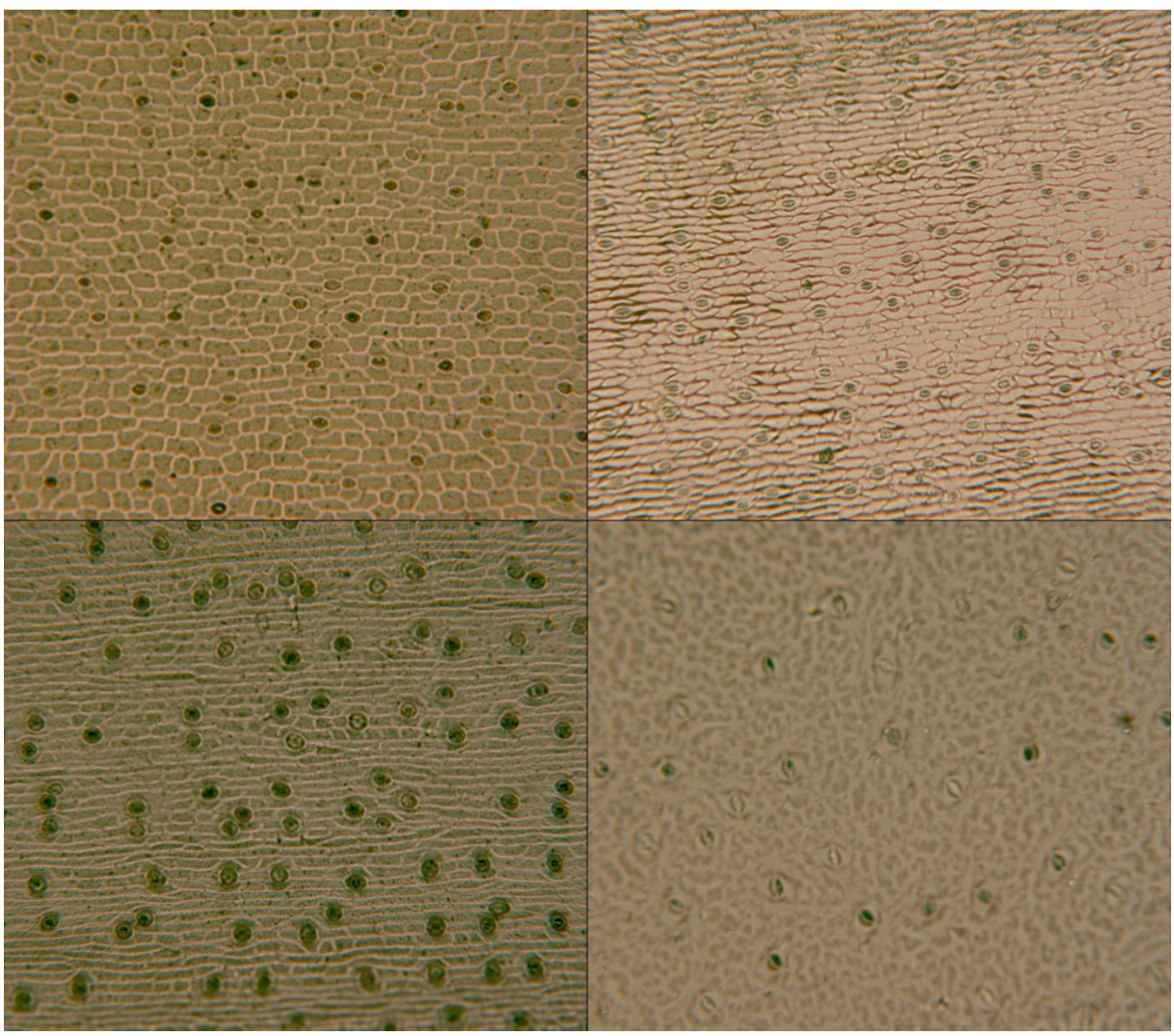
Stimuleren van de huidmondjesontwikkeling bij diverse potplanten



April 2011

G. Trouwborst, C.S. Pot, A.H.C.M. Schapendonk en N. Zenasni

Stimuleren van de huidmondjesontwikkeling bij diverse potplanten

April 2011

G. Trouwborst[1], C.S. Pot[1], A.H.C.M. Schapendonk[1] en N. Zenasni[2]

[1] Plant Dynamics B.V.
Englaan 8
6703 EW Wageningen
www.plant-dynamics.nl
govert@plant-dynamics.nl
06-10990094

[2] Wageningen Universiteit
Leerstoelgroep Tuinbouwketens
Droevendaalsesteeg 1
6708 PD Wageningen

REFERAAT

G. Trouwborst, C.S. Pot, A.H.C.M Schapendonk, 2011 en N. Zenasni. Stimuleren van de huidmondjesontwikkeling bij diverse potplanten. Plant Dynamics B.V., Wageningen. 27p.

Dit onderzoek is uitgevoerd op verzoek van de tuinbouwsector en is gefinancierd door het Productschap Tuinbouw (PT).

PT projectnummer: 14142

Verklaring foto op de frontpagina: Overzichtsfoto's van bladeren met huidmondjes van Miltonia (linksboven), Areca (rechtsboven), Cymbidium (linksonder), en Anthurium (rechtsonder)

© 2011 Wageningen, Plant Dynamics BV
Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van het Productschap Tuinbouw en Plant Dynamics BV.
Plant Dynamics BV is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Inhoudsopgave

INHOUDSOPGAVE 4

SAMENWERKENDE PARTIJEN 5

SAMENVATTING 6

VOORWOORD 7

1 INLEIDING EN DOELSTELLING 8

2 THEORIE VERDAMPING EN KOELING 9

3 ANATOMIE EN FYSIOLOGIE VAN HUIDMONDJES 11
3.1 Anatomie 11
3.1.1 Geen lineaire relatie tussen de huidmondjesgeleidbaarheid en de anatomie 12
3.1.2 Sturing op de huidmondjesanatomie en keuze proeffactoren 12
3.2 Fysiologie 13

4 MATERIAAL EN METHODEN 15
4.1 Proefopzet en plantmateriaal 15
4.2 Metingen 17

5 RESULTATEN EN DISCUSSIE 18
5.1 Huidmondjesopening onder de teeltomstandigheden 18
5.2 Maximale huidmondjesopening 18
5.2.1 Lichtintensiteit en RV 18
5.2.2 Lichtspectrum 19
5.3 Effect op fotosynthese en groei 20
5.4 Huidmondjeskarakteristieken 20
5.5 Discussie 25
5.6 Conclusies 25

REFERENTIES 26

Samenwerkende partijen

Floricultura B.V.

Rijnplant

Aardam

Van der Voort Young Plants B.V.

LTO Groeiservice

Plant Dynamics B.V.

Wageningen Universiteit (Tuinbouwketens)

Samenvatting

Het gebruik van gratis zonlicht wordt bij veel potplanten beperkt doordat de bladtemperatuur sterk oploopt. De plant kan zich namelijk onvoldoende koelen omdat de verdampingscapaciteit te klein is. Door de sterk oplopende bladtemperatuur stijgt ook het dampdrukdeficit tussen blad en kaslucht nog verder, met als gevolg dat de huidmondjes sluiten, de CO_2-concentratie in het blad daalt en de fotosynthese verder inzakt. Dit is een ongewenste situatie.

Het koelend vermogen van bladeren wordt bepaald door de verdamping via de huidmondjes . De huidmondjesanatomie (o.a. aantal en poriegrootte) van de bladeren is het kenmerk dat bepaalt hoe snel waterdamp het blad kan verlaten (huidmondjesgeleidbaarheid). Als de verdamping en tegelijkertijd de CO_2 opname, via veranderingen in de huidmondjesanatomie, positief beïnvloed kunnen worden, dan zal er meer gratis zonlicht in de kas kunnen worden toegelaten zonder dat de planttemperatuur te hoog oploopt. Bovendien vergroot de hogere interne CO_2 concentratie in het blad de lichtbenutting met 20 – 80%.

Er zijn aanwijzingen dat klimaatfactoren zoals lichtintensiteit, lichtspectrum en RV bij de opkweek invloed hebben op de huidmondjesanatomie (Trouwborst *et al*. 2010b). De huidmondjesanatomie kan alleen beïnvloed worden gedurende de bladontwikkelingsfase. In het huidige onderzoek is dit fenomeen onder geconditioneerde omstandigheden onderzocht bij 5 soorten potplanten: Anthurium, Areca, Miltonia, Cymbidium en Spathiphyllum.

In de test is in klimaatkamers gekeken of de huidmondjesgeleidbaarheid en de aantallen en/of grootte van de huidmondjes van diverse potplanten te verhogen zijn door variatie in lichtintensiteit (75 en 150 µmol/m^2/s), lichtspectrum (TL-840; rood/blauwe LEDs; SON-T; Zonlichtlamp) of luchtvochtigheid (50% en 80%).

De resultaten lieten zien dat:

1. De lichtintensiteit geen effect had op de maximale huidmondjesgeleidbaarheid.
2. Het effect van lichtspectrum per plantsoort varieerde: LED en SON-t werkten positief voor Areca maar niet voor de andere soorten. TL-840 had gemiddeld een positief effect.
3. een hoge RV behandeling resulteerde in een 35-80% hogere maximale geleidbaarheid dan onder lage RV.
4. Het proces van huidmondjesaanleg (huidmondjesindex) bij Anthurium, Cymbidium, Miltonia en Spathiphyllum positief werd beïnvloed (13-38%). Bij Areca en Miltonia waren de huidmondjes bovendien iets groter.
5. De fotosynthese en groei gedurende de proefduur van 10 weken tot wel 35% werd verhoogd. Dit kwam doordat voor alle getoetste soorten de huidmondjes in de hoge RV behandeling ook nog eens verder open stonden.

Het is dus mogelijk om planten te kweken met een groter koelend vermogen die hoogstwaarschijnlijk een hogere lichtbenutting hebben en minder snel schade zullen ondervinden van lichtstress.

Voorwoord

Begin 2010 is door Plant Dynamics onderzoek gedaan naar grenswaarden voor licht, luchtvochtigheid en CO_2 voor het gewas Miltonia. Gedurende dat project werd duidelijk dat ondanks de heersende hoge RV in de kas de huidmondjes zich toch sloten bij oplopende lichtintensiteit. Dit kwam doordat de bladtemperatuur en zo de dampdrukdeficit tussen blad en kaslucht snel opliep. Het koelend vermogen van die planten bleek te beperkt. Vervolgens is in een literatuuronderzoek nagegaan of het koelend vermogen van planten beïnvloed kan worden door klimaatsfactoren. Duidelijke richtlijnen uit de literatuur hebben geleid tot de hier beschreven proef.

