

EFFECTO DE ANTITRANSPIRANTES Y AZUCAR UTILIZADOS EN EL TRASPLANTE DE CAFETOS EN RAIZ DESNUDA¹*

Marco A. Chaves S. **
Flerida Hernández B. ***
Gilberto Gutiérrez Z. **

ABSTRACT

Effect of antitranspirants and sugar in coffee transplants. In orden to avoid coffee seedling losses during transplanting, three antitranspirants were used: Folicote, Mobileaf and Vapor Gard, applied at four doses, 0, 2, 4 and 6% , and 10% table sugar (sucrose) sprayed, 72,48 and 24 hour before transplanting. The effectiveness was evaluated by means of water deficit and stomatal opening by Molish's infiltration method. The daily cycle of stomata opening in established and newly transplanted plants was observed.

All the treatments were effective in reducing water deficit and increasing stomata opening.

Folicote was the most effective, followed by Mobileaf, Vapor Gard and table sugar. There were no ample differences between doses. It was observed that effectiveness decreases gradually and rapidly with time. Effectiveness period was approximately 28 days for film-forming antitranspirants.

Environmental factors such as sunshine, sun radiation, relative humidity and temperature showed a positive influence on stomata opening during the morning, but not at noon or at dusk.

INTRODUCCION

El trasplante de los cafetos del estado de almacigal a la siembra definitiva es una práctica de cultivo donde se produce una considerable pérdida de plantas y, en consecuencia, un daño económico apreciable.

En Costa Rica, el uso de altas densidades de siembra obliga al manejo de cantidades elevadas de almácigo. Estos cafetos se trasplantan muchas veces mediante el sistema conocido como "raíz desnuda", el cual expone a la planta a sufrir pérdidas de agua, sobre todo si el clima, el manejo del mate-

rial y la rapidez para efectuar la siembra no son las adecuadas (11).

Con el propósito de disminuir los problemas de pérdida de almácigo, se estudiaron algunas sustancias químicas, que al ser aplicadas a las plantas, provocan una reducción en la transpiración, con la consecuente economía de agua (1,6,12). El estudio se efectuó en el distrito de Tambor, provincia de Alajuela, a una altitud de 1025 m.s.n.m., durante los meses de agosto y setiembre de 1979.

MATERIALES Y METODOS

Para el estudio se utilizaron plantas de café (*Coffea arabica* L. cv., 'Catuaí' "amarillo") de 18 meses de edad, que se trasplantaron en raíz desnuda, por lo que fue necesario una poda de raíces en el almacigal dos meses antes del trasplante. Se empleó un arreglo factorial 3 x 4, en un diseño de bloques completos al azar con 4 repeticiones. La

- L. Recibido para su publicación el 5 de mayo de 1981.
- Parte de la tesis de Ingeniero Agrónomo presentada por el primer autor a la Escuela de Fitotecnia de la Universidad de Costa Rica.
- Ministerio de Agricultura y Ganadería, Costa Rica.
- Escuela de Economía Agrícola, Universidad de Costa Rica.

unidad experimental consistió de 16 plantas sembradas a 0,84 m entre plantas y 1,68 m entre surcos; la parcela útil estuvo formada por las 4 plantas centrales.

Se estudiaron 3 productos antitranspirantes formadores de película; Folicote (41% ceras parafínicas, 59% emulgentes y solventes); Mobileaf (40% ceras parafínicas, 60% materiales inertes) y Vapor gard (96% pinolene, 4% emulgentes emulsificantes), y una solución de sacarosa en agua. Los antitranspirantes se aplicaron en 4 dosis: 0,24 y 6% . El tratamiento con azúcar consistió en tres aplicaciones de sacarosa al 10% P/V, a las 72, 48 y 24 horas anteriores a la arranca del almácigo.

La arranca y trasplante de las plantas asperjadas con azúcar se hizo 24 horas después de la última aplicación, mientras que los otros productos antitranspirantes se aplicaron inmediatamente, después de arrancar las plantas; para ello se sumergió solo la parte aérea de las plantas recién arrancadas en la solución antitranspirante, por un período de 10 segundos; se dejaron escurrir, secar y luego se transportaron al sitio de cultivo.

