

EL MISIONERO DEL AGRO

Diferencias en los Balances Hídricos de las
comunidades herbáceas de la región de "El Salao",
Edo. Guárico. Venezuela.

Differences in Water Balances of herbaceous
communities in the "El Salao" region, Guárico
State. Venezuela.

Autor: José I. Hernández-Rosas

Escuela de Biología. Facultad de Ciencias.
Caracas. Venezuela.

Email:

jose.hernandez@ciens.ucv.ve
jhernandez@uagraria.edu.ec

Fecha de presentación: 20/marzo/2015

Fecha de aceptación: 10/abril/2015



UNIVERSIDAD
AGRARIA DEL ECUADOR
www.uagraria.edu.ec

"Diferencias en los Balances Hídricos de las comunidades herbáceas de la región de "El Salao", Edo. Guárico. Venezuela."

"Differences in Water Balances of herbaceous communities in the "El Salao" region, Guárico State. Venezuela."

Resumen

La distribución y magnitud de la precipitación no determina las "diferencias en la disponibilidad de agua" entre comunidades bajo un mismo régimen climático. Estas diferencias pueden ser explicadas al considerar algunas propiedades del sustrato que regulan el Balance Hídrico, como textura, profundidad, porcentaje de fragmentos rocosos, capacidad de almacenamiento de agua, etc. Mediante la aplicación del Balance Hídrico de Thornthwaite, se determinó las variaciones en el tiempo de la acumulación, utilización, exceso y

Autor: José I. Hernández-Rosas.
Escuela de Biología. Facultad de Ciencias.
U.C.V.
Caracas, Venezuela.
jose.hernandez@ciens.ucv.ve, jhernandez@uagraría.
edu.ec,

deficiencia del agua en el suelo, considerando la Capacidad de Almacenamiento de Agua (CAA) del suelo de nueve comunidades herbáceas. Los balances hídricos de las comunidades herbáceas evaluadas, indican que la disponibilidad de agua cumple un papel más importante en aquellas comunidades con baja CAA, poca profundidad del sustrato o rápida percolación; mientras que en aquellas comunidades con sustratos de alta CAA, las limitaciones hídricas estarán determinadas por el relieve y topografía.

Palabras Claves: Sabana, Balance Hídrico

Abstract

The distribution and magnitude of rainfall does not determine "differences in water availability" between communities under the same climate regime. These differences can be explained by considering some properties of the substrate that regulate water balance, as texture, depth, rock fragments percentage, water storage capacity, etc. By applying the Thornthwaite water balance, changes at the time of the build, use, excess and deficiency of

water in the soil were determined, considering the Water Storage Capacity (CAA) of the nine herbaceous communities soil. The water balance of herbaceous communities assessed, indicate that the availability of water plays an important role in communities with low CAA, shallow or rapid percolation of the substrate; whereas in communities with high CAA substrates, the water limitations are determined by the relief and topography.

Keywords: Savannah, Water Balance.

Introducción

En general las sabanas americanas debido a su ubicación geográfica, son ecosistemas tropicales húmedos (Nix, 1983; Walter & Medina, 1971). La distribución y magnitud de la precipitación puede determinar diferentes características fisonómicas y funcionales entre las sabanas (Tinley, 1982), siendo la disponibilidad de agua el principal factor regulador del establecimiento y mantenimiento de las especies en las diferentes sabanas (Alvim & Araujo, 1952).

Muchas de las sabanas tropicales, presentan un régimen climático estacional, el cual determina el desarrollo de los procesos ecológicos en dos ritmos contrastantes durante cada ciclo anual, un período de intensa actividad biológica y otro de muy poca actividad (Alvim & Alvim, 1978).

El problema de la economía hídrica en las sabanas americanas, no puede ser simplificado como en otras comunidades, en donde la deficiencia o exceso de agua es la condición predominante. En estas comunidades la combinación de varios regímenes hídricos durante un ciclo anual climático es realmente la condición hídrica prevaleciente (Frost, et al., 1986).

Por otro lado, no solo la distribución del agua en el tiempo es importante para conocer el estado hídrico de la comunidad. Rawitscher (1948), señala que el nivel freático del agua

es la condición de mayor importancia en la determinación de la condición hídrica de estas comunidades. Este mismo autor es uno de los primeros en determinar la transpiración en diferentes especies de los Cerrados brasileños, en los que se observa que aquellas especies con un sistema radical profundo no presentan limitaciones hídricas, manteniendo su transpiración constante.

