

**Stres Muka Air Tanah Dangkal Menginduksi Penurunan Secara
Gradual Luas Daun dan Akumulasi Bahan Kering Tanaman Terung
(*Solanum melongena* L) di Fase Reproduksi**

***Shallow Water Table Stress Induces Gradually Decrease of Leaf Area and
Dry Matter Accumulation of Eggplant (*Solanum melongena* L) in
Reproductive Phase***

Mei Meihana^{1,2*}, M.U.Harun³, Susilawati³, Merry Hasmeda³, Istiqom Agam Bela⁵, Laily
I. Widuri¹, Kartika Kartika¹, Erna Siaga¹ dan Benyamin Lakitan^{3,4}

¹Pascasarjana, Universitas Sriwijaya, Palembang 30139, Indonesia.

²STIPER Sriwigama, Palembang 30137, Indonesia

³Fakultas Pertanian, Universitas Sriwijaya, Inderalaya 30662, Indonesia.

⁴Pusat Unggulan Riset Pengembangan Lahan Suboptimal (PUR-PLSO) Universitas
Sriwijaya, Palembang 30139, Indonesia.

⁵Mahasiswa Fakultas Pertanian, Universitas Sriwijaya, Inderalaya 30662, Indonesia.

*Corresponding author: Mei Meihana, email: Meihana.mei21@gmail.com

ABSTRACT

Leaf is the most sensitive organ which easily effected by environmental stress. Environmental stress can reduce leaf area and plant dry weight. This study aims to examine the effect of shallow water table on decreasing of leaf area and dry matter accumulation of eggplant (*Solanum melongena* L) in the reproductive phase. The study was conducted from November 2016 to March 2017 in Macan Kumbang subdistrict (2°58'24.2 "S 104°43'12.5" E), Palembang, South Sumatera. The experiments were arranged in a randomized block design with shallow water table treatment which consist of controls, 13 cm below media surface, 8 cm below media surface, and 3 cm below media surface. The results showed that shallow water table caused decreasing in leaf area, total leaf area, leaf number, leaf dry weight, plant dry weight and leaf weight ratio. The gradually decreasing of leaf area and dry weight occured on the second day after treatment until the second week of recovery. The greatest decreasing happened in the six day after treatment and the depth of water table 3 cm below media surface. This study showed that shallow water table decreased leaf area and dry matter accumulation in the reproductive phase along with the increment of more shallow water table.

Keywords: dry weight, leaf area, shallow water table, hypoxia, *Solanum melongena* L

ABSTRAK

Daun merupakan organ tanaman yang paling sensitif terhadap stres yang ditimbulkan oleh kondisi lingkungan yang tidak optimal. Stres lingkungan dapat mengurangi luas daun dan berat kering tanaman. Penelitian ini bertujuan untuk melihat pengaruh muka air tanah dangkal terhadap penurunan luas daun dan akumulasi bahan kering tanaman terung (*Solanum melongena* L) di fase reproduktif. Penelitian dilaksanakan dari bulan Nopember 2016 sampai dengan bulan Maret 2017 di Macan Kumbang (2°58'24.2"S 104°43'12.5"E), Palembang, Sumatera Selatan. Percobaan disusun dalam rancangan acak kelompok dengan perlakuan kedalaman muka air tanah yang terdiri dari kontrol, 13 cm di bawah permukaan media, 8 cm di bawah permukaan media, dan 3 cm di bawah permukaan media. Hasil

Editor: Siti Herlinda et. al.

ISBN : 978-979-587-748-6

penelitian menunjukkan bahwa perlakuan kedalaman muka air tanah menyebabkan penurunan pada luas daun, total luas daun, jumlah daun, berat kering daun, berat kering tanaman dan rasio berat daun. Penurunan luas daun dan berat kering secara berangsur mulai terjadi pada hari ke-2 setelah perlakuan diberikan hingga minggu ke-2 masa recovery. Penurunan yang terbesar terjadi pada hari ke-6 dan pada kedalaman muka air tanah 3 cm di bawah permukaan media. Penelitian ini menunjukkan bahwa muka air tanah dangkal menyebabkan penurunan luas daun dan akumulasi bahan kering di fase reproduktif, dan penurunan semakin meningkat dengan semakin dangkalnya muka air tanah.

