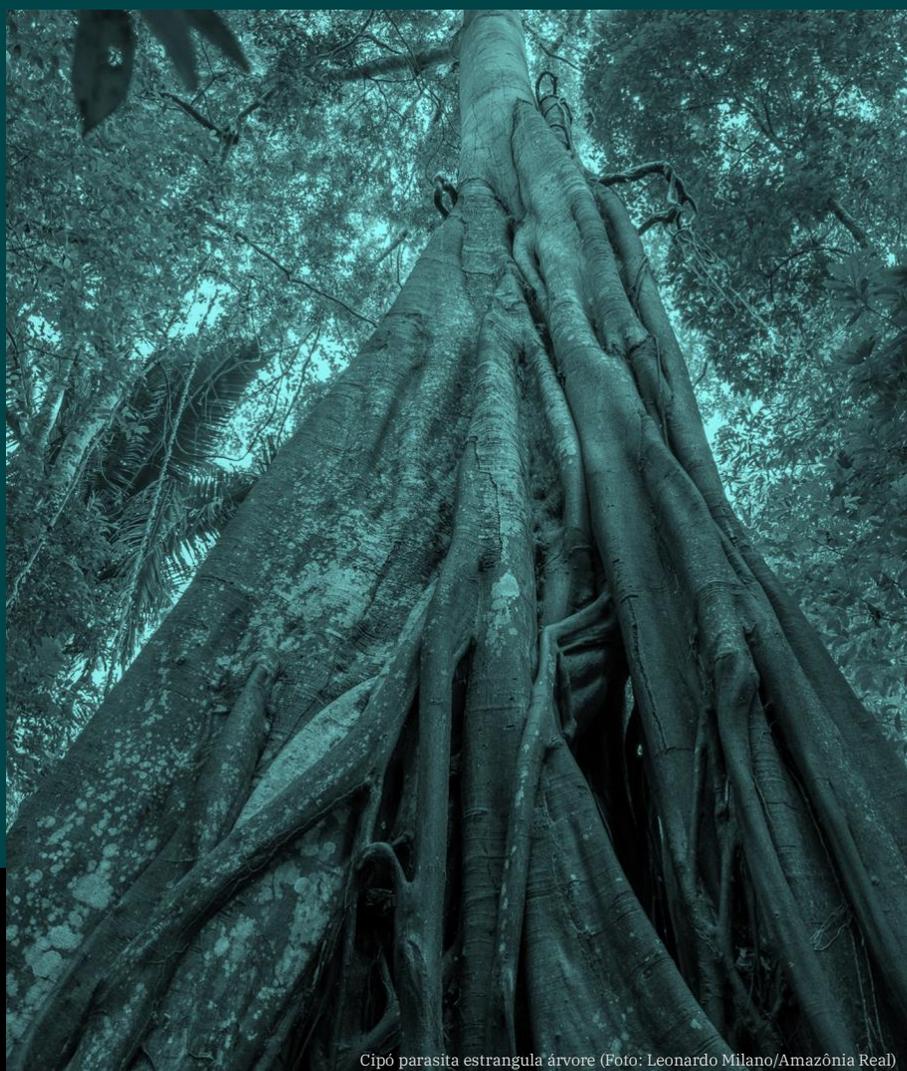


## Capítulo 4

# Biodiversidad y Funcionamiento Ecológico en la Amazonía



Cipó parasita estrangula árvore (Foto: Leonardo Milano/Amazônia Real)



Science Panel for the Amazon



## Sobre el Panel Científico por la Amazonía (PCA)

El Panel Científico por la Amazonía es una iniciativa sin precedentes convocada bajo los auspicios de la Red de Soluciones para el Desarrollo Sostenible (SDSN) de las Naciones Unidas. El SPA está compuesto por más de 200 científicos e investigadores destacados de los ocho países amazónicos, la Guayana Francesa y socios globales. Estos expertos se reunieron para debatir, analizar y ensamblar el conocimiento acumulado de la comunidad científica, los pueblos Indígenas y otros actores que viven y trabajan en la Amazonía.

El Panel está inspirado en el Pacto de Leticia por la Amazonía. Este es el primer informe de su tipo que proporciona una evaluación científica exhaustiva, objetiva, abierta, transparente, sistemática y rigurosa del estado de los ecosistemas de la Amazonía, las tendencias actuales y sus implicaciones para el bienestar a largo plazo de la región, así como oportunidades y opciones relevantes de políticas para la conservación y el desarrollo sostenible.

Informe de evaluación de Amazonía 2021, Derechos de autor ©2022, Panel Científico por la Amazonía. Traducido del inglés al español por iTranslate, con el generoso apoyo del Banco Mundial. Este informe se publica bajo una licencia Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional (CC BY-NC-SA 4.0). ISBN: 978-1-7348080-4

### Cita sugerida

Moraes R M, Correa SB, Doria CRC, Duponchelle F, Miranda G, Montoya M, Phillips OL, Salinas N, Silman M, Ulloa Ulloa C, Zapata-Ríos G, Arieira J, ter Steege H. 2021. Capítulo 4: Biodiversidad y Funcionamiento Ecológico en la Amazonía. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones/>. DOI: 10.55161/RXUQ8271

## ÍNDICE

<b>RESUMEN GRÁFICO</b>	<b>2</b>
<b>MENSAJES CLAVE</b>	<b>3</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>4</b>
<b>4.1. ECOSISTEMAS AMAZÓNICOS: INTRODUCCIÓN</b>	<b>5</b>
<b>4.1.1. TIPOS DE VEGETACIÓN DESDE LOS ALTOS ANDES HASTA EL OCÉANO ATLÁNTICO</b>	<b>7</b>
4.2.1.2 <i>Bosques de arena blanca</i>	11
4.2.1.3 <i>Sabanas y pastizales</i>	11
<b>4.2.2. CUERPOS DE AGUA DULCE Y HUMEDALES</b>	<b>11</b>
4.2.2.1 <i>Ríos, lagos y arroyos del bosque</i>	13
4.2.2.2 <i>Humedales de agua dulce</i>	17
<b>4.3. FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA</b>	<b>20</b>
<b>4.3.1. PRODUCTIVIDAD PRIMARIA, NUTRIENTES, DINÁMICA FORESTAL Y DESCOMPOSICIÓN</b>	<b>20</b>
4.3.1.1 <i>Ecosistemas terrestres</i>	20
4.3.1.2 <i>Ecosistemas de agua dulce</i>	24
<b>4.3.2. EL PULSO DE INUNDACIÓN Y LA ZONA DE TRANSICIÓN ACUÁTICA-TERRESTRE</b>	<b>25</b>
<b>4.4. CONCLUSIONES</b>	<b>27</b>
<b>4.5. RECOMENDACIONES</b>	<b>28</b>
<b>4.6. REFERENCIAS</b>	<b>28</b>

Resumen Gráfico

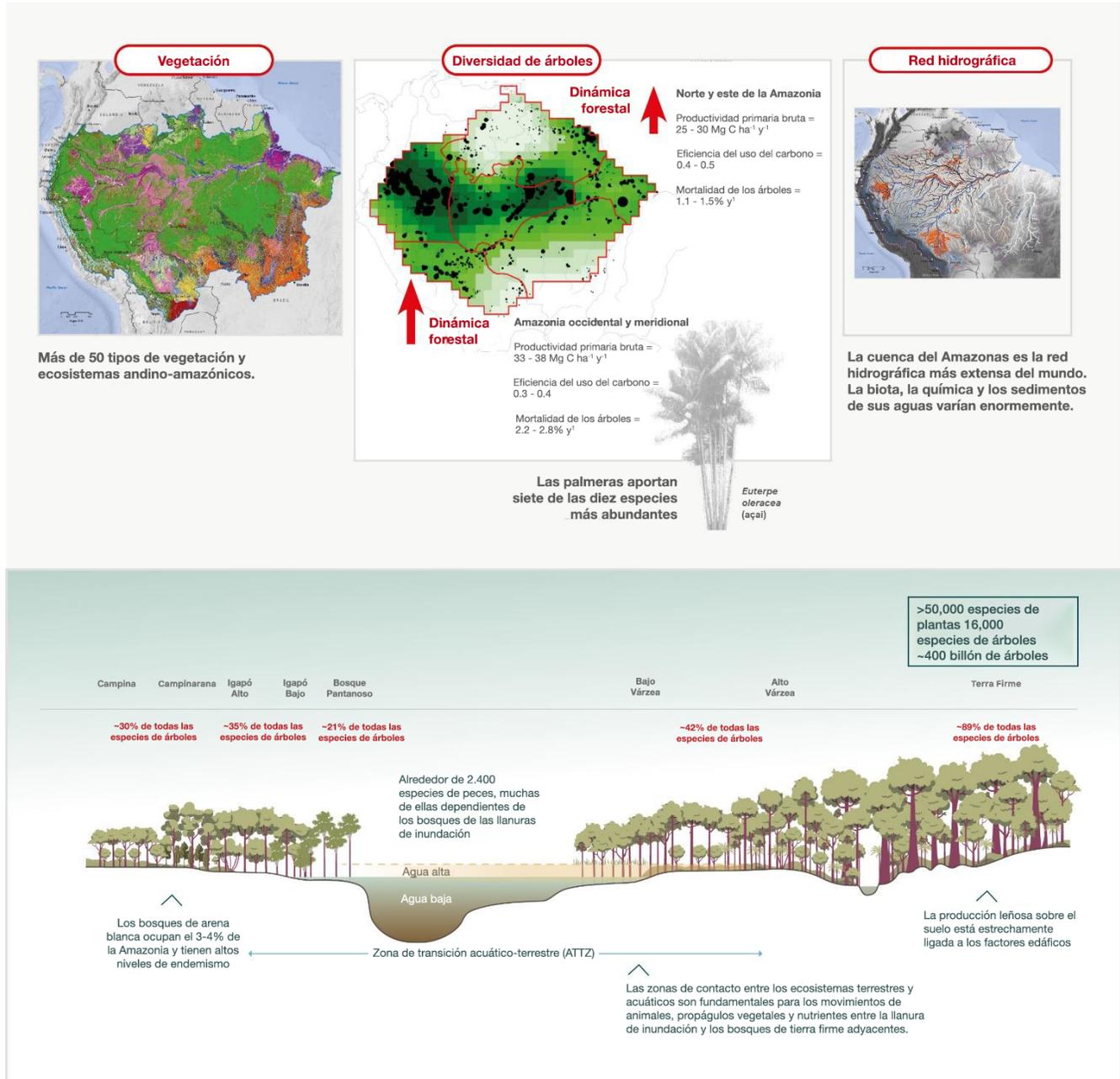


Figura 4.A Resumen gráfico.

## Biodiversidad y Funcionamiento Ecológico en la Amazonía

Mónica Moraes R.<sup>a</sup>, Sandra Bibiana Correa<sup>b</sup>, Carolina Rodrigues da Costa Doria<sup>c</sup>, Fabrice Duponchelle<sup>d</sup>, Guido Miranda<sup>e</sup>, Mariana Montoya<sup>f</sup>, Oliver L. Phillips<sup>g</sup>, Norma Salinas<sup>h</sup>, Miles Silman<sup>i</sup>, Carmen Ulloa Ulloa<sup>j</sup>, Galo Zapata-Ríos<sup>k</sup>, Julia Arieira<sup>l</sup>, Hans ter Steege<sup>m</sup>

### Mensajes Clave

- Entre las montañas andinas y la llanura amazónica, un mosaico diverso de ecosistemas y vegetación es representado por biomas de bosques, sabanas y pantanos. La clave para comprender la ecología de la región amazónica es integrar los procesos funcionales entre los componentes terrestres y acuáticos, a través de múltiples gradientes biofísicos, desde el nivel continental hasta el oceánico.
- Los bosques amazónicos de tierras bajas, que cubren 5,79 millones de km<sup>2</sup>, son probablemente el área forestal más rica del mundo, albergando más de 50.000 especies de plantas de las cuales 16.000 son árboles, muchas de las cuales aún son desconocidas. Con cerca de 400 mil millones de árboles, la Amazonía alberga el 13% a nivel mundial.
- La composición de especies no está distribuida uniformemente en la cuenca, sino que está determinada por la geología del suelo y el clima. Los bosques más diversos se encuentran en la Amazonía occidental; sin embargo, se requieren áreas protegidas en toda la cuenca para una conservación integral. Los bosques en la Amazonía occidental cubren suelos relativamente fértiles, son ricos en especies, tienen una alta rotación de tallos y una menor biomasa superficial. Los bosques de la Amazonía central y oriental, que se encuentran principalmente en suelos pobres, son menos dinámicos y tienen una elevada biomasa.
- La cuenca del río Amazonas alberga el área de humedales tropicales más grande de la Tierra y una gran cantidad de ríos, que comprenden no solo la reserva de agua dulce más grande del mundo, sino también el 15% de todas las especies de peces.
- La composición de los bosques ya está siendo afectada por el cambio climático y la mortalidad de géneros asociados a suelos húmedos ha aumentado en lugares donde la estación seca se ha fortalecido más.

---

<sup>a</sup> Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Av. Andrés Bello y calle 27 - Zona Sur, La Paz, Bolivia, monicamoraes45@gmail.com

<sup>b</sup> Department of Wildlife, Fisheries and Aquaculture, Mississippi State University, 775 Stone Blvd, Mississippi State, MS 39762, EE. UU.

<sup>c</sup> Universidade Federal de Rondônia, Av. Pres. Dutra, 2965 - Olaria, Porto Velho - RO, 76801-058, Brasil

<sup>d</sup> Institut de Recherche pour le Développement, UMR MARBEC, Marseille, Francia

<sup>e</sup> Wildlife Conservation Society, Casilla 3-35181 SM, La Paz, Bolivia

<sup>f</sup> Wildlife Conservation Society, Av. Roosevelt N° 6360, Miraflores, Lima, Perú

<sup>g</sup> School of Geography, University of Leeds, Woodhouse Lane, Leeds, LS2 9JT, Reino Unido

<sup>h</sup> Pontificia Universidad Católica del Perú, Av. Universitaria 1801, San Miguel 15088, Perú

<sup>i</sup> Wake Forest University, Department of Biology, 1834 Wake Forest Road, Winston-Salem NC 27109, EE. UU.

<sup>j</sup> Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd, St. Louis MO 63110, EE. UU.

<sup>k</sup> Wildlife Conservation Society, Avenida de los Granados N40-53 y París, Quito, Ecuador

<sup>l</sup> Universidade Federal do Espírito Santo, Instituto de Estudos Climáticos, Av. Fernando Ferrari, 514, Goiabeiras, Vitória, ES, Brasil; Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas (INAU), Universidade Federal de Mato Grosso, R. Quarenta e Nove, 2367, Boa Esperança, Cuiabá, MT, Brasil

<sup>m</sup> Naturalis Biodiversity Center, Darwinweg 2, 2333 CR Leiden, Holanda; Ecología de sistemas, Vrije Universiteit Amsterdam, De Boelelaan 1105, 1081 HV Amsterdam, Holanda

Dadas las proyecciones del cambio climático para este siglo, es probable que tales cambios se intensifiquen.

- Los ecosistemas amazónicos son el resultado de una mezcla de paisajes terrestres y acuáticos en llanuras aluviales a menudo extensas, cuya dinámica se ve afectada por el levantamiento tectónico de las laderas orientales de los Andes y las tierras bajas geológicamente mucho menos activas de la cuenca del río Amazonas. Las áreas de contacto o ecotonos entre los ecosistemas terrestres y acuáticos (aguas dulces y marinas) son de importancia crítica para la dinámica de toda la región. Contribuyen al movimiento de animales, propágulos de plantas y nutrientes entre la llanura aluvial y los bosques adyacentes de *terra firme*, y también promueven la heterogeneidad del hábitat.
- Por su tamaño y la densidad de carbono de sus ecosistemas, la selva amazónica es un enorme depósito de carbono. La variación espacial en la biomasa amazónica, las reservas de carbono y la dinámica de la biomasa está más impulsada por las condiciones del suelo que por el clima y más por la variación espacial en la mortalidad de los árboles que por su productividad.
- Los humedales amazónicos también almacenan grandes cantidades de carbono, debido a la acumulación extensa y profunda de depósitos subterráneos de turba (p. ej., >3 Pg C en los pantanos amazónicos del nororiente). Por lo tanto, su conservación también juega un papel crucial en la modulación del calentamiento global.

### Resumen

Las selvas tropicales de las tierras bajas amazónicas cubren ~5,79 millones de km<sup>2</sup>. Con base a la geología, el área de bosque de tierras bajas amazónicas se puede dividir en seis regiones. El Escudo Guayanés y el Escudo Brasileño (en el sur de la Amazonía) se encuentran sobre suelos muy antiguos y pobres en nutrientes, mientras que las regiones amazónicas occidentales (norte y sur) y aquellas a lo largo del río Amazonas están construidas principalmente a partir de sedimentos más recientes de origen andino y de riqueza variable en nutrientes. Las seis regiones se caracterizan por diferencias en la fertilidad del suelo y las precipitaciones, lo que genera diferencias en la biomasa aérea, la productividad y la renovación de los árboles. Todavía existe un intenso debate sobre la riqueza total de especies de plantas de la Amazonía. Una estimación bien fundamentada para árboles (con diámetro >10 cm) es de 16.000 especies, de las cuales se han recolectado y descrito ~11.000. Las estimaciones de la flora total oscilan entre 15.000 y 55.000 especies. Como en gran parte del trópico, las Fabaceae (la familia del frijol) es la más rica en especies de los principales grupos leñosos en la Amazonía. América del Sur y la Amazonía también son famosas por la abundancia y diversidad de palmeras. Si bien la mayoría de los modelos de vegetación de ecosistemas enfatiza en los procesos de producción de carbono y clima, estos no son suficientes para comprender la manera en que varían espacialmente los ecosistemas de bosques amazónicos. En particular, las observaciones con parcelas a largo plazo muestran que la variación espacial en la biomasa del bosque amazónico y la dinámica de los tallos son impulsadas más por las condiciones del suelo que por el clima, mientras que las reservas de carbono están limitadas tanto por las características físicas del suelo y la composición florística de los árboles como por la productividad. Los efectos clave del suelo en la función del ecosistema de la Amazonía también se extienden a los animales y sus importantes funciones, incluyendo la herbivoría, la dispersión de semillas y la actividad de los insectos. El suelo y la geología también influyen en los ríos amazónicos, que se distinguen por ser de aguas blancas (que transportan sedimentos de los Andes), de aguas claras (que drenan los antiguos escudos) o de aguas negras (que drenan áreas de arena blanca). Los nutrientes asociados con cada clase principal de río determinan en gran medida la ecología y las especies del bosque aluvial, con *igapó* en aguas negras y claras pobres en sedimentos, y *várzea* (conocida como *tahuampa* en Perú) con aguas blancas ricas en sedimentos. Los impactos climáticos se vuelven más fuertes hacia los márgenes y algunos bosques amazónicos ya están cerca de los límites térmicos e

hidrológicos para sustentar ecosistemas forestales productivos. Las tasas de mortalidad de los árboles amazónicos están aumentando en muchos bosques intactos; la composición de los bosques amazónicos ha sido afectada por sequías recientes y la mortalidad de los géneros de árboles amazónicos afiliados a la humedad ha aumentado en lugares donde se ha intensificado la estación seca. Entre áreas clave de incertidumbre todavía no se comprende hasta qué punto el cambio climático reciente ha causado una desaceleración del sumidero de carbono en los bosques amazónicos intactos y si los bosques intactos ahora van a perder carbono, o si las capas freáticas poco profundas y la rica biodiversidad de muchos bosques amazónicos amortiguarán contra el cambio climático, especialmente en la parte occidental de la cuenca.