Durante el experimento se hicieron nueve lecturas, cada 3 días, donde se evaluaron dos variables: el Déficit Hídrico de la Hoja (DHH) (20,21) y la apertura de los estomas (2), utilizando el método de infiltración de Molisch perfeccionado por Alvim y Havis (3), mediante el empleo de Xilol, un hidrocarburo aromático (1-2-dimetil benceno) y Nujol, un aceite mineral, en series de infiltración de 10 concentraciones, como se presenta en el Cuadro 1.

El Xilol puro es una sustancia de baja tensión superficial, por lo que penetra fácilmente cuando los estomas se encuentran aún ligeramente abiertos; en tanto que el Nujol, es un aceite mineral de alta tensión superficial e infiltra las hojas solamente cuando los estomas están suficientemente abiertos; así que la penetración de una solución con alto contenido en Xilol indica que los estomas están cerrados.

Las evaluaciones se realizaron entre las 7:30 y 9:30 horas, como han señalado algunos investigadores (3).

También se evaluó los síntomas de clorosis, el nivel de defoliación y el número de plantas muertas. A manera de testigo comparativo se evaluó el DHH y la apertura de estomas en plantas establecidas cerca del estudio y que no sufrían la tensión del trasplante. Con el fin de conocer el ciclo diario de apertura de estomas del cafeto y utilizando el método de infiltración, se hicieron

CUADRO 1. Serie de infiltración XILOL-NUJOL, utilizada durante la prueba de apertura de estomas,

Solución infiltrante (%)	XILOL (ml)	NUJOL (ml)	apertura relativa de estomas
0	0	250	Muy alta
10	25	225	Muy alta
20	50	200	Alta
30	75	175	Alta
40	100	150	Parcialmente alta
50	125	125	Intermedia
60	150	100	Parcialmente baja
70	175	75	Baja
80	200	50	Baja
90	225	25	Muy baja

observaciones desde las 06:00 hasta las 18:00 horas, a intervalos de 60 minutos, en hojas de plantas establecidas tanto bajo sombrío como expuestas directamente al sol, así como, de plantas sin tratamiento asperjadas con agua pura y otras tratadas con la dosis de 4 % del Folicote.

El contenido de humedad del suelo se midió por los métodos gravimétrico y del tensiómetro para cada una de las lecturas.

Con excepción de la apertura de estomas que se analizó por métodos no paramétricos (15), el resto de las variables se analizaron en dos partes por métodos paramétricos, una en la que se incluía el azúcar y la otra donde no se incluía, con el fin de que las pruebas permanecieran ortogonales.

RESULTADOS

Los tres productos antitranspirantes redujeron el déficit hídrico en forma significativa con respecto a los testigos, como se muestra en el Cuadro 2. El Folicote mostró ser más eficaz que el Mobileaf y el Vapor Gard, los cuales, a su vez, no presentaron una diferencia amplia entre sí, ya que mantuvieron una tendencia semejante durante el experimento. Los testigos fueron superados por el azúcar, el que a su vez fue superado por el Folicote y el Mobileaf, aunque no mostró diferencia con respecto al Vapor Gard.

En relación al efecto del azúcar sobre el DHH, el déficit aumentó con el tiempo; durante la quinta lectura alcanzó su punto máximo igualando los resultados obtenidos con los antitranspirantes formadores de película.

CUADRO 2. Valores promedio de déficit hídrico de la hoja (%) por tratamiento y por lectura

Tratamiento	Dosis (%)	Lectura *								
		L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈	L ₉
FOLICOTE	0	18,07	16,69	15,93	17,12	20,61	16,11	14,29	13,98	14,90
FOLICOTE	2	6,75	6,57	9,81	9,82	15,17	12,20	12,96	13,44	14,84
FOLICOTE	4	7,53	8,52	9,63	9,71	13,56	12,75	12,59	13,51	14,91
FOLICOTE	6	7,43	10,68	9,30	10,15	11,74	11,60	13,05	13,60	14,75
MOBILEAF	0	14,04	14,44	15,77	16,25	23,04	15,77	14,60	13,38	15,22
MOBILEAF	2	8,27	7,78	11,88	11,51	17,42	12,72	13,14	13,32	14,80
MOBILEAF	4	8,31	6,51	11,47	11,03	16,22	13,74	12,59	13,62	14,46
MOBILEAF	6	7,27	6,60	9,28	11,76	19,93	12,58	13,11	13,62	14,93
VAPOR GARD	0	15,06	11,65	17,20	15,60	23,22	15,61	14,70	13,37	18,88
VAPOR GARD	2	8,74	7,52	10,64	10,96	16,39	13,98	13,32	13,26	15,02
VAPOR GARD	4	9,10	9,87	11,33	11,42	17,34	12,34	13,18	13,63	14,71
VAPOR GARD	6	8,36	10,13	10,25	11,22	18,32	13,11	12,92	13,27	14,80
AZUCAR	10	10,43	11,14	11,01	12,94	20,45	13,97	13,01	13,21	14,77

