komen dat een hogere worteltemperatuur een lagere nachttemperatuur kan compenseren. Orchard (1980) concludeert daarentegen uit zijn onderzoek dat wortel- en luchttemperatuur onafhankelijk van elkaar hun invloed uitoefenen. Worteltemperaturen van 15 tot 30°C hebben in zijn onderzoek weinig invloed op de groei en ontwikkeling van een tomatengewas. Ook uit het onderzoek van Abdelhafeez et al. (1971) met jonge tomatenplanten wordt geconcludeerd dat er nauwelijks een invloed is van worteltemperaturen van 20-30°C op de groei, terwijl een worteltemperatuur beneden 20°C een negatief effect heeft op de groei. Gosselin en Trudel (1982b) concluderen uit hun onderzoek dat bodemverwarming niet het totale effect van verlaagde nachttemperatuur kan compenseren. Bedacht moet worden dat bij lage nachttemperaturen de groei vertraagd wordt, waardoor de vruchtzetting en -groei dientengevolge bij een hogere lichtintensiteit plaatsvindt. Hierdoor kunnen bij een lagere nachttemperatuur hogere opbrengsten ontstaan dan bij hogere nachttemperaturen.

Uit het onderzoek van Gosselin en Trudel (1982b) wordt geconcludeerd dat een hogere bodemtemperatuur het meeste effect heeft in het voorjaar als de lichtintensiteit niet de limiterende factor is. In de herfst heeft bodemverwarming alleen effect bij lagere luchttemperaturen.

Komkommer en andere Cucurbitaceae

Uit een nog niet gepubliceerd onderzoek van Challa met jonge komkommerplanten is naar voren gekomen dat hogere worteltemperaturen tot 20°C een positief effect hebben op de relatieve groeisnelheid (RGR), maar dat hogere worteltemperaturen tot 30°C weinig effect meer hebben. Het effect van de worteltemperatuur op de RGR is het sterkst bij een hogere lichtintensiteit. De worteltemperatuur heeft bij luchttemperaturen van 20 en 25°C weinig invloed op de assimilatiesnelheid (NAR). Er is wel een invloed waargenomen op de bladgrootte: per eenheid drooggewicht neemt het bladoppervlakte toe (LAR), waardoor grotere bladeren ontstaan. Verder is uit dit onderzoek gebleken dat er geen compenserend effect is van de luchttemperatuur en worteltemperatuur: een hoge wortel- én luchttemperatuur geeft de grootste RGR.

Kleinendorst en Veen (1983) hebben gedurende 4 weken de groei en ontwikkeling van jonge komkommerplanten gevolgd bij wortel- en luchttemperaturen van 12 tot 24°C bij een lage lichtintensiteit. De bladontwikkeling blijkt nauwelijks beïnvloed te worden door de worteltemperatuur, terwijl een luchttemperatuur van 24°C de eerste 14 dagen versnellend werkt. Daarna verdwijnen de verschillen tussen 18 en 24°C; een luchttemperatuur van 12°C geeft een blijvend tragere bladontwikkeling. Geconcludeerd wordt dat een verhoging van de luchttemperatuur een direct effect heeft op de uitgroei van de bladprimordia terwijl er geen effect is op de vorming van de bladprimordia.

De vruchtontwikkeling (het aantal vruchten) wordt vooral positief beïnvloed door een hogere spruittemperatuur, de worteltemperatuur heeft een geringer effect.