Onze dank gaat uit naar de bedrijven die de planten hebben geleverd: Rijnplant, Aardam, Floricultura, en Van der Voort. Tevens willen wij Martin van Noort (Rijnplant), Arthur van der Voort (Van der Voort) en Erwin van de Werken (Floricultura) hartelijk bedanken voor hun inzet tijdens de BCO-vergaderingen. Onze dank gaat ook uit naar Arthur van den Berg (LTO Groeiservice) voor de begeleiding van de BCO-vergaderingen.

Taede Stoker en Gerrit Stunnenberg (Unifarm; Wageningen UR) willen we hartelijk bedanken voor hun inzet voor de dagelijkse gewasverzorging.

Als laatste zijn we het PT erkentelijk voor de financiering van het onderzoek.

1 Inleiding en doelstelling

De teelt van veel potplanten kan energiezuiniger als gratis daglicht optimaal benut wordt voor de fotosynthese en de temperatuurhuishouding binnen de kas. Een factor die het toelaten van meer daglicht bij potplanten vaak in de weg staat, is de oplopende bladtemperatuur en daardoor een oplopend verschil in dampdruk tussen blad en kaslucht (VPD_{blad}). Vooral bij soorten met een laag koelend vermogen (weinig verdamping) is dat een probleem. Deze lage verdamping wordt veroorzaakt door een lage huidmondjesgeleidbaarheid.

Recent onderzoek laat zien dat er meer daglicht kan worden toegelaten als andere klimaatfactoren onder controle zijn, bijvoorbeeld, een hoog CO_2-niveau en/of een laag dampdrukdeficit tussen blad en kaslucht (VPD_{blad}) (Teeltoptimalisatie Miltonia; PT 13819 door Plant Dynamics en Betere benutting zonne-energie voor potplanten; PT 13490 door WUR). Onder die klimaatsomstandigheden wordt de fotosynthese en productie sterk verhoogd. Ook bij een hoge relatieve vochtigheid van de kaslucht (80%) moest bij Miltonia de hoeveelheid daglicht echter beperkt worden omdat anders de planttemperatuur te hoog werd (Trouwborst *et al.*, 2010a). Het koelend vermogen van die planten is dus erg laag.

Het koelend vermogen van de plant (verdampingscapaciteit) wordt bepaald door het dampdrukverschil tussen de holtes in het blad en de kaslucht vermenigvuldigd met de *capaciteit* van de huidmondjesgeleidbaarheid. Deze capaciteit wordt onder andere bepaald door het aantal en grootte van de huidmondjes in een blad (huidmondjesanatomie; Fanourakis *et al.*, 2011). Uit recent literatuuronderzoek in opdracht van Productschap Tuinbouw is aangetoond dat er vooral bij schaduwminnende potplanten kansen liggen om de huidmondjesanatomie positief te stimuleren. De huidmondjesanatomie blijkt beïnvloed te kunnen worden door lichtintensiteit, lichtspectrum en VPD (Trouwborst *et al.*, 2010b), waarbij een juiste plantwaterstatus een randvoorwaarde is. Vergroting van het aantal en/of poriegrootte van de huidmondjes biedt een kans voor de verbetering van het koelend vermogen van planten. Hierdoor kan er meer gratis zonlicht worden toegelaten voordat de bladtemperatuur te ver oploopt. Met zulke planten kunnen de huidige klimaat- en scherminstellingen voor natuurlijk daglicht verruimd worden. Dat betekent een besparing op kosten voor kaskoeling, een betere benutting van daglicht en het gedoseerde CO_2 en een hogere productie.

Doelstelling van dit onderzoek

De doelstelling van dit onderzoek is het verbeteren van het gebruik van gratis zonlicht door het koelend vermogen van potplanten te vergroten. Hiervoor is getoetst of het koelend vermogen van nieuw ontwikkelende bladeren kan worden verhoogd door te sturen op de ontwikkeling van meer en/of grotere huidmondjes onder invloed van lichtspectrum, lichtintensiteit en RV. Dit is getoetst bij Anthurium, Areca, Cymbidium, Miltonia en Spathiphyllum.

De volgende vragen stonden centraal:

1. Kan de huidmondjesanatomie en de daaraan gekoppelde huidmondjesgeleidbaarheid door genoemde klimaatfactoren positief beïnvloed worden?
2. Wat is hierbij de verhoging van de maximale huidmondjesgeleidbaarheid van de bladeren?
3. Welke klimaatsfactor (of combinatie van factoren) is hierin het meest bepalend?

Deze proef levert dus een duidelijk recept op hoe planten gekweekt kunnen worden met een verhoogd koelend vermogen.

2 Theorie verdamping en koeling

De huidmondjes vervullen een sleutelrol voor de CO_2-opname en verdamping van water (ofwel koeling) van de plant. De geleidbaarheid voor CO_2 naar binnen en voor water naar buiten zijn aan elkaar gekoppeld. Deze verhouding wordt bepaald door de verhouding van de diffusiecoëfficiënten van water/lucht en CO_2/lucht en is ongeveer 1.6 (Farquhar & Sharkey, 1982). De snelheid van verdamping of van CO_2 opname is analoog aan de wet van Ohm voor elektriciteit:

Stroom = potentiaalverschil (voltage) * geleidbaarheid.

Het potentiaalverschil voor de verdamping is het dampdrukdeficit tussen de lucht en het blad (vapour pressure deficit, VPD_{blad}; Fig. 1). Het potentiaalverschil voor de CO_2-opname wordt bepaald door het CO_2-gehalte in de kas (CO_{2kas}) en het CO_2-gehalte in het blad (CO_{2blad}):

Verdamping = VPD_{blad} * huidmondjesgeleidbaarheid voor water
CO_2 opname = (CO_{2kas}-CO_{2blad}) * geleidbaarheid voor CO_2

Planten kunnen zelf de hoeveelheid verdamping reguleren door de huidmondjes te openen of te sluiten. VPD_{blad} heeft een dubbele rol: Het is enerzijds de drijvende kracht achter de verdamping (hogere VPD_{blad} geeft een hogere verdamping) en anderzijds heeft een hogere VPD_{blad} een negatief effect op de huidmondjesopening (El Sharkawy *et al.,* 1985) waardoor de verdamping daalt. De huidmondjesgevoeligheid voor VPD_{blad} verschilt tussen plantsoorten echter enorm.

Bij planten waar de huidmondjesopening al snel beperkend is (Bijvoorbeeld bij *Anthurium* of *Miltonia*) zal als het koelend vermogen van de plant overschreden wordt, de planttemperatuur sterk oplopen en dus ook de VPD_{blad}. Hierdoor sluiten de huidmondjes, de geleidbaarheid daalt en daardoor daalt het koelend vermogen. Zo belandt de plant in een negatieve spiraal: verhoging VPD_{blad}→ sluiting huidmondjes → verlaging verdamping=verlaging koeling → verhoging bladtemperatuur → verhoging VPD_{blad} (rode cirkel in Fig. 1). De verhoging van VPD_{blad} creëert echter wel een hogere drijvende kracht voor de koeling. Dit kan echter de afname van de geleidbaarheid niet compenseren. Deze vicieuze cirkel kan uitgesteld worden als het koelend vermogen van de plant vergroot kan worden. Uit het voorgaande is duidelijk geworden dat dan de capaciteit van de huidmondjesgeleidbaarheid verhoogd moet worden.

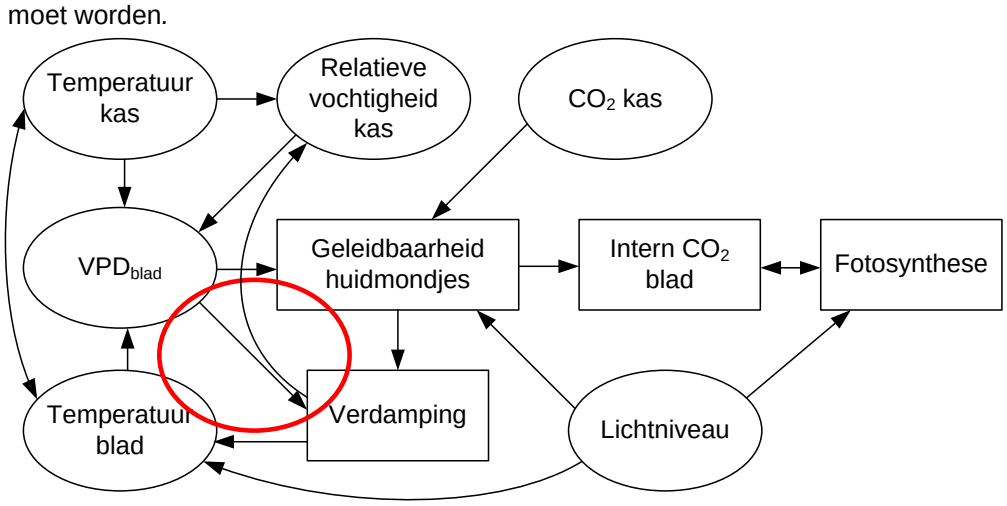


Fig. 1. Verband tussen enerzijds de huidmondjesgeleidbaarheid en het koelend vermogen door verdamping (transpiratie) en effect van omgevingsfactoren. De rode cirkel geeft de negatieve spiraal aan waarin een plant terecht kan komen als het koelend vermogen wordt overschreden.

Doordat de huidmondjes sluiten, daalt tegelijkertijd ook de geleidbaarheid voor CO_2. Hierdoor daalt het interne CO_2-gehalte en de fotosynthese (Fig. 1). Voor de fotosynthese is het dus heel belangrijk dat de huidmondjes open zijn.

De maximale geleidbaarheid van bladeren wordt behaald als de huidmondjes wijd open staan. De capaciteit van de huidmondjesgeleidbaarheid wordt bepaald door onder andere het aantal huidmondjes per bladoppervlak en de grootte van de huidmondjes (Fanourakis *et al.*, 2011). De ontwikkeling van huidmondjes vindt alleen plaats gedurende de bladontwikkelingsfase. De geleidbaarheid van een volgroeid blad kan dus alleen nog maar gestuurd worden door de fysiologie (openen en sluiten van huidmondjes, Zie H3.2). Bij een jong opgroeiend blad speelt ook de huidmondjesanatomie een rol in de uiteindelijk te behalen maximale geleidbaarheid (Zie H3.1).

3 Anatomie en fysiologie van huidmondjes

3.1 Anatomie

Als we de anatomie van de huidmondjes in relatie tot een blad nader onder de loep nemen, moeten er een aantal definities worden vastgesteld:

1. Huidmondjesdichtheid: aantal huidmondjes per oppervlak.
2. Huidmondjesindex: ratio tussen aantal huidmondjes en totaal aantal cellen (inclusief de huidmondjes) van een blad.
3. Huidmondjesopening: de lengte, breedte of het hele oppervlak van een geopend huidmondje (lengte, breedte, oppervlak van de porie).