*Palabras clave: Ecosistemas amazónicos, ecosistemas acuáticos, dinámica forestal, características ecológicas, procesos ecosistémicos, interacciones, sistemas fluviales, ecosistemas terrestres.*

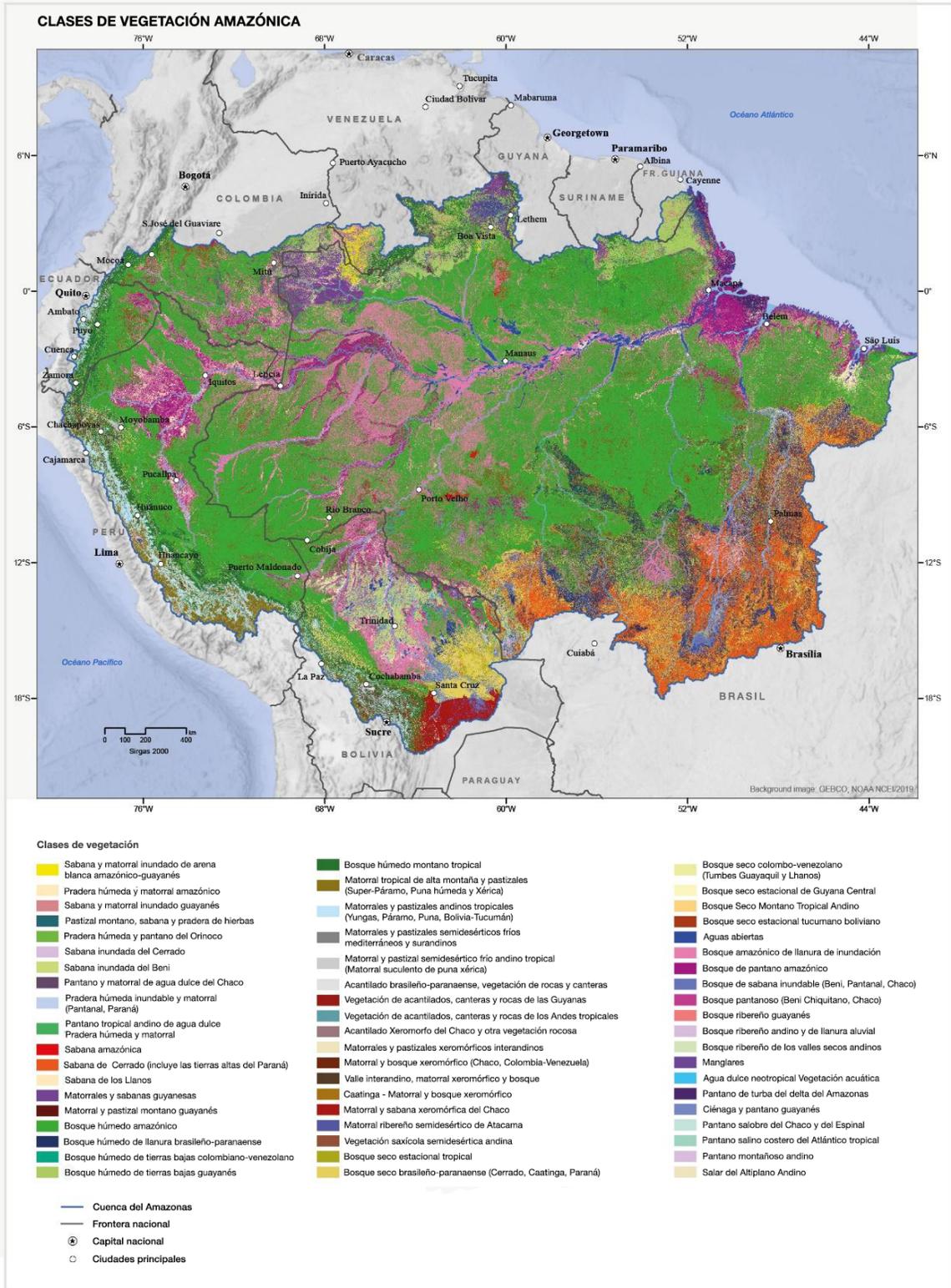
### 4.1. Ecosistemas Amazónicos: Introducción

La región biogeográfica amazónica, que incluye las cuencas bajas de los ríos Amazonas y Orinoco y las tierras altas adyacentes de los escudos de Guayana y Brasil, cubre alrededor de 8,4 millones de km<sup>2</sup> de América del Sur (ver el Capítulo 2). La cuenca del río Amazonas (7,3 millones de km<sup>2</sup>), incluyendo las cuencas de Tocantins y Araguaia, cubre el 41% de América del Sur y abarca dos de los principales biomas: los bosques húmedos tropicales y las sabanas tropicales (Coe *et al.* 2008). La región amazónica es considerada una de las regiones ecológicas más importantes del mundo, ya que incluye la mayor área de bosques húmedos tropicales continuos, que se estima cubre 5,79 millones de km<sup>2</sup> (Ter Steege *et al.* 2015) y se calcula que >10% de todas las especies conocidas de vertebrados y plantas vasculares en la Tierra viven allí (Capítulo 2). También contiene al sistema tropical de llanuras aluviales más grande (Keddy *et al.* 2009), constituido por un rico mosaico de ecosistemas terrestres, acuáticos y de transición sujetos a anegamientos estacionales o permanentes (Salo *et al.* 1986) (Figura 4. 1).

La capacidad de los ecosistemas para capturar, procesar y almacenar carbono y otros nutrientes está determinada por factores clave climáticos, edáficos y biológicos. La Amazonía, con la selva tropical más grande del planeta, abarca diferencias significativas en los regímenes de precipitación, pero contrastes aún mayores en el origen geológico, la edad y la riqueza de nutrientes de los suelos que sustentan sus ecosistemas (ver el

Capítulo 1). Aquí revisamos el papel de estos factores en el control de la composición y los procesos forestales, especialmente aquellos relacionados con la productividad y la dinámica forestal. Por ejemplo, la diversidad biológica, estructural y funcional de los bosques amazónicos es afectada fundamentalmente por el agua y los nutrientes. La hidrología define su clasificación de nivel superior como bosques de *terra firme*, bosques aluviales estacionales (várzea, igapó) y bosques pantanosos. Los ecosistemas de agua dulce cubren más de 1 millón de km<sup>2</sup> y consisten en tres tipos de agua principales: aguas blancas, negras y claras, que difieren en su origen y composición de sedimentos. Dentro de los extensos bosques no aluviales, se pueden encontrar bosques de arena blanca distintivos y extremadamente pobres, especialmente en el área superior del Río Negro y las Guayanas (ver Adeney *et al.* 2016).

En este capítulo resumimos información sobre los ecosistemas amazónicos y sus funciones ecológicas, con un enfoque principal en los árboles. Comenzamos con una breve descripción de los tipos de vegetación de los Andes, seguida de una descripción más detallada de los tipos de vegetación terrestre de las tierras bajas amazónicas y concluimos con los vastos humedales incluidos en el área. Continuamos con un análisis de las principales funciones de los ecosistemas (p. ej., terrestres y acuáticos), con énfasis en la productividad y el secuestro de carbono. El objetivo de este capítulo es revelar la enorme variación de los tipos de vegetación, su diversidad y funciona-



**Figura 4.1** Mapa de vegetación y ecosistemas amazónicos (Fuente: Comer *et al.* 2020). El recuadro gris sólido destaca la gran riqueza de vegetación y ecosistemas que se encuentran en los gradientes latitudinales y altitudinales de la Amazonía (consulte la Figura 4.4 para más detalles).

miento, y cómo esto es determinado por la dinámica del suelo, el clima y las inundaciones.

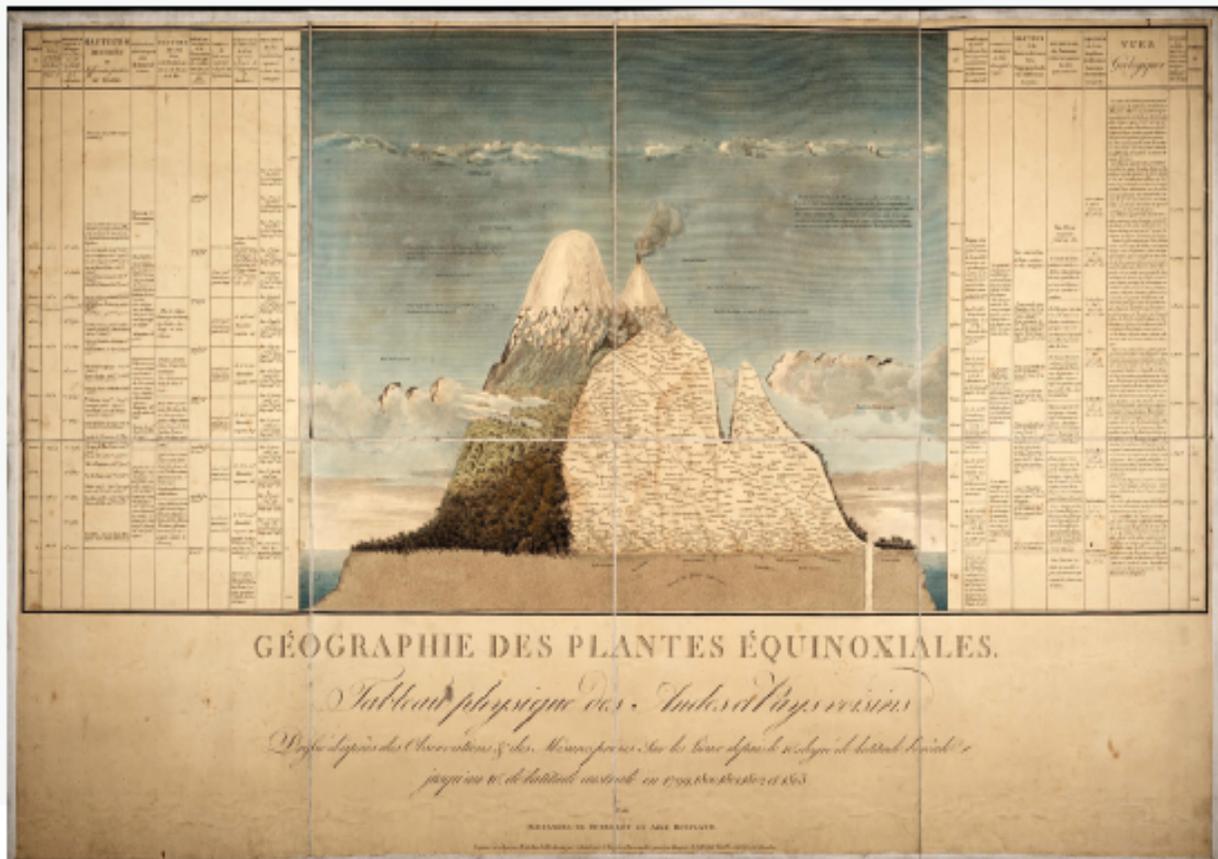
#### 4.1.1. Tipos de vegetación desde los Altos Andes hasta el Océano Atlántico

Podría decirse que el *Tableau Physique* de Alexander von Humboldt (Humboldt 1805) es la primera descripción general publicada respecto a la composición de plantas en el norte de América del Sur como región (Figura 4.2). Sus viajes se extendieron desde el Océano Pacífico hasta el Océano Atlántico y pasaron por el Chimborazo, el volcán ecuatorial más alto del Ecuador (Ulloa Ulloa y Jørgensen 2018). Humboldt describió las características bióticas y físicas, así como los cambios en la estructura y composición de la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal, desde las

tierras bajas dominadas por árboles hasta el páramo sin árboles que bordea la línea nival.

Las comunidades de plantas en los Andes altos (por encima de los 3.000 m) se conocen como 'páramo' en las áreas más húmedas de los Andes del norte de Venezuela, Colombia y Ecuador, y 'jalca' en el norte de Perú (Madrinán et al. 2013); la 'puna' se encuentra en el altiplano sur y más seco de Perú y Bolivia (Sánchez-Vega y Dillon 2006).

Los páramos y las punas son ecosistemas dominados por pastos con plantas especialmente adaptadas a estos ambientes extremos de temperaturas frías, baja presión y radiación solar extrema, con plantas prominentes que forman rosetas, como las de los géneros *Espeletia* y *Puya*.



**Figura 4.2** *Tableau Physique* de Alexander von Humboldt (Humboldt 1805), una descripción gráfica de las comunidades de plantas, desde el Pacífico hasta el Océano Atlántico y pasando por las montañas de los Andes. Reproducido con permiso de la Biblioteca Peter H. Raven en el Jardín Botánico de Missouri (<https://www.biodiversitylibrary.org/page/9869921>).

Solo unas pocas especies de árboles, como las de los géneros *Buddleja*, *Gynoxys* y *Polylepis*, que alcanzan mayores altitudes hasta los 4.700 m (Hoch y Körner 2005).

Los bosques montanos altos atraviesan sitios húmedos desde los 2.500 hasta los 3.900 m de altitud. Los bosques montanos se encuentran entre los tipos de vegetación más ricos en especies que se encuentran en los Andes tropicales (Gentry 1988).

Estos bosques tienen de 5 a 20 m de altura con árboles emergentes que alcanzan los 35 m ó más, pero con individuos más pequeños en la línea de árboles, en lugares donde los suelos son poco profundos o donde las perturbaciones alteraron la vegetación. Los bosques montanos bajos se encuentran a elevaciones medias entre 1.000 y 2.500 m y pueden ser tan diversos y complejos, como los bosques que se encuentran en las tierras bajas tropicales húmedas. Los valles intermontanos atraviesan los Andes tropicales, llegando a niveles tan bajos como 2.000 m. Las especies y los ecosistemas andinos y amazónicos forman mosaicos espaciales en los valles aluviales por encima de los 1.000 m, rodeados de laderas cubiertas por bosques montanos (Josse et al. 2009). Por debajo de los 1.000 m, los bosques submontanos andinos se transforman gradualmente en bosques amazónicos de tierras bajas, definidos aquí como aquellos por debajo de los 500 m, que cubren la mayor parte de la cuenca. En general, las montañas de los Andes son extraordinariamente diversas debido a su complejidad climática y topográfica, su tamaño y su posición que abarca el ecuador, las zonas tropicales del norte y del sur. Incluyendo los bosques de los flancos orientales de los Andes, que se fusionan con las tierras bajas amazónicas, tienen niveles excepcionales de diversidad y endemismo, combinados con una deforestación rápida y continua y cambios en el uso del suelo (p. ej., Young et al. 2007).

### 4.2. Ecosistemas Amazónicos de Tierras Bajas

#### 4.2.1 Ecosistemas terrestres

##### 4.2.1.1 Selvas tropicales de tierras bajas

Las selvas tropicales de las tierras bajas amazónicas cubren aproximadamente 5,79 millones de km<sup>2</sup> en nueve países (ter Steege et al. 2013, 2015). La precipitación media anual varía desde bosques especialmente húmedos en el noroccidente de la Amazonía (más de 3.000 mm) hasta sistemas más secos y estacionales en el sur (1.500 mm) (Espinoza-Villar et al. 2009). Con base en la edad geológica máxima de los materiales productores del suelo, el área ha sido dividida en seis regiones (Quesada et al. 2011, ter Steege et al. 2013). Estas regiones y su diversidad de árboles se muestran en la Figura 4.3.

Los suelos en el noroccidente y suroccidente de la Amazonía (partes de Colombia, Ecuador, Perú y también se extienden hacia el occidente de Brasil y partes de Bolivia), se originan a partir de sedimentos ribereños andinos recientes (Holoceno y Cuaternario) o depósitos estuarinos del Terciario. Estos son típicamente más ricos en nutrientes que las arcillas mucho más antiguas del oriente de la Amazonía y los suelos derivados de la antigua Guayana Precámbrica y los Escudos Brasileños (Quesada *et al.* 2010, 2011). Sin embargo, los suelos occidentales suelen ser menos favorables físicamente para los árboles, ya que suelen ser menos profundos, tienen una estructura más pobre y son más propensos a anegarse. Por lo tanto, en general se desplaza un gradiente de lluvia desde el noroccidente (húmedo) hacia el sur y sureste (más seco), mientras que un gradiente de suelo más complejo fluye en sentido casi ortogonal al este, desde el occidente y suroccidente (más fértil) hacia el oriente y nororiente (menos fértil). Como resultado, los bosques de tierras bajas del suroccidente de la Amazonía tienen climas cálidos, húmedos y algo estacionales, muy similares a los bosques distantes de las Guayanas, aunque los suelos son más fértiles y, en términos de estructura física y profundidad de las raíces, a menudo mucho menos favorables. A pesar de los climas similares, hay una reno-

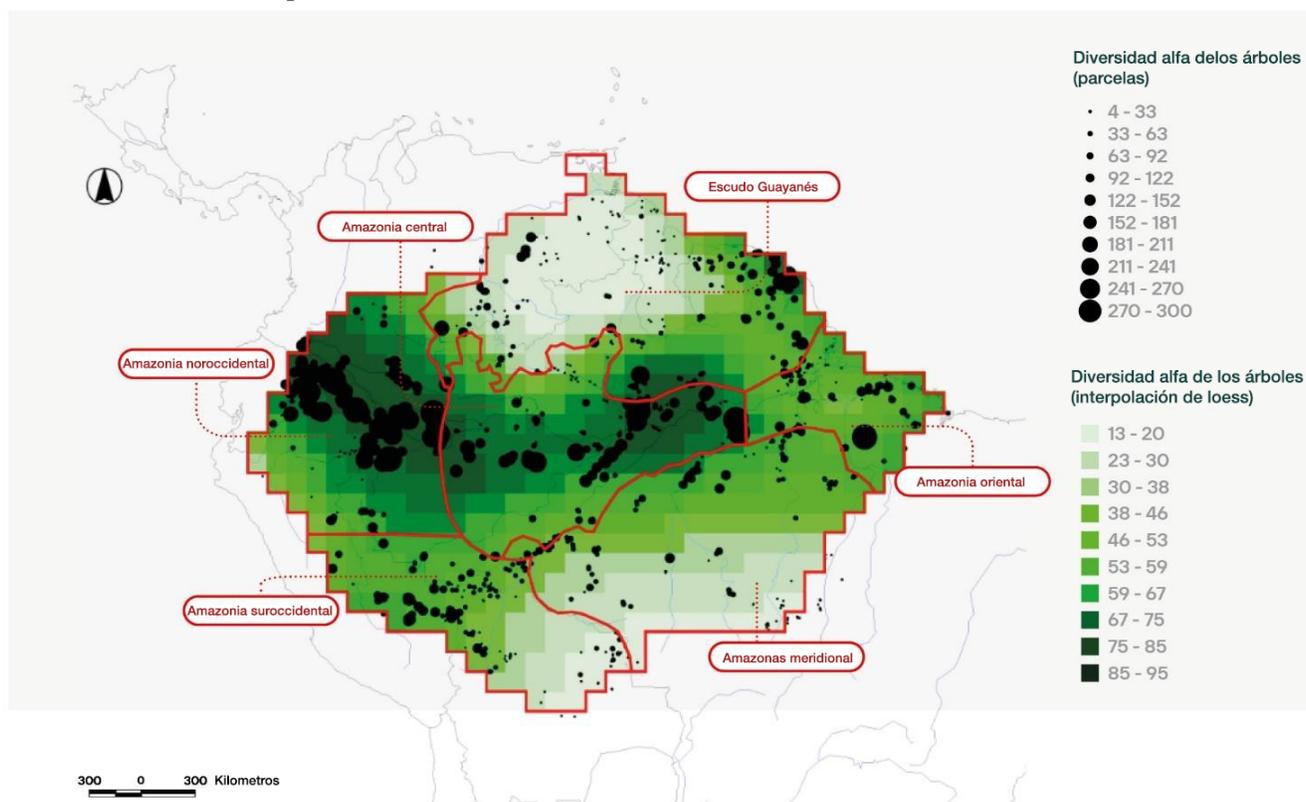
vación casi completa de las especies de árboles dominantes (ter Steege *et al.* 2006). En la superposición de estos patrones a gran escala en toda la cuenca, se encuentran complejas variaciones geomorfológicas, fluviales, edáficas e hidrológicas a escala regional y de paisajes, que ayudan a crear la gran riqueza y diversidad biológica de los ecosistemas amazónicos.

La selva amazónica alberga aproximadamente 392 mil millones de árboles individuales con un diámetro mayor a 10 cm (dap) (ter Steege *et al.* 2013), que asciende al 13% de todos los árboles del mundo (Crowther *et al.* 2015). Si se eligen árboles mayores a 2,5 cm de dap (Draper *et al.* 2021), la cifra anterior podría duplicarse fácilmente. La densidad promedio es de aproximadamente 570 árboles individuales por hectárea, con las más altas en las partes más húmedas, en

particular al noroccidente de la Amazonía (ter Steege *et al.* 2003).

