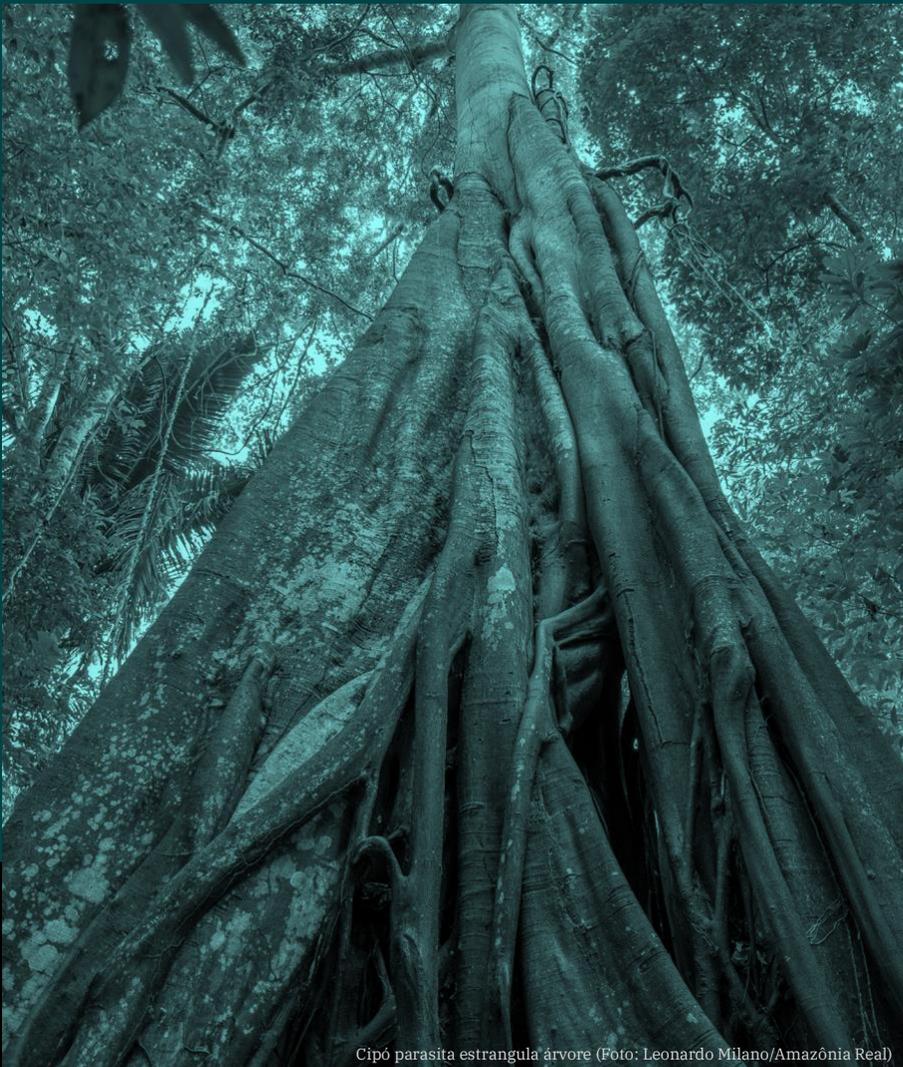


Capítulo 4 En Resumen

Los ecosistemas amazónicos y sus funciones ecológicas



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



THE AMAZON WE WANT
Science Panel for the Amazon

Los ecosistemas amazónicos y sus funciones ecológicas

Mónica Moraes R.^a, Sandra B. Correa^b, Carolina Rodrigues da Costa Doria^c, Fabrice Duponchelle^d, Guido Miranda^e, Mariana Montoya^f, Oliver L. Phillips^g, Norma Salinas^h, Miles Silmanⁱ, Carmen Ulloa Ulloa^j, Galo Zapata-Ríos^k, Julia Arieira^{l,m}, and Hans ter Steegeⁿ

Mensajes claves y recomendaciones

- 1) Los ecosistemas amazónicos presentan una gran heterogeneidad, con paisajes terrestres y acuáticos que interactúan desde las laderas de la cordillera de los Andes hasta las regiones bajas de la cuenca del río Amazonas. Estas interacciones (incluyendo las aguas dulces y marinas) son de vital importancia para la dinámica regional, ya que contribuyen al movimiento de animales, plantas y nutrientes entre las llanuras de inundación y los bosques de *terra firme* adyacentes.
- 2) La selva amazónica es probablemente la zona forestal más rica del planeta, con unas 16.000 especies de árboles y 50.000 de plantas, muchas de las cuales son aún desconocidas. Con aproximadamente 400 mil millones de árboles, la Amazonia alberga el 13% de todos los árboles del mundo. Esta enorme diversidad no está distribuida de manera uniforme, sino que está condicionada por la geología del suelo y los gradientes climáticos.
- 3) El bosque amazónico almacena enormes cantidades de carbono (C). La variación espacial de las reservas de carbono depende más de las condiciones del suelo que del clima. Los humedales amazónicos almacenan grandes

cantidades de carbono, debido a la extensa acumulación de depósitos subterráneos de turba y desempeñan un papel clave en el mantenimiento del equilibrio natural del ciclo del carbono, modulando el cambio climático global.