De verdeling van de droge stof wordt beïnvloed door de worteltemperatuur en de spruittemperatuur, waarbij de spruittemperatuur het meeste effect heeft. Een spruit- en worteltemperatuur van 18°C is optimaal voor de wortelgroei, terwijl een spruit- en worteltemperatuur van 24°C nog steeds suboptimaal is voor de spruitgroei. Uit de groeianalyse blijkt dat de toename van de RGR als gevolg van hogere wortel- en luchttemperaturen wordt veroorzaakt door een toename van de SLA (=Specific Leaf Area), met andere woorden: bij hogere temperaturen worden de bladeren dunner. De RGR wordt méér beïnvloed door de spruittemperatuur dan door de worteltemperatuur. De aanpassing van de planten aan de veranderde wortel- en luchttemperatuur vindt binnen 14 dagen plaats. Kleinendorst en Veen concluderen uit dit onderzoek dat onder lage lichtomstandigheden de worteltemperatuur slechts een gering effect heeft op de RGR; de wortelactiviteit is onder deze omstandigheden niet limiterend. Onder hogere lichtintensiteiten is de invloed van worteltemperatuur op de groei belangrijker. Dit komt naar voren uit het onderzoek van Karlsen (1980) en Risser et al. (1980). Ook Gosselin en Trudel (1982b) concluderen uit hun onderzoek dat bij normale luchttemperaturen bodemverwarming slechts aan te bevelen is voor de voorjaarsteelt van komkommers en niet voor de herfstteelt.

Karlsen neemt waar dat maximale groei van de spruit (in vers- en drooggewicht) optreedt bij een luchttemperatuur van 30°C gecombineerd met een worteltemperatuur van 25°C. Maximale wortelgroei vindt plaats bij een luchttemperatuur van 20°C gecombineerd met een worteltemperatuur van 25°C. De grootste invloed van een hoge of lage worteltemperatuur vindt overdag plaats. Een verklaring hiervoor kan zijn dat het effect van een gelimiteerde wateropname dan het grootst is. Karlsen heeft in een experiment de helft van een wortelsysteem aan hogere of lagere worteltemperaturen blootgesteld dan het optimum: 28/28°C (controle); 28/36°C; 28/14°C. Uit deze experimenten van Karlsen is gebleken dat een worteltemperatuur die hoger of lager is dan het optimum een lager spruitdrooggewicht geeft, vooral als de temperatuur van een gedeelte van het wortelsysteem lager is dan het optimum. Opvallend is echter dat bij de 28/14°C behandeling de spruitgroei slechts 4-10% afneemt en dat het wortelstelsel bij 28°C slechts 15% groter is dan het gedeelte bij 14°C. Het lijkt er op dat

het gedeelte bij 28°C de verminderde wateropname bij 14°C compenseert door in grootte en activiteit toe te nemen.

Risser et al. (1980) concluderen uit hun onderzoek met jonge meloenplanten dat er een interactie optreedt tussen de worteltemperatuur en de lichtintensiteit. Bij een worteltemperatuur onder 12°C is de groei praktisch nul; tussen 12 en 18°C verbetert de groei onder alle condities en bij alle variëteiten, terwijl boven 18°C het effect afhangt van de lichtintensiteit. Bij een lagere lichtintensiteit wordt een lager spruitdrooggewicht gevonden, zodat de lichtintensiteit in dat geval limiterend is. De wortels worden het meest beïnvloed door een temperatuurstijging van 12 naar 18°C. Bij een hogere worteltemperatuur van 12 naar 18°C neemt het gehalte van alle onderzochte elementen in de spruit toe (N, P, K, Ca en Mg). In de wortels wordt het P-, Ca- en Mg-gehalte slechts weinig beïnvloed door de worteltemperatuur. Het K-gehalte neemt sterk toe bij een stijging van de worteltemperatuur van 15 naar 21°C, vooral bij een lagere lichtintensiteit. Het N-gehalte neemt toe bij een stijging van de worteltemperatuur van 12 tot 15°C, bij hogere worteltemperaturen neemt het N-gehalte af. De hogere mineraalgehalten in de spruit zijn dus het gevolg van een betere absorptie van de wortels en een sneller transport naar de spruit toe.

Tachibana (1982) heeft komkommer -pompoenplanten gedurende 10 dagen een worteltemperatuurbehandeling gegeven bij een lage lichtintensiteit. De invloed van de worteltemperatuur op de groei is verschillend per cultivar en gewas. Uit dit onderzoek komt naar voren dat lage worteltemperaturen allereerst de wortelgroei negatief beïnvloeden met als gevolg een verminderde water- en mineraalopname.

