



2025 | 16-20
GIJÓN | JUNIO

9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

9CFE-1808

Actas del Noveno Congreso Forestal Español
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**
ISBN: **978-84-941695-7-1**

Organiza





Tratando de desvelar el secreto hidráulico de los árboles

MARTÍNEZ DE AZAGRA PAREDES, A. (1), DEL RÍO SAN JOSÉ, J. (2), DIEZ HERNÁNDEZ, J.M. (1) y VENTURAS, M. D. (3)

(1) Unidad Docente de Hidráulica e Hidrología. Departamento de Ingeniería Agrícola y Forestal. Universidad de Valladolid.

(2) Servicio Territorial de Medio Ambiente. Delegación Territorial de Valladolid. Junta de Castilla y León.

(3) Departamento de Sistemas y Recursos Naturales. Universidad Politécnica de Madrid.

Resumen

El movimiento de la savia a través del xilema se puede modelizar aplicando las ecuaciones de continuidad, de Bernoulli y de pérdidas de carga entre dos elementos conductores contiguos, y extendiendo este resultado a toda la red hidráulica, yendo desde las raíces hasta las hojas. Los valores de velocidad de flujo y de permeabilidad medidos por fisiólogos concuerdan, en orden de magnitud, con las predicciones que hace este modelo. Dado que la savia bruta se encuentra por lo general y durante el día tensionada (a presiones hidrostáticas absolutas negativas) la propia arquitectura hidráulica del xilema dispone de unas estructuras, las membranas de las punteaduras, que reducen la iniciación de posibles cavitaciones y confinan los embolismos a nivel local en los elementos conductores. Aquí exploramos la posibilidad teórica de que exista un mecanismo que repare de manera automática, sin necesidad de gasto energético, los embolismos de los elementos conductores cuando se dan las condiciones de contorno adecuadas. La ley de Laplace permite encontrar una explicación formal a este interesante sistema de seguridad que se postula podrían poseer las plantas leñosas.

Palabras clave

Circulación de la savia, nanohidráulica, cavitación, tensión superficial, ecohidrología.

1. Introducción

Desde el punto de vista hidráulico, el xilema consiste en unos conductos formados por células muertas que están interconectadas entre sí a través de una gran cantidad de nanotubos situados en las punteaduras. A su través circula la savia bruta desde las raíces hasta las hojas de manera pasiva, es decir, sin gasto energético alguno. El flujo se produce desde las células con más potencial hídrico (con más presión hidrostática) hasta las células con menos potencial o presión. Se trata de una compleja malla de conductos conectados en serie y en paralelo que ofrece infinitud de recorridos posibles a la savia. Ello le confiere seguridad y versatilidad. La estructura del xilema sigue este patrón básico en todas las plantas con crecimiento secundario sean árboles, arbustos o matas; gimnospermas, angiospermas o helechos arborescentes. El material con el que están hechos estos conductos también es siempre el mismo: una mezcla de celulosa, hemicelulosa y lignina. El xilema aparece en la Tierra a finales del periodo Silúrico hace más de 420 millones de años (STRULLU-DERRIEN et al, 2013; WILSON, 2013; WOUDEBERG et al, 2022). Por la gran abundancia de especies leñosas existentes en la Tierra (cerca de la mitad de las plantas vasculares actuales son leñosas (FITZJOHN et al, 2104), de entre ellas unas 73.300 son especies arbóreas (CAZZOLA GATTI et al, 2022)) puede afirmarse que estamos ante una solución muy eficiente y



exitosa de la naturaleza. La arquitectura hidráulica del xilema es admirable (ZIMMERMANN, 1983). Y lo es más aún si pensamos que todavía esconde varios misterios que la ciencia no ha sido capaz de desvelar hasta la fecha (VENTURAS et al, 2017). Estamos ante un complejo laberinto con infinitud de pasadizos, ante un monumental galimatías en el cual todo en su conjunto tiene su razón de ser al igual que cualquier pequeño detalle en el que nos queramos detener. Vamos a tratar de resolverlo, pues, por partes, con la ayuda de dos modelos hidráulicos: DERAH y COREM.

La teoría de la tensión-cohesión (DIXON & JOLY, 1895), aceptada por la práctica totalidad de la comunidad científica actual (BROWN, 2013), exige que la savia en el xilema esté traccionada, es decir, a presiones hidrostáticas absolutas negativas pero sin cavitación, en situación metaestable. Este hecho provoca extrañeza, por no decir incredulidad, entre los expertos en hidráulica, pues la condición general de no cavitación exige presiones hidrostáticas positivas y mayores que la tensión de vapor. En consecuencia, estos expertos han sido y son reacios a aplicar las ecuaciones básicas de la hidráulica a la savia “supuestamente” traccionada del xilema. En 2016, VERA et al construyen un sifón con una rama ascendente de más de 10,33 m de desnivel a través de la cual fluye agua sin cavitación. Este sencillo experimento invita a romper el bloqueo mental a la hora de acudir a las ecuaciones fundamentales de la hidráulica para abordar el flujo de la savia en el xilema. Adentrarse en el mundo de la hidráulica del xilema exige un esfuerzo para: 1) pasar a escalas minúsculas (micrométricas y nanométricas); 2) trabajar con agua traccionada sin retenciones; 3) cuantificar el flujo de savia sin perderse en el laberinto hidráulico existente; 4) concebir la formación de interfases entre el agua y el vapor o el aire como válvulas o ventosas; 5) reinterpretar la finalidad funcional que tienen las tres macromoléculas principales del xilema.

2. Objetivos

El objetivo principal figura en el mismo título de este trabajo: tratar de desvelar el secreto hidráulico del flujo de la savia bruta en el xilema. De forma desglosada se puede dividir este objetivo general en cuatro objetivos parciales: 1) modelizar el flujo de la savia bruta sin interfases; 2) describir el proceso de confinamiento local o compartimentación ante posibles cavitaciones o embolismos; 3) plantear la reparación automática de estos embolismos; 4) interpretar la albura como embalse de agua con posibilidad de capacitancia hidráulica.

3. Metodología

El método que se sigue consiste en desarrollar dos modelos hidráulicos: uno para cuando no haya interfases en el seno de la savia bruta (modelo DERAH) y el otro para cuando haya interfases, es decir, fronteras savia/vapor o aire (modelo COREM). El primero describe el flujo de la savia cuando todo va bien mientras que el segundo ayuda a comprender la compartimentación y reparación de embolismos.

3.1. Modelo DERAH (acrónimo de las raíces a las hojas)

La arquitectura hidráulica de las especies leñosas puede modelarse como una serie de celdas conectadas tronco arriba tanto en serie como en paralelo desde las raíces hasta las hojas. Las celdas se corresponden con el lumen de los elementos leñosos (traqueidas y vasos conductores) y las conexiones se corresponden con las punteaduras y sus nanoporos. El módulo elemental del modelo a plantear, resolver y extender consiste en cuatro celdas contiguas unidas a través de emisores de savia



(nano-tubos o micro-tubos; *figura 1*).

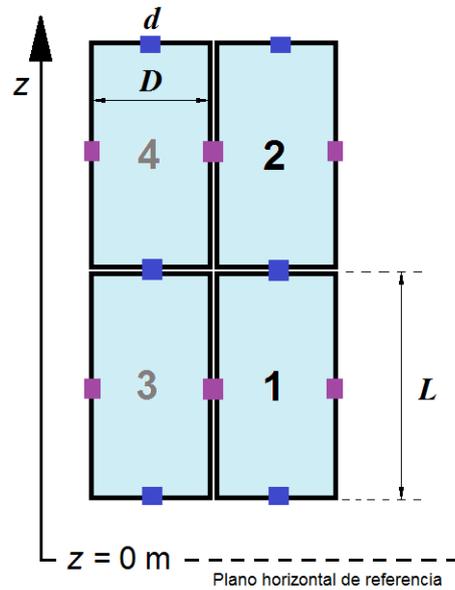


Figura 1: Modulo elemental considerado en DERAH. Las cuatro celdas contiguas están llenas de savia (color azul claro) y conectadas entre sí a través de emisores (en azul oscuro los que tienen dirección ascendente y en violeta los que tienen dirección horizontal). La ecuación característica para estimar el caudal volumétrico (q) a través de un emisor puede escribirse como:

$$q = k \cdot h^x$$

x
 h
 k

DERAH se centra en el flujo ascendente que se produce entre dos celdas contiguas (celdas 1 y 2 de la *figura 1*), y no en flujos laterales. Las ecuaciones básicas de la hidráulica (continuidad, Bernoulli y pérdidas de carga) pueden aplicarse cuando el agua se encuentra tensionada, a presiones absolutas negativas (VERA et al, 2016), y a escalas micro y nanométricas (BOCQUET & CHARLAIX, 2010). El modelo considera un flujo entre celdas iguales (de diámetro D y longitud L ; valores medios de la anatomía real de los elementos conductores del xilema) a través de unas punteaduras con nanotubos de diámetro