Vareschi (1960), señala que las dos especies arbóreas más importantes de las sabanas de Calabozo (*Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*), no interrumpen su actividad transpiratoria, y tan solo una de ellas (*Curatella americana*) disminuye ligeramente su transpiración durante las horas de mayor radiación, por lo que el autor propone que estas plantas pueden explotar el agua que se encuentra a mayor profundidad, pudiendo así transpirar sostenidamente aún durante la época de sequía.

Eden (1964), por su parte, en las sabanas del Rupununi, determina que entre las características estructurales (tales como el número de estratos y la distribución horizontal de las plantas) de la vegetación de cinco comunidades, y la permeabilidad y drenaje del sustrato de las mismas existe una correlación positiva. Ya Santamaría & Bonazzi (1963), proponían varias propiedades de los sustratos como cofactores del ambiente xerofítico del alto llano en Venezuela.

Medina (1986), encuentra que dependiendo de algunas variables ambientales, tres especies arbóreas de las sabanas de Calabozo, presentan variaciones de la apertura estomática sin interrumpir su actividad transpiratoria, sugiriendo que estas especies podrían ser freatofitas. Los resultados de Askew & col., (1971), muestran que el nivel freático en las formaciones de sabanas más arboladas del Brasil (Cerrados) alcanza hasta casi 30 m de profundidad durante el período de mayor sequía. Además, en comunidades herbáceas colindantes con los cerrados, las oscilaciones entre 395 cm y 127 cm de profundidad de la mesa de agua ya es determinante en el establecimiento de comunidades ecotonales menos arboladas.

Las comunidades herbáceas que se encuentran después del ecotono del bosque de galería y del cerrado poseen a solo 1 o 2 m de profundidad en su sustrato, agua no utilizable por estas comunidades durante el período de sequía. Askew y col. (1971), señalan la permanencia del follaje del estrato arbóreo en los cerrados a pesar de la inexistencia de la cubierta herbácea durante la época de sequía.

Foldats y Rutkis (1975), en las sabanas de Calabozo encuentran que a mediados del período lluvioso, la mesa de agua alcanza de 1 a 3 m de profundidad, mientras que en la extrema sequía puede llegar a encontrarse entre 3 a 5 m de profundidad. También estos autores determinan que con un mayor volumen de suelo explotable por las raíces, existe una mayor densidad de árboles. Además, las especies arbóreas más importantes de estas sabanas, mantienen su transpiración durante plena época de sequía, lo cual hace presumir

que estas especies con sistemas radicales profundos pueden explotar el recurso hídrico que se encuentra a mayor profundidad.

Sarmiento y Monasterio (1975), discuten el papel de diferentes factores, como los determinantes en el origen y mantenimiento de los diferentes tipos de sabanas tropicales y proponen tres tipos de sabanas determinadas principalmente por sus relaciones hídricas.

Medina (1986), señala que los primeros horizontes del suelo son los más sensibles a la estacionalidad de la precipitación, los cuales se mantienen húmedos hasta un mes después del final de las lluvias. A una profundidad de 70 cm la humedad del suelo es menos variable. Estos mismos autores apuntan que al determinar la transpiración de tres especies de gramíneas, no se observa control sobre la pérdida de agua por transpiración y que ellas continúan transpirando hasta agotar el agua del suelo, determinando así la culminación del período de crecimiento efectivo para las mismas.

San José (1977), señala que árboles de *Curatella americana*, además de desarrollar un sistema radical extensivo, mantiene potenciales hídricos inferiores a los del suelo, aún durante la época de sequía.

Por otro lado, Silva (1987), postulan que el balance hídrico anual, es el principal factor ecológico que determina la variación florística en las sabanas, mientras que Sarmiento (1984), presenta diferentes combinaciones de variables ambientales como los determinantes de los períodos de sequía en los suelos de estos ecosistemas.

Goldstein & Sarmiento (1987), indican que algunas especies arbóreas de las sabanas de los Llanos Occidentales de Venezuela, pierden gran cantidad de agua durante la estación de sequía, siendo capaces de regular estas pérdidas de agua, mediante un cierre estomático parcial. En algunas gramíneas perennes de estas sabanas, las tasas de transpiración son menores a las de los árboles, producto quizás de potenciales hídricos más negativos de la planta por una menor disponibilidad del recurso hídrico en el suelo (Morgan et al, 2004).

Sarmiento (1984), propone una representación esquemática de los diferentes regímenes de agua del suelo en los ecosistemas tropicales.

En este esquema se pueden seleccionar cuatro ciclos que representan a gran escala las comunidades, posiblemente se evidencien las diferencias en la disponibilidad de agua en el suelo (Wang et al, 2012; Tinley, 1982; Tyson & Dyer, 1975).