Sla

Uit het onderzoek van Nisen et al. (1978) wordt geconcludeerd dat een hogere bodemtemperatuur de groei positief beïnvloedt. Tijdens de groei verschuift het optimum echter naar beneden en bij de oogst wordt er een optimum gevonden voor een bodemtemperatuur van 17°C bij een luchttemperatuur van 6°C. De toename in versgewicht is groter dan de toename in drooggewicht en dit ondersteunt de hypothese dat een hogere worteltemperatuur de wateropname bevordert. De kwaliteit van de krop wordt sterk positief beïnvloed door een hogere bodemtemperatuur.

Ook Moorby en Graves (1980) nemen een toename van het drooggewicht waar als gevolg van hogere worteltemperaturen van 11 tot 20°C bij luchttemperaturen van 13/4°C dag/nacht. Hierdoor ontstaan grotere planten met een groter bladoppervlak.

4. Discussie

Hoewel er veel onderzoek verricht is naar de invloed van de worteltemperatuur op de groei en ontwikkeling van planten, blijft het moeilijk een duidelijk overzicht te krijgen van de causale relaties die in dit verband van belang zijn.

De temperatuur heeft invloed op nagenoeg alle processen die zich in de plant afspelen. In het algemeen geldt dat de invloed van de temperatuur op een bepaald groeiproces volgens een optimumkromme verloopt. Een optimumkromme wijst er op zichzelf al op dat bij de reactie minstens twee factoren betrokken zijn. Voor de temperatuurkromme wordt aangenomen dat in het stijgende deel dit het proces is dat bij stijgende temperatuur versneld wordt, terwijl het dalende deel zou wijzen op een vertragende invloed. Voorts is gebleken, dat de optimumkromme in de loop van de ontwikkelingsperiode van een plant verschuift naar lagere temperaturen (Brouwer en Kuiper, 1972). Ook Nielsen (1974) concludeert in zijn literatuurstudie dat de optimale bodemtemperatuur voor de plantengroei naar beneden schuift gedurende groei. Het verschuiven van het optimum geeft aan, dat tijdens de groei verschillende processen groei limiterend kunnen zijn die op verschillende wijze door de worteltemperatuur beïnvloed kunnen worden. De conclusie hieruit is dat het belangrijk is tijdens de groei verschillende stadia te onderscheiden en de invloed van de worteltemperatuur hierop te onderzoeken. Een ander belangrijk punt is de interactie van de worteltemperatuur met andere milieufactoren. De invloed van de worteltemperatuur op de groei zal mede afhangen van het niveau van andere milieufactoren, zoals de beschikbare hoeveelheid water en mineralen de luchttemperatuur en de lichtintensiteit. Een groot gedeelte van het verschil in resultaat van verschillende onderzoekers zou hierdoor verklaard kunnen worden.

Invloed van de worteltemperatuur op de structuur van de wortels

Uit diverse onderzoeken is gebleken dat hoge worteltemperaturen de vertakking van het wortelstelsel bevorderen. De diameter van de wortels neemt af bij hogere worteltemperaturen. Bij hogere worteltemperaturen ontstaan wortels die bruiner van kleur zijn, waarschijnlijk als gevolg van een snellere verkurking. Dit laatste stemt overeen met de resultaten van Brouwer en Hoogland (1964), die een snellere verkurking waarnemen bij hogere worteltemperaturen; ook de afstand van de eerste verkurking tot het worteltopje neemt af bij hogere worteltemperaturen.

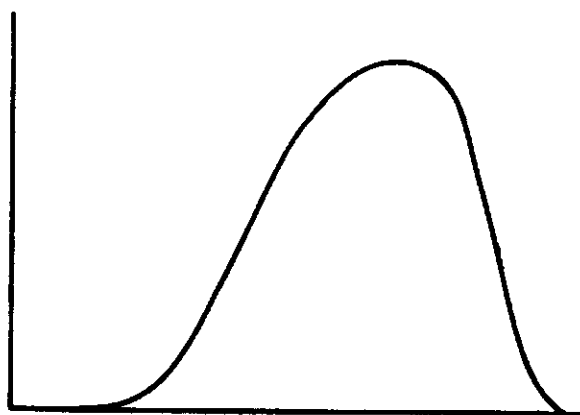
De veranderde structuur als gevolg van hogere worteltemperaturen zal invloed hebben op de water- en mineraalopname. De invloed die de verkurking van de wortels heeft op de water- en mineraalopname is onduidelijk. De laatste jaren is steeds vaker waargenomen dat de absorptie niet alleen beperkt blijft tot de jongste worteldelen vlakbij het worteltopje, maar dat oudere - en zelfs helemaal verkurkte delen - ook aanzienlijke hoeveelheden water en mineralen kunnen opnemen (Kramer, 1983).