- 4) Para mantener esta importante diversidad de ecosistemas terrestres y acuáticos y comunidades biológicas, es imperativo detener la deforestación y la fragmentación continua.

Resumen En este capítulo se describe la diversidad de plantas y ecosistemas de las llanuras amazónicas y se analiza cómo los complejos gradientes regionales de las condiciones climáticas y del suelo impulsan la variabilidad regional de la composición de las especies, la dinámica de la vegetación, las reservas de carbono y la productividad. También se hace hincapié en la red fluvial de la Amazonia y en su función de conectar los ecosistemas acuáticos y terrestres a través de los intercambios de organismos y nutrientes.

Una introducción a los ecosistemas amazónicos

La región amazónica incluye la mayor superficie de bosques húmedos tropicales continuos del mundo¹ y se calcula que en ella vive alrededor del 10% de todas las especies conocidas de animales y plantas.

^a Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Av. Andrés Bello y calle 27 s/n - Zona Sur, La Paz, Bolivia, mmoraes@fcpn.edu.com

^b Department of Wildlife, Fisheries and Aquaculture, Mississippi State University, 75 B. S. Hood Road, Mississippi State, MS 39762, EE. UU.

^c Universidade Federal de Rondônia, Av. Pres. Dutra, 2965 - Olaria, Porto Velho - RO, 76801-058, Brasil

^d Institut de Recherche pour le Développement, UMR MARBEC, Marseille, Francia

^e Wildlife Conservation Society, Casilla 3-35181 SM, La Paz, Bolivia

^f Wildlife Conservation Society, Av. Roosevelt N° 6360, Miraflores, Lima, Perú

^g Escuela de Geografía, Universidad de Leeds, Woodhouse Lane, Leeds, LS2 9JT, Reino Unido

^h Pontificia Universidad Católica del Perú, Av. Universitaria 1801, San Miguel 15088, Perú

ⁱ Wake Forest University, Departamento de Biología, 1834 Wake Forest Road, Winston-Salem, NC 27109, EE. UU.

^j Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd, St. Louis, MO 63110, EE. UU.

^k Wildlife Conservation Society, Avenida de los Granados N40-53 y París, Quito, Ecuador

^l Universidade Federal do Espírito Santo, Instituto de Estudos Climáticos, Av. Fernando Ferrari, 514, Goiabeiras, Vitória, ES, Brazil.

^m Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas (INAU), Universidade Federal de Mato Grosso, R. Quarenta e Nove, 2367, Boa Esperança, Cuiabá, MT, Brazil

ⁿ Naturalis Biodiversity Centre, Darwinweg 2, 2333 CR Leiden, Países Bajos; Systems Ecology, Vrije Universiteit Amsterdam, De Boelelaan 1105, 1081 HV Amsterdam, Países Bajos

Cubierta en su mayor parte por bosques no inundados de tierra firme, también contiene el mayor sistema de llanuras aluviales tropicales². Basándose en la geomorfología, la composición de las especies y la estructura, los bosques pueden clasificarse en bosques de *tierra firme*, bosques estacionalmente inundados (*várzea*, *igapó*), bosques pantanosos y bosques de arena blanca³. Los ecosistemas de agua dulce cubren más de 1 millón de km² y constan de tres tipos principales de agua - aguas blancas, aguas negras y aguas claras- que difieren, entre otras cosas, en su origen y en la composición de los sedimentos.

Desde los altos Andes hasta el Océano Atlántico

Los ecosistemas y los cambios en la estructura y composición de la vegetación pueden representarse a lo largo de un gradiente de altitud. En las altitudes, por encima de los 3.000 metros sobre el nivel del mar (m.s.n.m), los páramos andinos sin árboles están adaptados a las temperaturas frías y a la radiación solar extrema. En altitudes más bajas se encuentran las llanuras de la Amazonía (<500 m.s.n.m) pobladas de árboles (Figura 4.1)^{4,5}. Los bosques montañosos entre 2.500 a 3.900 m.s.n.m se consideran uno de los ecosistemas más ricos de los altos Andes tropicales⁶ y están identificados como una de las zonas más amenazadas del mundo en cuanto a biodiversidad, debido a la deforestación y a los cambios en el uso del suelo⁷. Los bosques andinos premontanos incluyen mezclas de especies que se encuentran en las tierras bajas o en los bosques montañosos superiores, y un conjunto de especies endémicas con atributos altitudinales⁸.