Kata kunci: berat kering, luas daun, muka air tanah dangkal, hipoksia, *Solanum melongena*
L

PENDAHULUAN

Lahan basah di Indonesia mencakup luas 33,4 juta hektar, terdiri dari 20.110.000 hektar lahan basah pasang surut dan 13.290.000 hektar lahan basah non-pasang surut (Azdan, 2014). Sebagian besar lahan basah non-pasang surut di Sumatera Selatan, Indonesia adalah lahan basah non-pasang surut yang dikenal sebagai lahan lebak.

Lahan lebak digolongkan sebagai lahan sub-optimal. Kendala utama dalam pengelolaan lahan lebak untuk pertanian yang produktif adalah banjir musiman yang panjang akibat curah hujan yang tinggi dan tak terduga. Selama banjir tinggi, lahan tidak dapat ditanami. Saat banjir telah surut dan air yang menggenangi lahan kurang lebih 10 cm, lahan baru bisa ditanami padi.

Setelah panen padi, sebenarnya lahan tersebut sangat berpotensi untuk ditanami tanaman sayur-sayuran dengan 2 kali penanaman. Selain dapat meningkatkan produktivitas lahan juga akan meningkatkan pendapatan petani. Namun demikian beberapa resiko yang kemungkinan akan dihadapi dalam budidaya tanaman sayuran setelah panen padi tersebut adalah kekeringan di awal fase pertumbuhan vegetatif dan kelebihan air di fase reproduktif. Hujan yang turun lebih awal di fase reproduktif dapat menyebabkan timbulnya muka air tanah dangkal. Kondisi ini dapat menyebabkan kerusakan pada tanaman dan menurunkan produktivitas tanaman. Beberapa resiko tersebut menyebabkan petani tidak berminat untuk menanam tanaman sayuran pada lahan yang berpotensi mengalami muka air tanah dangkal.

Muka air tanah dangkal menyebabkan pori-pori mikro tanah penuh terisi oleh air, sehingga suplai oksigen tanah berada di bawah optimal (hipoksia) (Sairam *et al.*, 2008; Malik *et al.*, 2015). Hipoksia menyebabkan kurangnya pasokan oksigen ke sel tanaman (Licausi, 2011), menyebabkan gangguan pada fungsi akar dan bahkan dapat menyebabkan kerusakan akar. Selanjutnya tanaman akan mengalami kekurangan air dan unsur hara.

Respon tanaman terhadap kondisi kekurangan oksigen berbeda tergantung tingkat toleransinya. Tanaman yang toleran mampu bertahan hidup dengan melakukan adaptasi morfologi dan fisiologi (Ashraf, 2012). Secara morfologi dengan membentuk hipertropi lentisel (Parelle *et al.*, 2006), membentuk aerenkim di akar dan membentuk akar adventif (Licausi, 2011), sedangkan secara fisiologi diantaranya melalui penyesuaian osmotik dan dengan cara mempertahankan status energinya melalui fermentasi (Ashraf, 2012). Sedangkan tanaman yang sensitif akan mengalami gangguan pertumbuhan baik di fase vegetatif maupun reproduktif (Ezin *et al.*, 2010). Hasil penelitian Holmer *et al.* (2001) menunjukkan bahwa kekurangan oksigen menyebabkan penurunan laju fotosintesis, laju pemanjangan daun dan jumlah daun pada *Zostera marina*. Berbeda pada tanaman tomat, hasil penelitian menunjukkan bahwa tanaman tomat lebih mampu mempertahankan laju

perluasan daun dalam kondisi muka air tanah dangkal sedalam 5 cm di bawah permukaan media selama 10 hari (Meihana, 2017).

Kemampuan toleransi tanaman sayuran terhadap kondisi muka air tanah dangkal belum banyak diketahui. Salah satu tanaman sayuran yang banyak di tanam petani di lahan lebak adalah terung (*Solanum melongena* L.). Informasi mengenai pengaruh muka air tanah dangkal terhadap pertumbuhan tanaman terung belum banyak dilaporkan. Tujuan penelitian ini adalah untuk melihat pengaruh muka air tanah dangkal terhadap luas daun dan akumulasi berat kering tanaman terung di fase reproduktif.