Bij tomaat is waargenomen dat wortels die gegroeid zijn bij 28°C minder cellagen in de cortex hebben en grotere secundaire xylemvaten bevatten. Dit laatste duidt er op, dat de weerstand voor het water- en mineraaltransport bij hogere worteltemperaturen lager is.

Invloed van de worteltemperatuur op de vegetatieve groei

In een zeer uitgebreide literatuurstudie concludeert Cooper (1973) dat de invloed van de worteltemperatuur op het worteldrooggewicht en het spruitdrooggewicht verloopt via een optimumkromme. De volgende generalisatie voor de invloed van de temperatuur op het spruitdrooggewicht wordt gemaakt:

Spruitdrooggewicht



worteltemperatuur

1. De responscurve beneden de optimale temperatuur is sigmoïd
2. De responscurve boven het optimum kan ook sigmoïd zijn
3. Het effect van een verandering in worteltemperatuur is beneden het optimum groter dan boven het optimum
4. Er is een temperatuurtraject waarbij de worteltemperatuur slechts een gering effect heeft op het spruitdrooggewicht.

Deze generalisatie is mede gebaseerd op het onderzoek van Brouwer (1962), die bij een groot aantal gewassen de invloed van de worteltemperatuur op de spruit- en wortelgroei heeft onderzocht.

Voor de invloed van de worteltemperatuur op het worteldrooggewicht kan dezelfde generalisatie gemaakt worden.

Voor de verdeling van de droge stof over spruit en wortel wordt de volgende generalisatie gemaakt: er is meer dan een type van respons van de spruit-wortelverhouding op de worteltemperatuur. De meest algemene respons is, dat de laagste spruit-wortelverhouding wordt gevonden bij zowel lage als hoge worteltemperaturen, terwijl bij de tussenliggende temperaturen een groter gedeelte van de droge stof in de spruit wordt gevonden.

In deze literatuurstudie worden in een aantal onderzoeken inderdaad optimumkrommes gevonden voor de invloed van de worteltemperatuur op het spruit- en worteldrooggewicht (Shanks en Laurie, 1949; Shishido en Hori, 1979; Kleinendorst en Veen, 1983). In andere onderzoeken worden gedeeltes van de optimumkromme gevonden. De onderzochte worteltemperaturen zijn waarschijnlijk niet laag of hoog genoeg geweest om een volledig beeld te krijgen van de invloed van de worteltemperatuur op de spruit- en wortelgroei. De invloed van de worteltemperatuur op de boven- en ondergrondse groei kan per gewas en zelfs per cultivar sterk verschillen. Zo blijkt de groei van anjers in een groot temperatuurtraject nauwelijks beïnvloed te worden door de worteltemperatuur. Het effect van de worteltemperatuur op de spruitgroei blijkt ook mede afhankelijk te zijn van andere milieufactoren, zoals de luchttemperatuur. Ook het groeistadium kan een rol spelen. Dit is met name waargenomen bij chrysant, waarbij de invloed van de worteltemperatuur op de vegetatieve en generatieve fase goed onderzocht kan worden.

Uit de bestudeerde literatuur komt duidelijk naar voren dat de worteltemperatuur een groot effect kan hebben op de spruitgroei. De worteltemperatuur heeft een directe invloed op de groei van de wortels en op verschillende processen die zich in de wortels afspelen. Het is nu de vraag aan welke activiteit van het wortelstelsel het effect op de spruit moet worden toegeschreven.