El conocimiento preliminar de la distribución del agua en el suelo en el tiempo de varias comunidades, calculada a partir del Balance Hídrico de Thornthwaite (Almacenamiento, Exceso, Déficit, Utilización, Evapotranspiración Potencial y Real), permitirá comprender su distribución y establecer las relaciones hídricas de cada comunidad.

Materiales y Métodos

En la determinación de los balances hídricos de las comunidades estudiadas, fueron utilizados los datos climatológicos de precipitación y temperatura del período Enero-Diciembre de los años 1980-1995 (Tabla.1), provenientes de la estación meteorológica ubicada en la Estación Experimental La Iguana.

La capacidad de almacenamiento de agua del suelo a capacidad de campo (CAA, Tabla 1), fue determinada para los primeros 20 cm de profundidad del suelo en cada comunidad. Para ello fueron extraídos de cada suelo monolitos de 20 cm de profundidad y 2,27 lt de volumen aproximadamente, colocándolos en bolsas de tela tratando de disturbar lo menos posible cada muestra. Luego en el laboratorio se les agregó suficiente agua hasta saturarlos dejándolos drenar a temperatura

ambiente hasta que cada monolito deje de gotear, obteniendo su peso total.

Posteriormente, fueron colocadas en una estufa a 60 °C, hasta extraerle totalmente el agua (peso constante), para luego determinar su peso seco. Por último, conociendo la densidad aparente de cada muestra de suelo (Hernández-Rosas, 1995), calculamos la cantidad de agua que posee cada suelo a su capacidad de campo en mm (Thompson & Trech, 1980).

Posteriormente y basados en la capacidad de almacenamiento de agua de los suelos de las comunidades, calculamos los balances hídricos según Thornthwaite (1948); graficando posteriormente con la simbología establecida.

Resultados y Discusión.

Los resultados aquí obtenidos, son una primera aproximación al balance hídrico de las diferentes comunidades bajo el mismo macroclima, que nos proporciona algunos elementos para establecer algunas relaciones con las propiedades funcionales de las mismas (Bailey, 1979; Guderle & Hildebrandt, 2015).

Es importante destacar, que bajo la condición de uniformidad macroclimática, las diferencias en los sustratos, determinaran diferencias en el almacenamiento, exceso, utilización y déficit del agua, para las plantas que se encuentran en cada comunidad (Wang et al, 2012).

Los resultados del cálculo de los balances hídricos muestran variaciones importantes de estos parámetros entre los balances hídricos para cada capacidad de almacenamiento de agua seleccionada (Tabla 1).

En comunidades con suelos que poseen una CAA menor de 110 mm, tendremos cinco meses del período lluvioso con exceso de agua (Junio-Octubre) y seis meses con déficit hídrico (Diciembre- Mayo). Un segundo grupo de comunidades cuyos balances hídricos indican siete meses de almacenamiento, de los cuales cuatro presentan exceso de agua y el déficit de agua se reduce a cinco meses (Enero-Mayo). En este grupo de comunidades los suelos poseen CAA desde 117 mm hasta

174,1 mm, disminuyendo progresivamente el déficit hídrico que se produce a finales del período lluvioso.

Para los suelos con texturas arcillosas y CAA mayor de 180 mm; el déficit se reduce aún más a finales de lluvia mientras que el exceso es de tres meses (Agosto-Octubre), con lo cual hay un mayor período de tiempo en el año en que el agua es utilizable.