BAHAN DAN METODE

Penelitian dilaksanakan dari bulan Nopember 2016 sampai dengan bulan Maret 2017, di lahan penelitian Macan Kumbang VI, (2°58'24.2"S 104°43'12.5"E), Kelurahan Demang Lebar Daun, Palembang. Bahan yang digunakan meliputi benih terung varitas SM 2405, air, tanah, arang sekam, pupuk NPK dan kompos. Alat yang digunakan terdiri dari bak semen, polybag ukuran 40 cm x 50 cm, kamera, meteran, neraca analitik, oven, paranet, tray, dan timbangan. Penelitian menggunakan rancangan acak kelompok. Perlakuan kedalaman muka air tanah terdiri dari : kontrol, 13 cm, 8 cm, 3 cm di bawah permukaan media. Data dianalisis secara statistik menggunakan metode *Analysis of Variance* (ANOVA), jika diperoleh pengaruh perlakuan yang nyata atau sangat nyata, akan diuji lanjut dengan uji beda nyata BNJ pada taraf $\alpha = 5\%$.

Benih terung direndam di dalam air selama 3 jam lalu dikecambahkan di atas kain basah selama 3 hari. Benih yang telah berkecambah disemai di dalam tray semai yang diisi dengan media campuran tanah, kompos dan arang sekam padi dengan perbandingan 1: 1: 1. Jika sudah berumur 3 minggu (memiliki 3 helai daun) bibit ditransplanting ke dalam polybag. Komposisi media tanam di dalam polybag terdiri dari tanah, kompos dan sekam padi dengan perbandingan 1:1:1 (v:v:v). Tiap polybag ditanam satu bibit yang memiliki pertumbuhan optimal dan seragam. Pemeliharaan dilakukan dengan penyiraman, pemupukan dan pengendalian hama dan penyakit. Penyiraman dilakukan di pagi dan sore hari selama fase vegetatif dan pada saat recovery. Dosis pupuk NPK yang diaplikasikan pada saat tanam adalah 6 g per tanaman dan dosis pemupukan selanjutnya adalah 3 g pertanaman dengan interval 2 minggu sekali. Pupuk diberikan dalam larikan dengan jarak 8 cm dari tanaman. Pengendalian hama dan penyakit dilakukan dengan menyemprotkan biovitalik, fungisida dan insektisida.

Setelah memasuki fase reproduktif (50% dari populasi telah berbunga), tanaman disusun di dalam bak perlakuan, lalu bak diisi air sesuai kedalaman muka air tanah yang telah ditentukan yaitu -13 cm, -8 cm, dan -3 cm dari permukaan tanah dalam polibag. Kedalaman muka air tanah di dalam bak diatur dengan membuat lubang di dinding bak sesuai perlakuan.

Pengamatan terhadap analisis tumbuh tanaman dilakukan pada 7 hari sebelum perlakuan (H-7), sesaat sebelum perlakuan (H0), hari ke-2 perlakuan (H2), hari ke-4 perlakuan (H4), hari ke-6 perlakuan (H6 = perlakuan di hentikan), 7 hari setelah perlakuan di hentikan (R7 = recovery) dan 13 hari setelah perlakuan dihentikan (R13). Peubah yang diamati terdiri dari luas daun, total luas daun, jumlah daun, berat kering daun, berat kering tanaman, dan rasio berat daun. Luas daun diukur dengan menggunakan model estimasi luas daun yang diperoleh dari penelitian sebelumnya yakni $LA = 0,697LW$. Prosedur pembuatan model estimasi luas daun terong mengikuti prosedur yang dilakukan oleh Lakitan *et al.* (2017). Total luas daun merupakan perkalian antara luas daun dengan jumlah daun. Berat kering tanaman diperoleh dengan mengeringkan tanaman ke dalam

oven pada suhu 70 °C sampai mendapatkan berat kering yang konstan, kemudian berat kering tanaman ditimbang menggunakan neraca analitik. Berat kering daun ditentukan dengan cara yang sama seperti berat kering tanaman. Rasio berat daun diukur dengan membandingkan berat kering daun dengan berat kering tanaman.