Om te toetsen of het proces van huidmondjesaanleg veranderd is door klimaatfactoren, is de huidmondjesindex een betere maat dan de huidmondjesdichtheid. De huidmondjesdichtheid is namelijk ook afhankelijk van de grootte van de epidermiscellen. Een lagere huidmondjesdichtheid kan eenvoudigweg betekenen dat de afzonderlijke cellen (en mogelijk het gehele blad) groter zijn.

Hovenden (2001) rafelt deze processen mooi uiteen: “Drie factoren bepalen de huidmondjesdichtheid in een bepaalde plantsoort: Als eerste het initiatieproces, dit specifieke proces leidt tot de ontwikkeling van sluitcellen vanuit de nog niet gedifferentieerde epidermiscellen. Dit initiatieproces kan achteraf worden gemeten door de huidmondjesindex. Het tweede proces is bladexpansie. Bladexpansie heeft invloed op de grootte van de epidermiscel en daarom op het aantal epidermiscellen per oppervlakte en beïnvloedt zo de huidmondjesdichtheid. De derde factor is het aantal epidermiscellen van het hele blad. Zo hebben twee net zo grote bladeren met dezelfde huidmondjesindex maar een verschillend aantal epidermiscellen ook verschillende dichtheden. Huidmondjesdichtheden nemen dus toe als (1) de initiatie toeneemt, omdat het aantal huidmondjes per epidermiscel toenemen, of als (2) de bladexpansie gereduceerd wordt omdat dan het totale bladoppervlak kleiner wordt (zelfde aantal huidmondjes op een kleiner oppervlak), of als (3) het totaal aantal epidermiscellen op een blad toenemen.“

Een huidmondje bestaat uit twee langwerpige (sluit)cellen die aan beide uiteinden aan elkaar vast zitten. Doordat de cellen vocht opnemen wijken de cellen in het midden uiteen en ontstaat er een opening. In Fig. 2 worden er schematische tekeningen van een gesloten en geopend huidmondjes weergegeven. In Fig. 3 worden bijbehorende anatomische termen weergegeven.

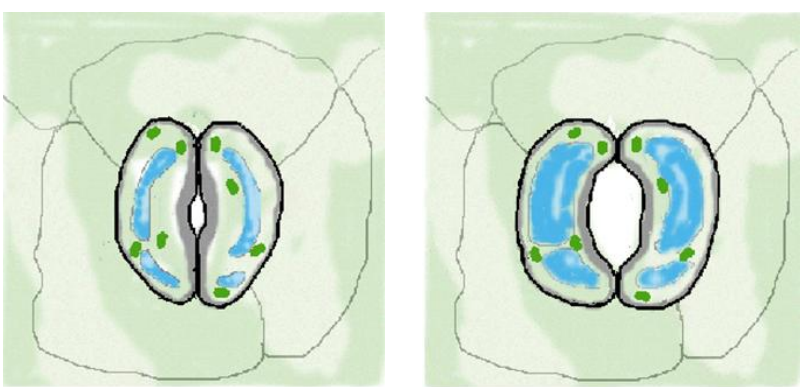


Fig. 2. Schematische weergave van een gesloten en een open huidmondje (Bron: Ecotree http://www.bcb.uwc.ac.za/ecotree/index.htm). Doordat de cellen water opnemen wijken de cellen in het midden uiteen.

3.1.1 Geen lineaire relatie tussen de huidmondjesgeleidbaarheid en de anatomie

In figuur 3 is te zien dat het porieoppervlak van een huidmondje eruit ziet als een ellips. Het oppervlak van een ellips kan berekend worden door *π*korte straal*lange straal.* Door het gemiddelde porieoppervlak te vermenigvuldigen met de huidmondjesdichtheid kan het totale porieoppervlak voor een blad worden berekend. Het totale porieoppervlak van de huidmondjes ten opzichte van het totale bladoppervlak is echter niet één op één te relateren aan de maximale geleidbaarheid. Twee kleine poriën hebben namelijk een hogere geleidbaarheid dan één grote porie met hetzelfde oppervlak. Dit komt omdat kleinere poriën ondieper zijn en zo een kleinere weerstand vormen (Lawson *et al.*, 1998b; Franks & Farquhar, 2007; Franks & Beerling, 2009).

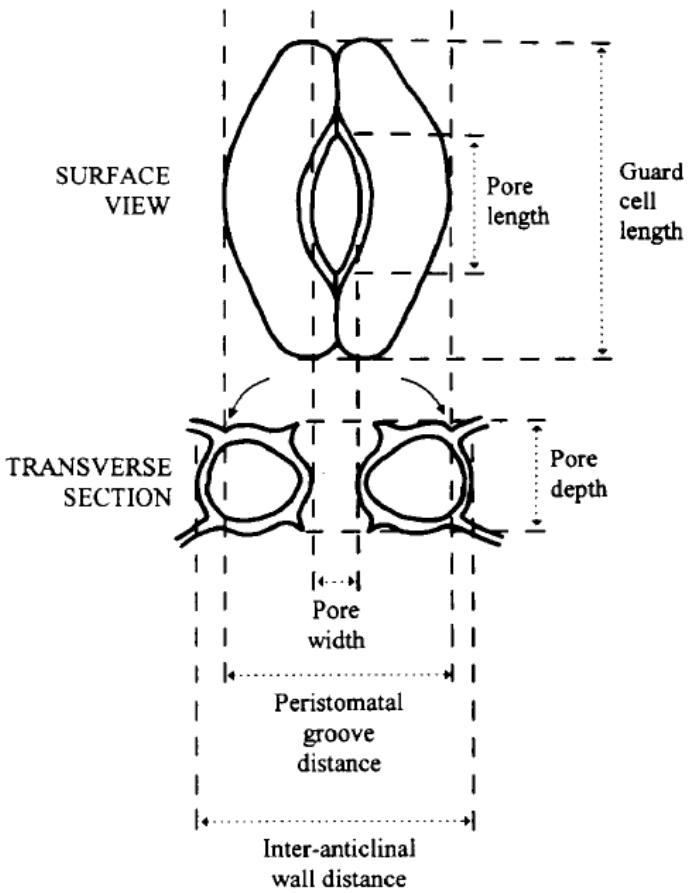


Fig. 3. Tekening van een huidmondje met bijbehorende anatomische termen (Bron: Lawson *et al.*, 1998a).

Ook is de geleidbaarheid onder teeltomstandigheden niet volledig lineair met de openingsstand van de huidmondjes. Een recente studie van Kaiser (2009) met tuinboon (*Vicia Faba*) laat zien dat bij zeer smalle openingen de geleidbaarheid sneller stijgt terwijl het daarna ongeveer lineair toeneemt met de poriebreedte.

3.1.2 Sturing op de huidmondjesanatomie en keuze proeffactoren

In 2010 is er door Plant Dynamics een literatuurstudie gedaan naar effecten van klimaatsfactoren op de huidmondjesanatomie (Trouwborst *et al.*, 2010b). Hieronder volgt een korte samenvatting:

De huidmondjesanatomie wordt vastgelegd gedurende de bladontwikkelingsfase. Een toename in lichtintensiteit of luchtvochtigheid heeft over het algemeen een positief effect op de huidmondjesanatomie van jonge ontwikkelende bladeren. Een toename in CO_2-niveau of een afname

in plantwaterstatus heeft over het algemeen juist een licht tot sterk negatief effect op de huidmondjesanatomie. Meer blauw licht heeft in veel gevallen een positief effect. Temperatuurseffecten zijn niet eenduidig. Temperatuur kan wel interactie vertonen met de luchtvochtigheid. Een afname in plantwaterstatus geeft meestal kleinere bladeren en ook kleinere huidmondjes. Ontwikkeling van zonnebladeren geeft dikkere bladeren en een hogere huidmondjesdichtheid. Er zijn indicaties gevonden dat de signalen gereguleerd worden door de verdamping en geleidbaarheid van de oudere bladeren. Dit heeft als consequentie dat alle maatregelen om de geleidbaarheid en transpiratie van de volgroeide bladeren te verhogen automatisch positief uitwerkt op de nog onvolgroeide bladeren. De grootste winst van een vergroting van het aantal of de grootte van huidmondjes is te behalen bij schaduwminnende C3 planten. Bij deze planten is de huidmondjesopening vaak sterk beperkend voor de fotosynthese. Het te verwachten eindresultaat van bladeren met meer dan wel grotere huidmondjes is een hogere productie, minder lichtschade, betere gewaskoeling en bovendien een verminderde afhankelijkheid van de VPD.

In deze proef is er daarom gekozen om onderzoek te doen naar de volgende proeffactoren:

1. Lichtintensiteit (75 en 150 µmol/m^2/s).
2. Lichtkwaliteit (verschillende soorten lichtspectra die een verschillend percentage blauw licht bevatten: SON-t, 5%; Zonlamp, 32%; LED, 22%; TL, 19%).
3. Relatieve vochtigheid (RV van 50 en 80%).

3.2 Fysiologie

In volgroeide bladeren ligt de huidmondjesanatomie vast en kan er alleen nog gestuurd worden op de huidmondjesopening. Lichtintensiteit en lichtspectrum hebben invloed op de huidmondjesopening. Een toename van de lichtintensiteit stimuleert de huidmondjesopening (Shimazaki *et al.*, 2007). Sinds de jaren 80 van de 20^e eeuw is bekend dat blauw licht sterk stimulerend werkt op de huidmondjesopening (Zeiger *et al.*, 1981). Recent zijn er aanwijzingen gevonden dat groen licht een tegengestelde werking op blauw licht heeft waardoor de huidmondjes sluiten (Talbott *et al.*, 2002; Talbott *et al.*, 2006). Over het algemeen sluiten de huidmondjes ook als het waterverlies te hard oploopt (Buckley, 2005). Verder kan een verhoogd CO_2-niveau of een verhoogde VPD een (licht tot sterk) negatief effect hebben op de huidmondjesopening (Ainsworth & Rogers, 2007; Farquhar & Sharkey, 1982).

Huidmondjes openen onder invloed van een toename in de osmotische druk door Kalium opname. Hieronder staat puntsgewijze het proces, dat door blauw licht in gang wordt gezet, beschreven (Shimazaki *et al.*, 2007).

- Blauw licht wordt geabsorbeerd door fototropines;
- De fototropines activeren een protonenpomp (H^+-ATPase) in het plasmamembraan van het huidmondje;
- ATP (chemische energie) vastgelegd in de lichtreactie van de fotosynthese drijft de pomp aan;
- Als de H^+protonen de cel uit worden gepompt, dan wordt de inhoud in toenemende mate negatief;
- Dit trekt K^+ ionen aan wat de osmotische druk doet toenemen en hierdoor stijgt de celdruk in de sluitcellen en opent het huidmondje.