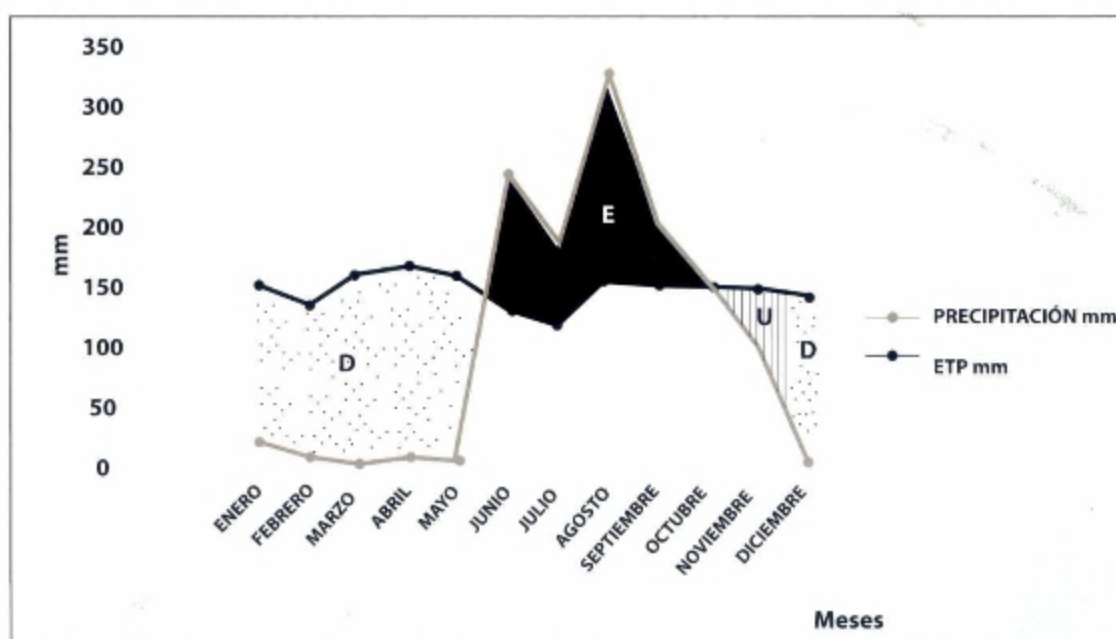
La representación gráfica de estos balances hídricos, nos revela sus diferentes fases a lo largo del año. En la Figura 1 podemos observar que gran cantidad del agua que entra durante el período lluvioso se pierde, por drenaje superficial y/o profundo, para que posteriormente, al disminuir las lluvias, la cantidad de agua remanente en el suelo sea utilizada durante el mes de Noviembre y en menor proporción en Diciembre.

En este grupo tenemos la Sabana de Pastizal de Trachypogon en Ripio (SR) con la menor CAA medida (28,2 mm), lo cual es producto del estado de agregación masivo del conglomerado ferruginoso que conforma el suelo de esta comunidad y que proporciona un reducido volumen de suelo disponible al crecimiento de raíces. A pesar de mantenerse aparentemente saturado durante siete meses, la disponibilidad de agua acumulada y disponible a las plantas es bastante menor si lo comparamos con los otros suelos.

Seguidamente y en orden ascendente de magnitud de la CAA del suelo, tenemos a todas aquellas comunidades cuyos suelos poseen CAA de 91,8 mm en promedio, debido principalmente al alto contenido de arena (mayor 90%), con un rápido drenaje interno (Figura 1).

Entre estas tenemos los Chaparrales (CHCH, CHLC), que ocupan las posiciones de topes de duna o de banco, determinando así una mayor profundidad de la mesa de agua que posiblemente favorezca el establecimiento de árboles freatofitos (Vareschi, 1960; Heyligers, 1963; San José, 1977).

Figura N° 1: Balance Hídrico para comunidades sobre sustratos con una CAA menor de 110 mm. (D: Déficit, E: Exceso, U: Utilización)