HASIL

Hasil penelitian menunjukkan bahwa kedalaman muka air tanah berpengaruh nyata terhadap total luas daun, jumlah daun, berat kering daun dan berat kering tanaman, namun berpengaruh tidak nyata terhadap luas daun dan rasio berat daun (Tabel 1).

Tabel 1. Hasil analisis keragaman pengaruh kedalaman muka air tanah terhadap peubah yang diamati

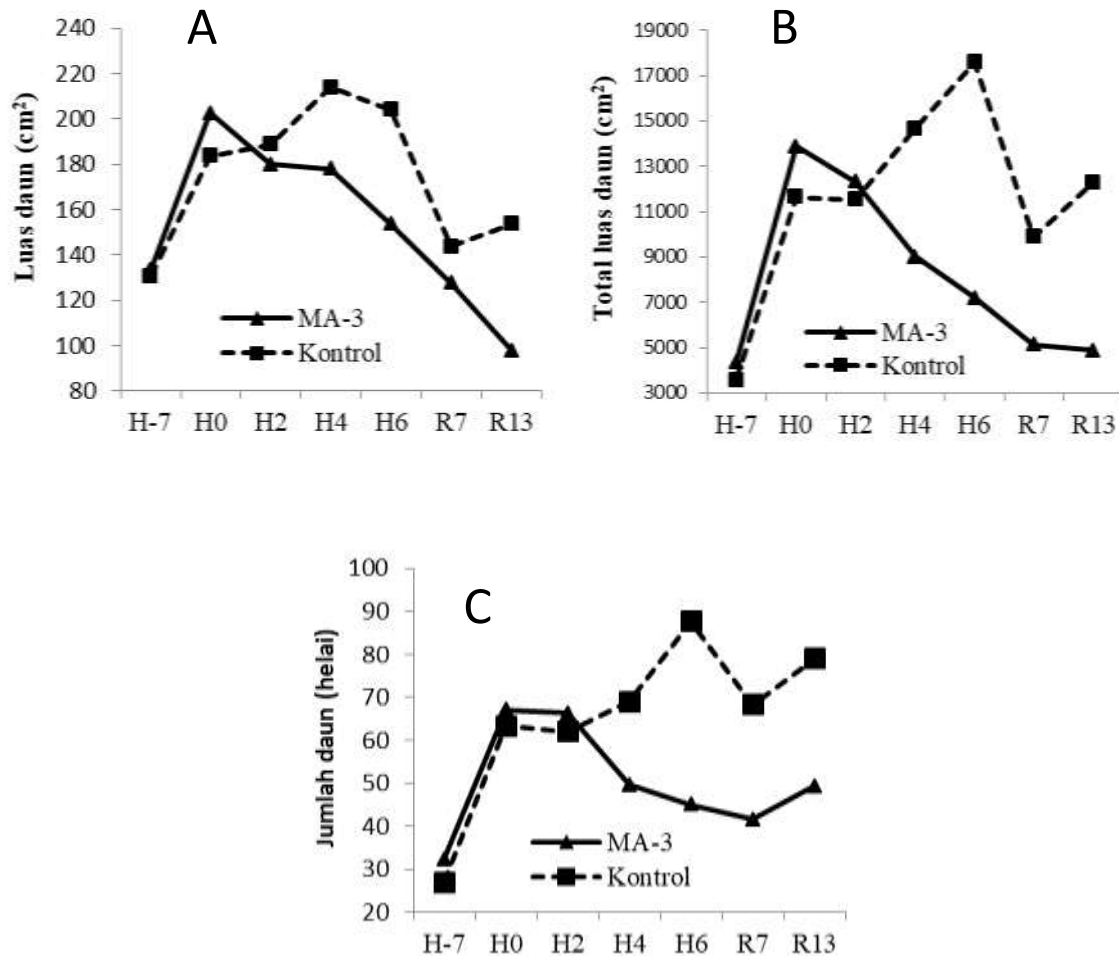
No.	Peubah	Kedalaman muka air tanah
1.	Luas daun (cm ²)	tn
2.	Total luas daun (cm ²)	*
3.	Jumlah daun (helai)	*
4.	Berat kering daun (g)	**
5.	Berat kering tanaman (g)	**
6.	Rasio berat daun (g)	tn