In een aantal onderzoeken (tomaat, komkommer) is waargenomen dat de wateropname toeneemt bij hogere worteltemperaturen. Deze grotere wateropname kan leiden tot een andere morfologie van de plant, met name het bladoppervlak

en de planthoogte (strekking) kunnen hierdoor beïnvloed worden. Zowel bij komkommer als bij tomaat is waargenomen dat de assimilatiesnelheid nauwelijks beïnvloed wordt door de worteltemperatuur, terwijl de LAR (=bladoppervlakte per eenheid drooggewicht) wél beïnvloed wordt door de worteltemperatuur: er worden grotere, dunner bladeren gevormd. Uit onderzoek van Brouwer (1964) blijkt dat de worteltemperatuur geen invloed heeft op het aantal cellen in het blad, maar op de celstrekking! Een groter bladoppervlak zal voornamelijk tijdens de eerste vegetatieve groei een positief effect hebben op de groeisnelheid, zolang de lichtonderschepping van het gewas nog niet maximaal is.

Bij een aantal potplanten is waargenomen dat zowel het bladoppervlak als het gewicht (in droge stof) toeneemt bij hogere worteltemperaturen. Zolang de maximale lichtonderschepping bij potplanten niet bereikt wordt, zal de relatieve groeisnelheid via een grotere LAR positief beïnvloed kunnen worden. Een hogere worteltemperatuur kan ook via een gestimuleerde blad- en zijscheutgroei de sink-functie van de spruit bevorderen, waardoor de assimilaten efficiënt gebruikt kunnen worden (Merritt and Kohl, 1982).

Een tweede factor die een rol kan spelen is de ionenvoorziening. In een aantal onderzoeken is waargenomen dat het mineraalgehalte van de spruit toeneemt bij hogere worteltemperaturen. Aangenomen wordt dat bij een optimale bemesting de vergroting van de opnamemogelijkheid niet de oorzaak is van een verbeterde groei, maar dat de gestimuleerde groei een grotere ionenopname mogelijk maakt. Is de bemesting suboptimaal dan kan een verminderde groei het gevolg zijn van een verminderde ionenopname. De resultaten van het onderzoek van Brown en Omrod (1980) wijzen duidelijk in deze richting. Een verminderde ionenopname kan veroorzaakt worden door morfologische of fysiologische veranderingen van het wortelstelsel.

Als derde factor kunnen de synthese-activiteiten van de wortel genoemd worden. In een onderzoek van Brouwer (1967) is alleen een positief effect aangetoond van het hormoon GA₃ op de drogestofproductie. Het belangrijkste effect van de toediening van gibbellerinen is geweest, dat het de sink-functie van de spruit stimuleert. Een worteltemperatuur die ongunstig is voor de spruitgroei kan echter niet gecompenseerd worden door een hormoonbehandeling. Atkin et al. (1973) hebben in een onderzoek met mais waargenomen dat het transport van cytokininen en gibberellinen een optimum heeft bij een worteltemperatuur van 28°C, terwijl het transport van groeivertragende bestanddelen het laagst is bij een worteltemperatuur van 33°C, welke de optimale temperatuur is voor de spruitgroei. Uit dit onderzoek wordt geconcludeerd dat een blijvend vertraagde spruitgroei bij lagere worteltemperaturen van 8 en 13°C het gevolg kan zijn van een veranderde balans tussen de getransporteerde groeiregulators en groeiremmers.

Invloed van de worteltemperatuur op bloei en opbrengst

Een verhoging van de worteltemperatuur kan een positief effect hebben op de bloei en de opbrengst van diverse gewassen. Bij een aantal gewassen (roos, een aantal potplanten, tomaat) is waargenomen dat wortelverwarming het meeste effect heeft bij lagere luchttemperaturen. Het is niet altijd duidelijk of een hogere worteltemperatuur een lagere luchttemperatuur volledig kan compenseren. Bij Cucurbitaceae is een sterke invloed waargenomen van de lichtintensiteit: bij hogere lichtintensiteiten is de invloed van de worteltemperatuur op de groei en opbrengst belangrijker. Duidelijk is dat andere milieufactoren, zoals de luchttemperatuur en de lichtintensiteit het effect van de worteltemperatuur mede beïnvloeden.