Het positieve effect van lichtintensiteit werkt via de fotosynthese. Doordat de fotosynthese toeneemt, daalt de interne CO_2 concentratie, hierdoor zal het huidmondje zich ook openen (Shimazaki *et al.*, 2007).

De huidmondjes sluiten zich als bijvoorbeeld het waterverlies te hard oploopt. Abscisinezuur (ABA) is een hormoon die de sluiting van een huidmondje teweegbrengt. Hieronder staat puntsgewijze het proces weergegeven:

- ABA bind aan een receptor aan het oppervlak van het plasmamembraan;
- De receptor activeert verscheidene interacterende processen, deze processen veroorzaken:
    - Een stijging van de pH in het celvocht;
    - Een transfer van Calcium ionen Ca^{2+} van de vacuole naar het celvocht;
- De toename in Ca^{2+} in het celvocht blokkeert de opname van K^{+} ionen;
- De toename in pH stimuleert afgifte van Cl^{-} en organische zuren (zoals malaat^{2-}) uit de cel;
- De afname in concentratie van deze deeltjes in het celvocht reduceert de osmotische druk en zo neemt de celdruk in de sluitcellen af en sluit het huidmondje.

4 Materiaal en methoden

4.1 Proefopzet en plantmateriaal

De volgende proeffactoren zijn gebruikt:

1. Lichtniveau (75 en 150 µmol/m2/s)
2. RV van 50% en 80% (VPD van 0.6 en 1.2)
3. Lichtspectrum (TL, SON-t, LED, Zonlicht)

De proeffactoren lichtniveau en RV zijn uitgevoerd in twee klimaatcellen met een lage en hoge RV. Door middel van dimbare TL-lampen werden per klimaatcel twee lichtniveaus aangelegd. De proeffactor lichtspectrum is alleen bij een hoge RV uitgevoerd. Om de behandelingen spectraal van elkaar te kunnen scheiden zijn er lichtdichte tentjes gebruikt. Totaal leverde dit 7 behandelingen op (Tabel 1). De gebruikte lampspectra verschilden naast het % blauw licht (400-500 nm) ook in het patroon van het totale groeilichtspectrum. De gebruikte zonlichtlamp (aangepaste zwavel plasma lamp; zie onderzoek PT 13847: Groeilicht met zonlichtlampen) heeft een vergelijkbaar breed spectrum als het zonlicht terwijl de andere lampen een meer piekerig spectrum vertonen (Fig. 5). In figuur 6 staan er foto's van de verschillende lamptypen weergegeven.

Tabel 1. Behandelingen.

Nr	*Behandeling*	*Spectrum*	*Aantal planten per soort*	*% blauw licht (400-500 nm)*
1.	50% RV, laag licht	TL-840	30	18.8%
2.	50% RV, hoog licht	TL-840	30	18.8%
3.	80% RV, laag licht	TL-840	30	18.8%
4.	80% RV, hoog licht	TL-840	30	18.8%
5.	80% RV, laag licht	SON-t	6	5.4%
6.	80% RV, laag licht	LED	6	22.1%
7.	80% RV, laag licht	Zonlicht	6	32.6%

* 50% en 80% RV staat respectievelijk gelijk aan een VPD van 0.6 en 1.2

Overige instellingen:

- Dag/nachtlengte: 13/11 uur.
- Dag/nacht planttemperatuur: 22/19 °C.
- Bemesting: Peter's Excel CalMag finisher;EC=1.0 mS; pH=5.5 (13-5-20+7CaO+2MgO+sporenelementen)
- Watergift (inclusief bemesting): aangieten op de pot, iedere dag controle.
- Periode: 3 december tot 11 februari

Het klimaat werd gecontroleerd door Growwatches

De potplanten die onderzocht zijn:

1. Anthurium "Lady Love" (7 cm pot)
2. Areca Lutescens (9 cm pot)
3. Cymbidium Green Zenith 'Machteld' (7 cm pot)
4. Miltoniopsis 'Maui Smiles' (7 cm pot)
5. Spathiphyllum 'Chopin' (5 cm pot)

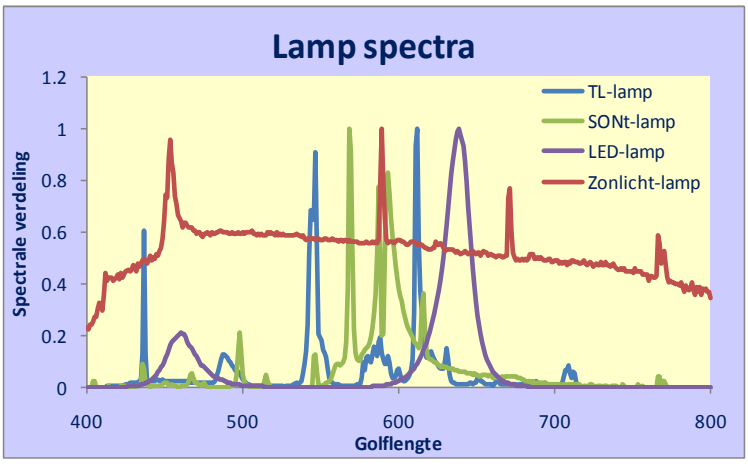


Fig. 5. Gebruikte lampspectra in de proeven. Duidelijk is te zien dat de zonlichtlamp een breed spectrum heeft, terwijl de andere typen lampen een meer piekerig spectrum vertonen.



Fig. 6. Proefopzet met respectievelijk de zonlamp, rood/blauw LED, SON-t en TL-840 licht. De proeven waren spectraal van elkaar gescheiden door het gebruik van lichtdichte tentjes.

4.2 Metingen

Onderstaande metingen werden gedaan aan net volgroeide bladeren die zich volledig ontwikkeld hadden onder de proefomstandigheden.

1. *Meting van de huidmondjesgeleidbaarheid*

De huidmondjesgeleidbaarheid geeft aan hoe gemakkelijk water kan verdampen. Geleidbaarheid en het dampdrukdeficit bepalen samen de verdamping (koeling; zie hoofdstuk 2). Geleidbaarheidsmetingen zijn uitgevoerd met een draagbare fotosynthesemeter (Li-6400; Fig. 7). Dit apparaat is in staat heel nauwkeurig de verdamping te meten. Op basis van verdamping, bladtemperatuur en oppervlak wordt de geleidbaarheid berekend.

Van alle behandelingen werd de maximale geleidbaarheid bepaald onder 'ideale omstandigheden' (hoog RV in de ochtend) zodat de huidmondjes maximaal open staan. De planten uit de laag RV-cel werden hiervoor 36 uur voor elke meetsessie overgezet naar de hoog RV-cel. Hierbij was het uitgangspunt dat de maximale geleidbaarheid is gekoppeld aan de huidmondjesanatomie.

2. *Meting van de huidmondjesanatomie*

Van een selectie van de behandelingen zijn bladafdrukken gemaakt om de huidmondjesanatomie te bepalen. Deze selectie hing af van gemeten verschillen in maximale huidmondjesgeleidbaarheid. De huidmondjesanatomie is in beeld gebracht via de standaard "stempel" techniek (rubber impression technique; Smith *et al.*, 1989). Er werden vijf afdrukken van gedeeltes van de jong volgroeide bladeren genomen. Om de huidmondjesdichtheid en index te bepalen, werd een vergroting van 100x gebruikt. Per afdruk werden op vier plaatsen een foto gemaakt. Voor de grootte van de huidmondjes werd een vergroting van 1000x gebruikt en per afdruk werden minimaal 25 stomata gefotografeerd. Er werden foto's gemaakt met een digitale camera (Nikon DXM-1200; Tokyo, Japan) verbonden aan een microscoop (Leica Aristoplan; Bensheim, Duitsland). De foto's werden vervolgens geanalyseerd met het fotobewerkingsprogramma ImageJ.

De volgende zaken zijn gemeten:

- Huidmondjesdichtheid: aantal huidmondjes per mm^2.
- Huidmondjesindex: ratio tussen aantal huidmondjes en totaal aantal cellen (inclusief de huidmondjes) van een blad.
- Huidmondjesgrootte: de lengte van de sluitcellen.

3. *Groeibepaling*

Voor de bepaling van de groei is aan het einde van de proef het versgewicht van de planten onder hoog en laag licht voor laag en hoog RV bepaald. Door het startgewicht van de planten ervan af te trekken kon de groei gedurende de 10 weken van de proef berekend worden. Gedurende de proef zijn fotosynthesemetingen gedaan in beide klimaatcellen.



Fig. 7. Fotosynthese en verdampingsmeting

5 Resultaten en discussie

5.1 Huidmondjesopening onder de teeltomstandigheden

De huidmondjesgeleidbaarheid van de nieuw ontwikkelde bladeren onder de teeltomstandigheden was twee tot vier keer zo laag in de klimaatkamer met laag RV vergeleken met hoog RV (Fig. 8). Door de hoge VPD bij laag RV zijn de huidmondjes nagenoeg gesloten. Deze huidmondjesreactie komt bij veel planten voor (El-Sharkawi *et al.*, 1985; Xie *et al.*, 2006; Shimazaki *et al.*, 2007). Door deze lage geleidbaarheid, kan de plant zich slecht koelen en kan er weinig CO_2 het blad in zodat de fotosynthese beperkt wordt (hoofdstuk 5.3). Zowel bij hoog en laag RV was er weinig tot geen effect van de lichtintensiteit op de geleidbaarheid.

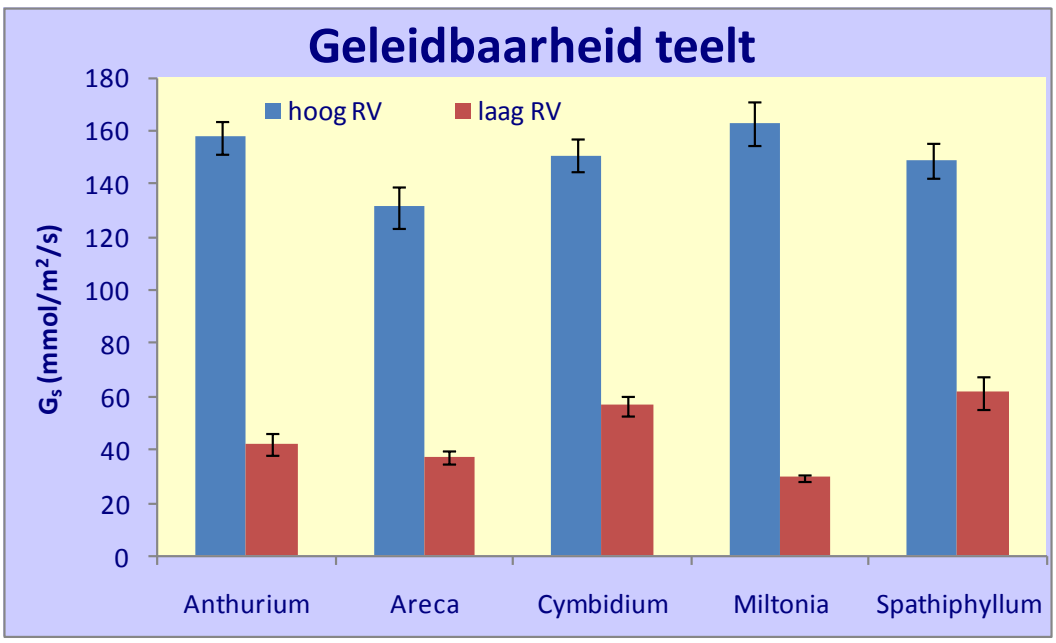


Fig. 8. De geleidbaarheid (G_s)voor waterdamp van bladeren van 5 verschillende potplanten opgekweekt onder hoog RV (blauw) en laag RV (rood). De metingen zijn gedaan onder teeltomstandigheden.