Ecosistemas terrestres de altitudes bajas - las llanuras inundables amazónicas

La composición de los bosques amazónicos parece estar determinada por la fertilidad del suelo y las precipitaciones anuales. Cardoso et al. (2017)⁹ registraron 14.003 especies, 1.788 géneros y 188 familias de plantas con semilla en los bosques húmedos de las llanuras amazónicas. Más de la mitad de la diversidad de especies de plantas con semilla en las selvas amazónicas comprende arbustos, árboles pequeños, lianas, enredaderas y hierbas. Tres de estas 10 familias principales son

exclusivamente herbáceas (Araceae, Orchidaceae y Poaceae^{10,11}). Se calcula que la Amazonia puede albergar cerca de 16.000 especies de árboles, 10.000 de las cuales han sido recolectadas en la zona^{12,13}.

Diez familias contribuyen al 65% de todos los árboles amazónicos, incluyendo Fabaceae (leguminosas o frijoles) y Arecaceae (palmas). Curiosamente, las palmas son la segunda familia más abundante en la Amazonia y contribuyen con siete de las especies más abundantes del Amazonas, pero lo hacen con pocas especies en comparación con la familia más rica en especies que es la Fabaceae.

La diversidad de especies no está distribuida uniformemente en la Amazonia (Figura 4.2)^{4,5}. La mayor diversidad se encuentra en la Amazonia noroccidental y central, donde una hectárea puede contener más de 300 especies de árboles^{14,15}. La riqueza de especies es mayor en bosques del secano (*terra firme*), especialmente aquellos de la Amazonia occidental más fértil y menor en los bosques inundados, pantanosos y de arena blanca.

Bosques de arena blanca (también conocido como *campinarana*, *caatinga* amazónica o *varillal*) se encuentran en bolsones de depósitos altamente lixiviados de arena blanca³ y abarcan cerca del 3-4% de la Amazonia. Por lo general son especies escasas y, debido a su aislamiento en pequeños sectores, es posible que nunca se recuperen los ejemplares que se han perdido¹⁶.

Sabanas y pastizales Ocupan el 14% de la cuenca (con la cuenca de Tocantins-Araguaia), incluyendo algunas zonas de *terra firme* del sureste de la Amazonia brasileña y algunos sitios inundados de forma permanente o estacional, como en Beni, en Bolivia. También se pueden encontrar manchas de sabana abierta en zonas de arena blanca lixiviada, o en tierras degradadas sujetas a incendios.