Bij chrysant is er een invloed waargenomen van het groeistadium op het effect van de worteltemperatuur. Een hogere worteltemperatuur zou vooral positief zijn tijdens de vegetatieve fase; tijdens de generatieve fase kan wortelverwarming zelfs negatief werken. Ook bij irissen is waargenomen dat een hogere bodemtemperatuur tijdens de knopvorming een negatieve invloed heeft. Een ander belangrijk aspect is de invloed van de worteltemperatuur op de ontwikkelingsnelheid en het bloeitijdstip. Bij Poinsettia, Petunia

en een aantal bladplanten is waargenomen dat de worteltemperatuur een invloed heeft op de ontwikkelingssnelheid. Bij een aantal cv's van Poinsettia en bij Petunia wordt de axillaire scheutontwikkeling bevorderd door hogere worteltemperaturen, terwijl bij bladplanten een positief effect waargenomen is van een hogere worteltemperatuur op het aantal bladeren.

Bij bepaalde gewassen kunnen hogere worteltemperaturen het bloeitijdstip vervroegen (een aantal bolgewassen, chrysanten, Poinsettia, Petunia), terwijl bij andere gewassen hogere worteltemperaturen vertragend kunnen werken (anjers, cyclamen, violieren, freesia's). Bij bladplanten speelt de grootte van de plant een rol voor het verkooptijdstip. Wanneer in een kortere periode planten van dezelfde grootte kunnen worden gekweekt, kan gesproken worden van 'vervroeging'. De invloed van de worteltemperatuur op het bloeitijdstip zou het gevolg kunnen zijn van een veranderde hormonale produktie of transport. Wanneer het groeipunt van de plant zich dichtbij de bodem bevindt, zoals bij rozetplanten, kan een hogere bodemtemperatuur ook een direct effect hebben op het groeipunt.

Literatuurlijst

- Abdelhafeez, A.T., Harssema, H., Veir, G. and Verkerk, K. 1971. Effects of soil and air temperature on growth, development and water use of tomatoes. *Neth J. Agric. Sci.* 19: 67-75.
- Allen, R.C. 1934. The effect of soil temperature on the growth and flowering of certain greenhouse crops. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 32: 635-637.
- Atkin, R.K., Barton, G.E. and Robinson, D.K. 1973. Effect of root-growing temperature on growth substances in xylem exudate of *Zea mays*. *J. Exp. Bot.*, 24: 475-487.
- Barrett, R.E., Omrod, D.P. and Jung, R. 1978. Soil heating effects on bench-grown chrysanthemums. *Hortscience*, 13: 591-592.
- Bonadruk, W.H., Mills, T.W. and Ingram, D.L. 1981. Response of four foliage plants to heated soil and reduced air temperatures. *Proc. FLA. State Hort. Soc.*, 94: 104-107.
- Boontjes, J. en Rotten, L.A.J.M. van de. 1982. Energiebesparing bij de teelt van snijlelies op grondverwarming. *Bloembollencultuur*, 92 (34): 904-905.
- Brouwer, R. 1962. Influence of temperature of the root medium on the growth of seedlings of various crop plants. *Jaarboek I.B.S.* 11-18.
- Brouwer, R. 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Jaarboek I.B.S.* 31-39.
- Brouwer, R. 1964. Responses of bean plants to root temperatures. I. Root temperatures and growth in the vegetative stage. *Jaarboek I.B.S.* 11-22.
- Brouwer, R. and Hoogland, A. 1964. Responses of bean plants to root temperatures. II. Anatomical aspects. *Jaarboek I.B.S.* 23-31.
- Brouwer, R. and Kleinendorst, A. 1967. Responses of bean plants to root temperatures III. Interactions with hormone treatments. *Jaarboek I.B.S.* 11-28.
- Brouwer, R. en Kuiper, P.J.C. 1972. *Leerboek der plantenfysiologie. Deel 3. Oecofysiologische relaties.* A. Oosthoek's Uitgeversmaatschappij NV.
- Brown, W.W. and Omrod, D.P. 1980. Response of chrysanthemums to soil heating. *Scientia Horticulturae* 13: 67-75.
- Brown, W.W. and Omrod, D.P. 1980. Soil temperature effects on greenhouse roses in relation to air temperature and nutrition. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 105 (1): 57-59.
- Cairol, D. 1982. Reaction of chrysanthemum "Super White" to soil heating related to photoperiod. *Acta Horticulturae*, 125: 159-165.
- Cathey, H.M. 1954. Effect of air-soil temperature on the flowering of wedgewood iris. *N.Y. State Flower Growers Bul.*, 106: 3-4.
- Chong, P.C. and Ito, T. 1982. Growth, fruit yield and nutrient absorption of tomato plant as influenced by solution temperature in Nutrient Film Technique. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, 51 (1): 44-50.