Luas daun, total luas daun dan jumlah daun

Hasil penelitian menunjukkan bahwa pada hari ke-6 perlakuan, kedalaman muka air tanah 3 cm menghasilkan luas daun, total luas daun dan jumlah daun yang lebih rendah dibandingkan kontrol dan perlakuan lainnya, yaitu 153,680 cm², 7187 cm² dan 45 helai (Tabel 2). Hasil uji lanjut menunjukkan bahwa luas daun pada kedalaman muka air tanah 3 cm berbeda tidak nyata dengan kontrol dan perlakuan lain, sebaliknya untuk jumlah daun dan total luas daun berbeda nyata dengan kontrol dan kedalaman muka air tanah 13 cm namun berbeda tidak nyata dengan kedalaman muka air tanah 8 cm. Pada hari ke-2 setelah perlakuan diberikan luas daun, total luas daun dan jumlah daun mulai mengalami penurunan secara gradual dan terus menurun hingga tanaman memasuki masa *recovery* (Gambar 1A,1B) kecuali peubah jumlah daun mengalami peningkatan setelah 2 minggu perlakuan dihentikan (Gambar 1C).

Tabel 2. Hasil uji lanjut terhadap luas daun (LD), total luas daun (TLD), jumlah daun (JD), berat kering daun (BKD), berat kering tanaman (BKT), rasio berat daun (RBD) pada hari ke- 6 perlakuan muka air tanah dangkal.

Perlakuan	Peubah					
	LD	TLD	JD	BKD	BKT	RBD
Kontrol	204,14	17581 a	87,66 a	27,099 a	68,497 a	0,3977
MA-13	176,68	12059 b	68,33 ab	20,062 b	53,870 b	0,3732
MA-8	175,18	9248 bc	52,66 bc	14,534 c	39,028 c	0,3729
MA-3	153,68	7187 c	45,00 c	11,327 d	31,024 c	0,3678



Gambar 1. Penurunan luas daun (A), total luas daun (B) dan jumlah daun (C) tanaman terung pada kedalaman muka air 3 cm dari permukaan tanah dan kontrol di fase reproduktif.