Ecosistemas de agua dulce y áreas húmedas

Ríos, lagos y arroyos forestales Los ecosistemas de agua

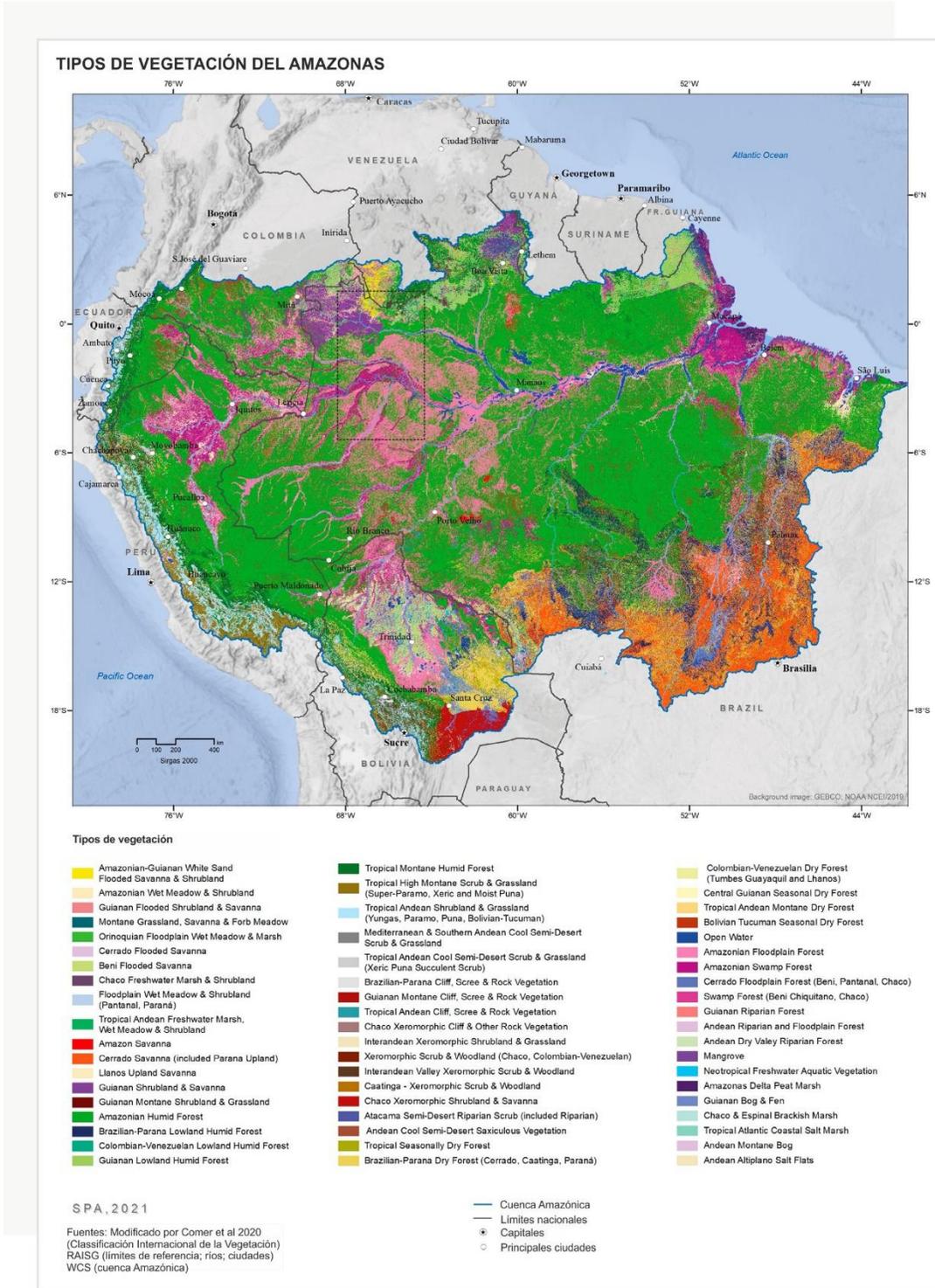


Figura 4.1 Mapa de la vegetación y ecosistemas amazónicos ⁶². El cuadro de líneas punteadas destaca la gran riqueza de la vegetación y los ecosistemas que se encuentran a lo largo de los gradientes latitudinales y altitudinales.

dulce de la cuenca baja incluyen ríos, lagos y arroyos, además de zonas con aguas permanentes, temporales o estacionales, estancadas o corrientes o con suelos saturados, como los pantanos. Estos ecosistemas son una parte fundamental del gran sistema fluvial de la Amazonia, ocupando 800.000 km² o el 14% de la cuenca¹⁷. La cuenca del Amazonas está formada por el propio río principal y unos 7.000 afluentes (Figura 4.3). Estos ríos se clasifican generalmente en aguas blancas, aguas claras y aguas negras, en función del color del agua, que tiene relación con la transparencia, la acidez (pH) y la conductividad eléctrica^{18,19}.

Los ríos de aguas blancas (como el tronco principal del Amazonas y los ríos Juruá, Japurá, Purus, Marañón, Ucayali y Madeira) nacen en los Andes⁵. Los ríos de aguas blancas tienen un pH casi neutro y

concentraciones relativamente altas de sólidos disueltos, lo que los hace conductores^{19,20}; están rodeados de bosques de llanura aluvial de *várzea* y extensos humedales de pradera flotante²¹. Los ríos de aguas claras tienen sus cuencas hidrográficas superiores en la región del Cerrado, en el centro de Brasil y el este de Bolivia, drenando el antiguo Escudo Brasileño. El pH de los ríos de aguas claras varía de ácido a neutro, dependiendo del suelo¹⁸. Los ríos de aguas negras tienen su origen en las altitudes bajas; son translúcidos, con un alto contenido de carbono orgánico disuelto y bajos en nutrientes.

Los lagos amazónicos son el resultado de procesos fluviales en depresiones o valles inundados. Pocas zonas de la Amazonia baja están a más de 100 m de la superficie del río, lo que da lugar a una densa red de pequeños arroyos y lagos. La fauna de los arroyos