C. V. = 28,94 %

L = Lectura, el subíndice bajo la lectura corresponde al número de la misma.

• = Cada valor es el promedio de 4 repeticiones. Las lecturas se hicieron cada tres días.

En las condiciones en que se realizó el experimento, no se encontró diferencia significativa entre las dosis utilizadas, Figura 1. Tanto los tratamientos como el testigo se igualaron durante la octava lectura, como se aprecia en la Figura 2. No hubo efecto en la interacción antitranspirante por dosis.

Al comparar el efecto de la aplicación de azúcar respecto a los otros tratamientos, Cuadro 3, se encontró que el azúcar superó a los testigos, mientras que fue superado por el Folicote y la dosis de 4 % de Mobileaf, aunque no mostró diferencia respecto al Vapor Gard.

Los valores de apertura de los estomas (% de infiltración) disminuyeron con el tiempo en los testigos y aumentaron en el caso de los tratamientos hasta equilibrarse parcialmente en la última lectura, Cuadro 4.

El Folicote presentó los valores de apertura de estomas más altos (% de infiltración más bajo), seguido del Mobileaf, Vapor Gard y el azúcar, respectivamente.

Al igual que para el DHH, el efecto de las dosis, fue significativo solamente cuando se compararon los productos antitranspirantes con los testigos.

CUADRO 3. Prueba de Dunnett al 5 % para comparar el efecto de la aplicación de azúcar, respecto a los otros tratamientos, sobre el déficit hídrico de la hoja.

Tratamiento	Dosis (%)	Y _{jk}	Y _{test} - Y _{jkt}
FOLICOTE	0	16,410	-2,947*
FOLICOTE	2	11,280	2,184*
FOLICOTE	4	11,410	2,054*
FOLICOTE	6	11,360	2,104*
MOBILEAF	0	15,833	-2,370*
MOBILEAF	2	12,316	1,148
MOBILEAF	4	11,994	1,469*
MOBILEAF	6	12,117	1,346
VAPOR GARD	0	16,083	-2,619*
VAPOR GARD	2	12,203	1,261
VAPOR GARD	4	12,529	0,934
VAPOR GARD	6	12,484	0,979
AZUCAR	10	13,464	

* Diferencia significativa.