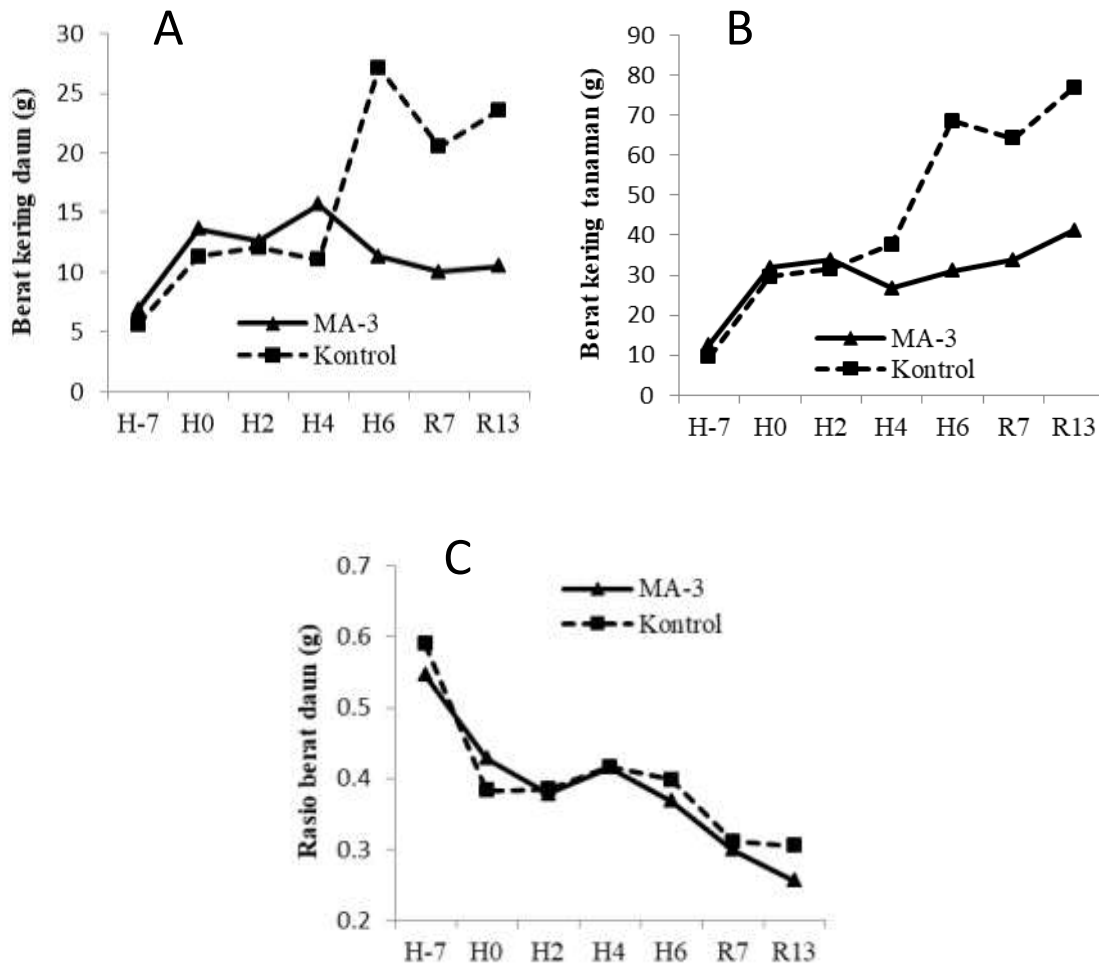
Berat kering daun, Berat kering tanaman dan Rasio berat daun

Hasil penelitian menunjukkan bahwa di hari ke-6, berat kering daun dan berat kering tanaman mengalami penurunan yang cukup signifikan dibandingkan dengan kontrol. Pada perlakuan kontrol kedua peubah tersebut mengalami peningkatan, namun berbeda pada peubah rasio berat daun yang sama-sama mengalami penurunan baik pada kontrol maupun pada perlakuan kedalaman muka air tanah. Kedalaman muka air tanah 3 cm di bawah permukaan media menghasilkan berat kering daun, berat kering tanaman dan rasio berat daun yang paling rendah yaitu 11,327 cm², 31,024 cm² dan 0,368 g (Tabel 2).

Berat kering daun pada kedalaman muka air tanah 3 cm menunjukkan perbedaan yang nyata dengan kontrol dan perlakuan lainnya, namun sebaliknya untuk rasio berat daun. Sedangkan peubah berat kering tanaman menunjukkan perbedaan yang nyata dengan kontrol dan kedalaman muka air tanah 13 cm di bawah permukaan media namun berbeda tidak nyata dengan kedalaman muka air tanah 8 cm di bawah permukaan media.

Penurunan berat kering daun dan rasio berat daun secara gradual mulai terjadi pada hari ke-2 setelah perlakuan diberikan dan terus menurun hingga tanaman memasuki masa *recovery* (Gambar 2A, 2C). Berbeda untuk berat kering tanaman, kenaikan mulai terjadi

di hari ke-6 hingga masa *recovery* namun masih lebih rendah dibandingkan dengan kontrol (Gambar 2B).



Gambar 2. Penurunan berat kering daun (A), berat kering tanaman (B), dan rasio berat daun (C) tanaman terung pada kedalaman muka air 3 cm di bawah permukaan media dan kontrol di fase reproduktif.