δ
 l
figura 1

α
 \bar{X}
 h

$$h = \frac{p_1 - p_2}{\rho \cdot g}$$

$$d = \sqrt{\alpha \cdot \bar{X}} \cdot \delta$$

$$l_{eq} = l \cdot \left(\frac{d^2}{\delta^2} - 1 \right) = l \cdot (\alpha \cdot \bar{X} - 1)$$

$$h = \Delta h_{12} + L + l$$

$$N = \text{techo} \left(\frac{H+l}{L+l} \right) = \left\lceil \frac{H+l}{L+l} \right\rceil \approx \left\lceil \frac{H}{L} \right\rceil$$

H

$$\Delta h_{12} = \frac{\psi_b - \psi_c + L}{N-1} \approx \frac{\psi_b - \psi_c}{N-1}$$

$$\Delta h_{12} = \Delta h_{c1} + \Delta h_{c2} + \Delta h_s$$

$$\Delta h_{c1} = \frac{32 \cdot \mu \cdot w}{\rho \cdot g \cdot D^2} \cdot L$$

L

$$\Delta h_{c2} = \frac{32 \cdot \mu \cdot v}{\rho \cdot g \cdot d^2} \cdot (l + l_{eq})$$

$$\Delta h_s = \frac{6 \cdot \pi \cdot \mu \cdot v}{\rho \cdot g \cdot \delta}$$

$$v = \frac{h - L - l}{\frac{32 \cdot \mu \cdot d^2}{\rho \cdot g \cdot D^4} \cdot L + \frac{32 \cdot \mu}{\rho \cdot g \cdot d^2} (l + l_{eq} + l_{ad})}$$

$$l_{ad} = \frac{3}{16} \cdot \pi \cdot \sqrt{\alpha \cdot \bar{X}} \cdot d$$

$$q = \pi \cdot \frac{d^2}{4} \cdot v = \pi \cdot \frac{D^2}{4} \cdot w$$

$$v_m = \frac{L+l}{\frac{L}{w} + \frac{l}{v}} \approx w$$

$$Q \approx \frac{ETr \cdot A}{43,2} \cdot 10^{-6}$$



$$M = \frac{Q}{q}$$

$$A_{min} = M \cdot \frac{\pi \cdot D^2}{4}$$

$$k_s \approx \frac{(L+l) \cdot d^2 \cdot \theta_s}{D^2} \cdot \frac{1}{\frac{32 \cdot \mu \cdot d^2}{\rho \cdot g \cdot D^4} \cdot L + \frac{32 \cdot \mu}{\rho \cdot g \cdot d^2} \cdot (l + l_{sq} + l_{ad})}$$

Todas estas ecuaciones se pueden escribir en cualquier lenguaje de programación (por ejemplo en una hoja de cálculo) con la precaución de elegir un software que opere con un tratamiento numérico preciso. Otra precaución, esta vez hidráulica, consiste en confirmar que el régimen sea laminar en todos los lugares (números de REYNOLDS inferiores a 2000).

3.2. Modelo COREM(acrónimo de confinamiento y reparación de embolismos)

El funcionamiento hidráulico de las punteaduras no se conoce en profundidad. Se sabe que están constituidas por muchas conexiones (nanotubos) con los elementos adyacentes del xilema, se trate de traqueidas o vasos. Cuando todo funciona bien, es decir, cuando no hay interfases en la savia, el modelo hidráulico DERAH sirve para estimar el caudal circulante (*q*), trabajando con valores medios, pero para el desarrollo que sigue conviene considerar los diámetros máximos y mínimos de estos nanotubos (

$$\delta_m$$

$$\delta_1$$

figura 2

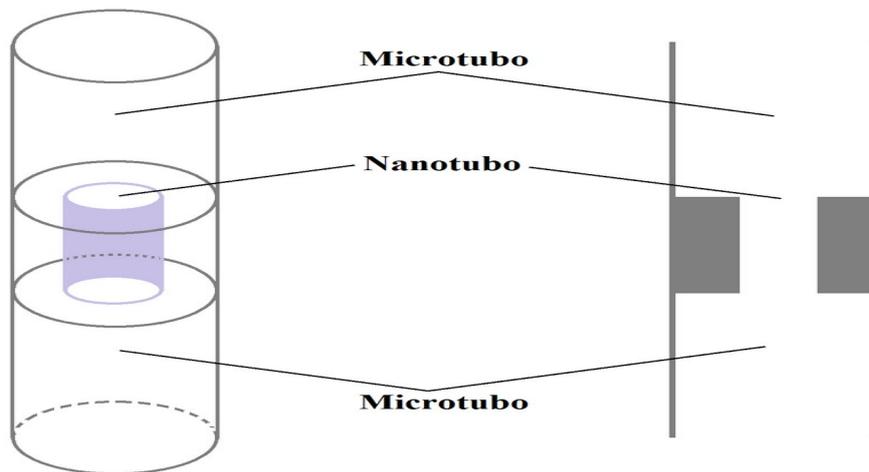


Figura 2: Dos microtubos conectados por un nanotubo. La representación geométrica 3D se puede simplificar pasando a dos dimensiones sin perder por ello precisión en el planteamiento.

El nanotubo puede funcionar como una nano-válvula, como una nano-ventosa o como un simple estrechamiento en la conducción. Cabe concebir cinco situaciones diferentes según que esté el sistema totalmente seco (abierto), con una interfase,



con dos interfases (o más) o lleno de agua por ambos lados (es decir, sin interfases). Si está completamente seco (*figura 3 a*), el sistema no opone resistencia alguna a la entrada o salida de aire. Tenemos una nano-ventosa abierta. Si el microtubo superior está lleno de agua y el inferior vacío (lleno de aire o de vapor de agua), existirá una frontera (interfase) en el nanotubo que estará actuando bien como nano-válvula o bien como nano-ventosa, según que el menisco sea convexo o cóncavo (*figuras 3 b y c*). Si el sistema está completamente lleno de agua, la tensión superficial no estará actuando por lo que el agua (la savia) circulará libremente, sin ese impedimento fronterizo, desde la presión mayor a la presión menor (de acuerdo con el modelo DERAH). También cabe imaginar que en el nanotubo haya dos fronteras (o más), en cuyo caso la tensión superficial estará actuando doblemente (triplemente,...) obligando a sobrepresiones mayores para romper un determinado equilibrio.

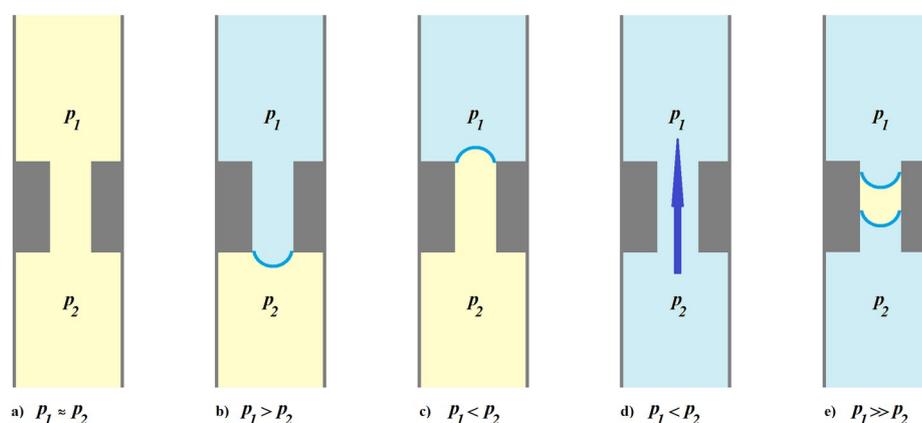


Figura 3: Nanoventosas y nanoválvulas. El aire o vapor de agua viene representado en amarillo, el agua en azul claro y la interfase en azul oscuro. De izquierda a derecha: a) nanoventosa abierta (celdas secas); b) nanoválvula cerrada; c) nanoventosa cerrada; d) ninguna frontera (caudal circulando según el modelo DERAH); e) dos interfases.