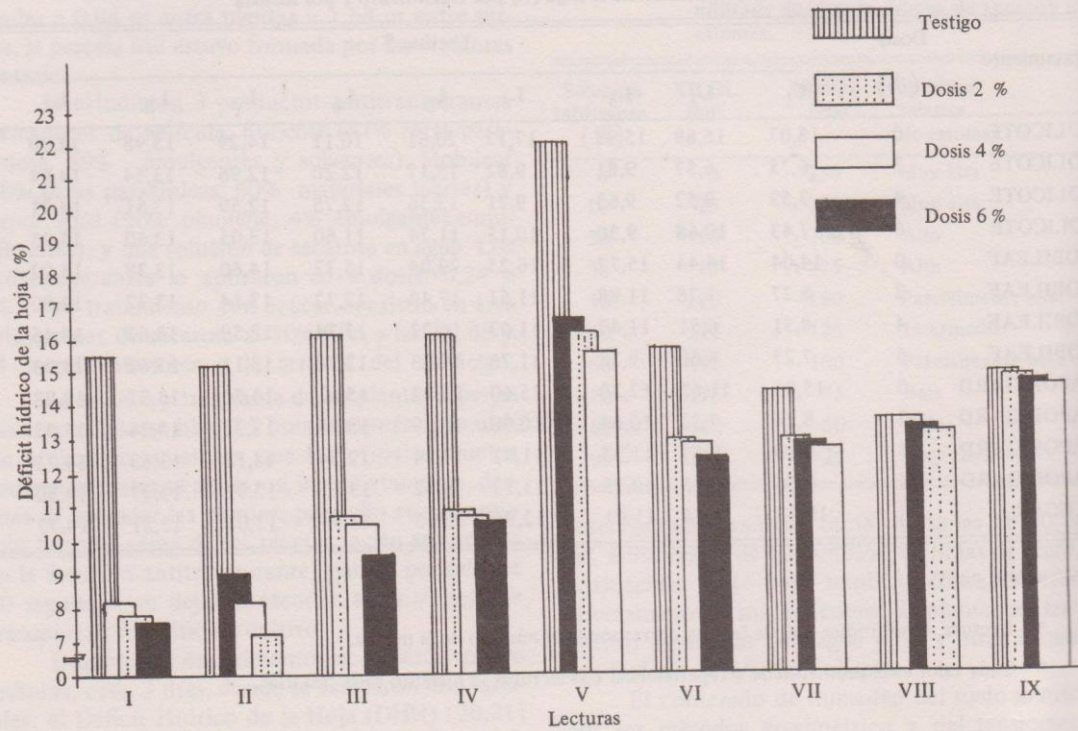


Fig. 1. Variación promedio por lectura del déficit hídrico según las distintas dosis utilizadas.

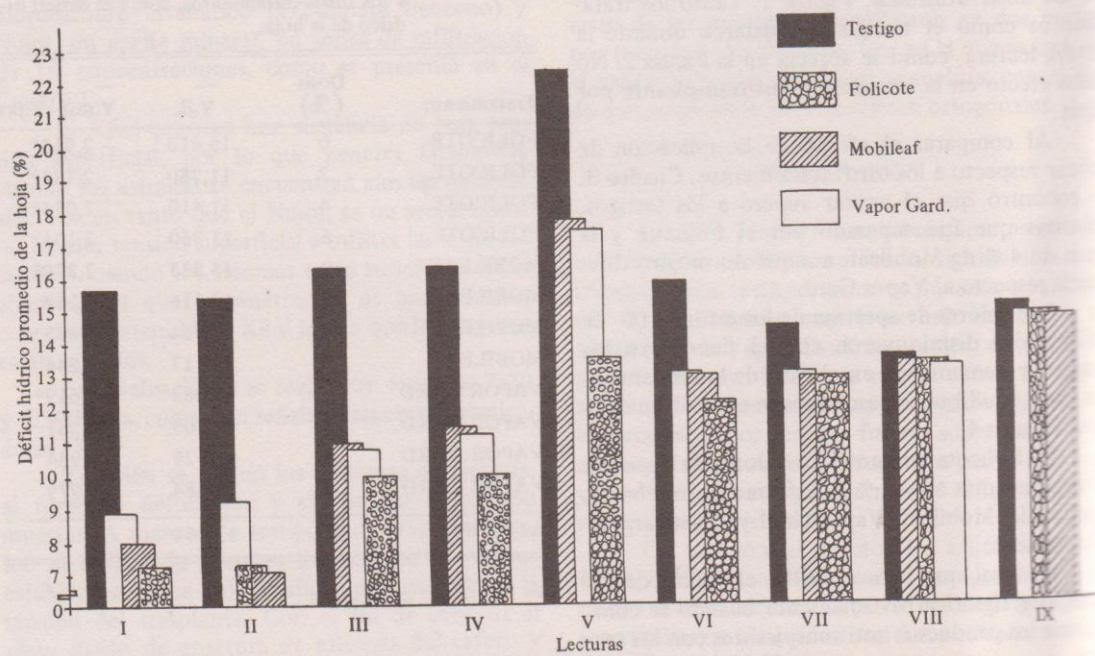


Fig. 2. Efecto de la interacción lectura por antitranspirante sobre el déficit hídrico de la hoja.