La composición de los bosques amazónicos está determinada principalmente por la fertilidad del suelo (ter Steege *et al.* 2006, Tuomisto *et al.* 2019, Capítulo 1) y la precipitación anual (ter Steege *et al.* 2006, Esquivel Muelbert *et al.* 2016). En los márgenes climáticos del sur de la Amazonía, el bosque se transforma gradualmente en paisaje del cerrado (una sabana de árboles).

Cardoso *et al.* (2017) registraron 14.003 especies, 1.788 géneros y 188 familias de plantas con semilla en la selva tropical de tierras bajas amazónicas, con la mitad de estos árboles con la capacidad de alcanzar  $\geq 10$  cm dap (6.727 especies, 48% de la flora total; 803 géneros, 45% del total de géneros). Más de la mitad de la diversidad de



**Figura 4.3** Mapa de la diversidad arborea  $\alpha$  de la Amazonía (<http://atdn.myspecies.info>), basado en una interpolación del  $\alpha$  de Fisher de 2.282 parcelas de 1 ha en su mayoría. Puntos negros:  $\alpha$  de Fisher de parcelas individuales. Color verde de fondo: los valores interpolados calculados para 565 celdas de cuadrícula de 1 grado de la Amazonía (~111 km). En gris, las seis regiones de la Amazonía utilizadas en este capítulo (Quesada *et al.* 2011, ter Steege *et al.* 2013).

especies de plantas con semilla en los bosques tropicales amazónicos comprende arbustos, árboles pequeños, lianas, enredaderas y hierbas (7.276 especies, 52% de la flora total). Tres de las 10 familias principales son exclusivamente herbáceas (Araceae, Orchidaceae y Poaceae, excepto bambúes como la especie *Guadua*). Aunque todavía no se conoce una gran proporción de toda su diversidad, ter Steege *et al.* (2013, 2020) estimaron que sólo la Amazonía puede albergar cerca de 16.000 especies de árboles de una flora total estimada que oscila entre 15.000 y 50.000 especies, de las cuales 10.000 especies fueron recolectadas en el área (ter Steege *et al.* 2016, 2019b). Las verdaderas especies consideradas amazónicas pueden ser menores a esa cifra, ya que muchas especies del cerrado o de las elevaciones más altas de los Andes se encuentran en los bordes de la Amazonía, lo que puede explicar en gran medida la diferencia con la estimación de Cardoso *et al.* (ter Steege *et al.* 2020). Independientemente del total real, los bosques amazónicos, especialmente en la Amazonía occidental, incluyen muchos de los ecosistemas más ricos en especies de árboles del mundo (Sullivan *et al.* 2017).

En términos más generales, incluso con una gran proporción de su riqueza aún no descrita, la Amazonía alberga una parte notable de la biodiversidad global actualmente documentada, con al menos el 18% de las especies de plantas vasculares, el 14% de las aves, el 9% de los mamíferos y el 8% de anfibios encontrados en el trópico. Como un ejemplo del nivel de diversidad de mamíferos, de los 18 géneros de primates del Nuevo Mundo, 14 se encuentran en la Amazonía y ocho son endémicos de la región (da Silva *et al.* 2005). Si bien los bosques son excepcionalmente diversos, las comunidades de árboles a gran escala están dominadas por relativamente pocas especies, y varias de estas dominantes están muy extendidas. Como resultado, un poco más de 200 especies de árboles (de las 16.000 estimadas) representan la mitad de todos los árboles mayores a 10 cm de dap (ter Steege *et al.* 2013, ter Steege *et al.* 2020). A partir de modelos matemáticos se

puede estimar que más de 10.000 especies tienen menos de 1 millón de individuos, mientras que más de 5.000 tienen menos de 5.000 individuos. La Amazonía combina así la hiperdiversidad con el hiperdominio y la hiperrareza.

Diez familias aportan el 65% de todos los árboles de la Amazonía; Fabaceae (47 mil millones), Arecaceae (26 mil millones) y Lecythidaceae (20 mil millones) que son las más abundantes. Las diez especies más abundantes son *Eschweilera coriacea* (4.700 millones), *Euterpe precatoria* (3.900 millones), *Oenocarpus bataua* (2.800 millones), *Pseudolmedia laevis* (2.800 millones), *Protium altissimum* (2.800 millones), *Iriartea deltoidea* (2.600 millones), *Mauritia flexuosa* (1.900 millones), *Socratea exorrhiza* (1.900 millones), *Astrocaryum murumuru* (1.800 millones) y *Pentaclethra macroloba* (1.700 millones) (ter Steege *et al.* 2020). Es interesante notar que las palmas (Arecaceae) son la segunda familia más abundante y aportan siete de las diez especies más abundantes, pero consisten en muy pocas especies en comparación con la familia más abundante: Fabaceae. Esta última tiene 789 especies en los datos de parcela de ter Steege *et al.* (2020), mientras que Arecaceae solo tiene 74. De hecho, Arecaceae tiene cinco veces más probabilidad de estar entre las ~220 hiperdominantes, que se esperaría sobre la base de riqueza de especies. Fabaceae también es la familia con la mayor riqueza de especies de árboles en la Amazonía con 1.386 recolectadas (ter Steege *et al.* 2019b), para todas las plantas con semilla, la mayoría de las familias ricas en especies tiene baja estatura o herbáceas, excepto en las Fabaceae (Cardoso *et al.* 2017).

La diversidad de especies de árboles no está distribuida uniformemente en la Amazonía (Figura 4.3). La mayor diversidad se encuentra en el noroccidente y centro de la Amazonía, donde las parcelas individuales de una hectárea pueden tener más de 300 especies de árboles (Amaral *et al.* 2000, Gentry 1988). Menor diversidad se presenta en los escudos de Brasil y Guayana, especialmente hacia los bordes del bosque amazónico.

La riqueza de especies es más alta en los bosques secos de *terra firme* (Figura 4.4), especialmente los de la Amazonía occidental más fértil y más baja en los bosques aluviales (*várzea*, *igapó*), bosques pantanosos y arenas blancas. Aunque la fertilidad y las inundaciones pueden afectar a la riqueza de especies, la diversidad de árboles (y su inversa, la dominancia) también está relacionada con el área total que constituye un sistema particular en la Amazonía (ter Steege *et al.* 2000, ter Steege *et al.* 2019a).

### 4.2.1.2 Bosques de arena blanca

Los bosques de arena blanca (conocidos por nombres comunes como campinarana, caatinga amazónica, varillar) se encuentran en bolsillos de depósitos altamente lixiviados de arena blanca podzolizada (Adeney *et al.* 2016). Estos bosques ocupan aproximadamente el 3-5% de la Amazonía, con una mayor presencia en el área superior del Río Negro y las Guayanas (Adeney *et al.* 2016). Por lo general, son pobres en especies, especialmente en las Guayanas, una característica a menudo atribuida a su escasez de nutrientes, pero más probablemente como consecuencia de su área pequeña y fragmentada (ter Steege *et al.* 2000, 2019a). Debido a las marcadas diferencias de suelo entre los bosques de arena blanca y los de *terra firme*, los primeros se caracterizan por presentar elevados niveles de endemismo (Adeney *et al.* 2016).

Los géneros de árboles que se encuentran típicamente en los bosques de arena blanca incluyen *Eperua*, *Micrandra*, *Clathrotropis*, *Dicymbe*, *Hevea*, *Aspidosperma*, *Protium*, *Licania*, *Pouteria* y *Swartzia* (ter Steege *et al.* 2013). Las áreas empobrecidas (a menudo debido a las quemadas) tienden a tener una vegetación más parecida a los matorrales (localmente llamados campina, bana, matorral muri), a menudo dominados por *Humiria balsamifera* y en las Guayanas por *Dimorphandra conjungata* (Lindeman y Molenaar 1959). Debido a su aislamiento en pequeños parches, es posible que los bosques de arena blanca nunca recuperen especies que se hayan perdido (Álvarez Alonso *et al.*

2013). Los ecosistemas de arena blanca en la Amazonía central siguen siendo inaccesibles y poco estudiados (Adeney *et al.* 2016).

### 4.2.1.3. Sabanas y pastizales

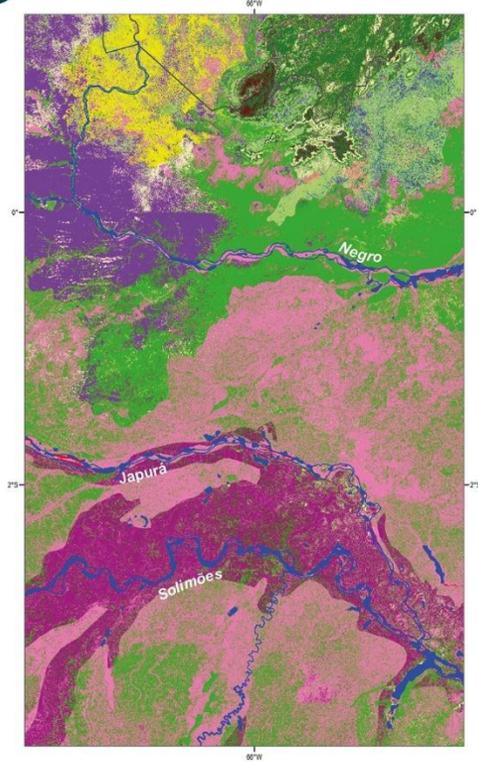
La vegetación de la sabana se caracteriza por la presencia de hasta un 40% de cobertura arbórea, a menudo menor a 8 m de altura, con una capa de especies gramínoideas. La sabana ocupa el 14% de la cuenca amazónica (incluyendo la del Tocantins-Araguaia) y se distribuye en *terra firme* en el suroriente de la Amazonía brasileña y en sitios permanente o estacionalmente inundados, como en la sabana del Beni en Bolivia, en parches de sabana abierta bajo arena blanca lavada a lo largo de la Amazonía, o en tierras degradadas sujetas a incendios. Las sabanas de arena blanca se encuentran principalmente en el área superior de Río Negro y las Guayanas (ver arriba). Las sabanas se extienden sobre sustratos arenoso-arcillosos y eventualmente forman islas de bosque (alrededor de 0,3 a 1,5 km<sup>2</sup>) mezcladas con pantanos en depresiones y bosques de galería dentro de la cuenca, que forman parte del sistema de drenaje de todo el paisaje. Las sabanas leñosas de *terra firme* o terrazas algo elevadas de la llanura aluvial son formaciones con especies de *Curatella americana*, *Anacardium microcarpum*, *Hancornia speciosa*, *Qualea grandiflora*, *Byrsonima crassifolia* y *Tabebuia* spp., así como pastos como *Trachypogon*, *Paspalum*, Cyperaceae y otros (Pires y Prance 1985).

Entre las especies animales características de las sabanas se encuentran el Venado Cola Blanca (*Odocoileus virginianus*), el ñandú mayor (*Rhea americana*), el chillón sureño (*Chauna torquata*), el armadillo rayado (*Dasyplus novemcinctus*) y el lobo de crin (*Crysocyon brachyurus*).

### 4.2.2. Cuerpos de agua dulce y humedales

Los ecosistemas de agua dulce en la cuenca de las tierras bajas (a altitud bajo los 500 m) incluyen ríos, lagos y arroyos, además de áreas con agua estancada o corriente permanente, temporal o

**A CLASES DE VEGETACIÓN**



**Clases de vegetación**

- Aguas abiertas
- Bosque amazónico de llanura de inundación
- Bosque pantanoso amazónico
- Bosque pantanoso guayanés (Amazonia-Orinoco)
- Bosque ribereño guayanés
- Bosque húmedo amazónico
- Bosque húmedo de tierras bajas guayanés
- Bosque húmedo montano tropical
- Bosque seco estacional de Guayana Central
- Vegetación acuática neotropical de agua dulce
- Sabana inundada de arena blanca y matorral amazónico-guayanés
- Pradera húmeda y matorral amazónico
- Sabana y matorral inundado guayanés
- Sabana amazónica
- Matorrales y sabanas guayanesas
- Matorral y pastizal de montaña de las Guayanas
- Vegetación de acantilados, canchales y rocas de las Guayanas



— Cuenca del Amazonas  
— Frontera nacional

**B**

<b>Bosque húmedo de tierras bajas (TF)</b>		<p>Riqueza de especies = 4691 Proporción de especies que se comparten con otro tipo de bosque = 96%</p> <p><b>Especies más encontradas</b>  <i>Ocotea baccata</i>  <i>Eschweilera coriacea</i>  <i>Iriartea deltoidea</i>  <i>Geissospermum sericeum</i>  <i>Pseudolmedia laevis</i>  <i>Ocotea baccata</i>  <i>Rinorea racemosa</i>  <i>Euterpe precatoria</i>  <i>Rinorea riana</i>  <i>Protium stevensonii</i></p>
<b>Várzea (VA)</b>		<p>Riqueza de especies = 2148 Proporción de especies que se comparten con otro tipo de bosque = 42%</p> <p><b>Especies más encontradas</b>  <i>Euterpe oleracea</i>  <i>Astrocaryum murumuru</i>  <i>Virola surinamensis</i>  <i>Pentaclethra macroloba</i>  <i>Mora paraensis</i>  <i>Iriartea deltoidea</i>  <i>Mauritia flexuosa</i>  <i>Hevea brasiliensis</i>  <i>Carapa guianensis</i>  <i>Euterpe precatoria</i></p>
<b>Igapó (IG)</b>		<p>Riqueza de especies = 1773 Proporción de especies que se comparten con otro tipo de bosque = 35%</p> <p><b>Especies más encontradas</b>  <i>Pentaclethra macroloba</i>  <i>Leptobalanus apetalus</i>  <i>Gustavia augusta</i>  <i>Pouteria elegans</i>  <i>Ruizterania retusa</i>  <i>Hevea brasiliensis</i>  <i>Micropholis gardneriana</i>  <i>Virola surinamensis</i>  <i>Mora excelsa</i>  <i>Euterpe precatoria</i></p>
<b>Bosque pantanoso (SW)</b>		<p>Riqueza de especies = 1062 Proporción de especies que se comparten con otro tipo de bosque = 21%</p> <p><b>Especies más encontradas</b>  <i>Pachira nitida</i>  <i>Mauritia flexuosa</i>  <i>Euterpe precatoria</i>  <i>Ocotea baccata</i>  <i>Mauritiella armata</i>  <i>Tabebuia insignis</i>  <i>Iriartea deltoidea</i>  <i>Pentaclethra macroloba</i>  <i>Symphonia globulifera</i>  <i>Manicaria saccifera</i></p>
<b>Arena blanca (PZ)</b>		<p>Riqueza de especies = 1536 Proporción de especies que se comparten con otro tipo de bosque = 30%</p> <p><b>Especies más encontradas</b>  <i>Eperua falcata</i>  <i>Pachira brevipes</i>  <i>Catostemma fragrans</i>  <i>Eperua leucantha</i>  <i>Carapa utilis</i>  <i>Eperua grandiflora</i>  <i>Dicymbe uaiaruensis</i>  <i>Licania buxifolia</i>  <i>Micrandra sprucei</i>  <i>Haplomitrium cordata</i></p>

**Figura 4.4** A. Los ecosistemas clave se encuentran en las selvas tropicales de las tierras bajas amazónicas, como los bosques de planicies aluviales, la sabana amazónica, la sabana de arena blanca y los bosques estacionalmente secos. B. Las diez especies de árboles más encontradas en ~2.000 parcelas en la Amazonía por tipo de bosque (IG: igapó, PZ: bosque de arena blanca, SW: bosque pantanoso, TF: bosque de *terra firme*, VA: bosque de várzea). Líneas superiores: total de especies encontradas en parcelas en estos sistemas forestales y el porcentaje comparado con las 5.058 especies en las 2.000 parcelas (datos: ter Steege *et al.* . 2015).

estacional, o con suelos saturados, como pantanos, bosques inundados y ciénagas. Estos ecosistemas son parte fundamental del gran sistema fluvial de la Amazonía y ocupan >800.000 km<sup>2</sup> ó el 14% del área de drenaje (Melack y Hess 2010; Hess *et al.* 2015). Los ecosistemas acuáticos de la Amazonía están conectados a través del *pulso de inundación* anual, que es la fluctuación periódica en el nivel del agua que conecta los ríos de las tierras bajas con sus llanuras aluviales y permite el intercambio de agua, materiales orgánicos e inorgánicos y organismos (Junk y Wantzen 2003, Junk *et al.* 2015; ver la sección 4.3.2 a continuación). Dependiendo de los criterios de clasificación (p. ej., escala, composición florística, geomorfología, el patrón de inundación y la química del agua), los ecosistemas acuáticos y los humedales de agua dulce pueden variar desde unos pocos tipos generales hasta más de 30 ecosistemas distintivos (Comer *et al.* 2020).

### 4.2.2.1. Ríos, lagos y arroyos del bosque

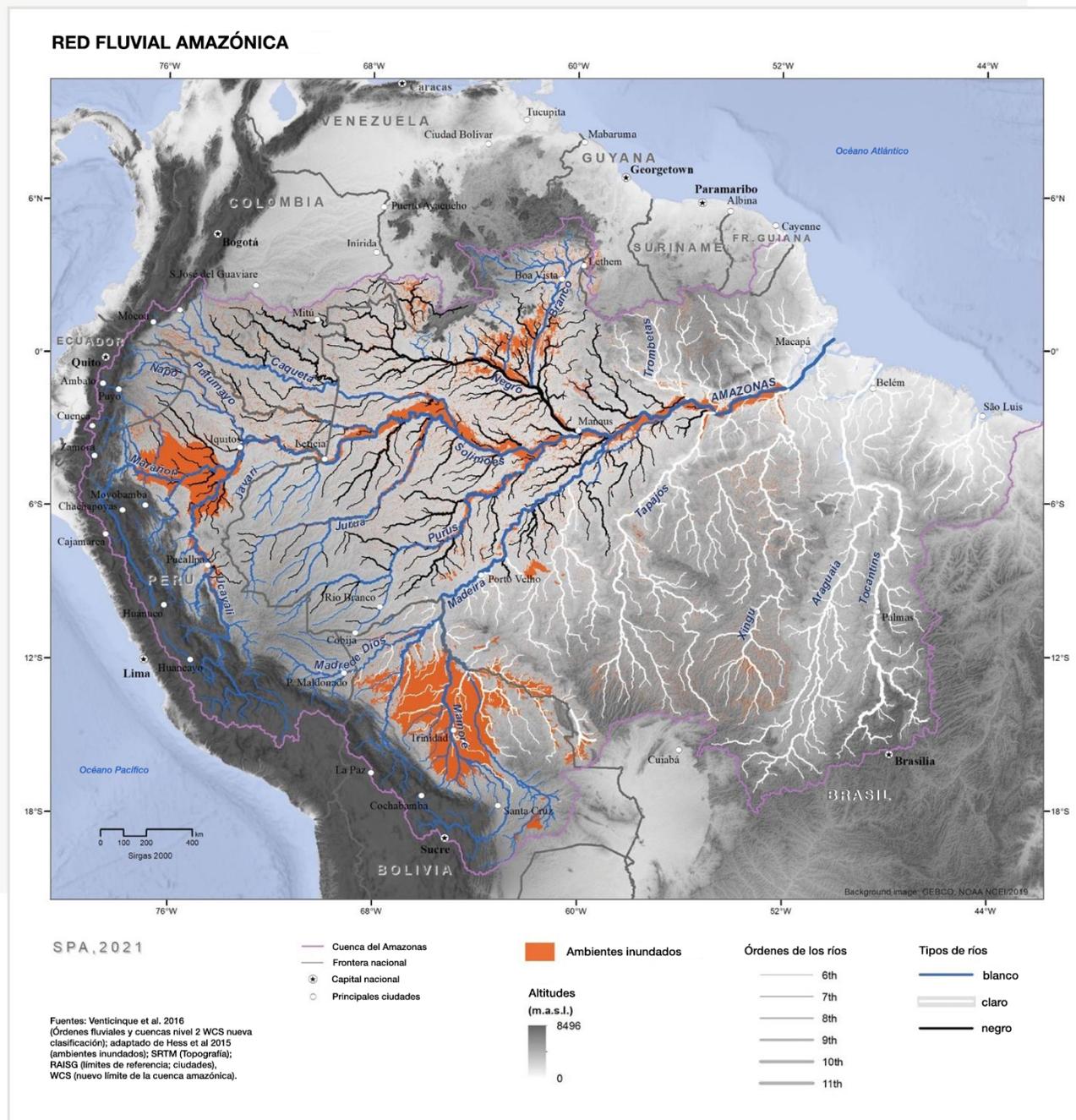
La cuenca hidrográfica de la Amazonía está formada por el río Amazonas y aproximadamente 269 afluentes de la subcuenca con áreas de captación entre 300 y 1.000 km<sup>2</sup> (Venticinque *et al.* 2016). Los sistemas tributarios más grandes que se unen al Amazonas son el Madeira, Negro, Japurá, Tapajós, Purús y otros ríos que se encuentran entre los 20 más grandes del planeta. Con más de 7.000.000 km<sup>2</sup>, la Amazonía es la red hidrográfica más extensa del mundo, bordeada por bosques de ribera o pantanos; y sustenta la mayor diversidad de peces de agua dulce del planeta; una ictiofauna que equivale al 15% de todas las especies de agua dulce actualmente descritas (Junk *et al.* 2011, Tedesco *et al.* 2017). En las comunidades animales asociadas a los ecosistemas acuáticos existen numerosas especies de peces y especies icónicas como la capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), la nutria neotropical (*Lutra longicaudis*), la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*), los delfines del río Amazonas (*Inia spp.*), las tortugas de río de manchas amarillas (*Podocnemis unifilis*), la matamata (*Chelus fimbriatus*), la anaconda (*Eunectes murinus*), el caimán negro

(*Melanosuchus niger*) y otras especies de cocodrilos, entre otras.