Como tercer y principal punto de partida, el modelo COREM acude a la ley de LAPLACE (1806) considerando ángulos de contacto (YOUNG, 1805) en los meniscos:

$$\Delta p = \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos\theta}{\delta}$$

Importante resulta señalar que la ecuación de LAPLACE es válida a escala nanométrica hasta 1,3 nm (LIU & CAO 2016) e – incluso – a escalas menores, moleculares (MALEK et al 2018), por lo que se puede utilizar en los nanotubos existentes en las punteaduras. A su vez, la ley de LAPLACE también permite abordar casos más generales en los cuales la interfase tenga forma de elipsoide al no ser el nanotubo circular. La diferencia de presión (Δp) a un lado y al otro de ese elipsoide valdrá:

$$\Delta p = \sigma \cdot \cos\theta \cdot \left(\frac{2}{\delta_a} + \frac{2}{\delta_b} \right)$$

4. Resultados

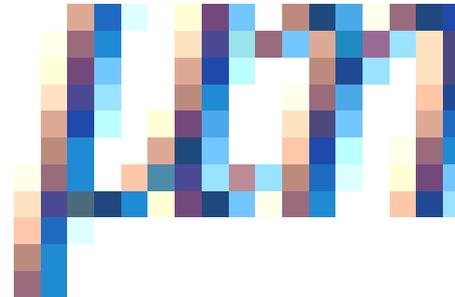
El modelo DERAH en sí mismo constituye el primer resultado de este trabajo. De hecho, DERAH supone un avance para la comprensión de la hidráulica del xilema al unir dos mundos que han estado totalmente separados hasta la fecha: la hidráulica convencional y la fisiología del xilema. Al admitir la existencia de presiones hidrostáticas absolutas negativas en la savia y aplicar sin prejuicios las ecuaciones clásicas y fundamentales de la hidrodinámica se obtiene un modelo complementario al de DARCY para describir el flujo de la savia en el xilema. Como segunda aportación facilitamos el resultado que ofrece el modelo para dos casos correspondientes a una gimnosperma (Tablas 1 y 2) y a una angiosperma (Tablas 3 y 4), utilizando valores de entrada medios. Conviene señalar que para angiospermas (vasos leñosos) hay que considerar cinco datos de entrada más que en gimnospermas, a saber: el número de placas que contiene un vaso, el espesor de las placas, el número de perforaciones por placa, el diámetro medio de las perforaciones y la longitud media de un elemento de vaso.

Tabla 1. Ejemplo de traqueida. Datos de entrada y datos parciales de salida

Datos de entrada (anatomía de una traqueida)

Diámetro del elemento conductor del xilema (D)

30

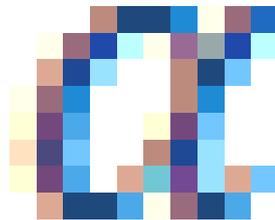


Longitud de la celda (= del elemento conductor) (L)

1 cm

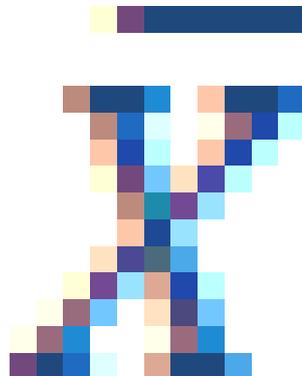
Número medio de punteaduras (en sentido ascendente) que tiene un elemento conductor del xilema (

250



Número medio de nanoporos por punteadura (

150



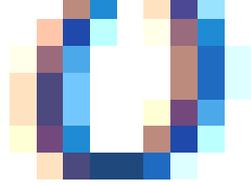
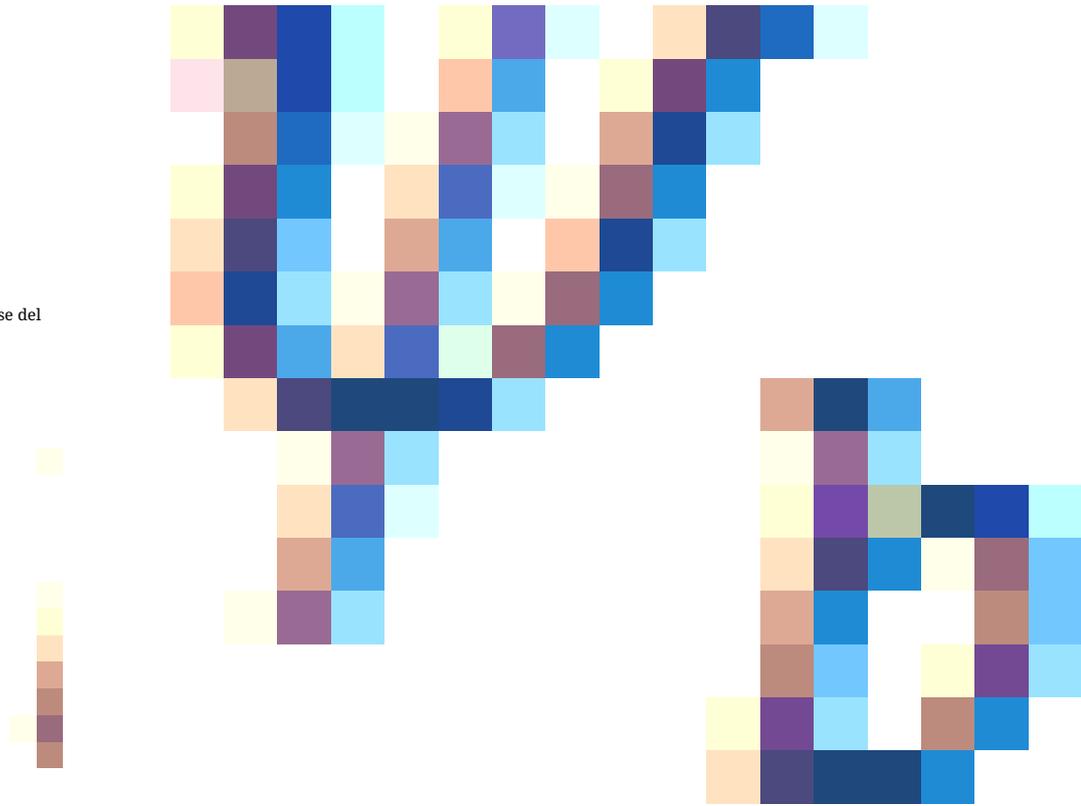


Tabla 2

Considerado y datos de salida del modelo

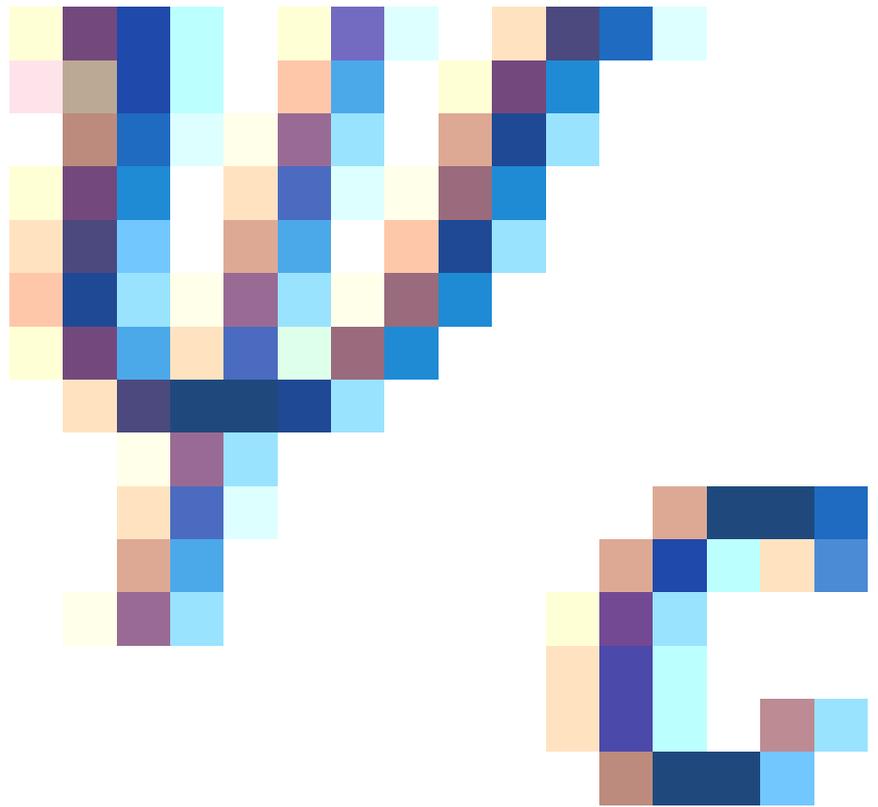
Árbol considerado	
Altura del árbol ()	10 m

Potencial hídrico en la base del xilema ()