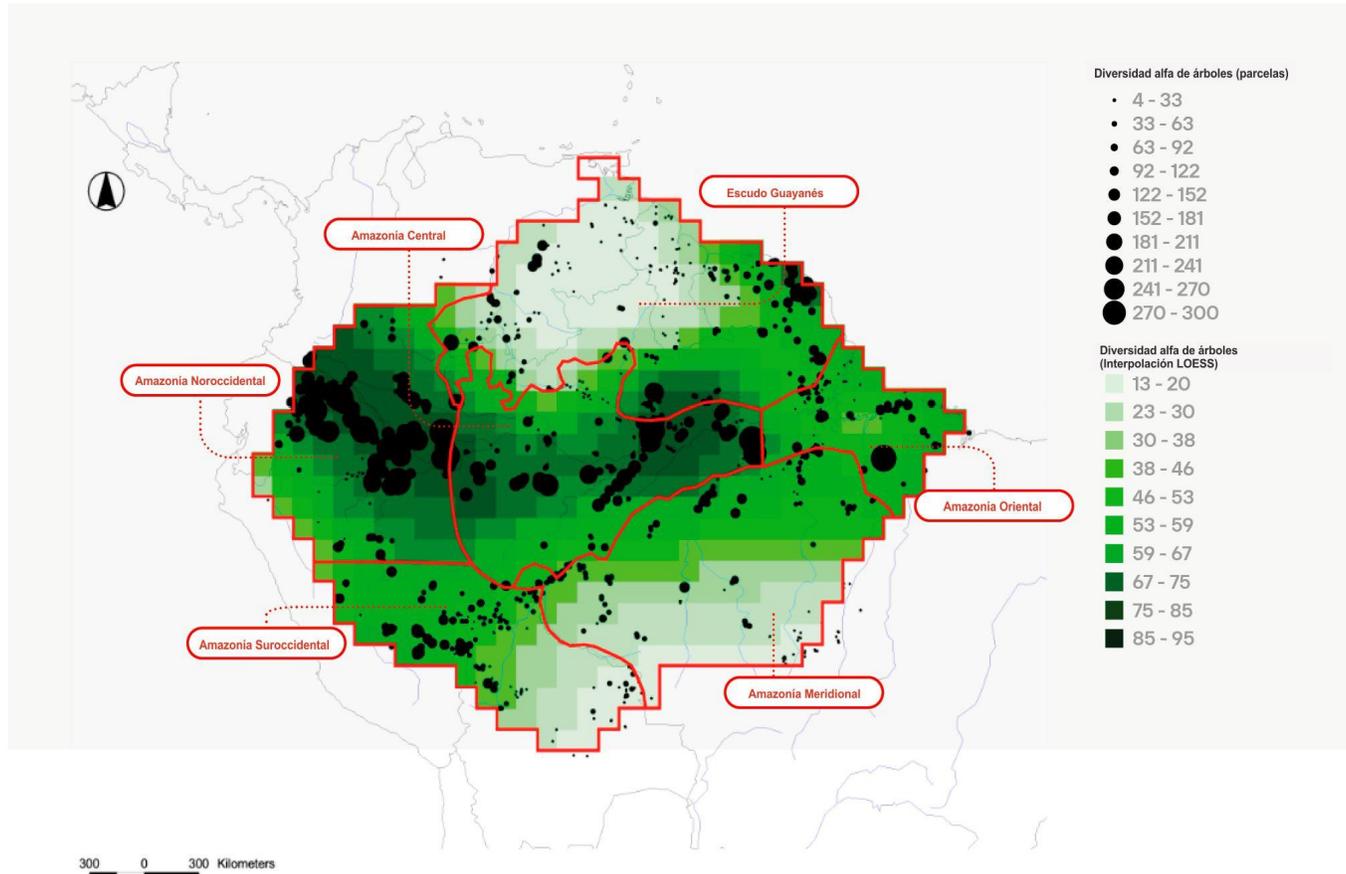


Figura 4.2 Mapa de la diversidad alfa (α) de los árboles de la Amazonia⁶³, basado en datos de lotes de 1 hectárea (puntos negros) promediados en celdas de cuadrícula de ~111 km (gradiente verde). En líneas rojas, las seis regiones de la Amazonia utilizadas en este capítulo^{10,64}.

depende de los aportes energéticos del bosque circundante (por ejemplo, insectos y material vegetal), y gran parte de la flora y la fauna terrestres dependen a su vez de los arroyos. Esta intrincada conexión continúa, a medida que los arroyos se unen aguas abajo en ríos más grandes.

Áreas húmedas con agua dulce son ecosistemas situados en la interfaz entre los medios acuático y terrestre, con una biota adaptada a la vida en el agua y en los suelos saturados de agua^{22,23}. Si consideramos pequeños ribereños humedales y sabanas y praderas inundada, el área estimada cubierta por humedales se extiende a 2,3 millones de km² o el 30% de la cuenca. Humedales se dividen en dos grupos principales²²: los que tienen niveles de agua relativamente estables (por ejemplo, comunidades de palmas *Mauritia flexuosa*) y los que tienen niveles de agua oscilantes (por ejemplo, las llanuras de inundación y los manglares). Algunas de esas áreas están dominadas por el bosque y están ampliamente distribuidas, mientras que otras se encuentran sólo en regiones específicas dentro de la cuenca, como las sabanas de los Llanos de Moxos (Bolivia) y las sabanas de Bananal (Brasil), que son pastizales estacionalmente inundados, praderas de ciperáceos y bosques abiertos²⁴ (Figura 4.1).

Llanuras de inundación incluye bosques inundados estacionales que cubren 0,76 millones de km², es decir, 10% de la cuenca, y están sometidos a inundaciones anuales predecibles y duraderas²², mostrando una fuerte variabilidad interanual. Estos bosques se inundan debido a su baja ubicación topográfica, sus pequeñas pendientes y 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 la de inundación²⁵.

Los bosques de llanura de inundación a lo largo de los ríos de aguas blancas son conocidos como *várzea* en Brasil y en la región, y representan el tipo de bosque inundado más extenso de Sudamérica (cubriendo aproximadamente 456.300 km²)²⁶. Los bosques amazónicos de llanura aluvial contienen alrededor de 1.000 especies de árboles, lo que los

convierte en los más diversos del mundo²⁷⁻²⁹. Un número importante de especies de árboles (el 40% de las especies de *várzea* más comunes de la Amazonia central), se encuentra únicamente en los bosques de llanura de inundación; y sólo ~31% de las especies de árboles de *várzea* se encuentran también en *terra firme*²¹.

Los bosques de *igapó* cubren cerca de 302.000 km² y son inundados estacionalmente hasta 9 m de profundidad por ríos de aguas negras (o claras)^{22,30}. Debido a la falta de nutrientes en el suelo, la abundancia y biomasa de los árboles es mucho menor en los bosques de *igapó* que en los de *várzea* y *terra-firme*^{26,31,32}. Montero et al. (2014)³³ registraron 243 especies de árboles, 136 géneros y 48 familias para el bosque de *igapó*.