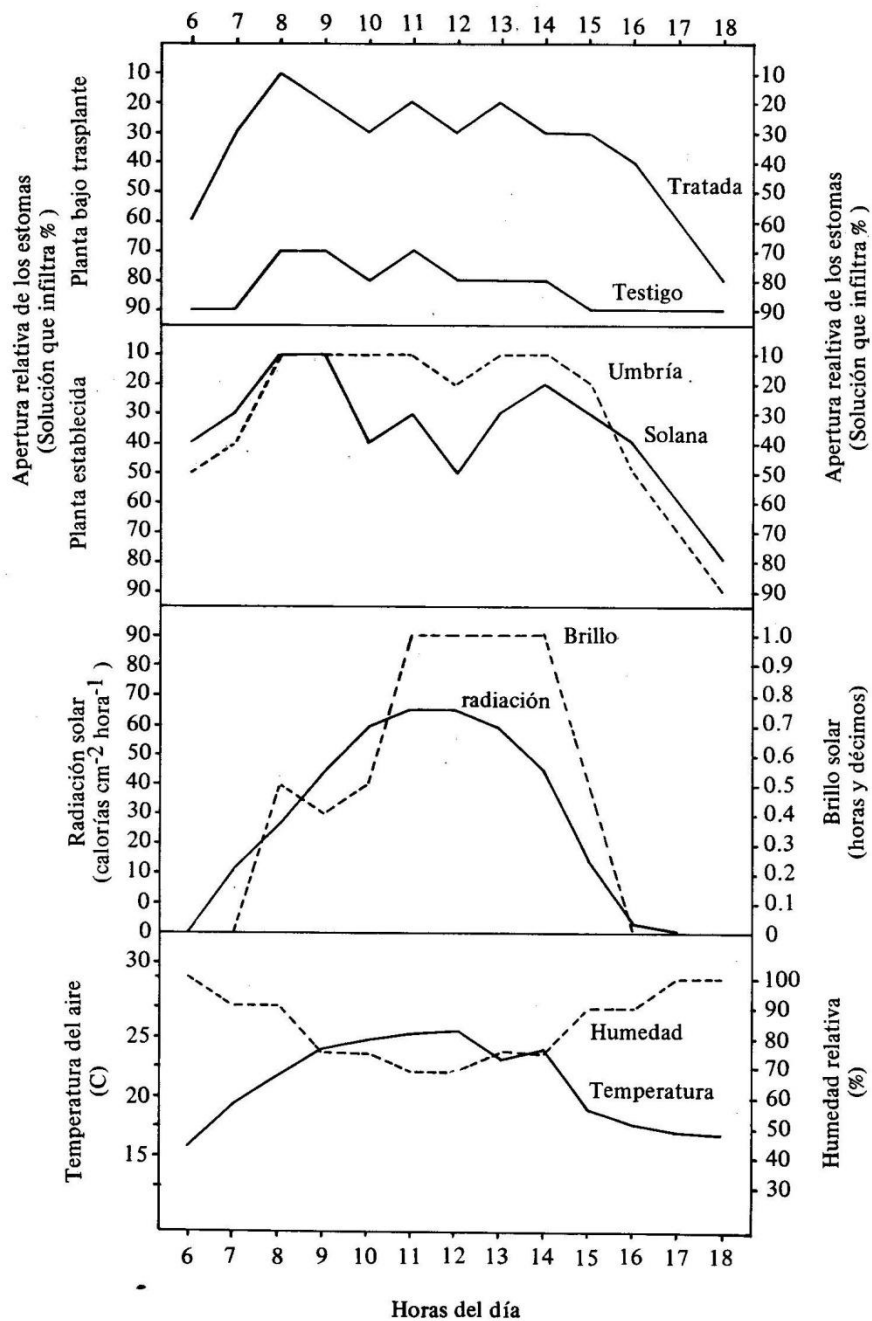


Fig. 3. Ciclo diario de apertura de estomas en cafetos establecidos y bajo trasplante, obtenido mediante la serie de infiltración Xilol-Nujol el día 24 de agosto 1979.

CUADRO 4. Valores promedio de apertura de estomas (% de infiltración) por tratamiento y por lectura.

Tratamiento	Dosis (%)	Lectura *								
		L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈	L ₉
FOLICOTE	0	77,5	75	77,5	67,5	67,5	62,5	55	55	52,5
FOLICOTE	2	10	12,5	12,5	15	15	12,5	17,5	27,5	42,5
FOLICOTE	4	10	10	12,5	12,5	15	12,5	17,5	30	45
FOLICOTE	6	10	10	12,5	10	12,5	12,5	20	22,5	45
MOBILEAF	0	67,5	75	77,5	75	67,5	65	57,5	55	52,5
MOBILEAF	2	12,5	22,5	20	30	27,5	35	35	45	50
MOBILEAF	4	10	17,5	25	22,5	32,5	35	37,5	40	50
MOBILEAF	6	15	17,5	20	37,5	35	35	42,5	47,5	52,5
VAPOR GARD	0	80	75	77,5	77,5	62,5	57,5	62,5	55	47,5
VAPOR GARD	2	27,5	37,5	32,5	55	40	40	45	45	52,5
VAPOR GARD	4	25	20	37,5	32,5	42,5	25	37,5	45	45
VAPOR GARD	6	27,5	32,5	22,5	30	30	37,5	42,5	50	-
AZUCAR	10	42,5	45	57,5	45	60	52,5	42,5	47,5	55