5.2 Maximale huidmondjesopening

5.2.1 Lichtintensiteit en RV

De maximale huidmondjesgeleidbaarheid werd bepaald door de planten uit de laag RV-cel tijdelijk neer te zetten in de hoog RV-cel. Hierdoor gingen de huidmondjes van de laag RV-planten maximaal open. Dit maximum werd al binnen een dag bereikt. De geleidbaarheid van deze laag RV-planten nam dan ook behoorlijk toe, maar bleef echter nog steeds lager dan van de planten die onder een hoge RV zijn opgegroeid (Fig. 9). Er blijft nog steeds een verschil van 35-80% over. Dit verschil kan worden verklaard doordat de bladontwikkeling van de planten door RV wordt beïnvloed en de planten een andere huidmondjesanatomie hebben gekregen (hoofdstuk 5.4). Ook hier was er geen effect van lichtintensiteit op de maximale huidmondjesgeleidbaarheid. De verdamping is lineair afhankelijk van de huidmondjesgeleidbaarheid (hoofdstuk 2). Bij een gelijke VPD_{blad} kunnen de hoog RV-planten dus 35-80% meer verdampen en op die manier zich beter koelen.

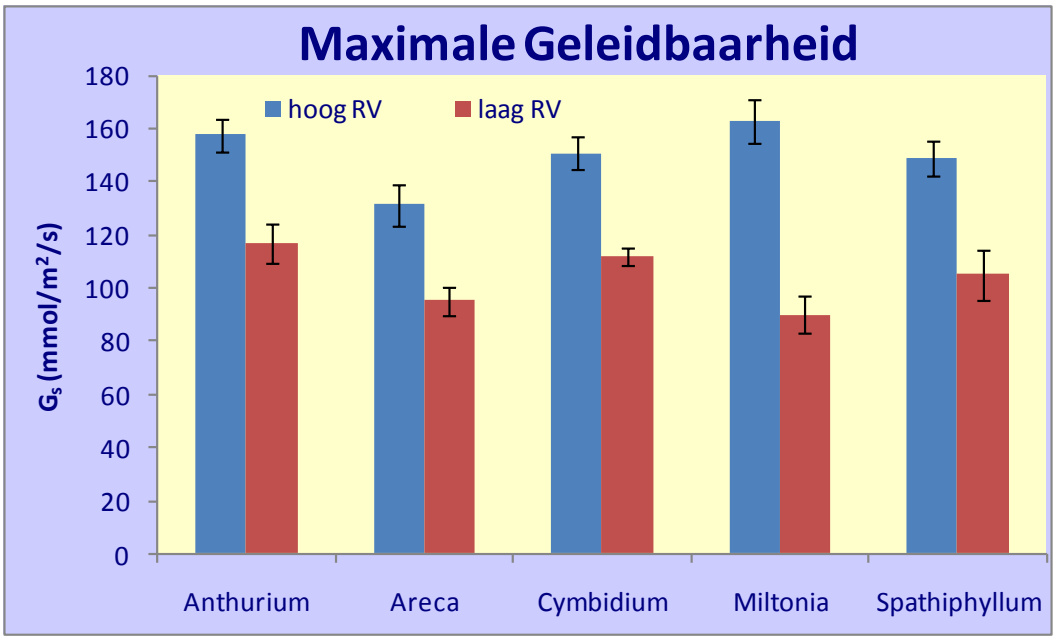


Fig. 9. De maximale geleidbaarheid voor waterdamp van bladeren van 5 verschillende potplanten opgekweekt onder hoog RV (blauw) en laag RV (rood). De meting is gedaan bij hoog RV in de ochtend.

5.2.2 Lichtspectrum

De maximale huidmondjesgeleidbaarheid van de planten die opgroeiden onder diverse lichtspectra vertoonde een grillig patroon voor de diverse soorten: er is geen algemene lijn uit te halen (Fig. 10). Opvallend is wel dat de TL (840) het gemiddeld goed doet terwijl de zonlichtlamp (hoog % blauw licht) geen betere effecten geeft dan de TL. Bij Areca springen de LED en de SON-t behandeling er bovenuit. Hier is geen duidelijk verklaring voor.

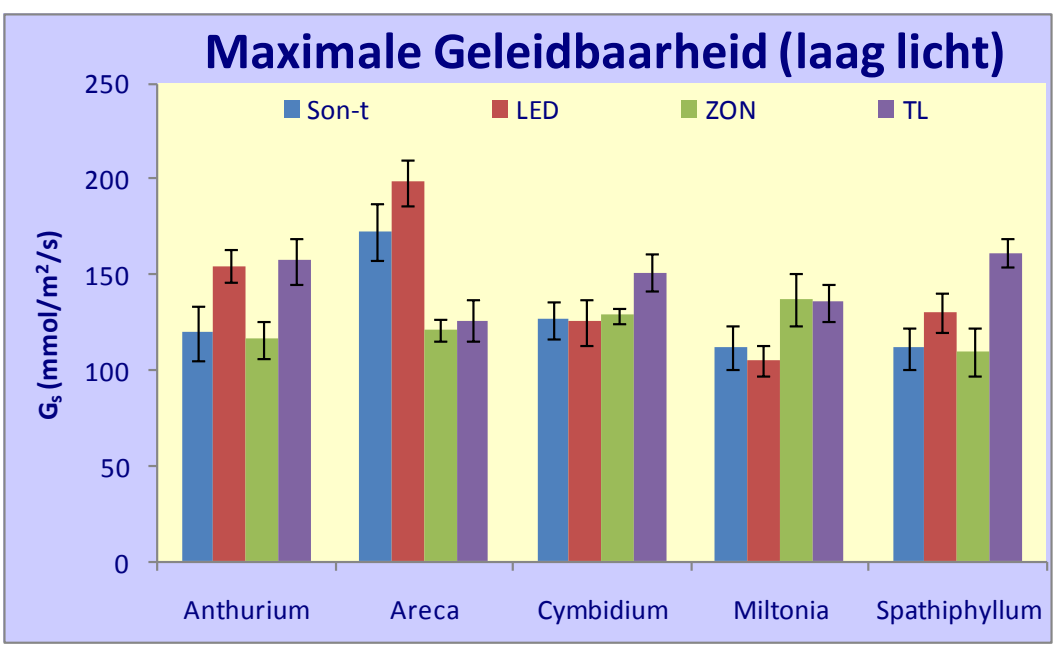


Fig. 10. De maximale geleidbaarheid voor waterdamp van bladeren van 5 verschillende potplanten opgekweekt onder hoog RV en vier lichtspectra: Son-t (blauw); LED (rood); ZON-lamp (groen); TL-840 (paars). De meting is gedaan bij hoog RV in de ochtend.

5.3 Effect op fotosynthese en groei

Doordat de huidmondjes bij laag RV bijna dicht stonden (Fig. 8), was bij alle vijf potplanten de fotosynthese van de laag RV planten 20-50% lager ten opzichte van de hoog RV planten (Fig. 11a). Een lage huidmondjesgeleidbaarheid resulteert in een laag intern CO_2-gehalte in het blad: dit heeft een negatief effect op de fotosynthese (Trouwborst *et al.*, 2010b). De lagere fotosynthese resulteerde in een lagere groei van 8-35% (Fig. 11b). Hoewel in beide figuren dezelfde trend is te zien, zijn de verschillen in fotosynthese tussen hoog en laag RV groter. Dit komt omdat deze metingen een momentopname zijn en het verloop van de fotosynthese over de dag niet is meegenomen. Areca verschilde maar 8% in groei. Areca was ook de traagste groeier: per plant waren er slechts enkele nieuw ontwikkelde bladeren.

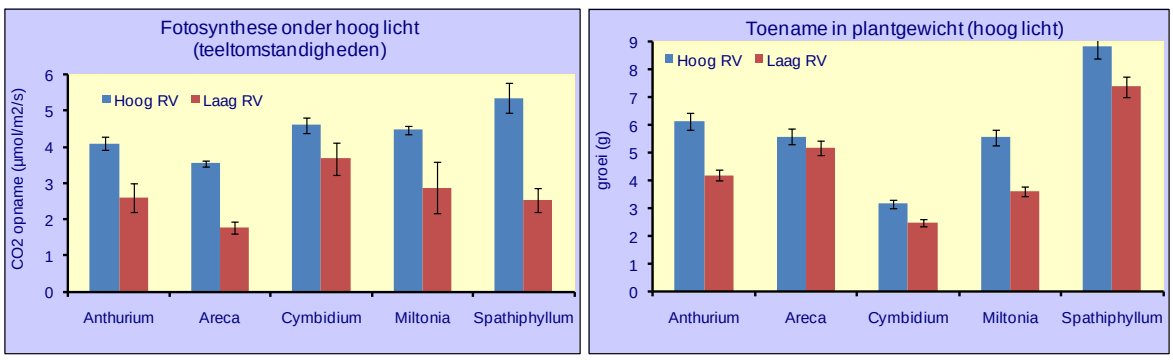


Fig. 11. Meting van de fotosynthese (links) en groei (rechts) bij 5 verschillende potplanten onder hoog (blauw) en laag RV (rood) bij 150 µmol/m^2/s licht. De groei is berekend door per soort het startgewicht van het eindgewicht af te trekken.