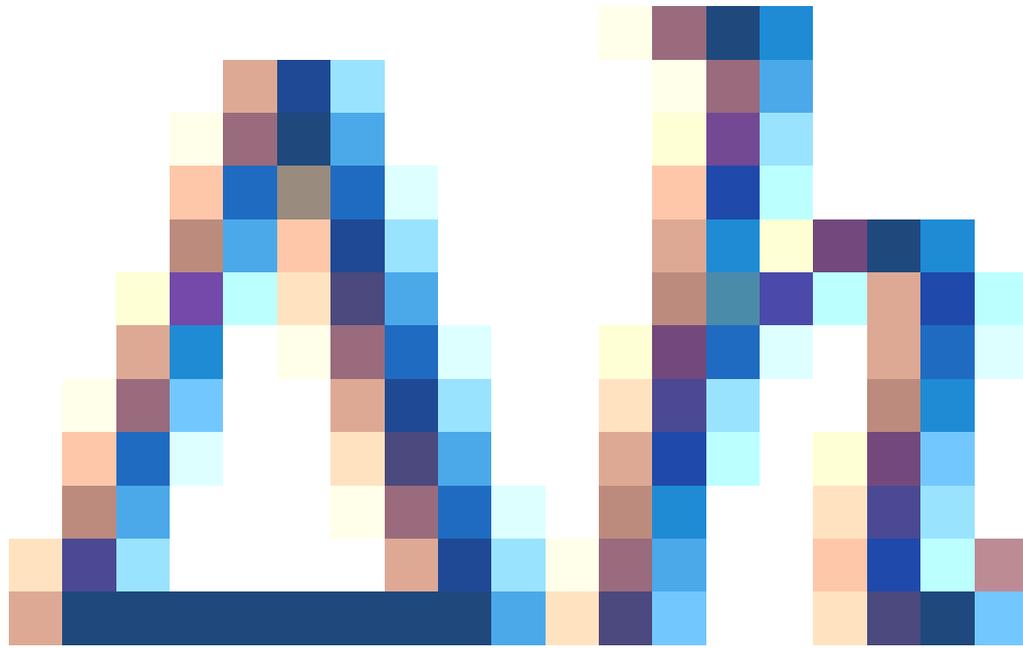
Potencial hídrico en la cumbre del xilema (



Caudal transpirado en un día (12 h) por el árbol (Q)	100 L·día ⁻¹
Datos de salida del modelo DERAH			
Número de celdas para abarcar la altura del árbol (N)	1000