Bosques permanentemente inundados Las zonas de inundación permanente) ocupan una superficie pequeña en comparación con otros ecosistemas de la Amazonia (80.000 km² ó el 1%). Las extensas formaciones de palmas son muy características de las áreas amazónicas permanentemente inundadas. Se encuentran distribuidas desde las llanuras de las planicies hasta la precordillera andina, llegando a los 500 m de altitud, siempre asociadas a aguas negras muy estancadas³⁴, como en depresiones húmedas permanentes dentro del paisaje de la sabana³⁵. También hay zonas permanentemente inundadas con plantas enraizadas en canales o depresiones dentro de la llanura aluvial^{36,37}.

Sabanas inundadas abarcan 200.000 km² ³⁶ y representan el 6% de las comunidades vegetales inundadas³⁸. Se encuentran en el norte (Roraima y Rupununi) y en el sur (sabana del Beni) de la Amazonia, y a lo largo de los cinturones del Cerrado en Brasil y las Guayanas, y presentan una fuerte estacionalidad climática (varios meses secos)²². Las inundaciones están influenciadas principalmente por las lluvias y el desborde de los ríos durante un período de 3 a 5 meses; sin embargo, en cuestión de horas la inundación se filtra en el suelo y no hay agua estancada permanente, excepto en zonas bajas y depresiones vinculadas a los ríos. En las llanuras aluviales de los ríos de aguas blancas, predominan

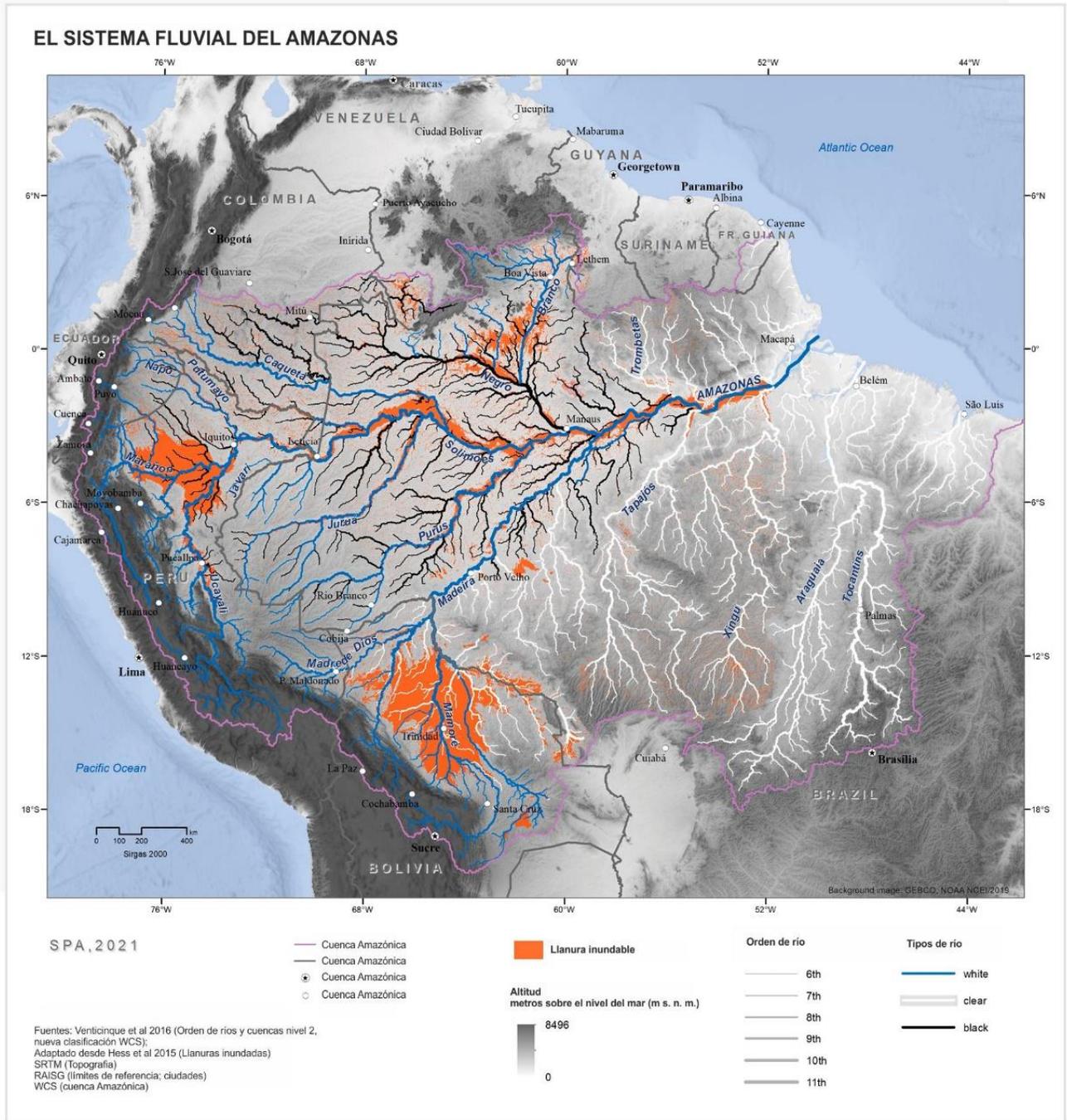


Figura 4.3 Sistema fluvial del Amazonas Red del río Amazonas (de Venticinque et al. 2016⁵), indicando distribución de ambientes inundados (modificado de Hess et al. 2015⁶⁵).