La red fluvial amazónica está compuesta por diferentes tipos de aguas (Figura 4.5). Los ríos amazónicos generalmente se clasifican en aguas blancas, claras y negras, según el color del agua, que está relacionado con la transparencia, la acidez (pH) y la conductividad eléctrica (Sioli 1984, Bogota-Gregory *et al.* 2020; Tabla 4.1). Estas características del agua también se correlacionan con las propiedades geológicas y geomorfológicas de las cuencas de los ríos y sus orígenes (McClain y Naiman 2008). Las propiedades de captación influyen directamente en la composición y cantidad de sedimentos suspendidos en el agua y, a su vez, en la productividad de los ríos y lagos aluviales (Sioli 1984). Las comunidades de peces en los ríos y las llanuras aluviales asociadas también están influenciadas por las características del agua. La conductividad y la turbidez, en particular, parecen ser los principales impulsores que dan forma a las comunidades de peces amazónicos (Bogotá-Gregory *et al.* 2020).

Los ríos de aguas blancas (como el cauce principal de la Amazonía, luego Caquetá-Japurá, Marañón, Ucayali y Madeira) se originan en los Andes o, en el caso de los ríos Jurúa y Purús, en las elevaciones moderadamente accidentadas y montañosas por debajo de los 1.000 m en la región de Ucayali en Perú. Las montañas andinas proveen la mayor parte de los sedimentos terrestres, la materia orgánica y los nutrientes minerales que influyen en la hidrología, la geomorfología, la bioquímica, la ecología y la productividad de los ríos de aguas bravas y sus llanuras aluviales, hasta el estuario del río Amazonas, manglares asociados y el océano (McClain y Naiman 2008; Filizola y Guyot 2009; Encalada *et al.* 2019).

Las grandes cargas de sedimentos derivadas de los Andes controlan la erosión y el ancho del canal aguas abajo, las elevaciones del lecho y la disponibilidad de hábitats y vegetación ribereños. Estos, a su vez, influyen en la conectividad entre los canales de los ríos y las llanuras aluviales y,



**Figura 4.5** Red del río Amazonas en los sistemas tributarios más grandes y en toda la cuenca amazónica (fuente: Venticinque et al. 2016), indicando la distribución de ambientes inundados (modificado de Hess et al. 2015). Las áreas de humedales cubren ~14% de la cuenca (sin considerar el drenaje Tocantins-Araguaia y las áreas costeras estuarinas) ( $5,83 \times 10^6 \text{ km}^2$ ) y el 16% de la cuenca de tierras bajas ( $5,06 \times 10^6 \text{ km}^2$ ) (Hess et al. 2015).

**Tabla 4.1** Rangos de propiedades fisicoquímicas en aguas negras, aguas claras y aguas blancas para ríos y lagos aluviales en toda la cuenca amazónica (texto gris) (Fuente: Bogotá-Gregory *et al.* 2020). Conductividad (EC, por sus siglas en inglés), carbono orgánico disuelto (DOC, por sus siglas en inglés), oxígeno disuelto (DO, por sus siglas en inglés), Inorgánico (Inorg.), Herbáceo (Herb.). <sup>a</sup>Las floraciones periódicas de fitoplancton (incluyendo las cianobacterias) inducen la sobresaturación de OD (aprox. 8–15 mg L<sup>-1</sup>) y tiñen el agua de color verde claro. <sup>b</sup>La precipitación de sedimentos suspendidos debido a la reducción del flujo en los lagos de llanuras aluviales de aguas bravas aumenta sustancialmente la transparencia en relación con los ríos de aguas bravas originales. <sup>c</sup>La hipoxia de aguas altas resulta de la descomposición de la hojarasca en los bosques inundados; este efecto es mayor en las grandes llanuras aluviales de aguas bravas. <sup>d</sup>Los lagos poco profundos de aguas bravas alcanzan temperaturas extremadamente altas en aguas bajas.

Química del agua	Agua blanca	Agua Clara	Agua Negra
<b>pH</b>	Alto (6.5-7.5) (casi neutral)	Intermedio (EC 5.5-8.0)	Bajo (3.5-6.0) (ácido)
<b>Color</b>	Turbio, Café con Leche	Claro o azul verdoso	Rojizo o parduzco
<b>Nutrientes</b>	Alto (EC 40-300 µS cm <sup>-1</sup> )	Bajo (EC 5-40 µS cm <sup>-1</sup> )	Bajo (EC 5-20 µS cm <sup>-1</sup> )
<b>Cationes dominantes</b>	Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup>	Variable	Ca <sup>2+</sup> /Mg <sup>2+</sup>
<b>Aniones dominantes</b>	CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> /NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> /PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	Variable	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> /Cl <sup>-</sup>
<b>DOC</b>	Alto	Bajo	Alto
<b>Transparencia</b>	Baja (0,1-0,6 [usualmente < 0,3] m) Variable (LW <0,6, HW 0,5-3 m) <sup>b</sup>	Alta (1-3m)	Alta (0,6-4 m)
<b>DO<sup>a</sup></b>	Alto (2-8 mg L <sup>-1</sup> ) Variable (LW <sup>c</sup> 2-8, HW <sup>c</sup> 0-3 mg L <sup>-1</sup> )	Alto (2-8 mg L <sup>-1</sup> )	Alto (2-8 mg L <sup>-1</sup> )
<b>Temperatura</b>	Alta (29-32°C) Variable (LW 29-34, HW 27-32 °C) <sup>d</sup>	Alta (29-32°C)	Alta (29-32°C)
<b>Carga de sedimentos Inorg.</b>	Alto	Bajo	Bajo
<b>Tipo de sedimento</b>	Limo aluvial fino	Arena	Arena
<b>Fertilidad de sedimentos</b>	Alta	Baja	Baja
<b>Macrófitos Hierb.</b>	Ausentes-Escasos	Ausentes-Escasos	Ausentes-Escasos
<b>Bosque de llanura aluvial</b>	Várzea (productividad alta)	Igapó (productividad inter-media)	Igapó (productividad baja)

por lo tanto, en los patrones espaciales de inundación y la productividad de las llanuras aluviales (Constantine *et al.* 2014; Forsberg *et al.* 2017). Los ríos de aguas blancas son turbios, con una transparencia del agua que oscila entre 20 y 60 cm, debido a que la alta carga de sedimentos contiene partículas de arcilla suspendidas del suelo drenado y material vegetal completamente degradado. Los ríos de aguas blancas tienen un pH casi neutro y la concentración relativamente alta

de sólidos disueltos se refleja en la conductividad eléctrica, que varía entre 40 y 300 µS/cm (McClain y Naiman 2008, Bogotá-Gregory *et al.* 2020). Los ríos de aguas blancas están bordeados por diversos bosques de llanura aluvial de *várzea* y extensos humedales de praderas flotantes (Wittmann *et al.* 2011, ver la sección 4.2.2.2. a continuación).

Los ríos de aguas claras (como los ríos Tapajós y Xingu) tienen sus cuencas superiores en la región del cerrado del centro de Brasil y drenan el antiguo Escudo Brasileño, que ha sido fuertemente erosionado durante milenios (Sioli 1984). El pH de los ríos de aguas claras varía de ácido a neutro, dependiendo del suelo y el agua apenas lleva sólidos en suspensión y disueltos (Sioli 1984). La transparencia de sus aguas verdosas es alta (100-300 cm), la conductividad eléctrica oscila entre 5-40 $\mu$ S/cm y el pH varía entre 5,5-8 en ríos grandes (Bogotá-Gregory *et al.* 2020).

Los ríos de aguas negras tienen su origen en las tierras bajas, son translúcidos, altos en carbono orgánico disuelto y bajos en nutrientes. Ríos como el Negro en Brasil y Vaupés y Apaporis en Colombia drenan al escudo precámbrico de Guayana, caracterizado por grandes extensiones de arenas blancas (podzoles). La transparencia del agua oscila entre 60 y 400 cm, con baja cantidad de materia en suspensión, pero elevada cantidad de ácidos húmicos (ricos en carbono orgánico disuelto (COD) procedente de la degradación incompleta de la materia vegetal forestal), asignando al agua un color marrón rojizo. Los valores de pH están en el rango de 3,5 a 6 y la conductividad eléctrica varía entre 5 y 20 $\mu$ S/cm (Bogotá-Gregory *et al.* 2020). Los ríos de aguas claras y negras están rodeados por otro tipo de bosque aluvial, el igapó (ver la sección 4.2.2.2. a continuación para obtener una descripción detallada de los humedales de las llanuras aluviales amazónicas).

Sin embargo, muchos ríos y arroyos no encajan fácilmente en estas tres categorías y se consideran de “aguas mixtas”. La mayor variabilidad en la bioquímica del agua resulta de la influencia de afluentes de orden inferior con diferentes propiedades biogeoquímicas del agua, que varían estacionalmente según los niveles de inundación y la conectividad.

Los lagos amazónicos son el resultado de procesos fluviales en depresiones o valles de inundación. Se distinguen cuatro categorías princi-

pales: 1) lagunas en tierras antiguas no relacionadas directamente con sistemas fluviales (p. ej., el Cerro de los Seis Lagos en el norte de la Amazonía), 2) lagunas en valles fluviales y sedimentos cuaternarios (no relacionados con accidentes geográficos: p. ej., estados de Pará y Rondonia), 3) lagos generados por procesos fluviales (p. ej., la Formación Boa Vista en el norte de la Amazonía), y 4) "lagos" de humedales (un mosaico de lagos con una gran diversidad en origen, forma y funcionamiento) (Latrubesse 2012). Dependiendo de los procesos fluviales, se reconocen otros dos grupos: 1) lagunas formadas por el desplazamiento lateral del cauce, en tramos de cauces abandonados y meandros (lagunas o pantanos según el grado de sedimentación) y lagunas que unen las islas de bosque a la llanura aluvial; y 2) lagos generados por accidentes geográficos, como los construidos por procesos de acreción vertical en el canal principal y por inundaciones en la llanura aluvial (p. ej., lagunas cuadradas también influenciadas por la tectónica en el suroccidente de la Amazonía), o por deltas de llanuras aluviales, con diques y valles bloqueados (p. ej., lagos ría).

En ríos serpenteantes, como los que se encuentran en la cuenca amazónica, se forman depósitos de sedimentos ricos en arcilla dentro de las llanuras aluviales. Estos depósitos de arcilla ralentizan el flujo de agua y, por lo tanto, ayudan a disminuir las tasas de migración del canal (aguas arriba y abajo), lo que afecta a la erosionabilidad del banco a gran escala (10–50 km) y la sinuosidad en un 30% (Schwendel *et al.* 2015). El tamaño del grano de los depósitos de sedimentos ricos en arcilla es similar al de los depósitos cercanos a la salida de un lago serpenteante (1,5–3,0 $\mu$ m) y forman tapones de arcilla (Gautier *et al.* 2010). Los meandros abandonados de los ríos se conocen como lagos de captura, que pueden o no recuperar la sinuosidad del río. Sin embargo, mientras las aguas estancadas permanecen, las comunidades de plantas acuáticas sumergidas colonizan rápidamente los lagos de la llanura aluvial, incluyendo especies como *Victoria amazonica*, *Lemna* spp., *Nymphaea gardneriana* y *Eichhornia*

spp., entre otras. Los lagos en meandro de los ríos de aguas negras suelen estar libres de comunidades de plantas acuáticas debido a los bajos niveles de nutrientes.

Pocas áreas dentro de las tierras bajas de la Amazonía están a más de 100 m sobre el río, donde el agua sale a la superficie en forma de una densa red de pequeños arroyos. La mayor parte de la fauna de los arroyos depende de los aportes energéticos del bosque circundante (p. ej., insectos y material vegetal) y gran parte de la flora y la fauna terrestres también dependen de los recursos de los arroyos. Las intrincadas conexiones entre los ecosistemas acuáticos y terrestres continúan a medida que los arroyos se fusionan para formar ríos más grandes. En general, los pequeños arroyos se consideran parte del ecosistema forestal de *terra firme* y albergan una importante biodiversidad acuática (Arbelaez *et al.* 2008). Sin embargo, a medida que forman ríos más grandes, el dosel del bosque ya no es continuo; en cambio, las llanuras aluviales alrededor de los ríos albergan a bosques extensos (ver la sección 4.2.2.2. a continuación) y se diferencian más los ecosistemas terrestres y acuáticos (ver la sección 3.2. a continuación).

### 4.2.2.2. Humedales de agua dulce

Hay varias definiciones de humedales, pero Junk *et al.* (2011, 2014), proponen una definición amplia y simple que establece que “los humedales son ecosistemas en la interfaz entre los ambientes acuáticos y terrestres, con biota adaptada para la vida en el agua o en suelos saturados de agua”. Esfuerzos recientes de mapeo a gran escala han identificado numerosos humedales dominados por la vegetación, en diferentes subcuencas de la cuenca amazónica. Si consideramos pequeños humedales ribereños, sabanas y pastizales anegados, el área estimada cubierta por humedales se extiende a 2,3 millones de km<sup>2</sup> ó el 30% de la cuenca (Junk *et al.* 2011). Los humedales se dividen en dos grupos principales: 1) aquellos con niveles de agua relativamente estables (p. ej., pantanos de palmeras de *Mauritia*

*flexuosa*) y 2) aquellos con niveles oscilantes de agua (p. ej., bosques aluviales, manglares). Algunos de estos humedales están dominados por bosques y ampliamente distribuidos. En cambio, otros son emblemáticos porque representan regiones específicas dentro de la cuenca, como los ecosistemas de sabana en los Llanos de Moxos, ubicados en la cuenca del Madeira en Bolivia; las sabanas bananeras de Brasil, que son pastizales inundados estacionalmente, juncuales y bosques abiertos, entre muchos otros (Castello *et al.* 2012, Figura 4.1). En la cuenca alta del río Negro, los refugios pleistocénicos de sabanas amazónicas y partes del Imeri son considerados centros de endemismo para especies arbóreas de llanura aluvial, como *Mauritia carana*, *Ocotea esmeraldana* y *Vitex calothyrsa* (Junk *et al.* 2010). Todos estos humedales son vitales para apoyar los medios de vida de las comunidades locales.

**Bosque aluvial** Los bosques aluviales estacionales ocupan el segundo lugar en superficie después de los bosques de *terra firme* (0,76 millones de km<sup>2</sup>, 10%) y están sujetos a predecibles y duraderos pulsos de inundación anual (Junk *et al.* 2011; ver también la sección 4.3.2. a continuación). Estos bosques se inundan debido a su ubicación topográfica baja y a sus suelos mal drenados. Las inundaciones pueden durar hasta seis meses y los niveles de agua pueden fluctuar hasta 10 m entre la estación seca y de lluvias (Schöngart y Junk 2007). El momento, la duración y la magnitud son variables en toda la cuenca. Tal variación temporal y espacial es impulsada principalmente por los patrones de circulación del aire y la precipitación de la cabecera modulada por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCI) y la topografía (Siddiqui *et al.* 2021). Aunque estos bosques se inundan anualmente, se distinguen diferentes zonas florísticas, las cuales están influenciadas por el aporte de sedimentos y nutrientes en las aguas de los ríos, los regímenes de inundación y la dinámica hidrogeomórfica (Prance 1979, Wittmann 2010).

**Tabla 4.2** Producción primaria neta (PPN, peso seco) para las poblaciones y comunidades de plantas herbáceas acuáticas más importantes de la várzea de la Amazonía central. La PPN fue medida con diferentes métodos y se supuso que tenía una pérdida mensual entre el 10 y el 25% de la biomasa (Fuente: Piedade *et al.* 2010).

Población/Comunidad	PPN máxima (t.ha <sup>-1</sup> )	Tiempo de producción (meses)
Rodales monoespecíficos de <i>Echinochloa polystachya</i> (Kunth) Hitchcock <sup>1</sup>	100.	12.
Rodales monoespecíficos de <i>Paspalum fasciculatum</i> Willd. <sup>2</sup>	70.	7,7.
Poblaciones mixtas dominadas por <i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Ruudge) Nees <sup>2</sup>	48.	9,5.
Rodales monoespecíficos de <i>Paspalum repens</i> P.J. Bergius <sup>2</sup>	33.	4.
Rodales monoespecíficos de <i>Oryza perennis</i> Moench <sup>2</sup>	27.	4.
Poblaciones mixtas dominadas por <i>Oryza perennis</i> Moench <sup>2</sup>	17,5.	5.

Los bosques aluviales a lo largo de ríos de aguas blancas se conocen como *várzea* en Brasil (o rebalse en Colombia) y representan el tipo de bosque aluvial más extenso de América del Sur, cubriendo aproximadamente 0,46 millones de km<sup>2</sup> de la cuenca amazónica (Junk y Wittmann, 2017). Los bosques de llanuras aluviales de ríos de aguas blancas de la Amazonía contienen alrededor de 1.000 especies de árboles, que los convierte en los bosques de llanuras aluviales más diversos del mundo (Ferreira y Prance 1998; Wittmann *et al.* 2002, 2006). Un número significativo de especies arbóreas está casi completamente restringido a la planicie aluvial (~40% de las especies arbóreas de *várzea* más comunes de la Amazonía central), mientras que solo ~31% de las especies arbóreas en *várzea* se comparten con los bosques de *terra firme* (Wittmann *et al.* 2011). Debido a la afluencia estacional de nutrientes transportados por los ríos de aguas blancas, los bosques de llanura aluvial son eutróficos y altamente productivos (Junk y Piedade 1993), pero la diversidad de flora y fauna es menor que la de los bosques de *terra firme* (Patton *et al.* 2000; Haugaaen y Peres 2005a, b). Esto se debe a la presión selectiva que imponen las inundaciones anuales prolongadas. Debido a su alta productividad, la *várzea* ha sido importante centro de colonización humana que se han intensificado en los últimos treinta años (Piedade *et al.* 2010). Los datos sobre

la productividad de los ecosistemas acuáticos amazónicos son relativamente escasos, pero los disponibles muestran que localmente son posibles valores notablemente altos. Esto probablemente se debe a la combinación del abundante suministro de agua y nutrientes, la insolación y los macrófitos adaptados para ocupar rápidamente la interfaz de agua-aire, cuando las condiciones lo permitan (Tabla 4.2). Los bosques aluviales de Brasil, Perú y Ecuador se caracterizan por la presencia de familias como Fabaceae, Moraceae, Arecaceae, Lecythidaceae y Annonaceae (Nebel *et al.* 2001) y el período de inundación puede variar de 1-2 meses a seis meses. En los bosques de *várzea* de la Amazonía central, las especies arbóreas características incluyen la *Ceiba pentandra*, *Hura crepitans*, *Nectandra amazonum* y *Cecropia* spp. (Worbes 1997). Estas especies representan las especies forestales de secuencia temprana, tienen baja densidad de madera y conforman el proceso de sucesión que se rige por la estacionalidad hidrológica. La densidad de árboles (a 10 cm dap) en *várzea* varía a lo largo de las etapas sucesionales y la posición del gradiente de inundación (es decir, *várzea* alta y baja), con un promedio de 400 a 500 individuos ha<sup>-1</sup> y los valores más altos ocurren en las etapas secundarias tempranas (800–1.000 individuos ha<sup>-1</sup>) (Wittmann *et al.* 2011).