L = Lectura, el subíndice bajo la lectura corresponde al número de la misma.

* = Cada valor es el promedio de 4 repeticiones. Las lecturas se hicieron cada tres días.

Durante gran parte del estudio, las plantas utilizadas como testigo, lo mismo que las tratadas con azúcar, mostraron mayor defoliación que las tratadas con antitranspirantes y presentaron además clorosis; no hubo pérdida de plantas por efecto del trasplante.

La Figura 3 señala que la apertura de los estomas en plantas a libre exposición, presento una relación positiva, con el número de horas de brillo solar, la radiación solar, la humedad relativa y la temperatura, durante las primeras horas de la mañana, pero no al medio día ni durante la tarde, cuando la relación fue más bien negativa y se cerraron los estomas.

En las hojas de plantas tratadas y expuestas directamente a la luz del sol, se abrieron los estomas a partir de las 06:00 horas y alcanzaron su máxima apertura entre las 08:00 y 09:00 horas; a partir de este momento los estomas sufrieron un cierre parcial que coincide con el incremento en los valores de temperatura, brillo solar, radiación solar y la disminución en la humedad relativa. Los estomas se abrieron de nuevo a las 11:00 y 14:00 horas y volvieron a cerrar con la caída de esos factores, el cierre completo se observó con la oscuridad, alrededor de las 18:00 horas. En el caso de plantas bajo sombrío la apertura fue más constante y permanente, con un cierre parcial durante el medio día, cuando la temperatura ambiente era relativamente alta.

Las plantas testigo bajo trasplante, mantuvieron un cierre de estomas casi total (altos porcentajes de infiltración); se observaron solo algunas fluctuaciones durante el día. En cambio, las plantas tratadas permanecieron con sus estomas abiertos y siguieron las variaciones del clima.

La precipitación y humedad del suelo, fueron bastante altas durante todo el desarrollo del experimento.

DISCUSION

Los testigos presentaron valores altos de DHH y consecuentemente bajos contenidos de agua en la hoja, debido a que la destrucción del sistema radical, ocasionado por la arranca del almá-cigo, interfirió el suministro adecuado de agua. Así, la absorción se retrasa respecto a la transpiración, creando una reducción en el contenido hídrico, el potencial osmótico y el potencial hídrico total, que se manifiesta con la pérdida de turgencia y el cierre de los estomas (7,8).

Los productos antitranspirantes disminuyeron el DHH porque forman una película hidrofóbica alrededor de la hoja que interpone resistencia a la difusión del vapor de agua (7,12,14). Es importante señalar que estos productos mantienen la humedad en la hoja, pero una vez perdida no la devuelven.

La aplicación de azúcar fue beneficiosa ya que al ser osmóticamente activa, aumenta el gradiente hídrico de las células, las convierte en uni-

dades ávidas por agua lo que favorece la absorción, como lo han sugerido Carvajal y Pereira (5) y Figueroa (9,10). El azúcar, sin embargo, no impide la pérdida de agua en forma de vapor, como lo hacen los antitranspirantes formadores de película.

No hubo diferencias entre las dosis y esto podría deberse a que las condiciones climáticas no fueron óptimas para que los productos se manifestaran con todo su potencial, cómo ocurriría en condiciones de sequía prolongada. El déficit de los tratamientos en todas las dosis, fue bajo durante las primeras lecturas y aumentó hasta equilibrarse con los testigos en la octava lectura, debido a la pérdida del efecto antitranspirante a través del tiempo, como lo han considerado Coudret y Ferron (6), lo mismo que Kreith, Ashok y Anderson (14). Esto se podría atribuir a que la persistencia de los productos antitranspirantes decayó con el tiempo, y perdieron su efecto totalmente a los 28 días de aplicados, lo que concuerda con los resultados que obtuvieron Mc Daniel y Bresenhan (17).