las especies de Poaceae (gramíneas) con 32%, seguidas de las Cyperaceae con 20%³⁹.

Manglares Los manglares ocupan zonas relativamente pequeñas en un estrecho cinturón litoral a lo largo del océano Atlántico y el estuario del Amazonas. Los manglares están inundados por agua salada o salobre, son escasos en número de especies arbóreas y, en general, tienen una estructura uniforme que no supera los 10 m de altura. La mayor zona de manglares mide al menos 7.000 km² y se extiende hacia el sur desde Belém⁴⁰.

Funcionamiento del ecosistema

Productividad primaria, nutrientes, dinámica forestal y descomposición en ecosistemas terrestres En la Amazonia, los factores climáticos son lo que más influye en la producción primaria bruta. Sin embargo, una amplia gama de otros factores relacionados, como el suelo, las perturbaciones y la composición de las especies, también influye al determinar cómo o carbono capturado de la atmósfera se distribuye y cuánto tiempo se almacena en los árboles y sumideros. Las variaciones espaciales de las reservas y la dinámica de la biomasa amazónica se deben más a las condiciones del suelo que al clima⁴¹. Las tasas de mortalidad varían mucho en la Amazonia, siendo más altas en las regiones occidentales y meridionales (entre el 2,2 y el 2,8% al año), que en las regiones centrales del norte y el este (entre el 1,1 y el 1,5% al año⁴²⁻⁴⁴).

No obstante, el clima afecta a las tasas de producción de biomasa leñosa, con consecuencias para el mantenimiento de los ecosistemas forestales productivos⁴⁵. Sin embargo, no todos los bosques amazónicos parecen afectados por el clima en grandes áreas; las napas subterráneas de la Amazonia central y occidental protegen a las plantas contra la sequía¹¹. Se prevén temperaturas más altas y estaciones secas más largas para la cuenca sur de la Amazonia⁴⁶ y es probable que induzcan cambios en las tasas y patrones de descomposición. Cualquier cambio en los procesos de descomposición tendrá un profundo impacto en

la tasa y patrones del ciclo de nutrientes, con implicaciones para la dinámica de las comunidades de plantas y animales del bosque.

Productividad primaria, nutrientes, dinámica de la vegetación y descomposición en ecosistemas acuáticos de agua dulce Al igual que en los ecosistemas terrestres, las funciones de los ecosistemas acuáticos comprenden actividades bioquímicas, como la productividad de plantas y algas, la descomposición de la materia orgánica muerta y los procesos relacionados con el flujo de sedimentos, la energía y el ciclo de los nutrientes⁴⁷. Los flujos de energía y nutrientes son ejemplos primordiales de la naturaleza dinámica de los ecosistemas acuáticos y la Amazonia no es una excepción. Al conectar los ríos con los hábitats de las llanuras aluviales, las inundaciones proporcionan un mecanismo para compensar la limitada productividad de las algas *in situ*⁴⁸. Modelos recientes estiman que el 38% de los humedales amazónicos forma depósitos de turba.

La zona de transición acuático-terrestre Las interacciones entre los ecosistemas terrestres y acuáticos se encuentran entre los procesos más importantes de la Amazonia. La producción primaria terrestre (es decir, la materia orgánica y los nutrientes) se capta cuando suben las aguas de las inundaciones; este material se descompone o es consumido por los organismos, convirtiéndose en la base de la cadena trófica acuática^{49,50}. Parte de esta productividad vuelve al cauce principal del río a través de los numerosos organismos que se desplazan entre las llanuras de inundación y el río, entre ellos un gran número de peces migratorios^{51,52}. Las llanuras de inundación desempeñan un papel crucial, como las zonas de alimentación y de cría para muchos peces⁵³⁻⁵⁵.

En los lagos de llanura de inundación conectados a ríos de aguas blancas, la falta de corrientes permite la sedimentación y una mayor transparencia del agua. Esto permite que crezca el fitoplancton, alimentando una red trófica basada en el zooplancton. Así, los lagos de llanura de inundación desempeñan un papel clave como criaderos y zonas de alimentación de peces juveniles de valor

comercial⁵⁶. Estos peces también son importantes dispersores de semillas en el Amazonas^{51,57,58} (véase el capítulo 3).