También hay bosques aluviales a lo largo de ríos de aguas negras (Junk *et al.* 2011), llamado *igapó* en Brasil. Los bosques de *igapó* son inundados estacionalmente por ríos de aguas negras (o claras) de hasta 9 m de profundidad y cubren alrededor de 302.000 km<sup>2</sup> (Melack y Hess, 2010; Junk *et al.* 2011). Debido a la falta de nutrientes del suelo, la abundancia de árboles y la biomasa en los bosques de *igapó* es mucho menor que en los bosques de *várzea* y *terra firme* (Ferreira 1997, Junk *et al.* 2015, Wittman y Junk 2017). Montero *et al.* (2014) registraron 6.126 árboles con 243 especies, 136 géneros y 48 familias en 10 hectáreas a lo largo del Río Negro medio. La mayoría de las especies que se encuentran en *igapó* también está en otros ecosistemas, como bosques de *terra firme* y *várzea*, sabana, pantanos o bosques de arena blanca (Junk *et al.* 2015). Entre las hierbas se han documentado 55 especies pertenecientes a 20 familias (Lopes *et al.* 2008); la mayoría de las especies presenta hábito exclusivamente terrestre en el *igapó* y pertenece a dos familias principales: Cyperaceae (45% del total) y Poaceae (7,3%) (Piedade *et al.* 2010).

En general, la comparación entre bosques de *terra firme*, *várzea* e *igapó* muestra diferencias en la riqueza de árboles (Figura 4.4) y tendencias estructurales en el número de individuos. En general, el bosque de *terra firme* presenta mayor densidad y riqueza de árboles grandes (diámetro a la altura del pecho  $\geq 10$  cm), seguido de los bosques de *várzea* e *igapó*.

*Pantanos permanentemente inundados* Las áreas permanentemente inundadas o anegadas (pantanos) ocupan un área pequeña en comparación con otros ecosistemas en la Amazonía (80.000 km<sup>2</sup>, 1%). Las extensas formaciones de palmeras de *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpus bataua* y *Euterpe oleracea* (Arecaceae) son muy características de los pantanos de la Amazonía. Su distribución es azonal pues se encuentran desde la llanura de tierras bajas hasta el piedemonte andino, hasta los 500 m de altitud, siempre asociados a aguas negras muy estancadas (Moraes *et al.* 2020), como en depresiones húmedas permanentes

dentro del paisaje de sabana (*Mauritia flexuosa*) (Junk *et al.* 2010). También existen áreas pantanosas permanentes con plantas enraizadas en canales o depresiones dentro de la llanura aluvial, caracterizadas por especies herbáceas que incluyen *Cyperus giganteum*, *Thalia geniculata*, *Pontederia* spp., *Eichornia* spp., entre otras (Pires y Prance 1985; Beck y Moraes 1997).

*Sabana inundada* Las sabanas estacionalmente inundadas de la llanura aluvial cubren un área de ca. 200.000 km<sup>2</sup> (Pires y Prance 1985) y representan el 6% de las comunidades vegetales inundadas (Meirelles 2006). Se encuentran en el norte (Roraima y Rupununi) y el sur (sabana del Beni) de la Amazonía, a lo largo de los cinturones de cerrado en Brasil y las Guayanas, y tienen una fuerte estacionalidad climática (con varios meses secos) (Junk *et al.* 2011).

Las inundaciones están influenciadas principalmente por las lluvias y el desborde de los ríos durante 3-5 meses al año, pero en cuestión de horas la inundación se filtra y el paisaje vuelve a su estado natural sin agua permanente, excepto en los lugares más bajos y en depresiones vinculadas a los ríos. En las llanuras aluviales de los ríos de aguas blancas predominan las especies de Poaceae (32% del total), seguidas de Cyperaceae (20%) (Junk y Piedade 1993); su contribución en la producción primaria neta (PPN) las convierte en la comunidad más importante de plantas acuáticas (Piedade *et al.* 2010).

Las sabanas y pastizales inundados son ecosistemas muy frágiles. Los procesos de sabanización se están generando por la reducción de los bosques aluviales, debido a diversas dinámicas, como la deforestación y los incendios provocados por severas sequías en regiones mínimamente inundadas. Tales cambios en el ecosistema favorecen a los pastizales y las comunidades acuáticas deterioradas, como se demostró en el Pantanal, que se considera una sabana hiperestacional (Nunes da Cunha y Junk 2004).

**Manglares** Los manglares ocupan áreas relativamente pequeñas en un estrecho cinturón litoral hacia el Océano Atlántico y en el estuario de la Amazonía. Los manglares están sujetos a inundaciones por agua salada o salobre y tienen solo unas pocas especies de árboles, generalmente de estructura uniforme, que no superan los 10 m de altura. Las especies de manglares dominantes (en orden de abundancia) son *Rhizophora mangle* (los nombres comunes son mangle verdadeiro en Brasil, mangle rojo en otros lugares), *Avicennia nitida* y *Laguncularia racemosa* (Pires y Prance 1985, Junk *et al* 2010). Los manglares brasileños se encuentran principalmente a lo largo de las costas de los estados de Amapá, Pará y Maranhão; cubren un área aproximada de 14.000 km<sup>2</sup> (ICMBio 2018). El área de manglares más grande se extiende hacia el sur desde Belém y mide al menos 7.000 km<sup>2</sup> (FAO 2007; Menezes *et al.* 2008). Poco se sabe sobre los humedales a lo largo de la costa norte de Belém. Para Guayana, Huber *et al.* (1995) estimaron que existen alrededor de 900 km<sup>2</sup> de manglares costeros. En áreas con una influencia de agua dulce muy fuerte cerca de la costa atlántica, los bosques de *várzea* pueden reemplazar a los manglares.

### 4.3. Funcionamiento del Ecosistema

#### 4.3.1. Productividad primaria, nutrientes, dinámica forestal y descomposición

##### 4.3.1.1. Ecosistemas terrestres

En la Amazonía, los factores climáticos ejercen la mayor influencia en la producción bruta (GPP) en los ecosistemas terrestres, pero una amplia gama de otros factores relacionados con el suelo, la perturbación del bosque y la composición de especies también influyen para determinar cómo se distribuye el carbono capturado y por cuánto tiempo se almacena en la biomasa leñosa de los árboles y en otros compartimentos del ecosistema. Así, de abajo hacia arriba referidos al balance de carbono y su variación estacional con mediciones intensivas en parcelas de la red GEM (Global Ecosystems Monitoring) (Malhi *et al.*

2021) muestran una variación en GPP entre sitios desde alrededor 33-38 Mg C ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> para bosques más húmedos (en el occidente y el norte) a valores más bajos con 25-30 Mg C ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> en bosques más secos del Escudo Brasileño y la Amazonía central (Malhi *et al* 2015). Sin embargo, la eficiencia en el uso del carbono (CUE), definida como la fracción de carbono fijo que se usa para producir materia vegetal, es decir, PPN dividida por GPP, parece ser menor (0,3–0,4) en sitios más húmedos que en los más estacionales (0,4–0,5). En general, la disminución del GPP en los sitios más secos se compensa con cambios en la CUE y en la asignación, por lo que en estos estudios a menudo no hay una disminución clara en el crecimiento de árboles leñosos hacia partes más estacionales de la Amazonía. Los cambios compensatorios en la CUE y la asignación no relacionados con el clima pueden desacoplar efectivamente la variación espacial en GPP, PPN y el crecimiento leñoso.

Mediciones menos intensivas pero más extensas del crecimiento leñoso y la mortalidad de los árboles (Cuadro 4.1), combinadas con la composición de especies y mediciones del suelo, ayudan a confirmar el papel de los factores no climáticos en cómo se asigna el carbono en los ecosistemas amazónicos. En los extensos inventarios forestales de RAINFOR, la producción de madera sobre el suelo está más estrechamente relacionada con factores edáficos, como las concentraciones de fósforo, que con el clima (p. ej., Quesada *et al.* 2012). Otros factores no climáticos también juegan un papel. Por lo tanto, las altas tasas de mortalidad de los árboles de algunos bosques amazónicos resultan de la perturbación del viento (p. ej., Esquivel Muelbert *et al.* 2020), mientras que la estructura física deficiente y la poca profundidad de las raíces de muchos suelos de la Amazonía occidental (Quesada *et al.* 2012), aseguran que más bosques están naturalmente en estadios de sucesión temprana a intermedia. Estos tienden a producir madera más rápido y pueden tener una mayor eficiencia en el uso del carbono (Rödig *et al.* 2018). Además, la naturaleza de las especies presentes también marca la diferencia; donde la

diversidad filogenética de los árboles es mayor, los bosques tienen mayores niveles de productividad leñosa, incluso teniendo en cuenta el clima covariable y los factores edáficos (de Souza *et al.* 2019). También hay evidencia respecto a que los animales pueden aumentar el ciclo de nutrientes y, posteriormente, la productividad del bosque (p. ej., Sobral *et al.* 2017); es posible que la extinción precolombina de la megafauna amazónica haya tenido un impacto negativo en la productividad al ralentizar la transferencia de nutrientes de las llanuras aluviales más ricas a los bosques de *terra firme* del interior, una función que habrían realizado los grandes herbívoros del pasado (Doughty *et al.* 2016).

¿Qué significa todo esto para la dinámica forestal, la biomasa y el almacenamiento de carbono? Los gráficos de inventario muestran que las diferencias en la biomasa sobre el suelo siguen más de cerca los factores edáficos subyacentes que los climáticos. Las tasas de mortalidad varían mucho a lo largo de la Amazonía, siendo más altas en las regiones occidental y sur, alrededor de 2,2 a 2,8% por año, que en las regiones central norte y oriente, donde es típico 1,1 a 1,5% (Phillips *et al.* 2004, Marimon *et al.* 2014, Esquivel *et al.* 2020). Los bosques de rotación rápida a menudo corresponden a lugares donde los suelos son relativamente ricos químicamente, pero ofrecen un soporte estructural físico deficiente. Asociado con estas altas tasas de mortalidad de árboles a nivel del rodal, está la prevalencia de especies con estrategias de historia de vida de 'vive-rápido-muere-joven', que tienden a favorecer el crecimiento sobre la supervivencia con una menor densidad de madera que almacena menos carbono (Baker *et al.* 2004, ter Steege *et al.* 2006, Honorio Coronado *et al.* 2009, Patiño *et al.* 2009).

Sorprendentemente, la densidad de madera ponderada del área basal en los bosques de rotación lenta del nororiente de la Amazonía es hasta un 50% mayor que en los de rotación rápida en el sur y el occidente (Phillips *et al.* 2019). En resumen, tres décadas de observación cuidadosa en

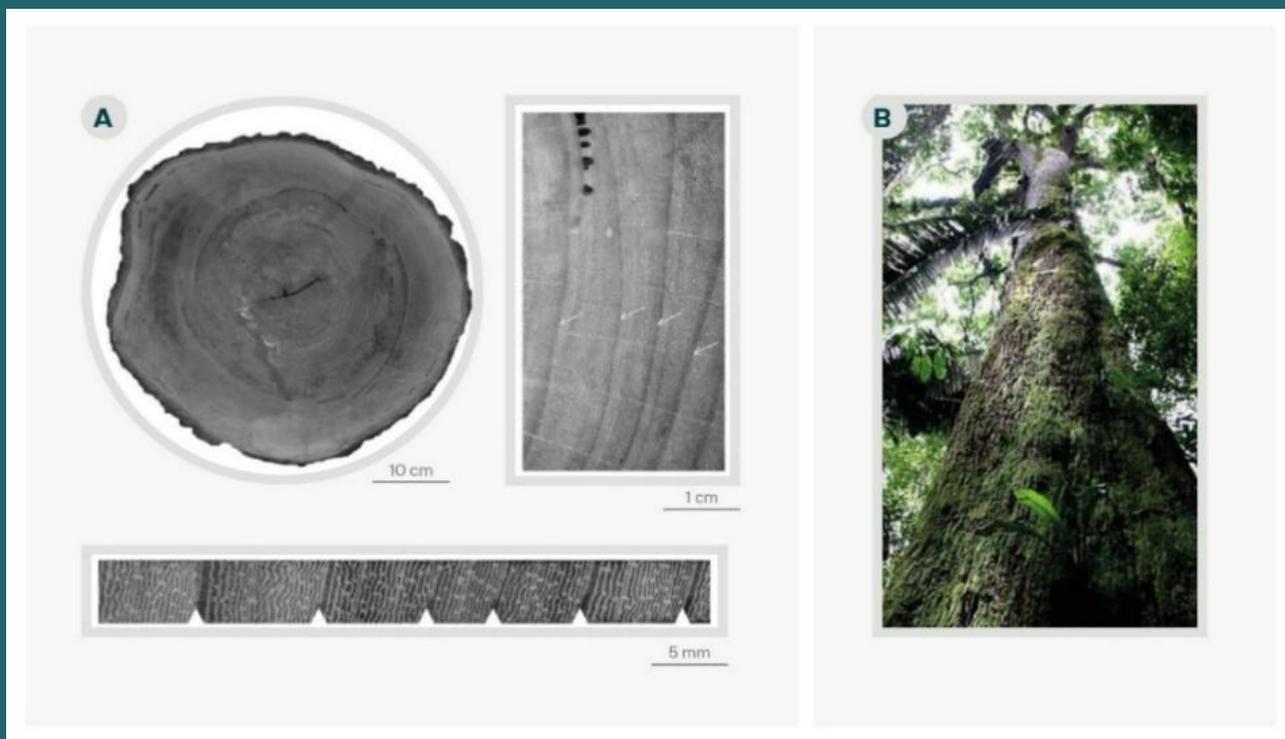
parcelas permanentes muestran que la variación espacial en las reservas y la dinámica de carbono de la biomasa amazónica están impulsadas más por las condiciones del suelo que por el clima y más por la variación espacial en la mortalidad, que en la productividad. Estos hallazgos van en contra del paradigma dominante en los modelos de vegetación de ecosistemas que ha enfatizado el papel del clima y los procesos de *producción* de carbono (GPP, PPN, crecimiento de árboles), en lugar de su rotación y *pérdida* (especialmente la mortalidad), y que a menudo ignoran las restricciones físicas y la composición florística, factores que determinan en gran medida la biomasa forestal amazónica.

Los efectos clave de los suelos en la función del ecosistema amazónico se extienden también a los animales y sus importantes funciones, incluyendo la herbivoría y la dispersión de semillas. Los viajeros del occidente al oriente de la Amazonía a menudo se sorprenden por el nivel notablemente bajo de actividad de insectos, lo que puede hacer que el trabajo de campo sea mucho más cómodo. Esto probablemente refleja controles fundamentales de cationes y otros nutrientes en el metabolismo de los consumidores de animales (p. ej., Kaspari *et al.* 2009), así como los productores de plantas (p. ej., Lloyd *et al.* 2015). En los bosques de arena blanca de la Amazonía, la interacción de los suelos empobrecidos y la herbivoría puede seleccionar la inversión en mecanismos de defensa por parte de las plantas, mientras que en las formaciones forestales con suelos arcillosos se favorecen a las especies que comprometen recursos para un crecimiento rápido (Fine *et al.* 2006). Los animales grandes también responden a los controles del suelo de abajo hacia arriba; por ejemplo, Stevenson *et al.* (2016) encontraron que la abundancia y diversidad de primates neotropicales están controladas en gran medida por la producción de frutas y presentan una biomasa y diversidad mucho mayor en la Amazonía occidental que en los escudos de Guayana y Brasil. Es probable que tales efectos se extiendan a muchos otros grupos de animales, ya que sabemos desde hace más de un tercio de siglo que la producción

**CUADRO 4.1 ¿Cuánto varía la longevidad de las especies amazónicas?**

La edad de los árboles ha sido generalmente inferida con base a las tasas de crecimiento del diámetro del tronco (anillos de crecimiento) (Figura B4.1A), la mortalidad (Condit *et al.* 1995, Shõngart *et al.* 2015) o la datación por radiocarbono (<sup>14</sup>C) (Chambers 1989, Vieira *et al.* 2005). Los valores máximos de longevidad basados en estudios demográficos fueron inferidos en 93 especies de árboles de dosel en la selva tropical de la Amazonía central, considerando la influencia del ciclo de vida, como la densidad de la madera, la forma de crecimiento, la tasa de mortalidad, la tasa de reclutamiento, el diámetro del tronco, el aumento del crecimiento y la densidad poblacional. La longevidad máxima va de 48 años para el árbol pionero *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) a 981 años para el árbol de dosel *Pouteria manaosensis* (Sapotaceae), con un promedio general de  $336 \pm 196$  años (Laurance *et al.* 2004). Estas estimaciones de la edad máxima de los árboles coincidieron con los análisis de las tasas de mortalidad promedio; la longevidad del árbol se correlacionó de manera positiva con la densidad de la madera, el diámetro máximo del tallo y la densidad poblacional, mientras que se relacionó negativamente con las tasas de mortalidad anual, el reclutamiento y el crecimiento; las especies pioneras tuvieron una longevidad mucho más corta que los árboles clímax (Laurance *et al.* 2004).

Los datos sobre la edad de los árboles brindan información importante para la conservación y el manejo forestal sostenible. Los árboles maduros emergentes en la Amazonía central, por ejemplo, representan un componente clave del presupuesto de carbono del bosque, ya que alrededor del 50% de la biomasa aérea



**Figura B4.1** (A) Disco de tallo y anillos del árbol de *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae) de un árbol de plantación en Manaus. Los anillos de los árboles se definen por un patrón alternativo de fibra (tejido oscuro) y parénquima (tejido claro) (Shongart *et al.* 2015, ©Wiley). (B) *Bertholletia excelsa* alcanza árboles de 50 metros de altura en bosques de terra firme y 400 años de edad (© WWF-Brasil / Clóvis Miranda).

se retiene en menos del 10% de los árboles más grandes (Chambers *et al.* 1989). El tiempo requerido para que un árbol alcance cierto diámetro varía con tasas de crecimiento radiales, con la actividad cambial influenciada por las condiciones abióticas del sitio y la precipitación que limita el agua en la estación seca (Worbes 1999). *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae), un árbol de 50 m de altura, puede tener 400 años y un diámetro de 150 cm (Figura B4.1). Como el crecimiento es mayor en condiciones de luz favorables (p. ej., bajo claros del dosel), un árbol de 10 cm de diámetro puede tener una edad que varía de 13 a 50 años (Shöngart *et al.* 2015). El árbol tolerante a las inundaciones *Calophyllum brasiliense* (Calophyllaceae) puede alcanzar una edad máxima de 490 años en una llanura aluvial de aguas negras. En condiciones de anegamiento permanente, la longevidad se reduce a 72 y 134 años. Como consecuencia, para alcanzar el límite de corte de 50 cm de diámetro basado en las normas de manejo forestal en la Amazonía brasileña, *C. brasiliense* pasaría 70 años en las llanuras aluviales de ríos con aguas blancas, pero 400 años en las llanuras aluviales de aguas negras (Rosa *et al.* 2017), lo que sugiere que se necesita tala orientada al crecimiento, específica del hábitat para garantizar la conservación de las especies (Schöngart 2008).