- Conover, C.A. and Poole, R.T., 1973. Influence of shade level and soil temperature on forcing of *Caladium bicolor*. Proc. FLA. State Hort. Soc., 86: 369-372.
- Cooper, A.J. 1973. Influence of soil and air temperatures on growth of *Lycopersicon esculentum*. Ann. Appl. Bot., 74: 379-385.
- Cooper, A.J., 1973. Root temperature and plant growth. Commonwealth Agr. Bureaux England.
- Cooper, A.J. and Thornley, J.H.M. 1976. Response of dry matter partitioning, growth and carbon and nitrogen levels in the tomato plant to changes in root temperature: Experiment and Theory. Ann. Bot., 40 (170): 1139-52.
- Cornillon, P. and Kung, N. 1982. Influence de la temperature des racines et de la temperature ambiante nocturne sur l'absorption des elements minéraux par la plante. Acta Horticulturae 126: 31-35.
- Emsweller, S.L. and Tavernetti, J.R. 1931. The effect on gladioli of heating the soil with electricity. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 28: 398-401.
- Ferry, S. and Hanan, J.J. 1978. Effect of soil temperature on carnation growth. Colorado Flower Growers Association Bul., 340: 1-3.
- Gisleröd, H.R. 1982. Effect of root temperature and propagation media on chrysanthemum in circulating nutrient solution. Acta Horticulturae, 126: 417-425.
- Gosselin, A. and Trudel, M.J. 1982a. Influence de la temperature du substrat sur la croissance, le developpement et le contenu en elements minéraux de plants de tomate (cv. Vendor). Can. J. Plant Sci., 62: 751-757.
- Gosselin, A. and Trudel, M.J. 1982b. L'utilisation du chauffage du sol dans les cultures de légumes de serre sous les condition du Québec. Revue Hort., 18(2): 177-184.
- Holley, W.D. 1954. Soil temperature has little effect on carnation timing. Colorado Flower Growers Association Bul., 61: 1.
- Janes, H.W., McAvoy, R., Maletta, M., Simpkins, J. and Mears, D.R. 1981. The effect of warm root zone temperatures on growth of tomato and poinsettia. Acta Horticulturae, 115: 245-258.
- Janes, H.W. and McAvoy, R. 1982. Effect of root zone heating on growth of poinsettia. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 107 (3): 525-530.
- Janes, H.W. and McAvoy, R. 1983. Deleterious effects of cool air temperature reversed by root-zone warming in poinsettia. Hortscience, 18 (3): 363-364.
- Johnson, C.R. and Haun, J.R. 1972. Interaction of soil temperature and daylength on growth and flowering of carnations. Hortscience, 7: 414-416.
- Jones, D.A.G., Sandwell, I. and Talent, C.J.W. 1978. The effect of soil temperature when associated with low air temperatures on the cropping of early tomatoes. Acta Horticulturae, 76: 167-171.
- Karlsen, P. 1980. The influence of root and air temperature on young cucumber plants. Acta Horticulturae, 118: 95-103.