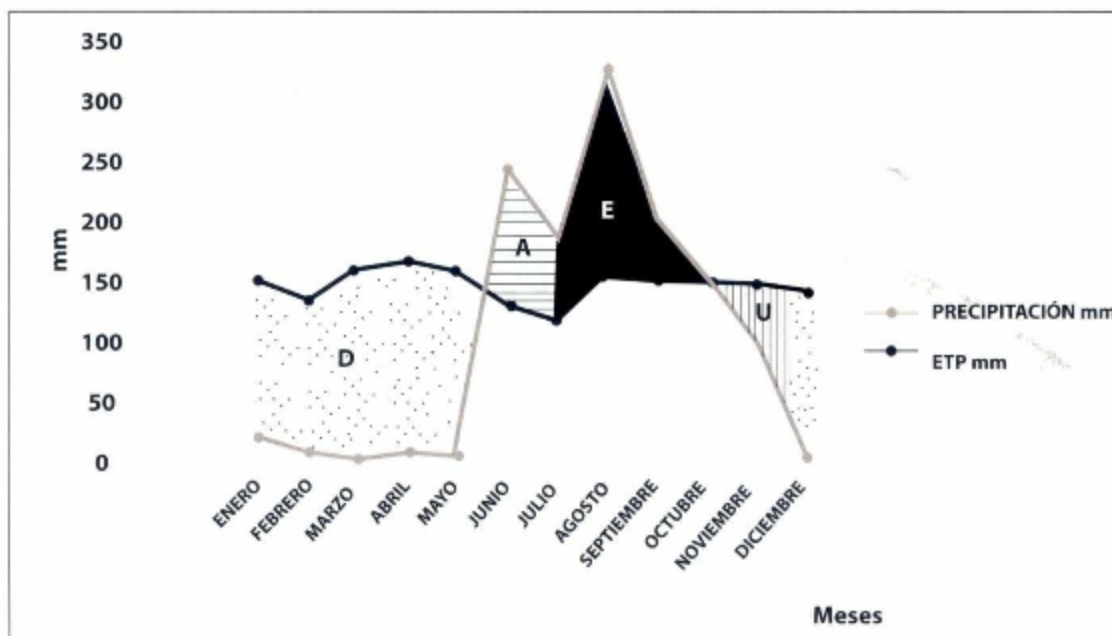


Ocupando las posiciones intermedias y deprimidas en las dunas, con una mayor pendiente local y con una mesa de agua menos profunda y estable, encontramos la Sabana Pastizal de Trachypogon en arena de duna (STAB). Por último tenemos la Sabana Abierta en Conglomerado Fracturado (SCF) con un suelo arcilloso (46,8% arcilla) con un alto contenido de fragmentos rocosos (80%) y marcada pendiente local (20%) (Hernández-Rosas, 1986, 1995), lo cual determina su CAA (103.0 mm).

El estrato herbáceo de las comunidades con estas características hídricas, presenta un ritmo fenológico y de crecimiento determinado principalmente por la disponibilidad de agua en el suelo, mostrando una rápida respuesta al inicio de lluvias, incrementando su biomasa aérea rápidamente (Shankamaragan et al., 1985; Hernández-Rosas, 1995).

En la Figura 2 tenemos la representación gráfica del balance hídrico de aquellas comunidades con CAA entre 117 mm y 174,1 mm. Durante los dos primeros meses de período lluvioso se produce almacenamiento del agua, hasta superar la CAA de cada suelo. A partir del mes de Julio hasta Octubre existe exceso de agua, para luego durante los meses de Noviembre y Diciembre se produzca la utilización del agua almacenada. Al agotarse este recurso entre Enero y Mayo se puede observar el período de sequía con déficit hídrico.

Figura N° 2: Balance Hídrico para comunidades sobre sustratos con CAA entre 117 mm y 174 mm. (D: Déficit, A: Almacenamiento, E: Exceso, U: Utilización)



En este grupo tenemos en primer lugar las Sabanas Cerradas de *Trachypogon* en sedimentos aluvio-columbiales (STCH), la cual presenta un suelo con un alto porcentaje de arcilla (42,3%) y un alto porcentaje de fragmentos rocosos (37%), lo cual determina posiblemente el valor de CAA obtenido.

Las características de este sustrato, condiciona la disponibilidad de una pequeña proporción del recurso hídrico al final del período lluvioso para esta comunidad, reduciendo incipientemente su déficit hídrico.

Durante los meses de mayor precipitación, el exceso de agua puede drenar tanto superficialmente como a poca profundidad debido a la pequeña pendiente local (2%) y al alto porcentaje de fragmento rocoso que

presenta.

La comunidad de Pantano Estacional Leñoso Abierto (PLA), presenta en los primeros 20 cm de profundidad de su sustrato, características texturales de suelo franco con una Capacidad de Almacenamiento de Agua de 134,7 mm. Durante los meses de mayor precipitación, el exceso de agua puede drenar superficialmente debido a la pequeña pendiente local (2%), y a poca profundidad debido al alto porcentaje de fragmento rocoso que presenta.

La comunidad de Pantano Estacional Leñoso Abierto (PLA), presenta en los primeros 20 cm de profundidad de su sustrato, características texturales de suelo franco con una Capacidad de Almacenamiento de Agua de 134,7 mm.

La presencia de un horizonte impermeable litoplántico (Smith, Brito & Luque, 1977) a una profundidad de aproximadamente 127 cm, determina un mal drenaje interno, presentando una pequeña lámina de agua por encima del suelo durante los meses de mayor exceso de agua.