La relación entre las tasas de crecimiento radial y la precipitación en la llanura aluvial amazónica permite estimar el efecto de la variabilidad climática inducida por el fenómeno de El Niño con la dinámica de los bosques. Los eventos de baja precipitación influenciados por El Niño (ver el Capítulo 22) están relacionados con mayores períodos de crecimiento en las especies longevas de madera dura (143 a 289 años) *Pirranhea trifoliata* Baill. (Picrodendraceae). A diferencia de los bosques de *terra firme*, la influencia de la sequía en las tasas de crecimiento de los árboles de las llanuras aluviales puede aumentar la absorción de carbono, compensando parcialmente el carbono emitido por los bosques de *terra firme* durante los períodos de El Niño (Shongart *et al.* 2004). Los esfuerzos para determinar la edad y la tasa de crecimiento de los árboles tropicales en condiciones aluviales y no aluviales, y la influencia del clima y las condiciones del suelo en los patrones de crecimiento, son esenciales para orientar el uso racional y la conservación a largo plazo (Vetter y Botosso 1989, Shöngart *et al.* 2008).

de flores y frutos en el neotrópico está estrechamente relacionada con el estado nutricional del suelo (Gentry y Emmons 1987).

Finalmente, notamos que el clima afecta a las tasas de producción de madera y claramente tiene consecuencias para el almacenamiento de carbono forestal y la biodiversidad. Tanto a nivel mundial como en la Amazonía, la producción leñosa se suprime en los climas forestales tropicales estacionales más extremos con temperaturas máximas altas y frente a déficits hídricos estacionales elevados (Sullivan *et al.* 2020). Esto significa que algunos bosques amazónicos ya se encuentran en los límites climáticos capaces de sustentar ecosistemas forestales productivos. Como consecuencia, en algunos de los bosques tropicales que más se han calentado y secado, el sumidero de carbono a largo plazo de un bosque maduro parece haberse debilitado recientemente

(Hubau *et al.* 2020). En la Amazonía también sabemos por las parcelas a largo plazo de RAINFOR que la composición del bosque está siendo afectada por sequías recientes, con un aumento de la mortalidad de géneros relacionados con la humedad en lugares donde se ha intensificado más la estación seca (Esquivel Muelbert *et al.* 2019). Sin embargo, no todos los bosques amazónicos parecen estar tan afectados, con grandes áreas con niveles freáticos poco profundos en la Amazonía central y occidental potencialmente inmunizados contra la sequía a través de los suministros locales de agua, en algunos casos incluso frente al aumento en el crecimiento y las reservas de carbono durante la sequía reciente (Sousa *et al.* 2020). Las áreas clave de incertidumbre científica incluyen la medida en cómo el cambio climático reciente realmente ha causado la desaceleración en el sumidero de carbono de la biomasa amazónica intacta (Brienen *et al.* 2015); y si

pronto podría revertirse con los bosques amazónicos intactos restantes, convirtiéndose en una fuente neta de carbono bajo un mayor calentamiento, como algunos han predicho (p. ej., Hubau *et al.* 2020, Sullivan *et al.* 2020). Alternativamente, los bosques pueden resultar más resistentes al cambio climático de lo esperado, especialmente si las capas freáticas poco profundas, los climas más húmedos y la rica biodiversidad de muchos bosques amazónicos, especialmente en el occidente, ayudan a evitar que grandes regiones de la Amazonía se conviertan en una fuente neta de carbono. Será crítico, por supuesto, para el destino del sumidero forestal intacto si los bosques sobreviven. Un análisis reciente muestra que en partes de la Amazonía oriental, la pérdida de carbono por la deforestación y la degradación ya supera al sumidero en las tierras forestales restantes (Gatti *et al.* 2021).

Para completar nuestra imagen de la dinámica forestal, necesitamos comprender la descomposición de la materia orgánica muerta como un proceso biogeoquímico fundamental, tanto a través de su papel en el ciclo del carbono (C) forestal y, quizás más importante, mediante su papel en el reciclaje de nutrientes al suelo y a las comunidades de plantas. Cualquier cambio en los procesos de descomposición tendrá un profundo impacto en la tasa y el patrón del ciclo de nutrientes y, por lo tanto, en la dinámica de la comunidad de plantas y animales del bosque. En los gradientes de elevación en la interfase Andes-Amazonas en Perú, la temperatura es la variable que mejor explica las variaciones en las tasas de descomposición de la hojarasca (Salinas *et al.* 2011). Pinto *et al.* (2018) indican que, como efecto del cambio global, se anticipan aumentos en la temperatura y duración de la estación seca para el sur de la cuenca amazónica y el Pantanal (Gatti, *et al.* 2014; Junk 2013), por lo que es probable que induzcan cambios en las tasas y patrones de descomposición. Además, las características fisiológicas, morfológicas y bioquímicas de las especies de árboles amazónicos (sus rasgos funcionales) juegan un papel importante en su descomposición. El tipo de especie tiene una gran influencia en la

tasa de descomposición ( $k$ ) (Hättenschwiler *et al.* 2011), muy probablemente a través de su influencia en la densidad de la madera y la calidad y morfología de la hoja. Por ejemplo, la influencia de la anatomía foliar se manifiesta principalmente a través del grosor del parénquima esponjoso, que influye fuertemente en la capacidad de retención de humedad, lo que a su vez explica en gran medida el contenido de humedad observado en las hojas.

### 4.3.1.2. Ecosistemas de agua dulce

Al igual que con los ecosistemas terrestres, las funciones de los acuáticos comprenden actividades bioquímicas de productividad (plantas y algas), descomposición de materia orgánica muerta y procesos relacionados con el flujo de energía y reciclaje de nutrientes (Morris 2010). Estas funciones afectan y son afectadas por las interacciones entre los organismos vivos y, en consecuencia, sustentan la biodiversidad y el bienestar humano. Sin embargo, a diferencia de los ecosistemas terrestres, el flujo de agua hace que los ecosistemas acuáticos sean muy dinámicos tanto en el espacio como en el tiempo. Esto se debe a las condiciones físicas cambiantes y los componentes bióticos a lo largo de los cauces de los arroyos y ríos, desde la cabecera hasta la confluencia aguas abajo con otros ríos o el mar, así como la influencia de la precipitación en el caudal de los arroyos.

El flujo de energía y el reciclaje de nutrientes son excelentes ejemplos de la naturaleza dinámica de los ecosistemas acuáticos y la Amazonía no es una excepción. Las cabeceras de los arroyos y los bosques reciben sombra de la vegetación, lo que inhibe el crecimiento de algas, un productor de energía clave en los ecosistemas acuáticos. En cambio, la vegetación ribereña subsidia las redes alimentarias acuáticas que están dominadas por invertebrados trituradores y bacterias descomponedoras que ayudan a reciclar los nutrientes (Vannote *et al.* 1980). Los nutrientes viajan aguas abajo en forma de espiral y, a medida que el ancho del cauce del río se expande, el crecimiento

de las algas ya no está limitado por la sombra (Vannote *et al.* 1980). La falta de nutrientes disueltos limita la producción de algas en ríos pobres en nutrientes, como los de aguas claras y negras de la Amazonía, mientras que la acidez y la baja penetración de la luz en aguas oscuras limitan aún más la productividad en los ríos de aguas negras. En ríos turbios de aguas blancas, la penetración de la luz también es un factor limitante para el crecimiento de algas (Moreira-Turcq *et al.* 2003; Dustan 2009). Al conectar los ríos con los hábitats de las llanuras aluviales, el *pulso de inundación* brinda un mecanismo para compensar la productividad limitada de algas *in situ* mediante la reposición de nutrientes durante la inundación anual (Junk y Wantzen 2003, ver la sección 4.3.2 a continuación).

Algunos humedales contribuyen al almacenamiento de carbono a escala global debido a la acumulación extensa y profunda de depósitos subterráneos de turba. La turba es un tipo de suelo con una capa superior compuesta por al menos un 50% de material orgánico descompuesto o semidescompuesto (es decir, un 29% de contenido de carbono), que se extiende por lo menos a 30 cm de profundidad (Gumbricht *et al.* 2017). Varios factores son esenciales para determinar la ubicación de los ecosistemas de turberas, incluyendo alta precipitación, frecuentes inundaciones, baja frecuencia de sequías e incendios, y una topografía baja que crea condiciones anóxicas y de anegamiento para la acumulación de turba (Draper *et al.* 2014). Los ecosistemas de turberas también están influenciados por diferentes tipos de aguas, con un gradiente de contenido de nutrientes. Pueden ser pantanos ombrotáficos pobres en nutrientes si están dominados por agua atmosférica o pueden ser ricos en nutrientes al estar influenciados por los ríos (Lähteenoja y Page 2011). Por ejemplo, en la cuenca del antepaís Pastaza-Marañón ubicada en la Amazonía occidental en Perú, un área de  $35.600 \pm 2.133 \text{ km}^2$  contiene  $3,14 (0,44-8,15) \text{ Pg C}$  en los pantanos de palmeras. Al mismo tiempo, los bosques polares de turberas representan el ecosistema más denso en carbono ( $1391 \pm 710$

$\text{Mg C ha}^{-1}$ ) en la Amazonía (Draper *et al.* 2014). Nuestro conocimiento aquí es incompleto y la turba puede extenderse hasta 9 m de profundidad (Householder *et al.* 2012). El trabajo de campo intensivo reciente reveló un 61% más de área de bosque polar de turberas en el norte de Perú de lo que se pensaba inicialmente (Coronado *et al.* 2021, Honorio *et al.* 2021). Debido a que los ecosistemas de turberas funcionan como sumideros de carbono, juegan un papel crucial en el mantenimiento del equilibrio natural del ciclo del carbono, modulando el calentamiento global. Modelos recientes estiman que el 38% de los humedales amazónicos forma depósitos de turba; sin embargo, la falta de datos climáticos necesarios para construir modelos hidrológicos dificulta la cuantificación de la verdadera extensión de los ecosistemas de turberas dentro de la cuenca amazónica y, por lo tanto, la importancia de la región en los balances globales de gases de efecto invernadero (Gumbricht *et al.* 2017).

### 4.3.2. El pulso de inundación y la zona de transición acuática-terrestre

La variación en el flujo y la profundidad del agua está impulsada por los patrones de precipitación regionales y locales que, junto con las variaciones en el orden, la latitud y la elevación de las corrientes a lo largo de la enorme cuenca amazónica, crean característicos regímenes de flujo (Goulding *et al.* 2003, Siddiqui *et al.* 2021). En una clasificación reciente, Siddiqui *et al.* (2021) identificaron 6-7 regímenes de flujo basados en una combinación de características hidrológicas que incluyen el momento de la temporada de lluvias, la magnitud del cambio en el caudal y el número de veces que el caudal cambia de aumento a caída en un año. El momento del flujo máximo, por ejemplo, cambia espacialmente a lo largo de la cuenca amazónica, con inundaciones máximas que ocurren en febrero-marzo en los afluentes del sur y de junio a julio en los del norte. La magnitud del cambio en el flujo de la corriente aumenta en las áreas de menor altitud, mientras que, al mismo tiempo, la frecuencia se reduce a un solo episodio de inundación mayor. Las

lluvias en las cabeceras de los ríos andinos provocan un pulso de inundación que viaja aguas abajo y conduce a un ciclo hidrológico anual predecible con distintos períodos de nivel del agua (ascendente, creciente, descendente y seco) e inundaciones de larga duración (4-15 m en profundidad y semanas a meses de duración) en llanuras aluviales de ríos de tierras bajas ( $\leq 500$  m). Este pulso de inundación impulsa múltiples procesos físicos, biológicos y ecológicos en la cuenca amazónica, desde el transporte de sedimentos hasta la migración de peces. Además, el pulso de inundación transforma drásticamente el paisaje de los ríos de las tierras bajas al crear una zona de transición acuática-terrestre (ATTZ) que permite el movimiento de nutrientes y organismos entre los canales de los ríos y los hábitats de las llanuras aluviales (Junk y Wantzen 2003).

Las interacciones entre los componentes terrestres y acuáticos se encuentran entre los procesos más importantes de los ecosistemas amazónicos. Los humedales de planicies aluviales controlados por el pulso de inundación estacional de los ríos de aguas blancas son probablemente los ejemplos mejor documentados de la importancia de la ATTZ en la cuenca amazónica (Junk 1984). Estas llanuras aluviales amazónicas, que se encuentran entre los sistemas naturales más productivos de la Tierra, se originan a partir de la acumulación de grandes cargas de sedimentos provenientes de los Andes, alimentadas por los nutrientes asociados (Junk 1984; Melack y Forsberg 2001; McClain y Naiman 2008). Las complejas comunidades de macrófitos y bosques de las llanuras aluviales se han adaptado a estos flujos de sedimentos estacionales y a los intercambios laterales durante todo el año entre el cauce principal de los ríos y sus llanuras aluviales.

La producción primaria terrestre, la materia orgánica y los nutrientes capturados cuando las aguas de inundación invaden las llanuras aluviales son descompuestas o consumidas por organismos, convirtiéndose en la base de la cadena alimenticia acuática (Junk 1984; Melack y Forsberg 2001). Parte de esta productividad regresa

al cauce principal del río a través de los numerosos organismos que se mueven entre las llanuras aluviales y el río, incluyendo un gran número de peces durante las migraciones anuales masivas (Goulding 1980, 1993). Las llanuras aluviales juegan un papel crucial como áreas de alimentación y crianza para muchos peces (Lima y Araujo-Lima 2004; Castello *et al.* 2015, 2019). Por ejemplo, la mayoría de los peces comercialmente importantes que sustentan grandes pesquerías en la cuenca amazónica corresponde a detritívoros, herbívoros y omnívoros que realizan migraciones laterales anuales hacia los hábitats de llanuras aluviales de aguas blancas que contribuyen en gran medida a su productividad (Junk *et al.* 1984; Bayley y Petrere 1989; Bayley 1995; Goulding *et al.* 1996, 2019; Isaac *et al.* 2016). En los lagos de llanuras aluviales conectados a ríos de aguas blancas, la falta de corriente permite el asentamiento de sedimentos y una mayor transparencia del agua, lo que facilita el crecimiento del fitoplancton y alimenta una red alimenticia basada en el zooplancton. Por lo tanto, los lagos de llanura aluvial juegan un papel clave como criaderos y lugares de alimentación para peces juveniles de valor comercial (Oliveira 2006). El consenso actual entre los investigadores es que una mezcla de carbono generada en hábitats de llanuras aluviales estacionalmente disponibles por algas, vegetación forestal y plantas acuáticas juega un papel fundamental en el subsidio de redes alimentarias acuáticas y pesquerías comerciales en toda la Amazonía (Benedicto-Cecilio *et al.* 2000; Santos *et al.* 2017; Correa y Winemiller 2018).

Las migraciones anuales masivas de peces transfieren una pequeña porción de energía y nutrientes derivados de los Andes desde las llanuras aluviales de aguas blancas a los afluentes de aguas claras o negras pobres en nutrientes (ver detalles a continuación). Otra ilustración perfecta de las interacciones ecológicas íntimas entre los sistemas acuáticos y terrestres es la antigua coevolución y coadaptación mutuamente beneficiosas entre árboles y peces en las llanuras aluviales amazónicas. La mayoría de las especies de

árboles produce frutos durante la temporada de aguas altas, cuando los peces invaden el bosque inundado (Ferreira *et al.* 2010; Hawes y Peres 2016). Cientos de especies de peces han desarrollado hábitos frugívoros y pueden haber sido los primeros vertebrados dispersores de semillas en la Amazonía (Goulding 1980; Correa y Winemiller 2014; Correa *et al.* 2015a). Comen frutos que caen al agua de los árboles y dispersan sus semillas a larga distancia, mejorando su germinación y contribuyendo así al mantenimiento del bosque inundado en la llanura aluvial (Goulding 1980; Kubitzki y Ziburski 1994; Waldhoff *et al.* 1996; Correa *et al.* 2015a, b). Además de frutos, los peces también consumen grandes cantidades de invertebrados que realizan migraciones verticales hacia el dosel del bosque durante la temporada de la inundación. El consumo de insectos comedores de hojas e invertebrados carnívoros que, a su vez, depredan a los insectos comedores de hojas crea un vínculo de alimentación indirecto entre los peces y los árboles. Ya sea directa o indirectamente, los bosques aluviales brindan un subsidio terrestre crítico para los peces ribereños, particularmente en ríos de aguas claras o negras pobres en nutrientes (Correa y Winemiller 2018).

El pulso de inundación influye en múltiples aspectos de las estrategias reproductivas de los peces, incluyendo la fecundidad (número de huevos), la edad de la primera reproducción, el número de episodios reproductivos por año y el cuidado parental (Tedesco *et al.* 2008). Como resultado, los cambios en los niveles del agua afectan a las especies de peces de distinta manera y el rendimiento de la pesca puede retrasarse de 2 a 3 años. El pulso de inundación también afecta a los patrones de movimiento de los animales terrestres entre la llanura aluvial y los bosques adyacentes de *terra firme*. Durante el período de inundación, los abundantes frutos atraen a monos frugívoros hacia los bosques aluviales, mientras que los martin pescadores siguen el movimiento de los peces hacia el interior de los bosques inundados. Durante el período seco, la germinación de las plántulas impulsa el movimiento

de animales terrestres hacia los bosques aluviales, mientras que los colibríes aprovechan la sincronización en la producción de flores (Haugaaen y Peres 2007, Beja *et al.* 2009). Además, las inundaciones aumentan la heterogeneidad del hábitat en los bosques de llanura aluvial, lo que influye en la formación de comunidades únicas de aves, murciélagos y anfibios que no se encuentran en los bosques adyacentes de *terra firme* (Beja *et al.* 2009; Pereira *et al.* 2009; Ramalho *et al.* 2018).

### 4.4. Conclusiones

La región biogeográfica de la Amazonía cubre ~7 millones de km<sup>2</sup>, de los cuales 5.79 millones de km<sup>2</sup> son bosques tropicales de tierras bajas. Hemos demostrado que, además del clima, el suelo tiene una poderosa influencia en la riqueza y composición de especies y en la función del bosque. Basándose principalmente en la edad geológica del material original y los nutrientes del suelo, la Amazonía se puede dividir en términos generales en seis regiones (Figura 4.3).

La riqueza total de especies de la Amazonía todavía está siendo activamente debatida. Una estimación bien fundamentada de árboles (diámetro >10 cm) es de 16.000, de los cuales ~10.000 han sido recolectados. Las estimaciones de la flora total oscilan entre 15.000 y 55.000. Como en otras áreas tropicales, las Fabaceae es la más abundante y rica en especies de todos los grupos de plantas leñosas. América del Sur y la Amazonía también son reconocidas por su gran abundancia y riqueza de especies de palmeras.

La región amazónica posee el sistema de humedales tropicales más grande de la Tierra, hospeda al 15% de todas las especies de peces conocidas (ver el Capítulo 3; Jézéquel *et al.* 2020).

Sus ríos se clasifican como de aguas blancas (ríos que transportan sedimentos de los Andes); aguas claras (drenando las dos áreas del escudo); y aguas negras (drenando las áreas de arena blanca). La clasificación de aguas determina el tipo de bosque a lo largo de los ríos, con bosques

de *igapó* que crecen en llanuras aluviales de aguas negras y claras pobres en sedimentos, y bosques de llanuras aluviales de *várzea* en aguas blancas, ricas en sedimentos. Las características fisicoquímicas de los diferentes tipos de aguas, en particular la conductividad eléctrica y la turbidez son factores importantes que moldean las comunidades de peces en los ríos y las llanuras aluviales asociadas. El pulso de inundación provoca períodos marcados de inundaciones y sequías, que impulsan procesos físicos, biológicos y ecológicos desde el transporte de sedimentos hasta la migración de peces y junto con los gradientes altitudinales en la llanura aluvial son factores que favorecen el mantenimiento de diversas comunidades vegetales. Los humedales de aguas blancas son probablemente los ejemplos mejor documentados de la importancia de la zona de transición acuática-terrestre y se encuentran entre los sistemas más productivos del planeta.

La variación en la productividad primaria bruta entre sitios forestales varía de 33 a 38 Mg C ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> para bosques más húmedos (en el occidente y el norte) a valores más bajos de 25 a 30 Mg C ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> en bosques más secos del Escudo Brasileño y la Amazonía central. Esto también es impulsado en parte por las características del suelo. Sin embargo, el clima también afecta la tasa de producción de madera y el clima de referencia predominante tiene consecuencias para el almacenamiento de carbono forestal y la biodiversidad. Tanto a nivel mundial como en la Amazonía, la producción de madera se suprime en los climas de bosques tropicales estacionales más extremos con temperaturas máximas altas y déficits hídricos estacionales. Esto significa que algunos bosques amazónicos ya se encuentran en los límites climáticos capaces de sostener ecosistemas de bosques tropicales productivos. Un aumento en el calentamiento o sequías en la Amazonía aumenta el riesgo de llevar a las especies de árboles más allá de los umbrales fisiológicos críticos.