El cierre prematuro de los estomas es una de las estimaciones más sensibles de la formación de tensión hídrica en las plantas, debido a que las células oclusivas responden muy pronto a las reducciones de turgencia en la hoja. Por ello, el mayor grado de apertura encontrado en las hojas de las plantas que previamente habían recibido tratamiento, se debe a que a pesar del descenso en la absorción de agua provocado por el trasplante, la película formada por el antitranspirante impide su pérdida y con ello evita la disminución del potencial hídrico, de manera que no hay cierre de estomas por pérdida de turgencia en las células guardadas.

La apertura de estomas en los testigos aumenta con el tiempo, porque el contenido hídrico de sus hojas es mayor, ya que las plantas han iniciado su recuperación y el abandono del estado de tensión en que se encontraban.

Las plantas establecidas en el campo presentan un DHH bajo y una apertura de estomas alta, lo que sugiere un alto contenido hídrico en sus hojas.

La mayor marchitez presente en las plantas no tratadas se debe al desbalance hídrico (absorción y transpiración) presente, responsable de la turgencia celular (5).

Las plantas testigo y las tratadas con azúcar presentaron una mayor defoliación, porque la alta tensión hídrica induce la formación de una capa de abscisión que hace caer posteriormente las hojas

con lo cual se reduce materialmente la pérdida de agua (6).

No hubo pérdidas de material vegetativo, debido a que las condiciones del ambiente y la humedad del suelo, fueron en general favorables para la realización del trasplante.

Durante la observación del ciclo diario de apertura de estomas, se determinó que el efecto de los elementos ambientales es más acentuado a plena exposición, donde los rayos solares al incidir directamente sobre las plantas, incrementan la presión de difusión del vapor de agua contenido en los espacios intercelulares del tejido parenquimático foliar y aumenta el gradiente entre la hoja y el aire que la circunda, lo que favorece la transpiración y en consecuencia la pérdida de agua.

El cierre de los estomas durante los períodos intensos de luz, se atribuye a la deshidratación de la hoja (2,3), a las altas intensidades luminosas (13,16) y al efecto de la temperatura sobre la concentración de CO₂ (3,4,18).

Nutman (19), determinó una intensidad de transpiración más baja y menor apertura de estomas en plantas de café cuando éstas mostraron síntomas de déficit hídrico.

CONCLUSION

De los resultados obtenidos en este experimento se concluye que es recomendable durante el trasplante de cafetos a raíz desnuda, el uso de azúcar al 10 % o una dosis del 2 % de cualquiera de los otros productos, principalmente en condiciones adversas, donde el agua es cara, o no disponible en cantidades suficientes. Sin embargo, bajo condiciones normales no se aconseja la utilización de antitranspirantes.

RESUMEN

Con el propósito de reducir la pérdida de plantas durante el trasplante de cafetos bajo el sistema de "raíz desnuda", se estudiaron tras antitranspirantes: Folicote, Mobileaf y Vapor Gard, en cuatro dosis: 0,2,4 y 6 % además de la aplicación de azúcar de mesa (sacarosa) al 10 %, asperjado al follaje 72, 48 y 24 horas antes del trasplante, respectivamente.

La efectividad se evaluó mediante el Déficit Hídrico de la hoja y la apertura de estomas con la técnica de infiltración de Molish. Se observó también el ciclo diario de apertura de estomas en plantas establecidas y trasplantadas. Todos los trata-

mientos redujeron el Déficit de Agua e incrementaron la apertura de estomas.

El Folicote fue el más efectivo, seguido por el Mobileaf, Vapor Gard y el azúcar, respectivamente. No se encontró diferencias en las dosis estudiadas, observándose un rápido y gradual decremento en la efectividad, la cual fue de aproximadamente 28 días para los antitranspirantes formadores de película.

Los factores ambientales como brillo solar, radiación solar, humedad relativa y temperatura mostraron una influencia positiva en la apertura de estomas durante la mañana, pero no al medio día ni al atardecer.