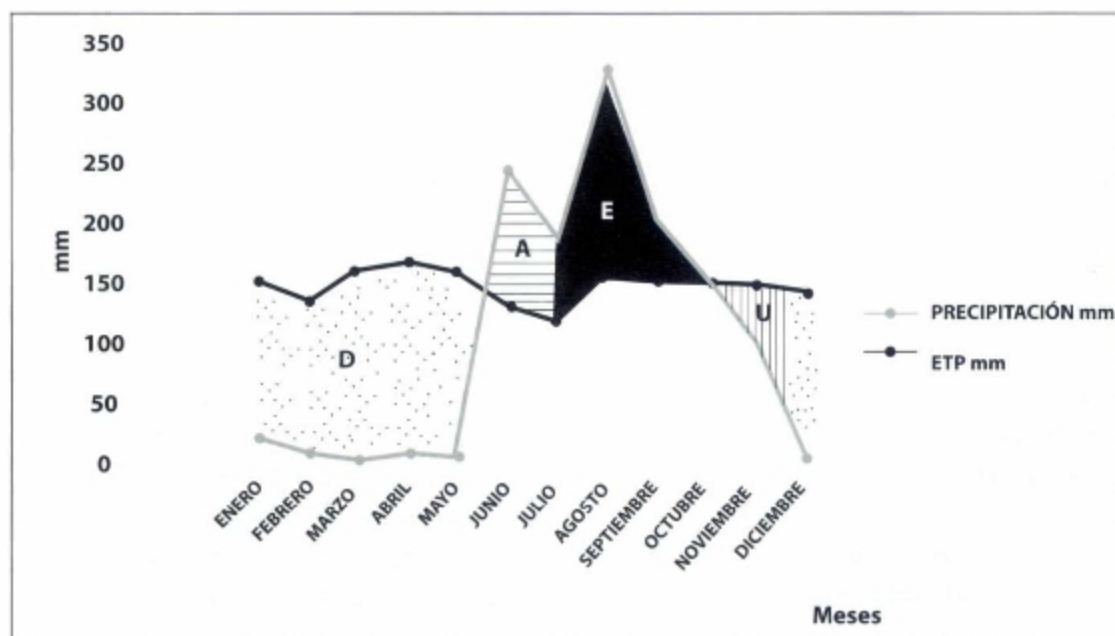
En esta comunidad se puede observar una menor densidad de las mismas especies leñosas que encontramos en sabanas arboladas no anegadizas. El mantenimiento de una mayor cantidad de agua durante más tiempo en esta comunidad también será determinante en la mayor variedad de ritmos fenológicos y en el mantenimiento de una mayor biomasa respecto a las comunidades antes mencionadas (Hernández-Rosas, 1995;

Silva, 1987; Dye & Spear, 1982).

En este grupo la Sabana Pastizal de Axonopus (SALCH), posee la mayor capacidad de almacenamiento de agua por el suelo (CAA: 174,1 mm) con un suelo bastante arcilloso. En esta comunidad, durante el pico de lluvias y una vez saturado el suelo, también se produce un ligero encharcamiento.

Sin embargo la mayor cantidad de agua en el suelo durante más tiempo, determina que las características arquitectónicas y funcionales de esta comunidad estén limitadas por deficiencias de oxígeno a nivel de la rizosfera, ocasionando la ausencia casi total del componente leñoso (Rchnovska & Suarez, 1988).

Figura N° 3: Balance Hídrico para comunidades sobre sustratos con CAA igual o mayor de 194 mm. (D: Déficit, A: Almacenamiento, E: Exceso, U: Utilización)



Finalmente de las comunidades analizadas, la Sabana Abierta de Palmas en Terciario (SPT) es la comunidad cuyo sustrato posee la mayor CAA (197,2 mm), debido principalmente al alto contenido de arcilla, (posiblemente expansivas) que este suelo posee (69%) (Hernández-Rosas, 1986; 1995).

Como se puede observar en la Figura 3, la duración del intervalo de tiempo en el que se produce almacenamiento y utilización aumentan, lo que proporciona una mayor disponibilidad de agua a las plantas, favoreciendo el establecimiento de algunas especies que le confieren una fisonomía y florística propia (Silva, 1987).

En esta comunidad según su balance hídrico existe tan solo tres meses con exceso de agua, lo cual se hace evidente con un ligero

encharcamiento de las localidades que se encuentran ocupando las posiciones topográficas más bajas, las cuales estarán sujetas posiblemente a una condición de anoxia edáfica (Medina & Silva, 1990).

Por último tenemos que el mesoclima del área en estudio según los índices mesotérmicos de Thornthwaite (Thornthwaite, 1948) se puede clasificar como un clima sub-húmedo-seco, con moderado exceso de agua en el verano hemisférico, megatérmico cálido (C1 w A' a')).

Tabla N° 2: Índices para la clasificación MESOCLIMATICA según el Balance Hídrico.

INDICE	Humedad		Aridez		Hídrico	Eficiencia térmica	Concentración Eficiencia Térmica en Verano
LOCALIDAD	CAA	(lh)	(la)	(lm)		(ET=ETP)	(S)
SR	28.20	21.99	50.91	-8.56			
CHCH	91.80	18.34	46.56	-10.12			
CHLC	91.80	18.34	46.56	-10.12			
STAB	91.80	18.34	46.56	-10.12			
SCF	103.00	17.70	46.63	-10.28	1744.86		23.14
STCH	117.00	16.90	45.83	-10.60			
PLA	134.50	15.90	44.82	-10.99			
SALCH	174.10	13.63	42.55	-11.90			
SPT	197.20	12.27	41.23	-12.47			

Si observamos los valores del Índice de Aridez y Humedad de cada comunidad (Tabla 2), tendremos que estos disminuyen, a medida que la CAA de los suelos aumenta, ya que una buena proporción del agua que se encuentra en el suelo, se encuentra retenida a tensiones que incrementan a medida que el tamaño de micro poro es menor en suelos con mayor proporción de arcilla, a pesar de presentar un mayor volumen de suelo disponible (Brady, 1991).