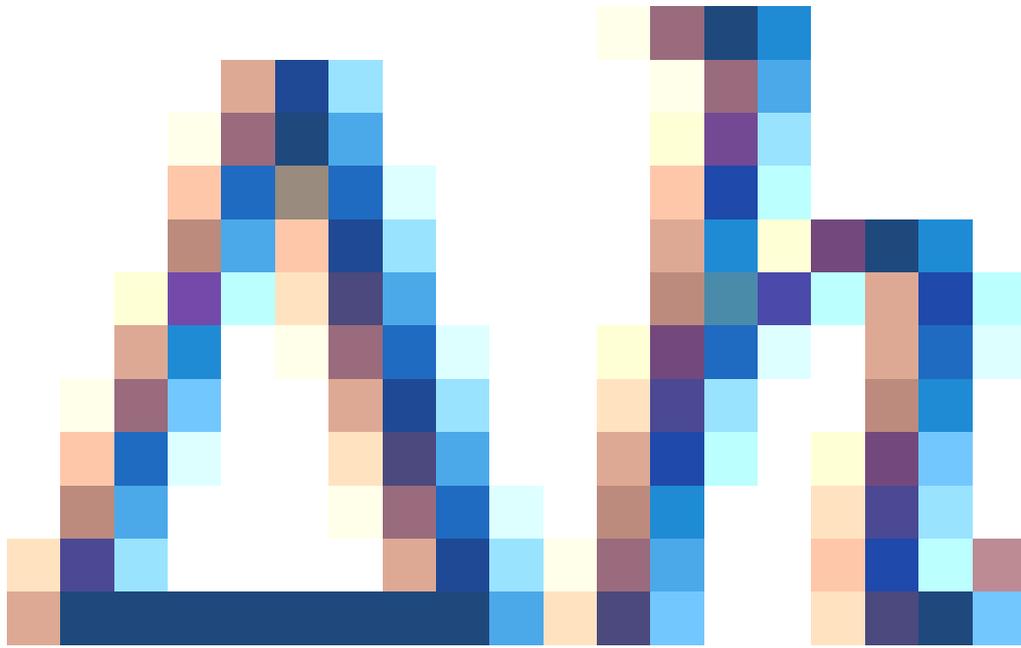


Pérdida de carga que se produce
entre dos celdas consecutivas (



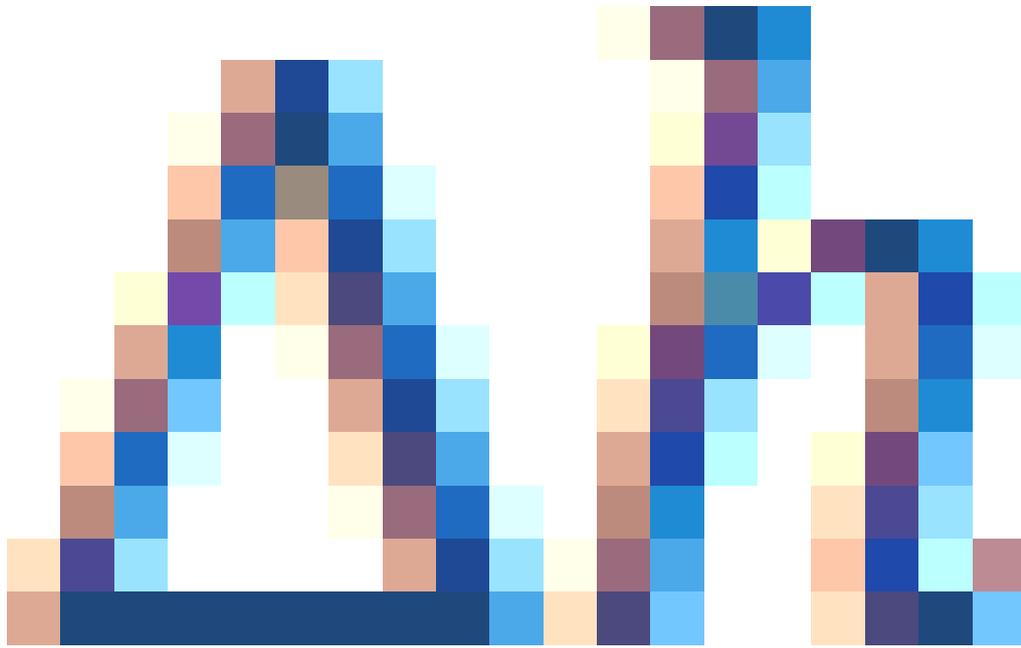


Pérdida de carga continua que se produce en la celda (



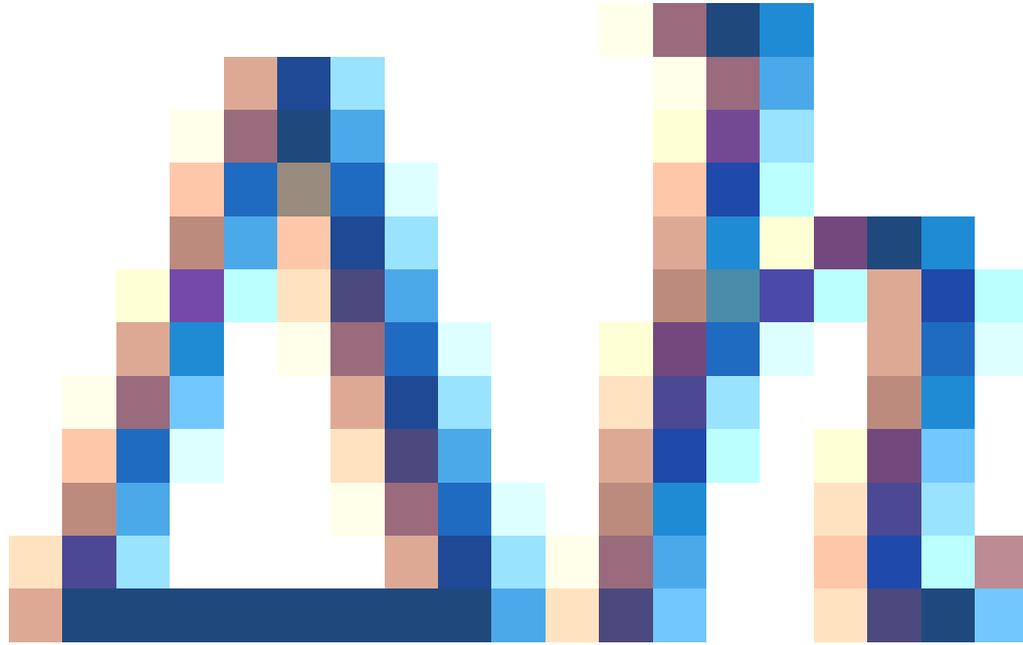


Pérdida de carga que se produce
en el microtubo con valvula (





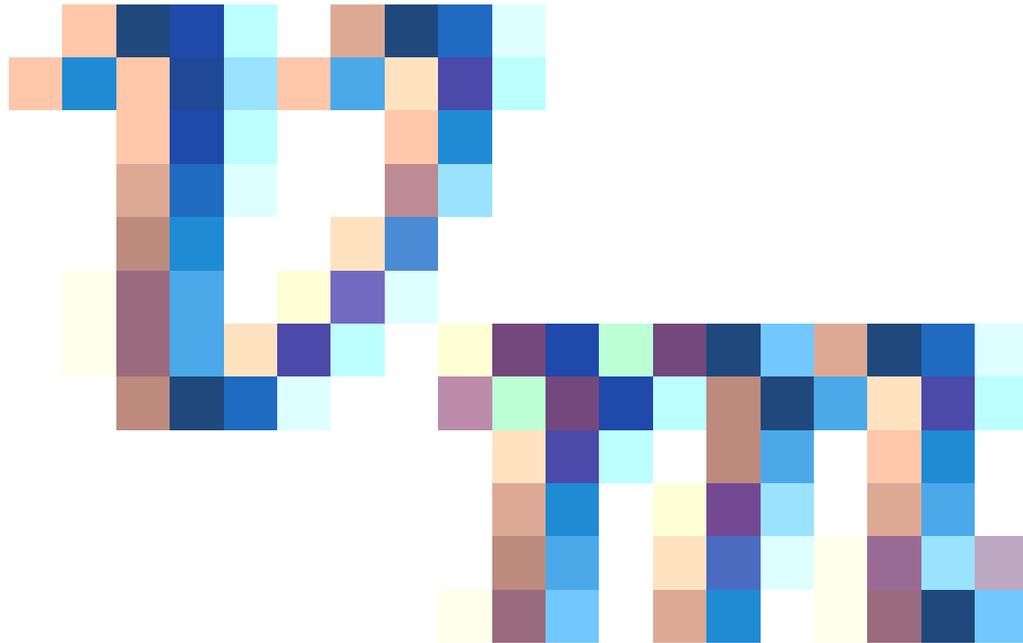
Pérdida de carga que se produce en las embocaduras (



Diferencia de presión entre celdas (= presión de trabajo) (h)	1,021 m
Caudal que pasa por una celda y su microtubo con válvula (q)	$5,42 \cdot 10^{-3}$ mL·h ⁻¹
Velocidad de la savia en el microtubo (v)	1840,0 cm·h ⁻¹
Número de Reynolds en el microtubo (Re)			$9,88 \cdot 10^{-2}$
Velocidad de la savia en la celda (w)	766,7 cm·h ⁻¹



Velocidad media de ascenso (



Número (mínimo) de caminos necesario para abastecer la transpiración del árbol (

M

)

1.537.742



Área transversal mínima de
albura (





Conductividad hidráulica a saturación (

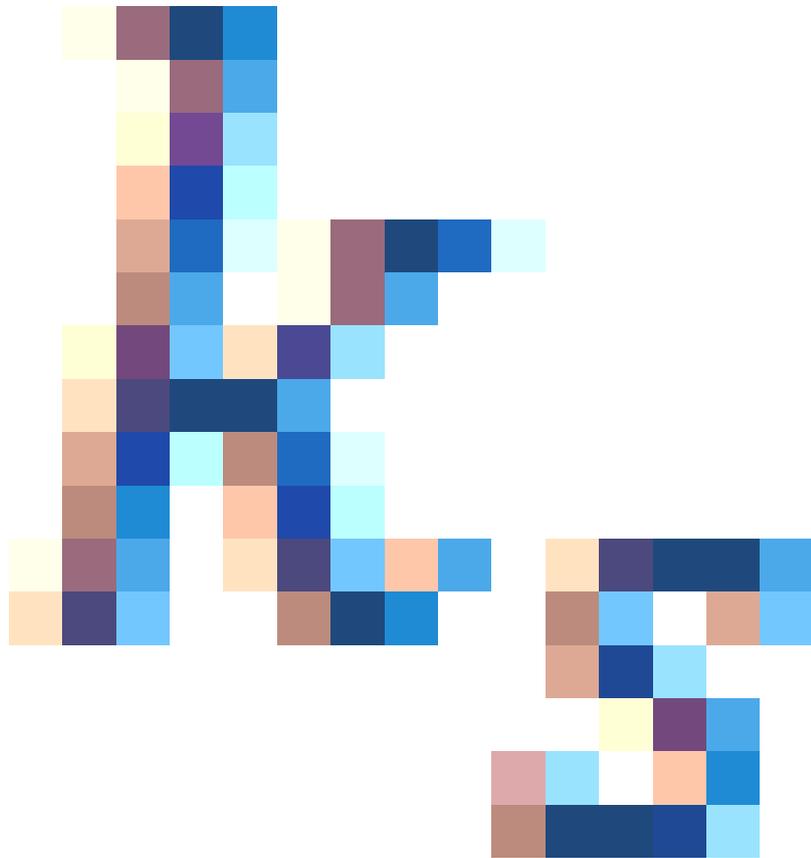
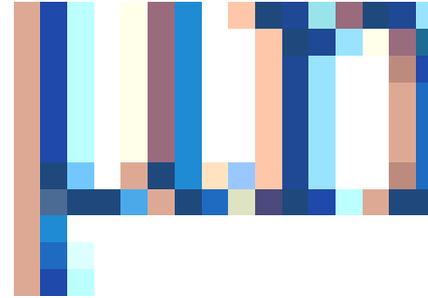


Tabla 3. Ejemplo de vaso leñoso. Datos de entrada y datos parciales de salida

Datos de la anatomía del vaso leñoso

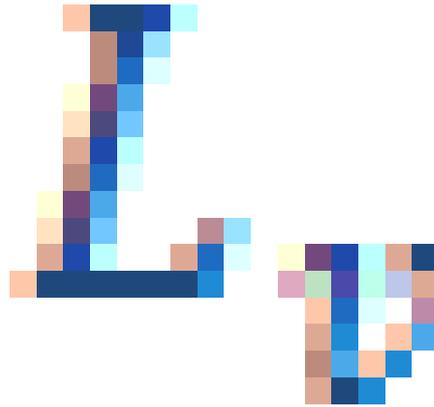
Diámetro del elemento conductor del xilema (D)

100



Longitud del elemento de vaso (

1 mm



Número medio de punteaduras (en sentido ascendente) que tiene un elemento conductor del xilema (

400

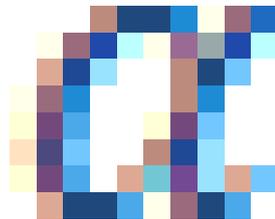
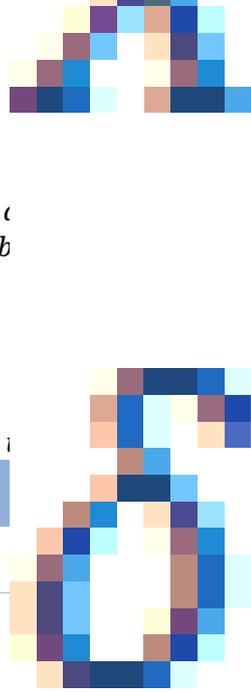




Tabla 4. Datos de entrada y salida del modelo DERAH. Se considera un roble

uso y datos de salida del modelo DERAH. Se usan condiciones hídricas iguales al caso del pino (

y Q iguales a los i



$$\psi_b$$

$$\psi_c$$

anatomía del vaso leñoso

e

salida del modelo DERAH

N

h

q

v

w



El modelo compartimentado considera una celda del xiloma en cada interfase como problema va a cavitar y se extiende a las celdas contiguas. Poder



modelizar fenómenos de cavitación que se producen en el xiloma al instante tanto en la cuestión es saber si el problema va a extender a las celdas contiguas. Poder



de las ecuaciones [19] y [20]. Los meniscos estarán haciendo de nanoventosas (*figura 3c*) pero resistirán o no la diferencia de presión generada en el suceso, dependiendo de la presión máxima que sean capaces de soportar y que viene fijada por la ley de LAPLACE. Son las membranas de los nanotubos de mayor diámetro las que aguantan menos diferencia de presión. El embolismo será compartimentalizado, de acuerdo con la ecuación [19], si:

$$\Delta p \leq \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos \theta}{\delta_m}$$

$$\delta_m \leq \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos \theta}{\Delta p}$$

Respecto a la diferencia de presión (

$$\Delta p$$

$$p_v$$

$$p_{atm}$$

$$p_x$$

$$\Delta p = p_v - p_x$$

$$\Delta p = p_{atm} - p_x$$

El concepto de presión de burbujeo fue introducido por BECHHOLD (1908) quien lo aplicaba a recipientes porosos de barro cocido para estimar el tamaño de sus poros. Este concepto ha sido manejado profusamente en el xilema por diferentes autores (SPERRY & TYREE, 1988; JARBEAU et al, 1995; LOEPFE et al, 2007; SCHENK et al, 2015; MRAD et al, 2018; QU et al, 2022, entre otros), sobre todo en relación a la siembra de burbujas de aire para conseguir embolismos y poder investigarlos. La *figura 4* esquematiza el suceso de un embolismo local confinado y la *figura 5* aclara que ese accidente carece de importancia gracias a la arquitectura hidráulica en laberinto sobredimensionado que posee el xilema. Más local aún resulta una cavitación que quede confinada en el mismo nanotubo en donde se haya iniciado el proceso. Su incidencia en el flujo de savia es insignificante.