LITERATURA CITADA

1. ALVES DE LIMA, M.M., FAHL, J.I. y FRANCO, C.M. Efeito de antitranspirante em mudas de cafeiro. Série experimentação cafeira. Instituto Brasileiro do Café, Ministério da Indústria e do Comércio. Rio de Janeiro, Brasil. 1 (5): 39-49. 1978.
2. ALVIM, P DE T. Estudios preliminares sobre el diagnóstico de la falta de agua por medición de la apertura de los estomas. I.I.C.A., Turrialba, Costa Rica, 1954. 10 p.
3. ALVIM, P DE T. y HAVIS, J.R. An improved infiltration series for studying stomatal opening a illustrated with coffee. *Plan Physiology* 29 (1): 97-98. 1954.
4. BIERHUIZEN, J.F., NUMES, M.A. y PLOEGMAN, C. Studies on the productivity of coffee. II. Effect of soil moisture on photosynthesis and transpiration of *Coffea arabica* L. *Acta Botanica Neerlandica* 18 (2): 367-374. 1969.
5. CARVAJAL, J.F. y PEREIRA, J.F. Atomizaciones con azúcar evitan la marchitez cuando se trasplanta el café. Servicio Técnico Interamericano de Cooperación Agrícola, (Costa Rica). Laboratorio Químico de Investigaciones Agronómicas. Informe poligrafiado. 59-3. 1959. 6 p.
6. COUDRET, A. y FERRON, F. La transpiration végétale. Modes de l'amélioration des plantes 27(6): 613-638. 1977.
7. DAVENPORT, D.C., IRIU, K. y HAGAN, R.M. Effects of film antitranspirants on growth. *Journal of Experimental Botany* 25 (85): 410-419. 1974.
8. FERNANDEZ, J.C.E. Aspersiones de azúcar al café para evitar su marchitamiento. *Revista Cafetalera de Guatemala* 2 (12): 17-18. 1962.
9. FIGUEROA, R. Efectos de aspersiones de ácido giberélico y azúcar en plantas de café (*Coffea arabica* L.). Tesis Mg. Sc., I.I.C.A., Turrialba, Costa Rica, 1959. 105 p.
10. FIGUEROA, R. Efecto de aspersiones de azúcar en el trasplante de café. *Café Peruano* 1 (1): 10-12. 1962.
11. FRANCIS, R. Estudio de algunos factores que afectan el trasplante de los cítricos. Tesis Ing. Agr. Universidad de Costa Rica, Facultad de Agronomía, 1965. 34 p.
12. GALE, J. Studies on plant antitranspirants. *Physiologia Plantarum* 14(4): 777-786. 1961.
13. HUERTA, S.A. Intensidad de transpiración en el café en condiciones de exposición solar y de penumbra natural. *CENICAFE (Colombia)* 13(3): 125-138. 1962.
14. KREITH, F., ASHOK, T. y ANDERSON, J.E. Persistence of selected antitranspirants. *Water Resources Research* 11(2): 281-286. 1975.
15. LEHMANN, E.L. *Nonparametrics: Statistical Methods Based on Ranks*. 1^o ed. San Francisco, E.U.A. Holden-Day, Inc, 1975. 457 p.
16. MAESTRI, M. y VIEIRA, C. Movimento de estomas em café, sob condições naturais. *Revista Ceres* 10(59): 324-331. 1958.
17. Mc DANIEL, G.L. y BRESENHAM, G.L. Use of antitranspirant to improve water relations of cineraria. *Hortscience* 13(4): 466-467. 1978.
18. NUNES, M.A., BIERHUIZEN, J.F. y PLOEGMAN, C. Studies on the productivity of coffee. I. Effect of light, temperature and CO₂ concentration on photosynthesis of *Coffea arabica* L. *Acta Botanica Neerlandica* 17(2): 93-102. 1968.
19. NUTMAN, F.J. Studies of the physiology of *Coffea arabica* L. III. Transpiration rates of whole trees in relation to natural environmental conditions. *Annals of Botany* 5(17): 59-81. 1941.
20. RUTTER, A.J. The relation of leaf water deficit to soil moisture tension in *Pinus silvestris* L. II. Variation in the relation caused by developmental and environmental factors. *New Phytologist* 58: 387-399. 1959.
21. RUTTER, A.J. y SANDS, K. The relation of leaf water deficit to soil moisture tension in *Pinus silvestris* L. I. The effect of soil moisture on diurnal changes in water balance. *New Phytologist* 57: 50-65. 1958.