Los valores cada vez más negativos del Índice Hídrico (lm), a medida que incrementa la CAA, nos indica que existe posiblemente una mayor retención del agua en estos suelos, lo cual ocurre durante un corto período de tiempo en el año, principalmente en aquellas localidades donde la topografía y microrelieve favorece la acumulación superficial del agua. (Hernández-Rosas, 1986).

Existen otras propiedades edáficas del sustrato de cada comunidad que podrán intervenir en la disponibilidad de agua a las plantas. Entre las cuales podemos mencionar profundidad del suelo (como índice del volumen de suelo disponible al crecimiento de las raíces) y el porcentaje de suelo efectivo, además del relieve local. A medida que las dos primeras propiedades incrementan, el volumen total de agua disponible a las plantas será mayor (Marc & Robinson, 2007).

El Índice de Aridez presenta una relación inversa con los porcentajes de suelo efectivo y con el volumen de suelo disponible al crecimiento radical. Debido a la concepción del método, muchas de las propiedades del sustrato no son tomadas en cuenta, por lo que la información que nos proporciona los Índices calculados no nos permite establecer las diferencias entre las comunidades estudiadas.

Conclusiones

Las diferencias en la Capacidad de Almacenamiento de Agua (CAA) del suelo, determina variaciones de las fracciones del agua en el suelo a lo largo del tiempo (balance hídrico) en las comunidades.

Las comunidades evaluadas, pueden ser agrupadas en tres clases en función de su capacidad de almacenamiento de agua:

- a) $28,2 \leq CAA \leq 110$, con poca profundidad del suelo por la presencia de conglomerado ferruginoso o con texturas arenosas y rápida percolación.
- b) $117 \leq CAA \leq 174,1$, con características texturales que determinan la presencia de un suelo Franco, con una topografía que determina la presencia de una lámina de agua superficial.

- c) $CAA \geq 197,2$ mm., con textura arcillosa, que determina un mal drenaje y condiciones temporales estacionales de anoxia.

Del análisis de los balances hídricos estimados, tenemos que el papel de la disponibilidad de agua sobre los procesos funcionales de aquellas comunidades, con suelos cuyos primeros 20 cm de profundidad presentan una baja capacidad de almacenamiento de agua (CAA), es más importante que para aquellas comunidades con suelos de textura arcillosas con mayor CAA en sus 20 cm superficiales, siempre y cuando no interfieran otras características del sustrato, como presencia de coraza laterítica y/o la pendiente, que ejercen un papel importante sobre el almacenamiento y disponibilidad de agua.