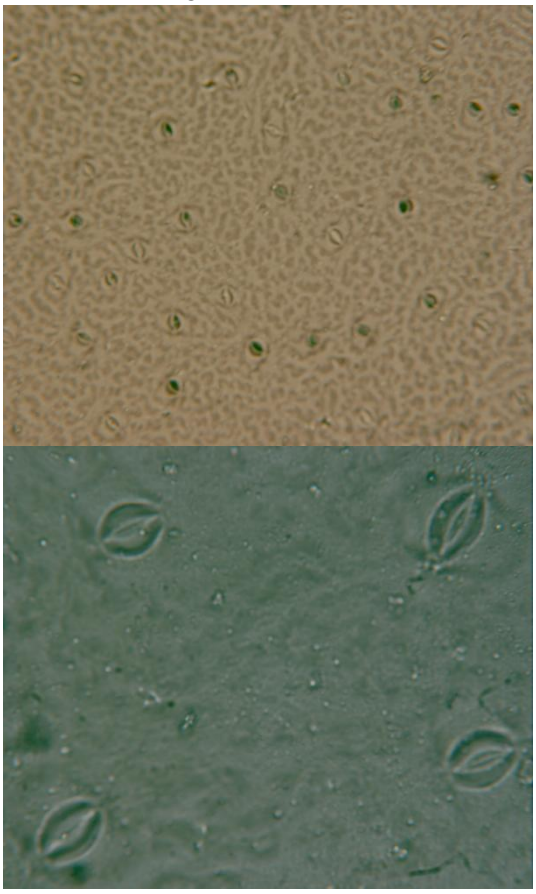
5.4 Huidmondjeskarakteristieken

Van een selectie van de behandelingen zijn er via de stempeltechniek bladafdrukken gemaakt om de huidmondjesanatomie te bepalen (Fig. 12). Er is gekozen om de huidmondjesanatomie te bepalen van de laag licht behandelingen bij hoog en laag RV. De huidmondjes en bladcellen zagen er per soort heel anders uit. Hieronder worden per soort foto's getoond bij laag en hoog RV (Fig. 13). Te zien is dat Areca, Miltonia en Cymbidium regelmatig gevormde cellen hebben, terwijl Anthurium en Spathiphyllum grillig gevormde cellen hebben. De huidmondjes van Cymbidium waren rond van vorm terwijl de andere soorten ovaal gevormde huidmondjes hadden.

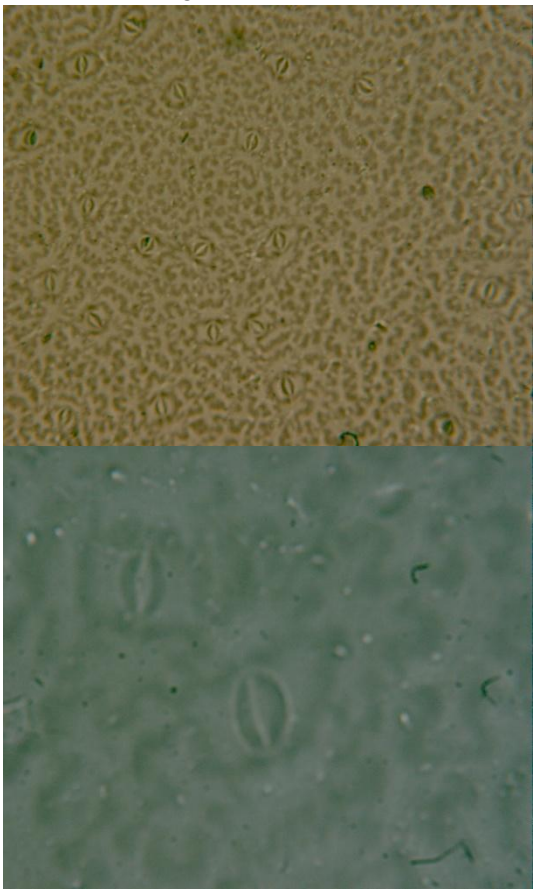


Fig. 12 Het maken van bladafdrukken met behulp van xantopreen (stempeltechniek: Smith *et al*., 1989)

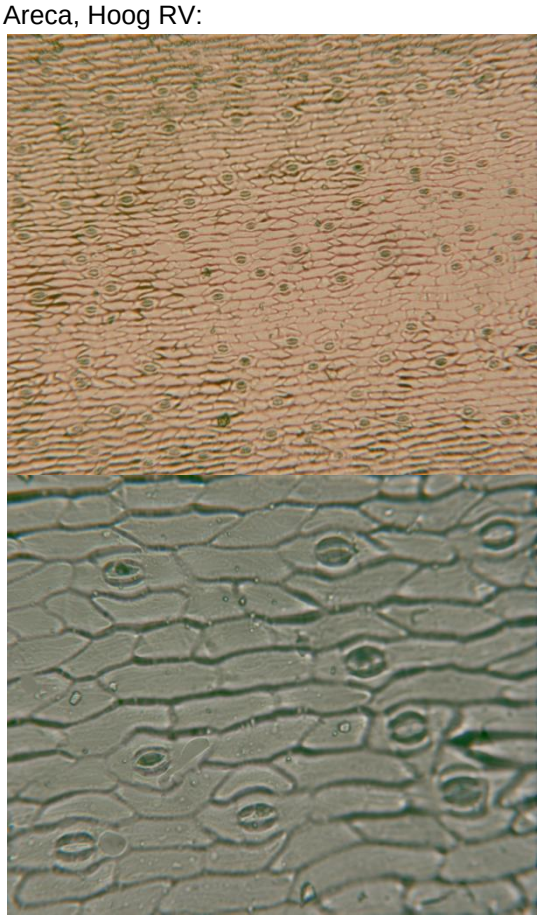
Anthurium, Hoog RV:



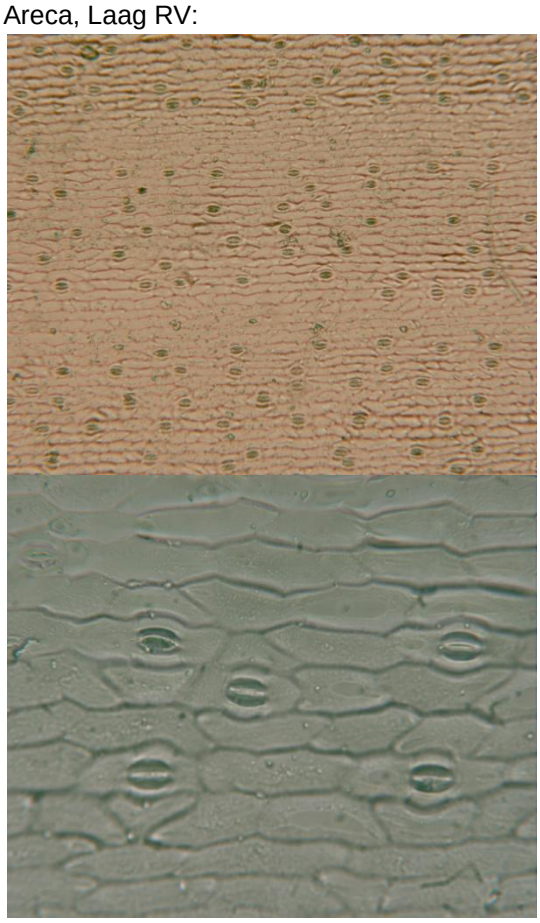
Anthurium, Laag RV:



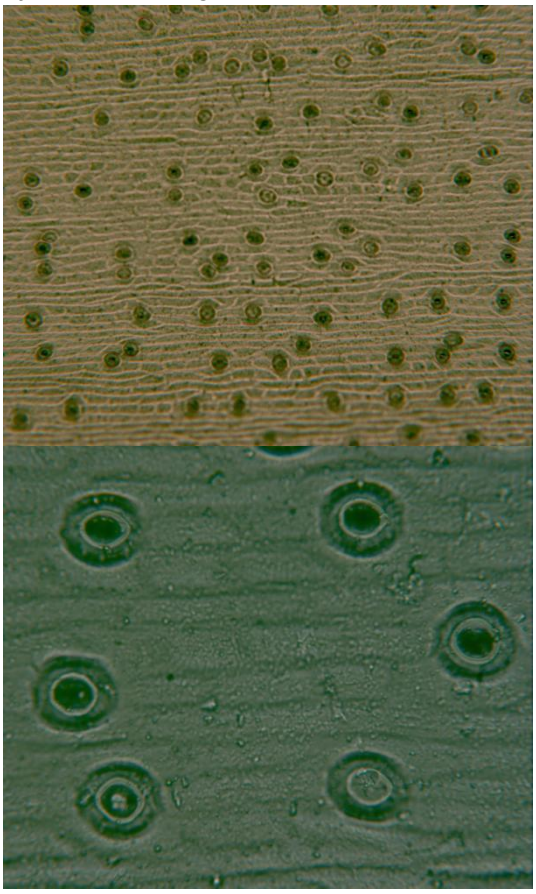
Areca, Hoog RV:



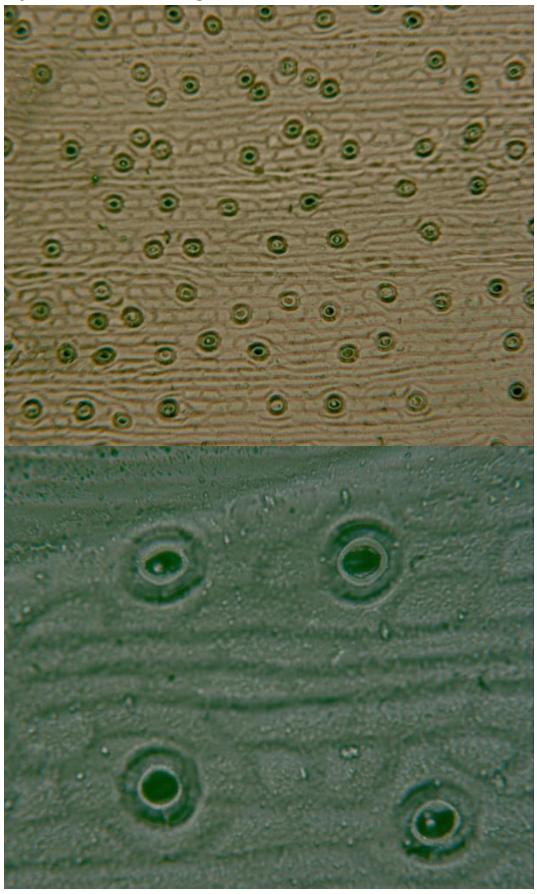
Areca, Laag RV:



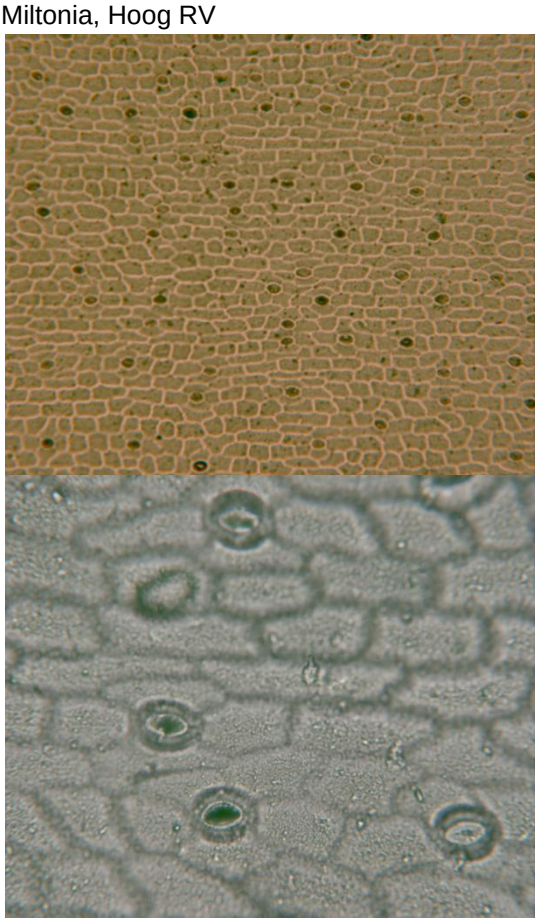
Cymbidium, Hoog RV



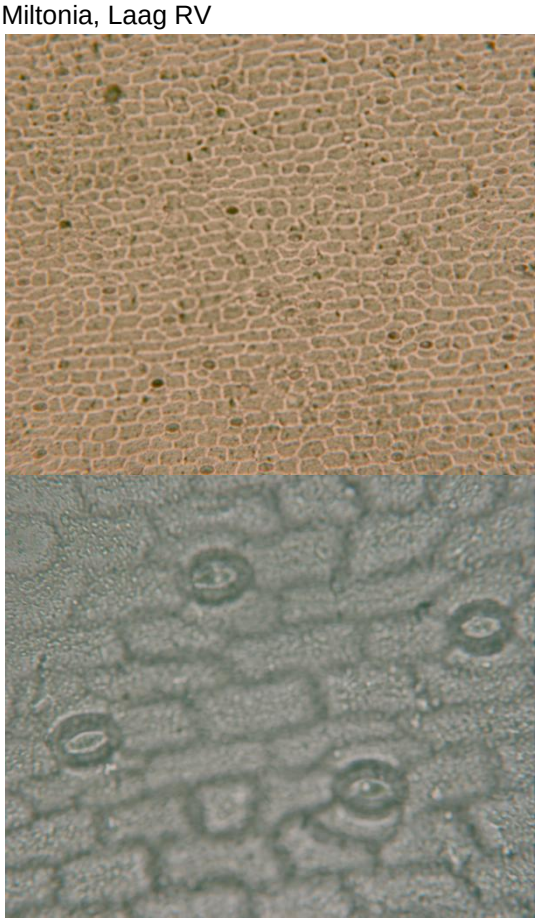
Cymbidium, Laag RV



Miltonia, Hoog RV



Miltonia, Laag RV



Spathiphyllum, Hoog RV

Spathiphyllum, Laag RV

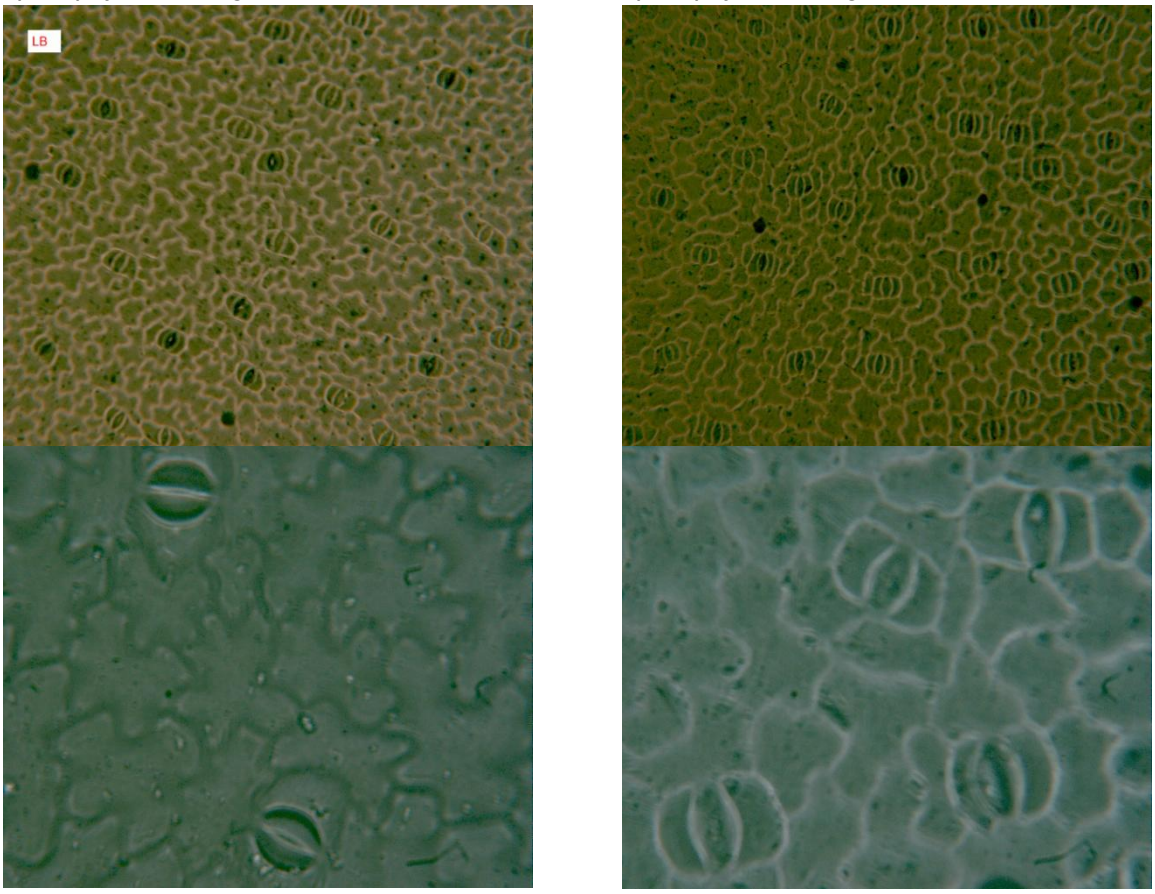


Fig. 13. Overzichts- en detailfoto's van huidmondjes van bladeren van vijf verschillende potplanten opgegroeid onder hoog RV (linkerkant) of laag RV (rechterkant).

De huidmondjesanatomie per oppervlakte blad wordt vooral bepaald door de huidmondjesdichtheid en de huidmondjeslengte. In Fig. 14 is te zien dat de huidmondjesdichtheid van Anthurium onder hoog RV 27% hoger was dan onder laag RV. De lengte van de huidmondjes verschilde niet. Voor Areca verschilde de huidmondjesdichtheid niet significant van elkaar (grote spreiding) terwijl de huidmondjes wel langer waren onder hoog RV. Bij Cymbidium was de huidmondjesdichtheid onder hoog RV 12% groter terwijl de lengte niet verschilde. Bij Miltonia was de huidmondjesdichtheid onder hoog RV 8% groter terwijl de huidmondjes ook langer waren. Bij Spathiphyllum verschilde de dichtheid en de lengte niet.

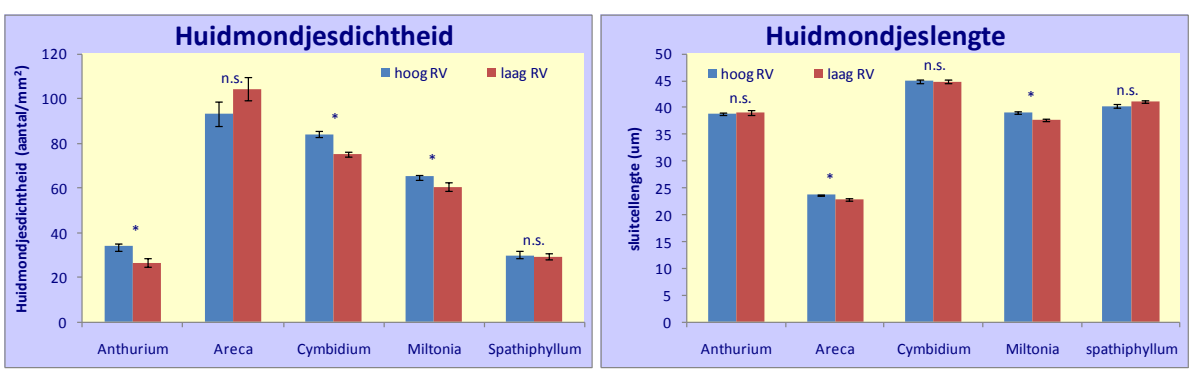


Fig. 14. Huidmondjesdichtheid en lengte van bladeren van vijf verschillende potplanten opgegroeid onder hoog (blauw) en laag RV (rood). De sterretjes boven de balken geven aan dat de verschillen significant zijn, ns staat voor 'niet significant verschillend'.

Voor de gewassen Anthurium, Cymbidium en Miltonia opgegroeid onder hoog en laag RV is er dus een duidelijk verband tussen de huidmondjesgeleidbaarheid en de huidmondjesanatomie (huidmondjesdichtheid en lengte). Bij Areca was de spreiding tussen de waarnemingen dermate hoog dat er geen duidelijke conclusies konden worden getrokken. Bij Spathiphyllum ontbrak de relatie tussen de huidmondjesgeleidbaarheid en de anatomie (dichtheid of lengte). Ook tussen de rassen ontbreekt dat verband: De maximale geleidbaarheid bij hoog RV was voor Miltonia en Anthurium vergelijkbaar (Fig. 9), net als de lengte van de huidmondjes (Fig. 14b). Er zou dan verwacht worden dat de huidmondjesdichtheid ook niet verschilde. Deze was echter twee keer zo laag voor Anthurium (Fig. 14a). Dit laat zien dat er nog ander(e) anatomische parameter(s) zijn die belangrijk zijn voor de uiteindelijke huidmondjesgeleidbaarheid, die zijn echter in dit onderzoek niet gemeten. Mogelijk liggen de huidmondjes van Anthurium meer aan de oppervlakte van het blad terwijl die van Miltonia meer tussen de ribbels van het blad liggen. Vanuit de huidmondjesanatomie (dichtheid en lengte) kan dus niet zomaar de geleidbaarheid worden afgeleid (zie ook hoofdstuk 3.1.1).

De celdichtheid (aantal cellen per mm2)van de bladeren was bij Miltonia 14% en bij Spathiphyllum 35% hoger onder laag RV, de celdichtheid van de andere soorten verschilden niet significant tussen beide RV's (Fig. 15a). Dit betekent dat de bladcellen van Miltonia en Spathiphyllum dus kleiner zijn onder laag RV. De grootte van de bladcellen kan sterk worden beïnvloed door de waterstatus van de plant: over het algemeen strekken de bladcellen minder bij een lage plantwaterstatus en blijven dus kleiner (Lecoeur *et al.*, 1995). Voor bijvoorbeeld Anthurium was dit niet het geval voor de bladcellen terwijl de planthoogte (stengelstrekking) wel 20% groter was onder hoog RV.