PEMBAHASAN

Hasil penelitian menunjukkan bahwa muka air tanah dangkal menyebabkan penurunan luas daun dan berat kering tanaman terung. Penurunan semakin meningkat dengan bertambah dangkalnya muka air tanah. Hal ini dapat dilihat pada kedalaman muka air tanah sedalam 3 cm dari permukaan tanah, menghasilkan nilai yang terendah untuk semua peubah dibandingkan perlakuan lain.

Muka air tanah dangkal mengakibatkan tanaman mengalami kekurangan oksigen (hipoksia). Hipoksia disebabkan adanya banjir periode singkat dimana akar terendam di bawah permukaan air tetapi pucuk tetap berada di atas permukaan air (Sairam *et al.*, 2008). menyebabkan stres pada tanaman sehingga pertumbuhan tanaman terhambat. Organ tanaman yang paling sensitif terhadap kondisi stres lingkungan tersebut adalah daun. Pengaruh ini dapat dilihat pada peubah luas daun dan total luas daun tanaman.

Setelah tanaman mengalami muka air tanah dangkal selama 6 hari, terjadi penurunan luas daun dan total luas daun yang cukup signifikan (Gambar 1A dan 1B). Perlakuan muka air tanah sedalam 3 cm di bawah permukaan media, menghasilkan luas daun dan total luas daun yang lebih rendah dibandingkan kontrol dan perlakuan lainnya. Pada muka air tanah sedalam 13 cm dan 8 cm di bawah permukaan media, meskipun luas daun dan total luas daun mengalami penurunan sampai hari ke-4 namun kembali naik pada hari ke-6, dan terjadi penurunan lagi di masa *recovery*. Penurunan ini dikarenakan pertumbuhan tanaman masih didominasi oleh perkembangan organ reproduktif. Berbeda pada muka air tanah sedalam 3 cm di bawah permukaan media, luas daun dan total luas daun menurun hingga hari ke-6 dan terus menurun hingga masa *recovery*.

Semakin dangkal muka air tanah semakin banyak pori tanah yang terisi oleh air. Air yang memenuhi pori menyebabkan suplai oksigen di tanah berkurang (hipoksia). Oksigen di dalam tanah dibutuhkan tanaman dalam proses respirasi akar yang akan menghasilkan energi untuk mendukung aktifitas akar dalam menyerap air dan unsur hara. Kekurangan oksigen menyebabkan terganggunya penyerapan air oleh akar dan menutupnya stomata (Siberssen and Mott, 2010). Gangguan dalam penyerapan air tersebut menjadi semakin parah karena akar rusak dan membusuk akibat lama terendam.

Kekurangan air pada tanaman berpengaruh langsung terhadap penurunan tekanan turgor sel daun. Tekanan turgor sel yang turun dapat menghambat pembesaran sel sehingga menyebabkan laju perluasan daun berkurang. Kekurangan air juga dapat menyebabkan daun mengering dan rontok. Hal ini dapat dilihat pada kedalaman muka air tanah 3 cm di bawah permukaan media, jumlah daun mengalami penurunan hingga hari ke-6 (Gambar 1C). Meskipun terjadi peningkatan jumlah daun setelah memasuki masa *recovery* karena banyak daun-daun baru yang tumbuh, namun total luas daun tanaman tetap mengalami penurunan. Penurunan terjadi karena laju perluasan daun berkurang sebab laju penyerapan air yang masih belum optimal selama masa *recovery*. Disamping itu karena pada fase reproduktif asimilat yang dibutuhkan daun untuk berkembang lebih banyak ditranslokasikan untuk perkembangan organ reproduktif yaitu bunga dan buah. Translokasi asimilat tersebut berkaitan pula dengan rasio berat daun. Akumulasi bahan kering pada organ reproduktif menyebabkan berat kering tanaman menjadi tinggi dan rasio berat daun menurun (Gambar 2C).