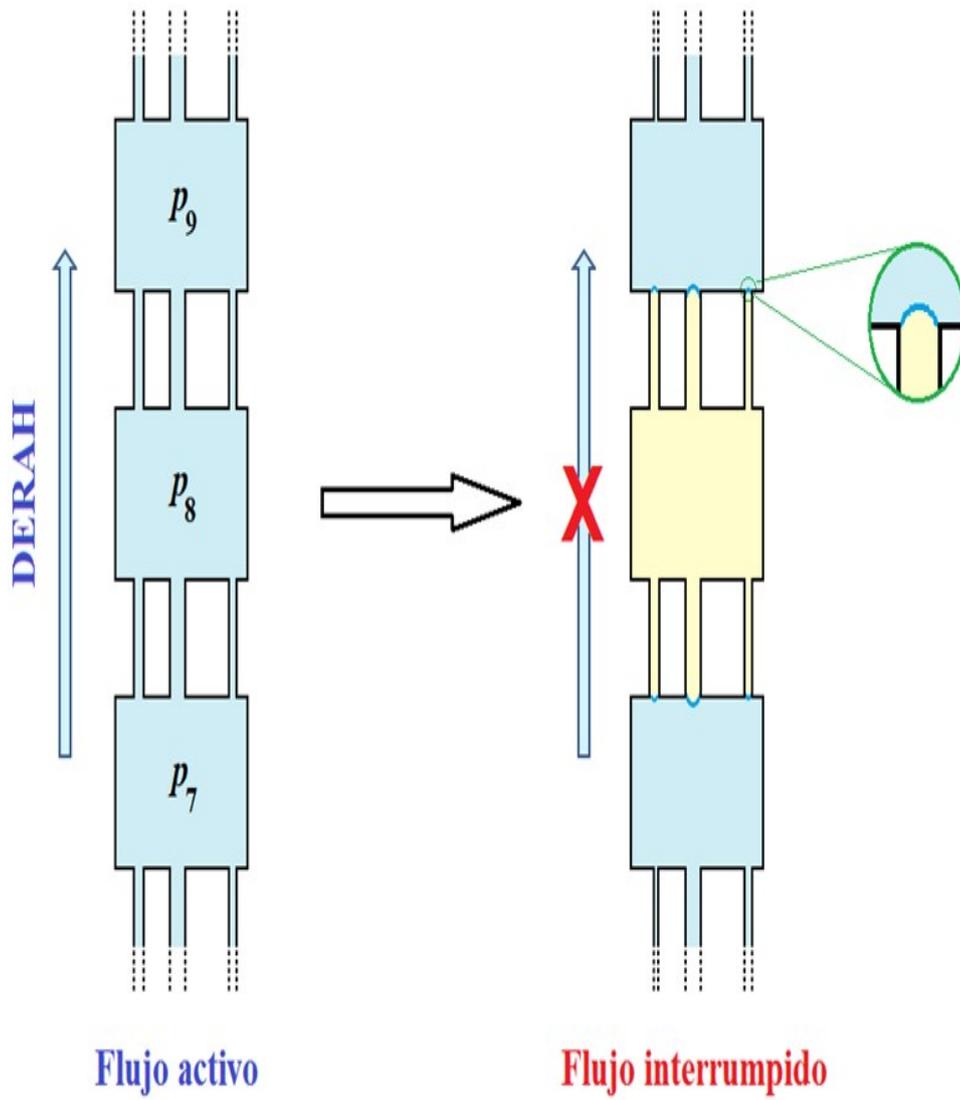


Figura 4: Cavitación local de una celda (color amarillo). Compartimentalización del embolismo gracias a los meniscos que se forman en todos los nanotubos de la celda embolizada. El caudal estimado por DERAH queda interrumpido.

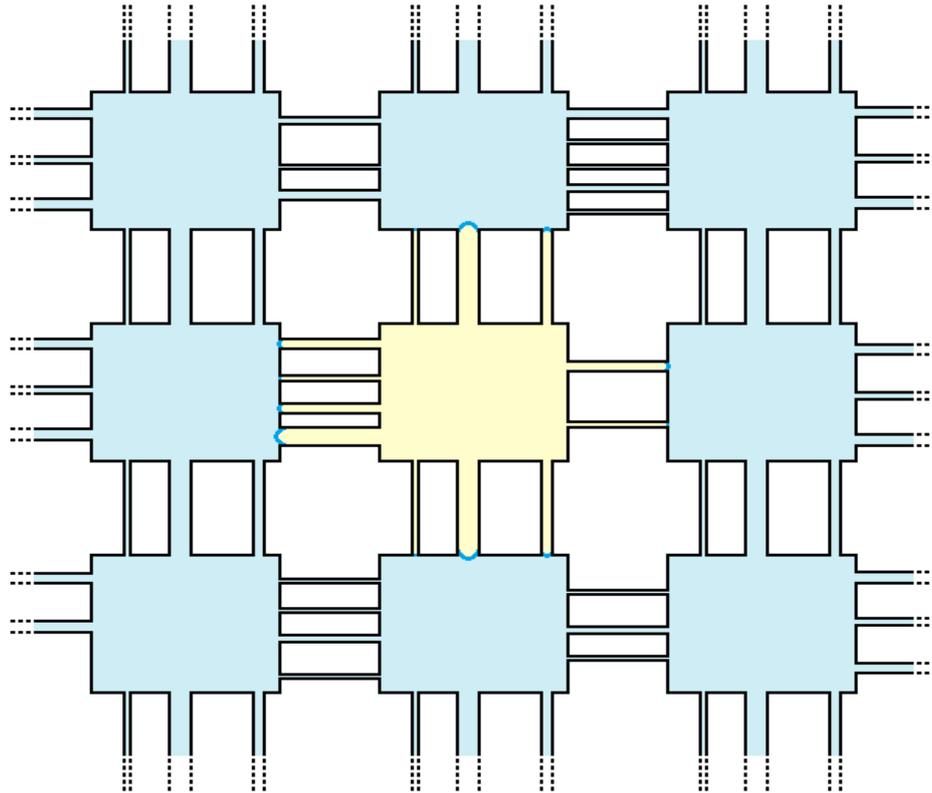


Figura 5: La cavitación local de una celda (color amarillo) no altera prácticamente nada la transpiración de la planta ya que existe una infinidad de recorridos hidráulicos alternativos que esquivan el problema hasta que pueda ser solventado.

El modelo COREM también permite concebir un sistema plausible de reparación de embolismos. Las punteaduras son los lugares desde donde se inicia la reparación de las micro-cavitaciones ocurridas durante las horas centrales del día (lúmenes embolizados por tensiones excesivas en la savia). Los embolismos solo pueden repararse cuando las condiciones de presión mejoren, cuando la savia deje de estar tan tensionada (aumento de

$$P_x$$

figura 3 b

Concretemos los valores que intervienen en la ley de LAPLACE: El coeficiente de tensión superficial depende de la temperatura de la savia (VERGAFTIK et al, 1983), del radio de curvatura (o diámetro) de la esfera o menisco (TOLMAN, 1949; BRUOT & CAUPIN, 2016) y de efectos dinámicos (velocidad de cambio) (HAUNER et al, 2017). Pero lo podemos cifrar en 72 mN·m⁻¹ para los fines de este ejemplo. El ángulo de contacto del xilema tampoco resulta fácil de concretar pues tenemos un material mixto, formado por celulosa, hemicelulosa y lignina, aunque en modo alguno de manera exclusiva, pues intervienen otras macromoléculas, como ponen de manifiesto SCHENK et al (2018). Además, no se trata de un material liso sino rugoso a escala nanométrica (WENZEL, 1936; CASSIE & BAXTER, 1944; MARMUR, 1994; TADMOR, 2004; HUBBE et al, 2015, entre otros). Pese a todos estos factores y a la indefinición que suscitan, vamos a trabajar con un ángulo

$$\theta$$

$$5 \cdot 10^{-9} \leq \delta \leq 4,2 \cdot 10^{-7}$$

$$\delta_m = 4 \cdot 10^{-7}$$

$$\Delta p = \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos\theta}{\delta_m} = \frac{4 \cdot 0,072 \cdot \cos(30^\circ)}{4 \cdot 10^{-7}} = 623.538 \text{ Pa}$$

$$\Delta p = \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos\theta}{\delta_m} = \frac{4 \cdot 0,072 \cdot \cos(30^\circ)}{4 \cdot 10^{-7}} = 623.538$$