Ondanks dat de bladcellen van Spathiphyllum dus 35% kleiner waren onder laag RV (Fig. 15a), waren de huidmondjes niet kleiner (Fig. 14b). Een koppeling tussen de huidmondjesgrootte en de grootte van de bladcellen is dus afwezig voor dit soort. Bij Miltonia zijn de grootte van de bladcellen en de huidmondjes wel gekoppeld (Fig. 14b, Fig. 15a). Deze koppeling is ook gevonden bij Tradescantia (Nejat & Van Meeteren, 2005).

De huidmondjesindex, het aantal huidmondjes per bladcel, laat zien of er relatief meer of minder huidmondjes per bladcel zijn gevormd. De index geeft aan of het proces van huidmondjesvorming gedurende de bladontwikkeling is beïnvloed. De huidmondjesindex is onder invloed van een hoge RV voor alle soorten hoger: Anthurium (38 %), Cymbidium (13%), Miltonia (23%), en Spathiphyllum (36%). Voor Areca verschilde dit niet significant (grote spreiding).

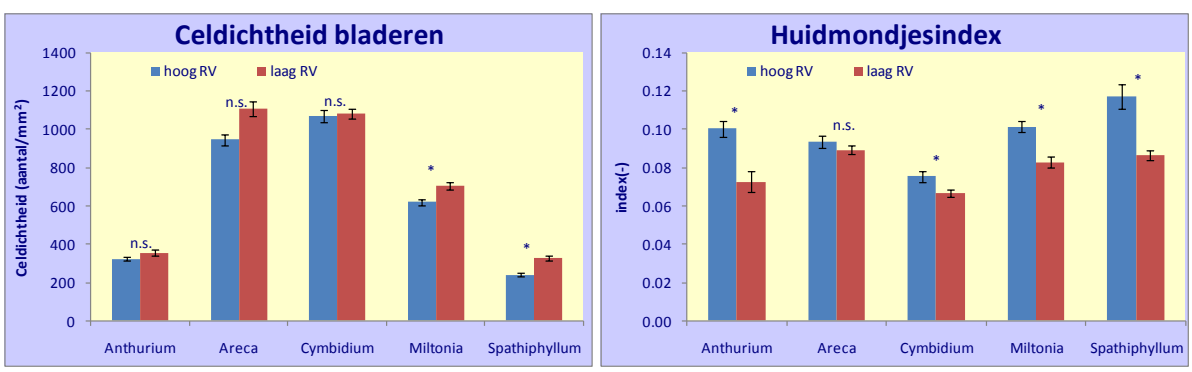


Fig. 15. Celdichtheid en huidmondjesindex van bladeren van vijf verschillende potplanten opgegroeid onder hoog (blauw) en laag RV (rood). De sterretjes boven de balken geven aan dat de verschillen significant zijn, ns staat voor 'niet significant verschillend'.

5.5 Discussie

De doelstelling van dit onderzoek was het verbeteren van het gebruik van gratis zonlicht door het koelend vermogen van potplanten te vergroten. Het koelend vermogen wordt bepaald door de huidmondjesgeleidbaarheid en de daaraan gekoppelde huidmondjesanatomie (aantal en poriegrootte) van de bladeren. Hiervoor werd getoetst of maximale geleidbaarheid van nieuw ontwikkelende bladeren kon worden verhoogd door te sturen op de ontwikkeling van meer en/of grotere huidmondjes onder invloed van lichtspectrum, lichtintensiteit en RV. De meest bepalende klimaatsfactor was de RV, terwijl de gekozen lichtspectra en lichtintensiteiten slechts een beperkt effect hadden. Planten opgegroeid onder een hoge RV hadden een 35-80% hogere maximale geleidbaarheid.

De geleidbaarheid is lineair gerelateerd aan de verdamping en koeling (Hoofdstuk 2). De verwachting is dat bladeren van planten die opgegroeid zijn onder een hogere RV zich onder praktijkomstandigheden fors beter kunnen koelen als het lichtniveau in de kas oploopt. Door de betere koeling zal de bladtemperatuur en de VPD_{blad} minder snel toenemen. Bij veel schaduwminnende potplanten waarbij de huidmondjesopening vaak sterk limiterend voor de CO_2 opname en daarmee op de fotosynthese is, wordt veel gratis daglicht weggeschermd om opwarming en lichtschade te voorkomen. Dit type planten zou beter groeien en minder kans op lichtschade hebben, als het koelend vermogen en het CO_2 in het blad wordt verhoogd. De enige mogelijkheid om dit te realiseren (op lichtvermindering na) was een hogere geleidbaarheid van de huidmondjes of een hogere externe CO_2-concentratie. Het laatste is in de praktijk al een gangbare maatregel maar verhoging van de geleidbaarheid is momenteel alleen via sturing op de RV toegepast. Door dit onderzoek is er een bijzonder aantrekkelijk alternatief bijgekomen: een langdurige verhoging van de geleidbaarheid door beïnvloeding van het aantal en/of de grootte van huidmondjes. Dit heeft het bijkomend voordeel dat de teelt minder afhankelijk wordt van de fysiologische sturing door VPD. Doordat het koelend vermogen van de bladeren is toegenomen zal een kritische waarde van de VPD die huidmondjessluiting induceert minder snel bereikt worden. Het eindresultaat is een verbeterde CO_2 opname, hogere lichtbenutting met minder lichtschade, betere gewaskoeling en bovendien een verminderde afhankelijkheid van de VPD. Dit betekent een stabielere teelt met sterk verminderde risico's. Door het toelaten van meer gratis daglicht kan de fotosynthese met 30-60% toenemen zonder dat er blijvende lichtstress of lichtschade optreedt (Trouwborst *et al.*, 2010a).

In vervolgonderzoek zal de huidmondjesdynamiek van planten die zich ontwikkelden onder een hoge RV en de impact op de vervolgteelt in de praktijk worden getoetst. Dit onderzoek zal zich richten op die soorten waarbij op basis van dit onderzoek de verwachting is dat de effecten in de praktijk het grootst zullen zijn.

5.6 Conclusies

- De maximale geleidbaarheid van de onderzochte potplanten blijkt vooral positief beïnvloed te worden door een hoge RV en minder door lichtintensiteit en lichtspectrum.
- Deze hogere maximale geleidbaarheid kan verklaard worden door de huidmondjesanatomie: meer huidmondjes (Anthurium, Cymbidium en Miltonia) of grotere huidmondjes (Areca en Miltonia).
- Het proces van huidmondjesvorming (huidmondjesindex) wordt positief beïnvloed door een hoge RV bij opkweek.
- De hogere geleidbaarheid geeft een hoger koelend vermogen, en een hogere fotosynthese en groei (10 weken in klimaatkamer).

Referenties

Ainsworth EA, Rogers A. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO_2]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment* **30**, 258-270.

Buckley TN. 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytologist* **168**, 275-292.

El-Sharkawy M, Cock J, Hernandez A. 1985. Stomatal response to air humidity and its relation to stomatal density in a wide range of warm climate species. *Photosynthesis Research* **7**, 137-149.

Fanourakis D, Carvalho SMP, Heuvelink E. 2011. A comprehensive analysis of the physiological and anatomical components involved in higher water loss rates after leaf development at high humidity *(in preparation)*

Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **33**, 317-345.

Franks PJ, Farquhar GD. 2007. The Mechanical Diversity of Stomata and Its Significance in Gas-Exchange Control. *Plant Physiology* **143**, 78-87.

Franks PJ, Beerling DJ. 2009. Maximum leaf conductance driven by CO2 effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**, 10343-10347.

Hovenden MJ. 2001. The influence of temperature and genotype on the growth and stomatal morphology of southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *Australian Journal of Botany* **49**, 427-434.

Kaiser H, Kappen L. 2000. In situ observation of stomatal movements and gas exchange of Aegopodium podagraria L. in the understorey. *Journal of Experimental Botany* **51**, 1741-1749.

Kaiser H, Kappen L. 2001. Stomatal oscillations at small apertures: indications for a fundamental insufficiency of stomatal feedback-control inherent in the stomatal turgor mechanism. *Journal of Experimental Botany* **52**, 1303-1313.

Kaiser H. 2009. The relation between stomatal aperture and gas exchange under consideration of pore geometry and diffusional resistance in the mesophyll. *Plant, Cell & Environment* **32**, 1091-1098.

Lawson T, James W, Weyers J. 1998a. A surrogate measure of stomatal aperture. *Journal of Experimental Botany* **49**, 1397-1403.

Lawson T, Weyers J, A'Brook R. 1998b. The nature of heterogeneity in the stomatal behaviour of Phaseolus vulgaris L. primary leaves. *Journal of Experimental Botany* **49**, 1387-1395.

Lecoeur J, Wery J, Turc O, Tardieu F. 1995. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. *Journal of Experimental Botany* **46**, 1093-1101.

Nejad AR, Van Meeteren U. 2005. Stomatal response characteristics of Tradescantia virginiana grown at high relative air humidity. *Physiologia Plantarum* **125**, 324-332.

Shimazaki K-i, Doi M, Assmann SM, Kinoshita T. 2007. Light Regulation of Stomatal Movement. *Annual Review of Plant Biology* **58**, 219-247.

Talbott LD, Nikolova G, Ortiz A, Shmayevich I, Zeiger E. 2002. Green light reversal of blue-light-stimulated stomatal opening is found in a diversity of plant species. *American Journal of Botany* **89**, 366-368.

Talbott LD, Hammad JW, Harn LC, Nguyen VH, Patel J, Zeiger E. 2006. Reversal by green light of blue light-stimulated stomatal opening in intact, attached leaves of Arabidopsis operates only in the potassium-dependent, morning phase of movement. *Plant and Cell Physiology* **47**, 332-339.

Trouwborst G, Pot CS, Schapendonk AHCM. 2010a. Teeltoptimalisatie Miltonia: Bepaling van huidmondjesgedrag en lichtbenutting in relatie tot VPD. Wageningen: Plant Dynamics B.V. , 43.

Trouwborst G, Pot CS, Schapendonk AHCM, Fanourakis D. 2010b. Huidmondjes in ontwikkeling: Invloed van omgevingsfactoren op de huidmondjesanatomie van bladeren, een literatuurstudie. Wageningen: Plant Dynamics B.V., 29.

Xie X, Wang Y, Williamson L, Holroyd GH, Tagliavia C, Murchie E, Theobald J, Knight MR, Davies WJ, Leyser HMO, Hetherington AM. 2006. The Identification of Genes Involved in the Stomatal Response to Reduced Atmospheric Relative Humidity. *Current biology : CB* **16**, 882-887.

Zeiger E, Field C, Mooney H. 1981. Stomatal opening at dawn: possible roles of the blue-light response in nature. In: Smith H, ed. *Plants and the daylight spectrum*. London: Academic Press, 508.