Referencias Bibliográficas

- Alvim, P. & W. Araujo. 1952. El suelo como factor ecológico en el desarrollo de la vegetación en el centro-oeste de Brasil. *Turrialba*, 2: 153-160.
- Alvim, P. & R. Alvim. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.) *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press. Cambridge. pp: 445-464.
- Askew, G.P.; D.J. Moffat; R.F. Montgomery & P.L. Searl. 1971. Soils and soil moisture as factors influencing the distribution of the vegetation formations of The Serra do Roncador, Mato Grosso. In: III Simposio sobre o Cerrado. Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. pp: 150-160.
- Bailey, H.P. 1979. A simple moisture index based upon a primary law of evaporation. *Geograf. Ann.*, 3-4: 196-215.
- Brady, N.C. 1991. *The Nature and Properties of Soil*. McMillan Publishing, New York.
- Dye, P.J. & P.T. Spear. 1982. The effect of bush clearing and rainfall variability on grass yield and composition in south-west Zimbabwe. *Zimbabwe J. of Agricultural Research*, 20: 103-117.
- Foldats, E. & E. Rutkis. 1975. Ecological studies of chaparro (*Curatella americana* L.) and manteco (*Byrsonima crassifolia* H.B.K.) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 2: 159-178.
- Frost, P.; Medina, E.; Menaut, J.; Solbrig, O., Swift, M. & Walker, B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for a collaborative Programme of Research. *Biology International*. I.U.B.S. Paris.
- Goldstein, G. & G. Sarmiento. 1987. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. In: B.H. Walker (Ed.). *Determinants of Tropical Savannas*. Zimbabwe, Eynham. (U.K.). pp: 13-38.
- Guderle, M. & Hildebrandt, A. 2015. Using measured soil water contents to estimate evapotranspiration and root water uptake profiles - a comparative study. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 19: 409-425.
- Hernández-Rosas, J.I. 1986. Caracterización de las comunidades herbáceas de la región del Salao, Edo. Guárico. Trabajo de Ascenso, Profesor Asistente. Facultad de Ciencias. U.C.V. Caracas.
- Hernández-Rosas, J.I. 1995. Relaciones funcionales de las comunidades herbáceas de la región de "El Salao", Edo. Guárico, Venezuela. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. U.C.V. Caracas.
- Heyligers, P.C. 1963. Vegetation and soil of a white-sand savanna in Suriname. In: J. Lanjouw & S. Versteegh (eds.). *The vegetation of Suriname*. Vol III. Amsterdam, Van Ledentends.
- Marc, V. & Robinson, M. 2007. The long-term water balance (1972-2004) of upland forestry and grassland at Plynlimon, mid-Wales. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 11(1): 44-60.
- Medina, E. 1986. Forest, savannas and montane tropical environments. In N.R. Baker & S.P. Long (eds.), *Photosynthesis in Contrasting Environments*. Elsevier Science Publisher. B.V. Londres, pp: 139-171.
- Medina E. & J. Silva. 1990. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography*, 17: 403-413.
- Morgan, J., Pataki, D., Körner, C., Clark, H., Del Grosso, S., Grünzweig, J., Knapp, A., Mosier, A., Newton, P., Niklaus, P., Nippert, J., Nowak, R., Parton, W., Polley, H. & Shaw, M. 2004. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 140: 11-25.
- Nix, H. 1983. Climate of Tropical Savannas. In: F. Bourliere (Ed.). *Tropical Savannas*. Elsevier. Amsterdam, pp: 37-62.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of vegetation of the "Campos cerrados" in southern Brazil. *Journal of Ecology*, 36: 238-268.
- Rchnovska, M. & A.G. Suarez. 1988. The ecology of savanna plants. 2. Reversibility of their water saturation deficit. *Ekologia (CSSR)*, 7 (1): 27-42.

- San José, J.J. 1977. Potencial hídrico e intercambio gaseoso de *Curatella americana* L. en la temporada seca de la sabana de *Trachypogon*. *Acta Cient. Venezolana*, 28: 373-379.
- Santamaría, F. & A. Bonazzi. 1963. Factores edáficos que contribuyen a la creación de un ambiente xerófito en el Alto Llano de Venezuela: el arrecife. *Ibid*, 25(106): 9-17.
- Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press. Cambridge.
- Sarmiento G. & M. Monasterio. 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical America. In: F.B. Golley & E. Medina (eds). *Tropical Ecological Systems*. Springer Verlag, New York. pp: 223-250.
- Shankarnaragan, K.A., Rao, G. & Ramana, B. 1985. Grassland productivity and its associative climatic characteristics in western Ragastham. *Trop. Ecol.*, 26 (2): 157-163.
- Silva, J. 1987. Responses of savanna to stress and disturbance: Species dynamics. In: B.H. Walker (ed.), *Determinants of Tropical Savannas*. Zimbabwe, Eynham (U.K.). pp: 141-156.
- Smith, G.P.; Brito, P. & O. Luque. 1977. The lithoplinthic horizon, a diagnostic horizon for soil taxonomy. *Soil Sci. Am. J.*, 41: 1212-1214.
- Thompson, L.M. & F.R. Troech. 1980. *Los suelos y su fertilidad*. Edit. Reverté. Barcelona.
- Thornthwaite, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geog. Rev.*, 38: 55-94.
- Tinley, K.L. 1982. The influence of soil moisture balance on ecosystem patterns in southern Africa. In B.J. Huntley and B.H. Walker (eds.), *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Verlag, Berlin. pp: 175-192.
- Tyson, P.D. & T.G.J. Dyer. 1975. Mean fluctuations of precipitation in the summer rainfall region of South Africa. *South African Geography Journal*, 57: 104-110.
- Vareschi, V. 1960. Observaciones sobre la transpiración de árboles llaneros durante la época de sequía. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 21: 128-134.
- Walter, H. & E. Medina. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, 24 (119-120): 211-240.
- Wang, S., Fu, B., Gao, G., Yao, X. & Zhou, J. 2012. Soil moisture and evapotranspiration of different land cover types in the Loess Plateau, China. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 16: 2883-2892.