- Kohl, H.C., Fosler, G.M. and Weinard, F.F. 1949. The effect of several soil temperatures on flower production in roses. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 54: 491-494.
- Kofranek, A.M. 1952. Some effects of low soil temperatures upon growth of *Euphorbia pulcherrima*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 59: 509-515.
- Maher, M.J. 1978. The effect of root zone warming on tomatoes grown in nutrient solution at two air temperatures. *Acta Horticulturae*, 82: 113-120.
- Maher, M.J. 1980. Effect of root zone warming, flow rate and propagation system on tomato crop performance in NFT. *Acta Horticulturae*, 98: 45-52.
- Merritt, R.H. and Kohl, H.C.Jr. 1982. Effect of root temperature and photoperiod on growth and crop productivity efficiency of petunia. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 107 (6): 997-1000.
- Moorby, J. and Graves, C.J. 1980. Root and air temperature effects on growth and yield of tomatoes and lettuce. *Acta Horticulturae*, 98: 29-45.
- Moss, G.I. 1983. Root-zone warming of greenhouse tomatoes in nutrient film as a means of reducing heating requirements. *Journ. Hort. Sci.*, 58 (1): 103-109.
- Moustafa, A.T. and Morgan, J.V. 1981. Root zone warming of spray chrysanthemums in hydroponics. *Acta Horticulturae*, 115: 217-226.
- Moustafa, A.T. and Morgan, J.V., 1982. The effects of root zone warming and low night temperature on the growth and quality of spray chrysanthemums in nutrient solution. *Acta Horticulturae*, 125: 133-142.
- Nielsen, K.F. 1974. Roots and root temperatures, p. 293-333. In Carson, E.W. (ed). *The plant root and its environment*. Univ. Press. Virginia.
- Nisen, A., Custers, M. and Gerard, M. 1978. Benefits drawn from the soil heating in protected cultivation. *Acta Horticulturae*, 76: 163-166.
- Orchard, B. 1980. Solution heating for a tomato crop. *Acta Horticulturae*, 98: 19-28.
- Poole, R.T. and Waters, W.E., 1971. Soil temperature and development of cuttings and seedlings of tropical foliage plants. *Hortscience*, 6(5): 463-464.
- Risser, G., Cornillon, P., Rode, J.-C. et Auge, M. 1982. Effet des températures racinaires sur la croissance de jeunes plants de melon. *Revue Horticole*, 231: 27-30.
- Rudd-Jones, D. and Winsor, G.W. 1978. Environmental control in the root zone: Nutrient film culture. *Acta Horticulturae*, 87: 185-195.
- Scott Russell, R., 1977. *Plant root systems. Their function and interaction with the soil*. Mc. Graw-Hill Book Company (UK) limited. London.
- Seeley, J.G. 1965. Soil temperature and the growth of greenhouse snapdragons. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 86: 693-694.
- Seeley, J.G. and Steiner, J.R. 1965. Soil temperature and the growth of greenhouse carnations. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 86: 631-640.

- Shanks, J.B. and Laurie, A. 1949a. A progress report of some rose root studies. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 53: 473-488.
- Shanks, J.B. and Laurie, A. 1949b. Rose root studies: some effects of soil temperature. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 54: 495-499.
- Shishido, Y. and Hori, Y. 1979. Studies on translocation and distribution of photosynthetic assimilates in tomato plants. III. Distribution patterns as affected by air and root temperatures in the night. *Tohoku J. Agr. Res.*, 30: 87-94.
- Stephens, L.C. and Widmer, R.C. 1976. Soil temperature effects on cyclamen flowering. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 101(2): 107-111.
- Tachibana, S. 1982. Comparison of effects of root temperature on the growth and mineral nutrition of cucumber cultivars and figleaf gourd. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, 51(3): 299-308.
- Trudel, M.J. and Gosselin, A. 1982. Influence of soil temperature in greenhouse tomato production. *Hortscience*, 17(6): 928-929.
- Veen, B.W. 1981. Relation between root respiration and root activity. *Plant and soil*, 63: 73-76.
- Wiersum, L.K. (ed.) 1983. Functional equilibrium between shoots and roots. *Neth J. Agric. Sci.*, 31: 287-346.
- White, J.W. 1982. Root zone heating for greenhouse crops. *Florists' review* February 25: 9-43.
- White, R.A.J. 1981. Air temperature, soil warming and phosphorus nutrition of greenhouse tomatoes. *Acta Horticulturae*, 115: 235-244.
- Zeroni, M. and Gale, M. 1982. The effect of root temperature on the development, growth and yield of 'Sonia' roses. *Scientia Horticulturae*, 18 (2): 177-184.