### 4.5. Recomendaciones

- Documentar las redes ecológicas y sus implicaciones para el mantenimiento de estos ecosistemas a largo plazo para comprender las relaciones ecológicas y evolutivas asombrosas entre las especies y los ecosistemas.
- Las iniciativas de conservación deben proteger no solo los bosques, sino también todas las especies animales y plantas que se encuentran dentro de ellos para garantizar el funcionamiento ecológico. Es necesario proteger grandes áreas individuales de bosques, sabanas y ecosistemas acuáticos para establecer iniciativas de conservación a gran escala y a nivel del paisaje, mantener áreas centrales y brindar seguridad para la supervivencia de especies de amplia distribución, especies migratorias e innumerables especies menos abundantes, especies con distribuciones irregulares y toda la gama de rasgos funcionales.
- Mantener la conectividad de los ecosistemas y paisajes desde los Andes hasta la región amazónica, así como la interacción entre ambientes terrestres y acuáticos. Esto es vital para asegurar que la diversidad y los procesos amazónicos puedan sostenerse.
- Garantizar que las grandes áreas y conectadas que atraviesan los gradientes climáticos estén protegidas. Conectar los bosques amazónicos y andinos es especialmente esencial para garantizar que las funciones de los bosques se mantengan en un clima cambiante y que las especies amazónicas tengan alguna posibilidad de seguir de cerca el cambio climático en el espacio.

### 4.6. Referencias

- Ab'Saber AN. 1988. O Pantanal Mato-Grossense e a teoria dos refúgios e redutos. *Rev Bras Geogr* **50**: 57.
- Adeney JM, Christensen NL, Vicentini A, and Cohn-Haft M. 2016. White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica* **48**: 7–23.
- Allan E, Manning P, Alt F, *et al.* 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecol Lett* **18**: 834–43.
- Álvarez Alonso J, Metz MR, and Fine PVA. 2013. Habitat

- Specialization by Birds in Western Amazonian White-sand Forests. *Biotropica* **45**: 365–72.
- Amaral IL do, Matos FDA, and Lima J. 2000. Composição florística e parâmetros estruturais de um hectare de floresta densa de terra firme no rio Uatumã, Amazônia, Brasil. *Acta Amaz* **30**: 377.
- Amazon Tree Diversity Network. 2021. Amazon Tree Diversity Network <http://atdn.myspecies.info>. Viewed
- Arbeláez F, Duivenvoorden JF, and Maldonado-Ocampo JA. 2008. Geological differentiation explains diversity and composition of fish communities in upland streams in the southern Amazon of Colombia. *J Trop Ecol* **24**: 505–15.
- Arroyo-Kalin M. 2010. The Amazonian formative: crop domestication and anthropogenic soils. *Diversity* **2**: 473–504.
- Arroyo-Kalin M. 2012. Slash-burn-and-churn: Landscape history and crop cultivation in pre-Columbian Amazonia. *Quat Int* **249**: 4–18.
- Avissar R and Werth D. 2005. Global hydroclimatological teleconnections resulting from tropical deforestation. *J Hydrometeorol* **6**: 134–45.
- Baker TR, Phillips OL, Malhi Y, et al. 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob Chang Biol* **10**: 545–62.
- Bala G, Caldeira K, Wickett M, et al. 2007. Combined climate and carbon-cycle effects of large-scale deforestation. *Proc Natl Acad Sci* **104**: 6550–5.
- Bayley PB. 1995. Understanding Large River: Floodplain Ecosystems. *Bioscience* **45**: 153–8.
- Bayley PB and Petrere Jr M. 1989. Amazon fisheries: assessment methods, current status and management options. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci Spec Can des Sci halieutiques Aquat* **1989**.
- Beck SG, Moraes R M, Davis SD, et al. 1997. Llanos de Mojos Region, Bolivia. *Centers plant Divers a Guid Stratag their Conserv* **3**: 421–5.
- Beja P, Santos CD, Santana J, et al. 2010. Seasonal patterns of spatial variation in understory bird assemblages across a mosaic of flooded and unflooded Amazonian forests. *Biodivers Conserv* **19**: 129–52.
- Benedito-Cecilio E, Araujo-lima CARM, Forsberg BR, et al. 2000. Carbon sources of Amazonian fisheries. *Fish Manag Ecol* **7**: 305–15.
- Bentos TV, Nascimento HEM, Anjos Vizcarra M dos, and Williamson GB. 2017. Effects of lightgaps and topography on Amazon secondary forest: Changes in species richness and community composition. *For Ecol Manage* **396**: 124–31.
- Berner RA and Rao J-L. 1994. Phosphorus in sediments of the Amazon River and estuary: Implications for the global flux of phosphorus to the sea. *Geochim Cosmochim Acta* **58**: 2333–9.
- Bodmer R, Mayor P, Antunez M, et al. 2018. Major shifts in Amazon wildlife populations from recent intensification of floods and drought. *Conserv Biol* **32**: 333–44.
- Bogotá-Gregory JD, Lima FCT, Correa SB, et al. 2020. Biogeochemical water type influences community composition, species richness, and biomass in megadiverse Amazonian fish assemblages. *Sci Rep* **10**: 1–15.
- Brando PM, Paolucci L, Ummenhofer CC, et al. 2019. Droughts, Wildfires, and Forest Carbon Cycling: A Pantropical Synthesis. *Annu Rev Earth Planet Sci* **47**: 555–81.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, et al. 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344–8.
- Bush MB, Hanselman JA, and Hooghiemstra H. 2007. Andean montane forests and climate change. In: Tropical rainforest responses to climatic change. Springer.
- Camargo PB, Salomão R de P, Trumbore S, and Martinelli LA. 1994. How old are large Brazil-nut trees (*Bertholletia excelsa*) in the Amazon? *Sci Agric* **51**: 389–91.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**: 59–67.
- Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, et al. 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 10695–700.
- Castello L, Bayley PB, Fabrè NN, and Batista VS. 2019. Flooding effects on abundance of an exploited, long-lived fish population in river-floodplains of the Amazon. *Rev Fish Biol Fish* **29**: 487–500.
- Castello L, Isaac VJ, and Thapa R. 2015. Flood pulse effects on multispecies fishery yields in the Lower Amazon. *R Soc open Sci* **2**: 150299.
- Castello L and Macedo MN. 2016. Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Glob Chang Biol* **22**: 990–1007.
- Castello L, McGrath DG, Hess LL, et al. 2012. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conserv Lett* **6**: 217–29.
- Chambers JQ, Higuchi N, and Schimel JP. 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature* **391**: 135–6.
- Chase EM and Sayles FL. 1980. Phosphorus in suspended sediments of the Amazon River. *Estuar Coast Mar Sci* **11**: 383–91.
- Chave J, Navarrete D, Almeida S, et al. 2010. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences* **7**: 43–55.
- Churchill SP, Balslev Forero HE, and Luteyn JL (Eds). 1995. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. New York: New York Botanical Garden.
- Clement C, Cristo-Araújo M De, Coppens D'Eeckenbrugge G, et al. 2010. Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. *Diversity* **2**: 72–106.
- Coe MT, Costa MH, and Howard EA. 2008. Simulating the surface waters of the Amazon River basin: impacts of new river geomorphic and flow parameterizations. *Hydrol Process An Int J* **22**: 2542–53.
- Comer PJ, Hak JC, Josse C, and Smyth R. 2020. Long-term loss in extent and current protection of terrestrial ecosystem diversity in the temperate and tropical Americas (SP Aldrich, Ed). *PLoS One* **15**: e0234960.
- Condit R, Hubbell SP, and Foster RB. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecol Monogr* **65**: 419–39.
- Constantine JA, Dunne T, Ahmed J, et al. 2014. Sediment supply as a driver of river meandering and floodplain evolution in the Amazon Basin. *Nat Geosci* **7**: 899–903.
- Coronado EHN, Hastie A, Reyna J, et al. 2021. Intensive field sampling increases the known extent of carbon-rich

- Amazonian peatland pole forests. *Environ Res Lett* **16**: 74048.
- Correa SB, Araujo JK, Penha JMF, *et al.* 2015. Overfishing disrupts an ancient mutualism between frugivorous fishes and plants in Neotropical wetlands. *Biol Conserv* **191**: 159–67.
- Correa SB, Costa-Pereira R, Fleming T, *et al.* 2015. Neotropical fish-fruit interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biol Rev* **90**: 1263–78.
- Correa SB, Oliveira PC de, Cunha C da, *et al.* 2018. Water and fish select for fleshy fruits in tropical wetland forests. *Biotropica* **50**: 312–8.
- Correa SB and Winemiller K. 2018. Terrestrial-aquatic trophic linkages support fish production in a tropical oligotrophic river. *Oecologia* **186**: 1069–78.
- Correa SB and Winemiller KO. 2014. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* **95**: 210–24.
- Crowther TW, Glick HB, Covey KR, *et al.* 2015. Mapping tree density at a global scale. *Nature* **525**: 201–5.
- Daily GC. 1997. Nature's services: societal dependence on natural ecosystems. In: Yale University Press.
- D'Almeida C, Vörösmarty CJ, Hurtt GC, *et al.* 2007. The effects of deforestation on the hydrological cycle in Amazonia: a review on scale and resolution. *Int J Climatol* **27**: 633–47.
- Souza FC de, Dexter KG, Phillips OL, *et al.* 2019. Evolutionary diversity is associated with wood productivity in Amazonian forests. *Nat Ecol Evol* **3**: 1754–61.
- Aguila-Pasquel J del, Doughty CE, Metcalfe DB, *et al.* 2014. The seasonal cycle of productivity, metabolism and carbon dynamics in a wet aseasonal forest in north-west Amazonia (Iquitos, Peru). *Plant Ecol & Divers* **7**: 71–83.
- Dirzo R and Raven PH. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu Rev Environ Resour* **28**: 137–67.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, *et al.* 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**: 401–6.
- Doughty CE, Roman J, Faurby S, *et al.* 2016. Global nutrient transport in a world of giants. *Proc Natl Acad Sci* **113**: 868–73.
- Draper FC, Costa FRC, Arellano G, *et al.* 2021. Amazon tree dominance across forest strata. *Nat Ecol Evol* **5**: 757–67.
- Draper FC, Roucoux KH, Lawson IT, *et al.* 2014. The distribution and amount of carbon in the largest peatland complex in Amazonia. *Environ Res Lett* **9**: 124017.
- Dustan P. 2009. Terrestrial limitation of Amazon River productivity: Why the Amazon River is not green. *Ecol Res* **11**: 421–32.
- Eden MJ, Bray W, Herrera L, and McEwan C. 1984. Terra preta soils and their archaeological context in the Caquetá basin of southeast Colombia. *Am Antiq*: 125–40.
- Encalada AC, Flecker AS, Poff NL, *et al.* 2019. A global perspective on tropical montane rivers. *Science* **365**: 1124–9.
- Endo W, Peres CA, and Haugaasen T. 2016. Flood pulse dynamics affects exploitation of both aquatic and terrestrial prey by Amazonian floodplain settlements. *Biol Conserv* **201**: 129–36.
- Espinoza Villar JC, Ronchail J, Guyot JL, *et al.* 2009. Spatio-temporal rainfall variability in the Amazon basin countries (Brazil, Peru, Bolivia, Colombia, and Ecuador). *Int J Climatol* **29**: 1574–94.
- Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, *et al.* 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Glob Chang Biol* **25**: 39–56.
- Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, *et al.* 2016. Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography (Cop)* **40**: 618–29.
- Esquivel-Muelbert A, Phillips OL, Brienen RJW, *et al.* 2020. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. *Nat Commun* **11**: 5515.
- Faber-Langendoen D, Keeler-Wolf T, Meidinger D, *et al.* 2016. Classification and description of world formation types.
- FAO. 2007. Mangroves of South America 1980–2005: country reports. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Feldpausch TR, Banin L, Phillips OL, *et al.* 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* **8**: 1081–106.
- Ferreira CS, Piedade MTF, Wittmann A de O, and Franco AC. 2010. Plant reproduction in the Central Amazonian floodplains: challenges and adaptations. *AoB Plants* **2010**.
- Ferreira L V and Prance GT. 1998. Structure and species richness of low-diversity floodplain forest on the Rio Tapajós, Eastern Amazonia, Brazil. *Biodivers & Conserv* **7**: 585–96.
- Ferreira LV. 1997. Effects of the duration of flooding on species richness and floristic composition in three hectares in the Jaú National Park in floodplain forests in central Amazonia. *Biodivers Conserv* **6**: 1353–63.
- Field CB, Lobell DB, Peters HA, and Chiariello NR. 2007. Feedbacks of terrestrial ecosystems to climate change. *Annu Rev Environ Resour* **32**: 1–29.
- Figueiredo FOG, Zuquim G, Tuomisto H, *et al.* 2017. Beyond climate control on species range: The importance of soil data to predict distribution of Amazonian plant species. *J Biogeogr* **45**: 190–200.
- Filizola N and Guyot JL. 2009. Suspended sediment yields in the Amazon basin: an assessment using the Brazilian national data set. *Hydrol Process* **23**: 3207–15.
- Fine PVA, Miller ZJ, Mesones I, *et al.* 2006. The growth--defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* **87**: S150--S162.
- Foley JA, Asner GP, Costa MH, *et al.* 2007. Amazonia revealed: Forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Front Ecol Environ* **5**: 25–32.
- Forsberg BR, Melack JM, Dunne T, *et al.* 2017. The potential impact of new Andean dams on Amazon fluvial ecosystems. *PLoS One* **12**: e0182254.
- Forsberg BR, Araújo-Lima CARM, Martinelli LA, *et al.* 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. *Ecology* **74**: 643–52.
- Galetti M and Dirzo R. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biol Conserv* **163**: 1–6.
- Gatti L V., Basso LS, Miller JB, *et al.* 2021. Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. *Nature* **595**: 388–93.

- Gautier E, Brunstein D, Vauchel P, *et al.* 2007. Temporal relations between meander deformation, water discharge and sediment fluxes in the floodplain of the Rio Beni (Bolivian Amazonia). *Earth Surf Process Landforms* **32**: 230–48.
- Gentry AH. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc Natl Acad Sci* **85**: 156–9.
- Gentry AH and Emmons LH. 1987. Geographical Variation in Fertility, Phenology, and Composition of the Understory of Neotropical Forests. *Biotropica* **19**: 216–27.
- Goulding M. 1993. Flooded forests of the Amazon. *Sci Am* **268**: 114–20.
- Goulding M. 1980. The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history. Univ of California Press.
- Goulding M, Barthem R, and Ferreira EJG. 2003. The Smithsonian atlas of the Amazon. Smithsonian books, Washington, DC, USA.
- Goulding M, Smith NJH, and Mahar DJ. 1996. Floods of fortune: ecology and economy along the Amazon. New York, Columbia University Press.
- Goulding M, Venticinque E, Ribeiro ML de B, *et al.* 2019. Ecosystem-based management of Amazon fisheries and wetlands. *Fish Fish* **20**: 138–58.
- Gumbricht T, Roman-Cuesta RM, Verchot L, *et al.* 2017. An expert system model for mapping tropical wetlands and peatlands reveals South America as the largest contributor. *Glob Chang Biol* **23**: 3581–99.
- Hansen MC, Potapov P V, Moore R, *et al.* 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* **342**: 850–3.
- Harley CDG. 2003. Abiotic stress and herbivory interact to set range limits across a two-dimensional stress gradient. *Ecology* **84**: 1477–88.
- Hättenschwiler S, Coq S, Barantal S, and Handa IT. 2011. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytol* **189**: 950–65.
- Haugaasen T and Peres CA. 2005a. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *J Trop Ecol*: 133–45.
- Haugaasen T and Peres CA. 2007. Vertebrate responses to fruit production in Amazonian flooded and unflooded forests. *Biodivers Conserv* **16**: 4165–90.
- Haugaasen T and Peres CA. 2005b. Primate assemblage structure in amazonian flooded and unflooded forests. *Am J Primatol* **67**: 243–58.
- Haugaasen T and Peres CA. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amaz* **36**: 25–35.
- Hawes JE and Peres CA. 2016. Patterns of plant phenology in Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Biotropica* **48**: 465–75.
- Hess LL, Melack JM, Affonso AG, *et al.* 2015. Wetlands of the Lowland Amazon Basin: Extent, Vegetative Cover, and Dual-season Inundated Area as Mapped with JERS-1 Synthetic Aperture Radar. *Wetlands* **35**: 745–56.
- Hoch G and Körner C. 2005. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Funct Ecol* **19**: 941–51.
- Hofhansl F, Chacón-Madriral E, Fuchslueger L, *et al.* 2020. Climatic and edaphic controls over tropical forest diversity and vegetation carbon storage. *Sci Rep* **10**: 1–11.
- Honorio Coronado EN, Baker TR, Phillips OL, *et al.* 2009. Multi-scale comparisons of tree composition in Amazonian terra firme forests. *Biogeosciences* **6**: 2719–31.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, *et al.* 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* **486**: 105–8.
- Householder JE, Janovec JP, Tobler MW, *et al.* 2012. Peatlands of the Madre de Dios River of Peru: Distribution, Geomorphology, and Habitat Diversity. *Wetlands* **32**: 359–68.
- Hubau W, Lewis SL, Phillips OL, *et al.* 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature* **579**: 80–7.
- Humboldt A Von and Bonpland A. 1805. Essai sur la géographie des plantes: Accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales. Paris: Chez Levrault, Schoell et Compagnie.
- IBGE. 1992. Manual técnico da vegetação Brasileira. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- ICMBio. 2018. Atlas dos Manguezais do Brasil. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. – Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.
- Isaac VJ, Castello L, Santos PRB, and Ruffino ML. 2016. Seasonal and interannual dynamics of river-floodplain multispecies fisheries in relation to flood pulses in the Lower Amazon. *Fish Res* **183**: 352–9.
- Jézéquel C, Tedesco PA, Bigorne R, *et al.* 2020. A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. *Sci data* **7**: 1–9.
- Josse C, Cuesta F, Navarro G, *et al.* 2009. Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela.
- Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, *et al.* 2014. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection in. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* **24**: 5–22.
- Junk WJ. 1970. Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows"(Paspalo-Echinochloetum) on the middle Amazon. Part 1: The floating vegetation and its ecology. *Amaz Limnol Oecologia Reg Syst Fluminis Amaz* **2**: 449–95.
- Junk WJ. 2013. The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system. Springer Science & Business Media.
- Junk WJ. 1984. Ecology of the várzea, floodplain of Amazonian whitewater rivers. In: The Amazon. Springer.
- Junk WJ and Piedade MTF. 2010. An Introduction to South American Wetland Forests: Distribution, Definitions and General Characterization. In: Junk W, Piedade M, Wittmann F, *et al.* (Eds). Amazonian Floodplain Forests. Ecological Studies (Analysis and Synthesis). Springer,.
- Junk WJ and Piedade MTF. 1993. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amaz Limnol Oecologia Reg Syst Fluminis Amaz* **12**: 467–84.
- Junk WJ, Piedade MTF, Schöngart J, *et al.* 2011. A

- classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands* **31**: 623–40.
- Junk WJ and Wantzen KM. 2003. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications - an update. In R. L. Welcomme, & T. Petr (Eds.), *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries* (pp. 117-149). Bangkok: Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific.
- Junk WJ, Wittmann F, Schöngart J, and Piedade MTF. 2015. A classification of the major habitats of Amazonian blackwater river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetl Ecol Manag* **23**: 677–93.
- Kalliola R, Puhakka M, and Danjoy W. 1993. Amazonia peruana: vegetación húmeda tropical en el llano subandino.
- Kaspari M, Yanoviak SP, Dudley R, et al. 2009. Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical rainforest. *Proc Natl Acad Sci* **106**: 19405–9.
- Keddy PA, Fraser LH, Solomeshch AI, et al. 2009. Wet and Wonderful: The World's Largest Wetlands Are Conservation Priorities. *Bioscience* **59**: 39–51.
- Kricher JC. 1997. A neotropical companion: an introduction to the animals, plants, and ecosystems of the New World tropics. Princeton University Press.
- Kubitzki K and Ziburski A. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica*: 30–43.
- Kurten EL. 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biol Conserv* **163**: 22–32.
- Lähteenoja O and Page S. 2011. High diversity of tropical peatland ecosystem types in the Pastaza-Marañón basin, Peruvian Amazonia. *J Geophys Res Biogeosciences* **116**.
- Lähteenoja O, Ruokolainen K, Schulman L, and Oinonen M. 2009. Amazonian peatlands: an ignored C sink and potential source. *Glob Chang Biol* **15**: 2311–20.
- Lasso CA, Agudelo-Córdoba E, Jiménez-Segura LF, et al. 2011. Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia: memoria técnica y explicativa, resumen ejecutivo. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Latrubesse E. 2012. Lakes and Reservoirs. In: Amazon lakes. Springer Verlag.
- Laurance WF. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. *Trends Ecol & Evol* **13**: 411–5.
- Laurance WF, Camargo JLC, Fearnside PM, et al. 2018. An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. *Biol Rev* **93**: 223–47.
- Laurance WF and Williamson GB. 2001. Positive Feedbacks among Forest Fragmentation, Drought, and Climate Change in the Amazon. *Conserv Biol* **15**: 1529–35.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, et al. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv Biol* **16**: 605–18.
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, et al. 2004. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *For Ecol Manage* **190**: 131–43.
- Lehmann J, Kern DC, Glaser B, and Woods WI. 2007. Amazonian dark earths: origin properties management.
- Lima AC and Araujo-Lima CARM. 2004. The distributions of larval and juvenile fishes in Amazonian rivers of different nutrient status. *Freshw Biol* **49**: 787–800.
- Lindeman JC and Moolenaar SP. 1959. Preliminary survey of the vegetation types of northern Suriname. *Meded van het Bot Museum en Herb van Rijksuniv te Utr* **159**: 1–45.
- Lloyd J, Domingues TF, Schrodt F, et al. 2015. Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest-savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function. *Biogeosciences* **12**: 6529–71.
- Lombardo U, Iriarte J, Hilbert L, et al. 2020. Early Holocene crop cultivation and landscape modification in Amazonia. *Nature* **581**: 190–3.
- Lu D, Moran E, and Mausel P. 2002. Linking Amazonian secondary succession forest growth to soil properties. *L Degrad & Dev* **13**: 331–43.
- Luther DA, Cooper WJ, Wolfe JD, et al. 2020. Tropical forest fragmentation and isolation: Is community decay a random process? *Glob Ecol Conserv* **23**: e01168.
- Macía MJ and Svenning J-C. 2005. Oligarchic dominance in western Amazonian plant communities. *J Trop Ecol* **21**: 613–26.
- Madrinán S, Cortés AJ, and Richardson JE. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Front Genet* **4**: 192.
- Malhi Y, Doughty CE, Goldsmith GR, et al. 2015. The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. *Glob Chang Biol* **21**: 2283–95.
- Malhi Y, Girardin C, Metcalfe DB, et al. 2021. The Global Ecosystems Monitoring network: Monitoring ecosystem productivity and carbon cycling across the tropics. *Biol Conserv* **253**: 108889.
- Marengo JA, Nobre CA, Sampaio G, et al. 2011. Climate change in the Amazon Basin: Tipping points, changes in extremes, and impacts on natural and human systems. In: *Tropical rainforest responses to climatic change*. Springer.
- Marengo JA and Espinoza JC. 2016. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: causes, trends and impacts. *Int J Climatol* **36**: 1033–50.
- Marimon BS, Marimon-Junior BH, Feldpausch TR, et al. 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecol Divers* **7**: 281–92.
- McClain ME and Naiman RJ. 2008. Andean influences on the biogeochemistry and ecology of the Amazon River. *Bioscience* **58**: 325–38.
- Meirelles JM. 2006. O livro de ouro da Amazônia. Rio de Janeiro: Ediouro.
- Melack JM and Hess LL. 2010. Remote Sensing of the Distribution and Extent of Wetlands in the Amazon Basin. In: Junk W, Piedade M, Wittmann F, et al. (Eds). *Amazonian Floodplain Forests. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. Springer.
- Melack JM and Forsberg BR. 2001. Biogeochemistry of

- Amazon floodplain. *Biogeochem Amaz Basin; Oxford Univ Press New York, NY, USA*: 235.
- Montero JC, Piedade MTF, and Wittmann F. 2014. Floristic variation across 600 km of inundation forests (Igapó) along the Negro River, Central Amazonia. *Hydrobiologia* **729**: 229–46.
- Moraes R M, Hurtado R, and Mejía K. *Mauritia flexuosa* un símbolo de las palmas útiles sudamericanas. *Palmeras y usos Especies Bolív y la región*: 71.
- Moreira-Turcq P, Seyler P, Guyot JL, and Etcheber H. 2003. Exportation of organic carbon from the Amazon River and its main tributaries. *Hydrol Process* **17**: 1329–44.
- Morris RJ. 2010. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **365**: 3709–18.
- Mostacedo B, Balcazar J, and Montero JC. 2006. Tipos de bosque, diversidad y composición florística en la Amazonia sudoeste de Bolivia. *Ecol en Bolív* **41**: 99–116.
- Naeem S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conserv Biol* **12**: 39–45.
- Nepstad DC, Carvalho CR de, Davidson EA, et al. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* **372**: 666–9.
- Nepstad DC, Stickler CM, Filho BS-, and Merry F. 2008. Interactions among Amazon land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **363**: 1737–46.
- Nunes da Cunha C and Junk WJ. 2004. Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. *Appl Veg Sci* **7**: 103–10.
- Oliveira ACB, Martinelli LA, Moreira MZ, et al. 2006. Seasonality of energy sources of *Colossoma macropomum* in a floodplain lake in the Amazon - lake Camaleao, Amazonas, Brazil. *Fish Manag Ecol* **13**: 135–42.
- Oliveira AA and Mori SA. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodivers Conserv* **8**: 1219–44.
- Parolin P, Simone O De, Haase K, et al. 2004. Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *Bot Rev* **70**: 357–80.
- Parrens M, Bitar A Al, Frappart F, et al. 2019. High resolution mapping of inundation area in the Amazon basin from a combination of L-band passive microwave, optical and radar datasets. *Int J Appl Earth Obs Geoinf* **81**: 58–71.
- Patiño S, Lloyd J, Paiva R, et al. 2009. Branch xylem density variations across the Amazon Basin. *Biogeosciences* **6**: 545–68.
- Patton JL, Silva MNF Da, and Malcolm JR. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull Am Museum Nat Hist* **2000**: 1–306.
- Pereira MJR, Marques JT, Santana J, et al. 2009. Structuring of Amazonian bat assemblages: the roles of flooding patterns and floodwater nutrient load. *J Anim Ecol* **78**: 1163–71.
- Phillips OL. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodivers Conserv* **6**: 291–311.
- Phillips OL, Baker TR, Arroyo L, et al. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001 (Y Malhi and OL Phillips, Eds). *Philos Trans R Soc London Ser B Biol Sci* **359**: 381–407.
- Phillips OL, Sullivan MJP, Baker TR, et al. 2019. Species Matter: Wood Density Influences Tropical Forest Biomass at Multiple Scales. *Surv Geophys* **40**: 913–35.
- Phillips O, Miller JS, and Miller JS. 2002. Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. Missouri Botanical Press.
- Piedade MTF, Junk WJ, and Long SP. 1991. The productivity of the C4 grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Ecology* **72**: 1456–63.
- Piedade MTF, Junk W, D'Ángelo SA, et al. 2010. Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnol Bras* **22**: 165–78.
- Pires J and Prance G. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon.
- Pires THS, Borghezán EA, Machado VN, et al. 2018. Testing Wallace's intuition: water type, reproductive isolation and divergence in an Amazonian fish. *J Evol Biol* **31**: 882–92.
- Pitman NCA, Terborgh JW, Silman MR, et al. 2001. Dominance and Distribution of Tree Species in Upper Amazonian Terra Firme Forests. *Ecology* **82**: 2101.
- Pouilly M, Beck S, Moraes R M, and Ibañez C. 2004. Diversidad biológica en la llanura de inundación del Río Mamoré. Importancia ecológica de la dinámica fluvial. Bolivia: Centro de Ecología Simon I. Patiño.
- Prada CM, Morris A, Andersen KM, et al. 2017. Soils and rainfall drive landscape-scale changes in the diversity and functional composition of tree communities in premontane tropical forest. *J Veg Sci* **28**: 859–70.
- Prance G. 1979. Notes on the vegetation of amazonia III. The terminology of amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* **31**: 26–38.
- Quesada CA, Lloyd J, Anderson LO, et al. 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences* **8**: 1415–40.
- Quesada CACA, Phillips OLOL, Schwarz M, et al. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**: 2203–46.
- Quesada CA and Lloyd J. 2016. Soil–Vegetation Interactions in Amazonia. In: Nagy L, Artaxo P, Forsberg BR (Eds). Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon. Springer.
- Quesada CA, Paz C, Oblitas Mendoza E, et al. 2020. Variations in soil chemical and physical properties explain basin-wide Amazon forest soil carbon concentrations. *SOIL* **6**: 53–88.
- Quintana C, Pennington RT, Ulloa CU, and Balslev H. 2017. Biogeographic Barriers in the Andes: Is the Amotape–Huancabamba Zone a Dispersal Barrier for Dry Forest Plants? *Ann Missouri Bot Gard* **102**: 542–50.
- Ramalho WP, Machado IF, and Vieira LJS. 2018. Do flood pulses structure amphibian communities in floodplain environments? *Biotropica* **50**: 338–45.
- Räsänen ME, Salo JS, and Kalliola RJ. 1987. Fluvial perturbation in the western Amazon basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* **238**: 1398–401.
- Reid W V, Mooney HA, Cropper A, et al. 2005. Ecosystems and

- human well-being-Synthesis: A report of the Millennium Ecosystem Assessment. Island Press.
- Resende AF, Schöngart J, Streher AS, *et al.* 2019. Massive tree mortality from flood pulse disturbances in Amazonian floodplain forests: The collateral effects of hydropower production. *Sci Total Environ* **659**: 587–98.
- Ríos-Villamizar EA, Piedade MTF, Costa JG Da, *et al.* 2013. Chemistry of different Amazonian water types for river classification: a preliminary review. In: Brebbia C (Ed). Water and Society II. Southampton: WIT Press.
- Rocha M, Assis RL de, Piedade MTF, *et al.* 2019. Thirty years after Balbina Dam: Diversity and floristic composition of the downstream floodplain forest, Central Amazon, Brazil. *Ecohydrology* **12**: e2144.
- Rödig E, Cuntz M, Rammig A, *et al.* 2018. The importance of forest structure for carbon fluxes of the Amazon rainforest. *Environ Res Lett* **13**: 054013.
- Rosa SA, Barbosa ACMC, Junk WJ, *et al.* 2017. Growth models based on tree-ring data for the Neotropical tree species *Calophyllum brasiliense* across different Brazilian wetlands: implications for conservation and management. *Trees - Struct Funct* **31**: 729–42.
- Rozendaal DMA, Bongers F, Aide TM, *et al.* 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Sci Adv* **5**.
- Salinas N, Malhi Y, Meir P, *et al.* 2011. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytol* **189**: 967–77.
- Salo J, Kalliola R, Häkkinen I, *et al.* 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* **322**: 254–8.
- Sanchez-Vega I and Dillon MO. 2006. Jalcas- PARTE II Ecosistemas productivos en los Andes centrales. In: Moraes R M, Øllgaard B, Kvist L, *et al.* (Eds). Botánica Económica de los Andes Centrales. Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, Plural Editores, La Paz.
- Santos JA, Soriano L, Barroco A, *et al.* 2017. Stable isotopes in ecological studies with fish in the Brazilian Amazon Isótopos estáveis em estudos ecológicos com peixes na Amazônia Brasileira.
- Schargel R. 2011. Una reseña de la geografía física de Venezuela, con énfasis en los suelos. *BioLlania Edic Esp* **10**: 11–26.
- Schargel R and Marvez P. 2001. Características de los suelos alrededor de san carlos de río negro, estado Amazonas, Venezuela. *BioLlania Edic Esp* **7**: 234–64.
- Schöngart J. 2008. Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *For Ecol Manage* **256**: 46–58.
- Schöngart J, Gribel R, Ferreira da Fonseca-Junior S, and Haugaasen T. 2015. Age and Growth Patterns of Brazil Nut Trees (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) in Amazonia, Brazil. *Biotropica* **47**: 550–8.
- Schöngart J and Junk WJ. 2007. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. *J Hydrol* **335**: 124–32.
- Schöngart J, Junk WJ, Piedade MTF, *et al.* 2004. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. *Glob Chang Biol* **10**: 683–92.
- Schwendel AC, Nicholas AP, Aalto RE, *et al.* 2015. Interaction between meander dynamics and floodplain heterogeneity in a large tropical sand-bed river: the Rio Beni, Bolivian Amazon. *Earth Surf Process Landforms* **40**: 2026–40.
- Siddiqui SF, Zapata-Rios X, Torres-Paguay S, *et al.* 2021. Classifying flow regimes of the Amazon basin. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* **31**: 1005–28.
- Silva CV de J, Santos JR dos, Galvao LS, *et al.* 2016. Floristic and structure of an Amazonian primary forest and a chronosequence of secondary succession. *Acta Amaz* **46**: 133–50.
- Sioli H. 1984. The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. In: Sioli H (Ed). The Amazon. Monographiae Biologicae, vol 56. Springer.
- Sobral M, Silvius KM, Overman H, *et al.* 2017. Mammal diversity influences the carbon cycle through trophic interactions in the Amazon. *Nat Ecol Evol* **1**: 1670–6.
- Sousa TR, Schiatti J, Coelho de Souza F, *et al.* 2020. Palms and trees resist extreme drought in Amazon forests with shallow water tables (C McMichael, Ed). *J Ecol* **108**: 2070–82.
- Stefanelli-Silva G, Zuanon J, and Pires T. 2019. Revisiting Amazonian water types: experimental evidence highlights the importance of forest stream hydrochemistry in shaping adaptation in a fish species. *Hydrobiologia* **830**: 151–60.
- Stevenson PR. 2016. Neotropical primate communities: Effects of disturbance, resource production and forest type heterogeneity. *Am J Primatol* **78**: 391–401.
- Sullivan MJP, Talbot J, Lewis SL, *et al.* 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Sci Rep* **7**: 39102.
- Sullivan MJP, Lewis SL, Affum-Baffoe K, *et al.* 2020. Long-term thermal sensitivity of earth's tropical forests. *Science* **368**: 869–74.
- Swap R, Garstang M, Greco S, *et al.* 1992. Saharan dust in the Amazon Basin. *Tellus B* **44**: 133–49.
- Tedesco PA, Hugueny B, Oberdorff T, *et al.* 2008. River hydrological seasonality influences life history strategies of tropical riverine fishes. *Oecologia* **156**: 691–702.
- Tedesco PA, Beauchard O, Bigorne R, *et al.* 2017. A global database on freshwater fish species occurrence in drainage basins. *Sci Data* **4**: 170141.
- Terborgh J, Foster RB, and Percy N V. 1996. Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. *Ecology* **77**: 561–7.
- Ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, *et al.* 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* **342**: 1243092–1243092.
- Ter Steege H, Henkel TW, Helal N, *et al.* 2019a. Rarity of monodominance in hyperdiverse Amazonian forests. *Sci Rep* **9**: 13822.
- Ter Steege H, Mota de Oliveira S, Pitman NCA, *et al.* 2019b. Towards a dynamic list of Amazonian tree species. *Sci Rep* **9**: 3501.
- Ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, *et al.* 2013.

- Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* **342**.
- Ter Steege H, Pitman NCA, Killeen TJ, *et al.* 2015. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. *Sci Adv* **1**: e1500936.
- Ter Steege H, Pitman NCA, Phillips OL, *et al.* 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* **443**: 444–7.
- Ter Steege H, Pitman N, Sabatier D, *et al.* 2003. A spatial model of tree  $\alpha$  diversity and tree density for the Amazon. *Biodivers & Conserv* **12**: 2255–77.
- Ter Steege H, Prado PI, Lima RAF de, *et al.* 2020. Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Sci Rep* **10**: 10130.
- Ter Steege H, Sabatier D, Castellanos H, *et al.* 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *J Trop Ecol*: 801–28.
- Thorbjarnarson J and Silveira R Da. 2000. Secrets of the Flooded Forest. *Nat Hist* **109**: 70–9.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Kalliola R, *et al.* 1995. Dissecting amazonian biodiversity. *Science* **269**: 63–6.
- Tuomisto H, Doninck J Van, Ruokolainen K, *et al.* 2019. Discovering floristic and geoecological gradients across Amazonia. *J Biogeogr* **46**: 1734–48.
- Ulloa Ulloa C and Jørgensen PM. 2018. From Humboldt's cross-section of the Chimborazo to the map of the plants of the Americas: Making checklists. *Taxon* **67**: 1059–61.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, *et al.* 1980. The river continuum concept. *Can J Fish Aquat Sci* **37**: 130–7.
- Venticinque E, Forsberg B, Barthem R, *et al.* 2016. An explicit GIS-based river basin framework for aquatic ecosystem conservation in the Amazon [https://knbc.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp\\_computing.6.1](https://knbc.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp_computing.6.1). Viewed
- Vetter RE and Botosso PC. 1989. Remarks on Age and Growth Rate Determination of Amazonian Trees. *IAWA J* **10**: 133–45.
- Vieira S, Trumbore S, Camargo PB, *et al.* 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: Consequences for carbon cycling. *Proc Natl Acad Sci U S A* **102**: 18502–7.
- Vormisto J, Svenning J-C, Hall P, and Balslev H. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *J Ecol* **92**: 577–88.
- Waldhoff D, Saint-Paul U, and Furch B. 1996. Value of fruits and seeds from the floodplain forests of central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica* **2**: 143–56.
- Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, *et al.* 2016. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* **351**: 128–9.
- Wittmann F, Anhof D, and Junk WJ. 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *J Trop Ecol*: 805–20.
- Wittmann F and Junk WJ. 2017. Amazon river basin. The Wetland Book II. In: Finlayson C, Milton G, Prentice R, Davidson N (Eds). *Distribution, Description and Conservation*. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Wittmann F, Schöngart J, and Junk WJ. 2010. Phytogeography, Species Diversity, Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. In: *Amazonian Floodplain Forests*. Springer, Dordrecht.
- Wittmann F, Schöngart J, Montero JC, *et al.* 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *J Biogeogr* **33**: 1334–47.
- Wittmann H, Blanckenburg F von, Maurice L, *et al.* 2011. Sediment production and delivery in the Amazon River basin quantified by in situ--produced cosmogenic nuclides and recent river loads. *Bulletin* **123**: 934–50.
- Wittmann H, Blanckenburg F von, Maurice L, *et al.* 2011. Sediment production and delivery in the Amazon River basin quantified by in situ--produced cosmogenic nuclides and recent river loads. *Bulletin* **123**: 934–50.
- Worbes M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: *The central Amazon floodplain*. Springer.
- Young K, León B, Jørgensen P, and Ulloa UC. 2007. Tropical and subtropical landscapes of the Andes. In: Veblen T, Young K, Orme A (Eds). *The Physical Geography of South America*. Oxford University Press.
- Zemp DC, Schleussner C-F, Barbosa HMJ, *et al.* 2017. Self-amplified Amazon forest loss due to vegetation-atmosphere feedbacks. *Nat Commun* **8**: 1–10.

CONTACT INFORMATION

**SPA Technical-Scientific Secretariat New York**

**475 Riverside Drive, Suite 530**

**New York NY 10115**

**USA**

**+1 (212) 870-3920**

**[spa@unsdsn.org](mailto:spa@unsdsn.org)**

**SPA Technical-Scientific Secretariat South America**

**Av. Ironman Victor Garrido, 623**

**São José dos Campos – São Paulo**

**Brazil**

**[spasouthamerica@unsdsn.org](mailto:spasouthamerica@unsdsn.org)**

WEBSITE [theamazonwewant.org](http://theamazonwewant.org)

INSTAGRAM [@theamazonwewant](https://www.instagram.com/theamazonwewant)

TWITTER [@theamazonwewant](https://twitter.com/theamazonwewant)