Conforme a este sencillo cálculo, la diferencia de presión necesaria para romper el menisco considerado y poder reparar un embolismo es de 0,623 MPa, lo que exige una columna de agua de unos 62 m, de manera que solo árboles con alturas superiores a este último valor podrían reparar los embolismos producidos y tan solo en sus partes basales. Se comprende, por tanto, que algún cambio debe ocurrir en el xilema que relaje la condición anterior de manera que la reparación de embolismos sea factible. El modelo COREM postula que el cambio se produce en el ángulo de contacto, que aumenta al producirse una cavitación o un embolismo, cuando la celda se seca al no estar en contacto directo con la savia (con agua líquida). Así pues, el modelo COREM plantea lo siguiente de una manera simplificada:

$$\theta_1 = 30^\circ$$

$$\theta_2 \gg 30^\circ$$

Sabido es que el ángulo de contacto de un material puede variar entre cero y 180 grados (

$$0^\circ \leq \theta \leq 180^\circ$$

$$\theta < 90^\circ$$

$$\theta > 90^\circ$$

$$\theta < 10^\circ$$

$$\theta > 150^\circ$$

$$\theta$$

$$\theta_A$$

$$\theta_R$$

$$\theta_a$$

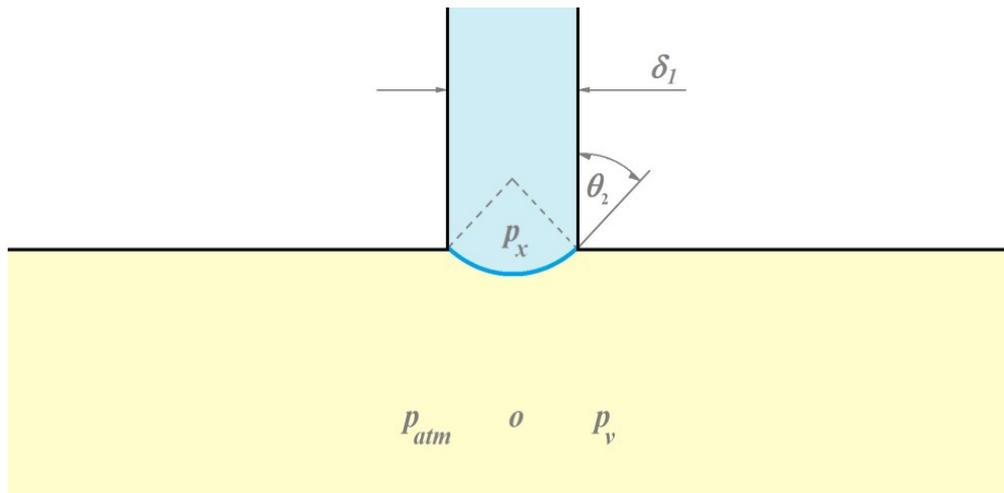


Figura 6: Nanoválvula en el nanotubo de diámetro menor (

$$\begin{aligned} &\delta_1 \\ &\theta_2 \\ &p_x \\ &\theta_2 > 90^\circ \end{aligned}$$

Volviendo a la ecuación de LAPLACE, si la particularizamos para un ángulo de contacto de

$$\begin{aligned} &\theta_2 = 95^\circ \\ \Delta p = p_x - p_{atm} &> \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos(\theta_2)}{\delta_m} = \frac{4 \cdot 0,072 \cdot \cos(95^\circ)}{4 \cdot 10^{-7}} = - 62.752 \\ p_x &> p_{atm} - \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos(\theta_2)}{\delta_m} = p_{atm} - 62.752 \approx 101.325 - 62.752 = 38.573 \end{aligned}$$

Para el caso de una cavitación pura:

$$p_x > p_v - \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos(\theta_2)}{\delta_m} = p_v - 62.752 \approx 1.700 - 62.752 \approx - 61.000$$

No debemos perder de vista que en la reparación pueden intervenir todos los nanotubos y que son los de menor diámetro (siempre que

$$\begin{aligned} &\theta_2 > 90^\circ \\ &\delta_m \\ &\delta_1 \end{aligned}$$

La albura como embalse de agua

La albura como embalse de agua: Al igual que para la reparación de embolismos el ángulo de contacto debe variar (

$$\begin{aligned} &\theta_1 \rightarrow \theta_2 \\ &\theta_1 \uparrow \\ &\theta_1 \end{aligned}$$

Una celda genérica Z de la albura no funcional en contacto con el duramen (figura 7) puede proporcionar su contenido de agua al circuito siempre que esté a una



presión hidrostática mayor que el potencial hídrico existente en la base del xilema (

$$\psi_b$$

$$\psi_Z = \frac{p_Z}{\rho \cdot g} > \psi_b$$

$$\Delta p > p_{atm} - p_Z = \frac{4 \cdot \sigma \cdot \cos(\theta_1)}{\delta_m}$$

$$V_Z$$

$$V_Z = \frac{\pi \cdot D^2}{4} \cdot L$$

$$\theta_1$$

$$\delta_m$$

n
Ve

$$V_e \approx \frac{\pi^2}{4} \cdot n \cdot \phi_d \cdot D \cdot H$$

$$\phi_d$$

H

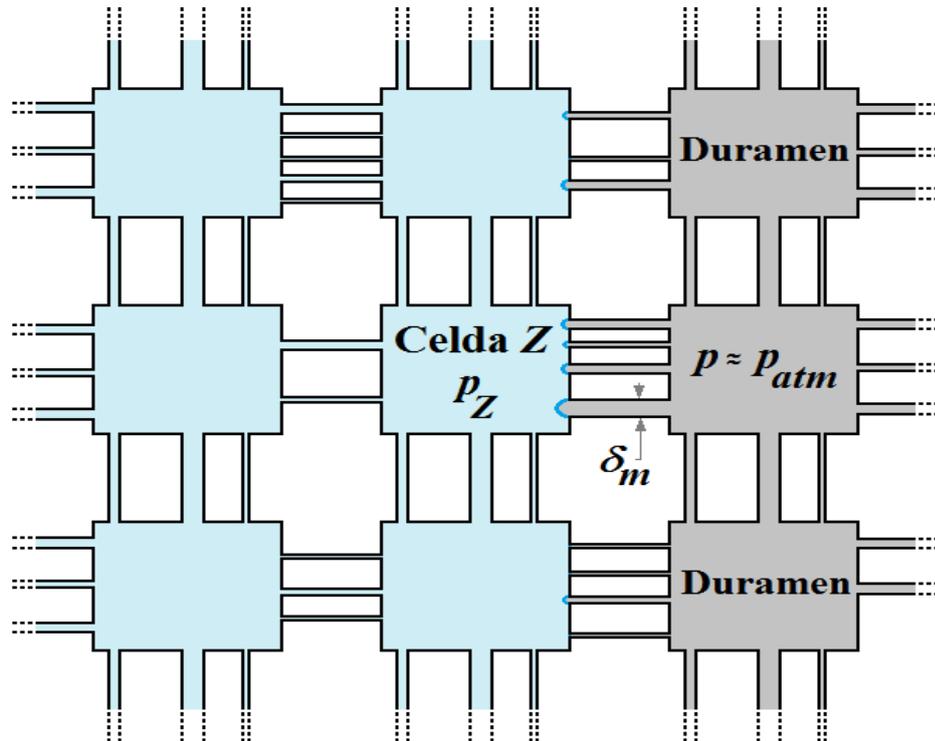


Figura 7: Celda Z de la albura en contacto con el duramen (en color gris). Su nanotubo de mayor diámetro (

δ_m

Z
Z



Igualmente, cabe suponer que con el envejecimiento de las punteaduras el ángulo de contacto en los contornos secos vaya disminuyendo (

$$\theta_2 \downarrow$$

5. Discusión

Los numerosos modelos existentes sobre el flujo de la savia bruta pueden clasificarse en cinco grandes grupos según su fundamento de partida: 1) modelos de analogía eléctrica; 2) modelos basados en la ecuación de DARCY, 3) modelos basados en la ecuación de HAGEN – POISEUILLE; 4) modelos basados en las ecuaciones diferenciales de NAVIER – STOKES; y 5) modelos de dinámica molecular. El modelo DERAH se encuadra dentro del tercer grupo, pero planteando la ecuación de BERNOULLI de manera explícita como novedad relevante respecto de los ya existentes. Asimismo, DERAH permite su conexión con los modelos basados en la ecuación de DARCY a través de la ecuación [18]. Adicionalmente, DERAH sirve de base para desarrollar el modelo COREM, que contempla la existencia de interfases y que explica la compartimentación de embolismos, su reparación automática y la capacitancia hidráulica del xilema. En especial, la hipótesis de reparación automática de embolismos por cambios en el ángulo de contacto



Tabla 5. Nomenclatura

Símbolo	Significado
A	
d	
D	
ETr	
g	
h	
H	
l	
L	
M	



N

j

q

Q

v

w

z

6. Conclusiones

1) Los conductos del xilema no son tubos capilares sino microtubos conectados a través de nanotubos en continua alternancia.