Total luas daun yang menurun berpengaruh terhadap berkurangnya total fotosintesis dan produksi bahan kering pada tanaman. Berkurangnya fotosintesis juga berkaitan dengan penutupan stomata akibat defisit air pada sel daun. Defisit air menyebabkan tekanan turgor sel daun menurun sehingga stomata menutup (Brodrribb *et al.*, 2003). Hal ini menghambat masuknya CO₂ yang dibutuhkan untuk proses fotosintesis. Laju fotosintesis menjadi terhambat dan mengurangi asimilat yang akan digunakan tanaman untuk membentuk biomassa. Kondisi ini dapat dilihat pada penurunan berat kering daun dan berat kering tanaman. Berat kering daun dan berat kering tanaman mengalami penurunan sejak hari ke-2 dan mengalami kenaikan di masa *recovery*. Kenaikan tersebut terjadi karena dimasa *recovery* daun-daun baru banyak yang tumbuh dan organ reproduktif telah memasuki masa panen.

Secara keseluruhan hasil penelitian ini menunjukkan bahwa pada hari ke-6 terlihat penurunan pertumbuhan yang signifikan (Tabel 2). Fenomena ini menunjukkan bahwa periode kritisnya terhadap muka air tanah dangkal adalah 6 hari. Luas daun dan berat kering merupakan indikator pertumbuhan utama yang merespon kondisi stres pada muka air tanah dangkal.

KESIMPULAN

Muka air tanah dangkal menyebabkan penurunan luas daun dan berat kering tanaman terung. Penurunan semakin meningkat dengan semakin dangkalnya muka air tanah dan periode kritis tanaman terung terhadap stres muka air tanah dangkal adalah 6 hari.

UCAPAN TERIMA KASIH

Ucapan terimakasih disampaikan kepada Kementerian Riset, Teknologi dan Pendidikan Tinggi melalui program beasiswa BPP-DN (SP No. 1265.43/E4.4/2015) dan Program Penelitian Unggulan Profesi 2016 Universitas Sriwijaya (SK Rektor No.0242/UN9/KP/2016) yang telah membantu penelitian ini.

DAFTAR PUSTAKA

- Ashraf, M.A. 2012. Waterlogging stress in plants: A review. *Afr J Agric Res.* 7(13): 1976-1981.
- Brodribb, T.J. and Holbrook, N.M. 2003. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 132(4): 2166-2173.
- Ezin V, R.D.L. Pena, and A. Ahanchede. 2010. Flooding tolerance of tomato genotypes during vegetative and reproductive stages. *Braz J Plant Physiol.* 22(2): 131-142.
- Holmer, M. and Bondgaard, E.J. 2001. Photosynthetic and growth response of eelgrass to low oxygen and high sulfide concentrations during hypoxic events. *Aquatic Botany.* 70(1):29-38.
- Lakitan, B., L.I. Widuri, and M. Meihana. 2017. Simplifying procedure for a non-destructive, inexpensive, yet accurate trifoliate leaf area estimation in snap bean (*Phaseolus vulgaris* L). *J Appl Hort.* 19(1): 15-21.
- Licausi, F., 2011. Regulation of the molecular response to oxygen limitations in plants. *New Phytologist*, 190(3):550-555.
- Malik, A.I., T.I. Ailewe, and W. Erskine. 2015. Tolerance of three grain legume species to transient waterlogging. *AoB Plants.* 7. Plv040. doi:10.1093/aobpla/plv040
- Meihana, M., B. Lakitan, Susilawati, M.U. Harun, L.I. Widuri, K. Kartika, E. Siaga, and H. Kriswantoro. 2017. Steady shallow water table did not decrease leaf expansion rate, specific leaf weight, and specific leaf water content in tomato plants. *Australian Journal of Crop Science*, 11(12):1635-1641.
- Parelle, J., Brendel, O., Bodénès, C., Berveiller, D., Dizengremel, P., Jolivet, Y. and Dreyer, E. 2006. Differences in morphological and physiological responses to water-logging between two sympatric oak species (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Quercus robur* L.). *Annals of Forest Science*, 63(8):849-859.
- Sairam, R.K., D. Kumutha, K. Ezhilmathi, P.S. Deshmukh, and G.C. Srivastava. 2008. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biologia plantarum*, 52(3): 401-412.
- Sibbersen, E., and Mott, K.A. 2010. Stomatal responses to flooding of the intercellular air spaces suggest a vapor-phase signal between the mesophyll and the guard cells. *Plant Physiology*, 153(1):1435-1442.