2) La forma exacta de estos elementos conductores es accesoria, como lo prueba la enorme heterogeneidad existente en la naturaleza, incluso dentro de un mismo individuo. Lo relevante son las alternancias (micro y nanométricas) así como los materiales con que están hechos estos conductos: una mezcla de celulosa, hemicelulosa y lignina.

3) El módulo elemental hidráulico a plantear y resolver consta de dos celdas micrométricas contiguas conectadas a través de nanotubos.

4) La sustitución de los innumerables nanotubos conectados en paralelo por un



único microtubo equivalente con una válvula ficticia apropiada permiten cuantificar el flujo de savia desde un elemento conductor (vaso o traqueida) hacia su contiguo superior.

5) Los resultados concretos (velocidad media de ascenso de la savia bruta por el tronco, área mínima de albura necesaria y permeabilidad) ofrecidos por el modelo DERAH (véanse las tablas 2 y 4) quedan dentro del rango de los valores medidos por fisiólogos vegetales.

6) DERAH ofrece una visión de la hidráulica del xilema desde dentro de los conductos, un enfoque de detalle que resulta ventajoso para desarrollos posteriores.

7) La combinación de una macromolécula hidrófoba (la lignina) con otras dos hidrófilas (la celulosa y la hemicelulosa) permite concebir un sistema interruptor en la albura, que haga variar su comportamiento según que esté húmeda o seca. El modelo COREM, basado en la ley de LAPLACE, propone este sistema para explicar la compartimentación y la reparación automática de embolismos.

7. Agradecimientos

A Luis Gil Sánchez por su dedicación y entrega a la enseñanza e investigación forestal, y por sus acertados consejos e indicaciones durante la realización de este trabajo.

8. Bibliografía

BECHHOLD, H.; 1908. Durchlässigkeit von Ultrafiltern. *Zeitschrift für Physikalische Chemie*, 64: 328 – 342

BOCQUET, L. & CHARLAIX, E.; 2010. Nanofluidics, from bulk to interfaces. *Chemical Society Reviews*, 39: 1073 – 1095

BROWN, H.R.; 2013. The theory of the rise of sap in trees: Some historical and conceptual remarks. *Physics in Perspective*, 15: 320 – 358

BRUOT, N. & CAUPIN, F.; 2016. Curvature dependence of the liquid-vapor surface tension beyond the Tolman approximation. *Physical Review Letters*, 116 (5): 056102

CASSIE, A.B.D. & BAXTER, S.; 1944. Wettability of porous surfaces. *Transactions of the Faraday Society*, 40: 546 – 551

CAZZOLLA GATTI, R. et al.; 2022. The number of tree species on Earth. *PNAS*, 119 (6): 2115329119

DIXON, H. H. & JOLY, J.; 1895. On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 186: 563 – 576

FITZJOHN, R.G.; PENNELL, M.W.; ZANNE, A.E.; STEVENS, P.F.; TANK, D.C.; CORNWELL, W.K.; 2014. How much of the world is woody?. *Journal of Ecology*, 102: 1266 – 1272

HAUNER, I.M.; DEBLAIS, A.; BEATTIE, J.K.; KELLAY, H.; BONN, D.; 2017. The dynamic surface tension of water. *Journal of Physical Chemistry Letters*, 8: 1599 – 1603

HUBBE, M.A.; GARDNER, D.J.; SHEN, W.; 2015. Contact angles and wettability of cellulosic surfaces: A review of proposed mechanisms and test strategies. *BioResources*, 10 (4): 8657 – 8749

LAPLACE, P. S.; 1806. *Traité de Mécanique Céleste. Supplément au Dixième Livre. Théorie de l'Action Capillaire.* Courcier. Paris



- LAW, K-Y.; 2015. Water–surface interactions and definitions for hydrophilicity, hydrophobicity and superhydrophobicity. *Pure and Applied Chemistry*, 87 (8): 759 – 765
- LIU, H. & CAO, G.; 2016. Effectiveness of the Young – Laplace equation at nanoscale. *Scientific Reports*, 6: 23936
- LIUKKONEN, A.; 1997. Contact angle of water on paper components. *Scanning*, 19: 411 – 415
- LOEPFE, L.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; PIÑOLA, J.; MENCUCCINI, M.; 2007. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology*, 247 (4): 788 – 803
- MALEK, S.M.A.; SCIORTINO, F.; POOLE, P.H.; SAIKA-VOIVOD, I.; 2018. Evaluating the Laplace pressure of water nanodroplets from simulations. *Journal of Physics: Condensed Matter*, 30 (14):144005
- MARMUR, A.; 1994. Contact-angle hysteresis on heterogeneous smooth surfaces. *Journal of Colloid and Interface Science*, 168 (1): 40 – 46
- PEZZOTTI, S.; GALIMBERTI, D. R.; GAIGEOT, M-P.; 2017. 2D H-bond network as the topmost skin to the air–water interface. *Journal of Physical Chemistry Letters*, 8: 3133– 3141
- QU, W.; YANG, C.; ZHANG, J.; MA, Y.; TIAN, X.; ZHAO, S.; YU, W.; 2022. Hydraulic function analysis of conifer xylem based on a model incorporating tracheids, bordered pits, and cross-field pits. *Forests*, 13(2): 171
- SAMPSON, R. A.; 1891. On Stokes's current function. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. A*, 182: 449 – 518
- SCHENK, H.J.; STEPPE, K.; JANSEN, S.; 2015. Nanobubbles: a new paradigm for air-seeding in xylem. *Trends in Plant Science*, 20 (4): 199 – 205
- SCHENK, H.J.; ESPINO, S.; RICH-CAVAZOS, S. M.; JANSEN, S.; 2018. From the sap's perspective: The nature of vessel surfaces in angiosperm xylem. *American Journal of Botany*, 105 (2): 172 – 185
- SECCHI, F. & ZWIENIECKI, M. A.; 2012. Analysis of xylem sap from functional (nonembolized) and nonfunctional (embolized) vessels of *Populus nigra*: Chemistry of refilling. *Plant Physiology*, 160: 955 – 964
- SECCHI, F.; PAGLIARANI, C.; ZWIENIECKI, M. A.; 2017. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. *Plant, Cell and Environment*, 40: 858–871
- SI, Y.; DONG, Z.; JIANG, L.; 2018. Bioinspired designs of superhydrophobic and superhydrophilic materials. *ACS Central Science*, 4 (1): 1102 – 1112
- SRIDHAR, A.S.; BERGLUND, L.A.; WOHLERT, J.; 2023. Wetting of native and acetylated cellulose by water and organic liquids from atomistic simulations. *Cellulose*, 30: 8089 – 8106
- STRULLU-DERIEN, C.; KENRICK, P.; BADEL, E.; COCHARD, H.; TAFFOREAU, P.; 2013. An overview of the hydraulic systems in early land plants. *Iawa Journal*, 34 (4): 333 – 351
- TADMOR, R.; 2004. Line energy and the relation between advancing, receding, and Young contact angles. *Langmuir*, 20 (18): 7659 – 7664



- TOLMAN, R.C.; 1949. The effect on droplet size on surface tension. *The Journal of Chemical Physics*, 17 (3): 333 – 337
- VENTURAS, M. D.; SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; 2017. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology*, 59 (6): 356 – 389
- VERA, F.; RIVERA, R.; ROMERO-MALTRANA, D.; VILLANUEVA, J.; 2016. Negative pressures and the first water siphon taller than 10.33 meters. *Plos One*, 11: e0153055
- VERGAFTIC, N.B.; VOLKOV, B.N.; VOLJAK, N.D.; 1983. International tables of the surface tension of water. *Journal of Physical and Chemical Reference Data*, 12 (3): 817 – 820
- WANG, X.; CUI, X.; ZHANG, L.; 2012. Preparation and characterization of lignin-containing nanofibrillar cellulose. *Procedia Environmental Sciences*, 16: 125 – 130
- WENZEL, R.N.; 1936. Resistance of solid surfaces to wetting by water. *Industrial and Engineering Chemistry*, 28 (8): 988 – 994
- WILSON, J. P.; 2013. Modeling 400 million years of plant hydraulics. *The Paleontological Society Papers*, 19: 175 – 194
- WOUDENBERG, S.; RENEMA, J.; TOMESCU, A. M. F.; DE RYBEL, B.; WEIJERS, D.; 2022. Deep origin and gradual evolution of transporting tissues: Perspectives from across the land plants. *Plant Physiology*, 190 (1): 85 – 99
- YEAP, R.Y.; 2020. The potential of lignin to increase the hydrophobicity of micro/nanofibrillated cellulose (MNFC). Thesis. University of British Columbia. Vancouver
- YOUNG, T.; 1805. An essay on the cohesion of fluids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 95: 65 – 87
- ZIMMERMANN, M. H.; 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer Verlag. Berlin
- ZWIENIECKI, M. A. & HOLBROOK, N. M.; 2009. Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. *Trends in Plant Science*, 14 (10): 530 – 534