Las inundaciones también afectan el movimiento de los animales terrestres entre las llanuras de inundación y los bosques adyacentes de *terra firme*. Durante el periodo de inundación, la abundancia de frutos atrae a los monos frugívoros a los bosques de las llanuras de inundación, mientras que los martin pescadores siguen el movimiento de los peces hacia el interior de los bosques inundados. Además, las inundaciones aumentan la heterogeneidad del hábitat en los bosques de las llanuras de inundación, impulsando el desarrollo de comunidades únicas de aves, murciélagos y anfibios que no se encuentran en los bosques adyacentes de *terra firme*⁵⁹⁻⁶¹.

Conclusiones Entre las montañas andinas y la llanura amazónica existe un mosaico diverso de ecosistemas formado por bosques, sabanas y llanuras de inundables. La selva amazónica es probablemente la zona forestal más rica del planeta, ya que contiene aproximadamente 392.000 millones de árboles. Esta enorme diversidad no está distribuida uniformemente en toda la cuenca. La red fluvial amazónica desempeña un papel fundamental en la conexión de los ecosistemas terrestres y acuáticos. Las inundaciones estacionales facilitan el transporte de nutrientes, que es fundamental para la dinámica regional. Por ello, la clave para entender la ecología del Amazonas es comprender la integración entre los ecosistemas terrestres y acuáticos.

Referencias

1. Ter-Steege, H. *et al.* Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. *Sci. Adv.* **1**, e1500936 (2015).
2. Keddy, P. A. *et al.* Wet and Wonderful: The World's Largest Wetlands Are Conservation Priorities. *Bioscience* **59**, 39–51 (2009).
3. Adeney, J. M., Christensen, N. L., Vicentini, A. & Cohn-Haft, M. White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica* **48**, 7–23 (2016).
4. RAISG. Amazonia Under Pressure. www.amazoniasocioambiental.org (2020).
5. Venticinque, E. *et al.* An explicit GIS-based river basin

- framework for aquatic ecosystem conservation in the Amazon. *Earth Syst Sci Data* 651–661 https://knbn.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp_computing.6.1 (2016).
6. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. (New York Botanical Garden, 1995).
 7. Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853–858 (2000).
 8. Young, K., León, B., Jørgensen, P. & Ulloa, U. C. Tropical and subtropical landscapes of the Andes. in *The Physical Geography of South America* (eds. Veblen, T., Young, K. & Orme, A.) (Oxford University Press, 2007).
 9. Cardoso, D. *et al.* Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **114**, 10695–10700 (2017).
 10. Ter-Steege, H. *et al.* Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* **342**, 1243092–1243092 (2013).
 11. Ter-Steege, H. *et al.* Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Sci. Rep.* **10**, 10130 (2020).
 12. Ter-Steege, H. *et al.* The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. *Sci. Rep.* **6**, 29549 (2016).
 13. Ter-Steege, H. *et al.* Towards a dynamic list of Amazonian tree species. *Sci. Rep.* **9**, 3501 (2019).
 14. do Amaral, I. L., Matos, F. D. A. & Lima, J. Composição florística e parâmetros estruturais de um hectare de floresta densa de terra firme no rio Uatumã, Amazônia, Brasil. *Acta Amaz.* **30**, 377 (2000).
 15. Gentry, A. H. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **85**, 156–159 (1988).
 16. Alonso, J. Á., Metz, M. R. & Fine, P. V. A. Habitat Specialization by Birds in Western Amazonian White-sand Forests. *Biotropica* **45**, 365–372 (2013).
 17. Hess, L. L., Melack, J. M., Novo, E. M. L. M., Barbosa, C. C. F. & Gastil, M. Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the central Amazon basin. *Remote Sens. Environ.* **87**, 404–428 (2003).
 18. Sioli, H. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. in *The Amazon* 127–165 (Springer, 1984).
 19. Bogotá-Gregory, J. D. *et al.* Biogeochemical water type influences community composition, species richness, and biomass in megadiverse Amazonian fish assemblages. *Sci. Rep.* **10**, 1–15 (2020).
 20. McClain, M. E. & Naiman, R. J. Andean influences on the biogeochemistry and ecology of the Amazon River. *Bioscience* **58**, 325–338 (2008).
 21. Wittmann, F., Schöngart, J. & Junk, W. J. Phytogeography, Species Diversity, Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. in *Amazonian Floodplain Forests. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* (eds. Junk, W., Piedade, M., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P.) 61–102 (Springer, Dordrecht, 2011).
 22. Junk, W. J. *et al.* A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands* **31**, 623–640 (2011).
 23. Junk, W. J. *et al.* Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable

- management, and protection in. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* **24**, 5–22 (2014).
24. Castello, L. *et al.* The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conserv. Lett.* **6**, 217–229 (2012).
25. Schöngart, J. & Junk, W. J. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. *J. Hydrol.* **335**, 124–132 (2007).
26. Wittmann, F. & Junk, W. J. Amazon river basin. The Wetland Book II. in *Distribution, Description and Conservation* (eds. Finlayson, C., Milton, G., Prentice, R. & Davidson, N.) 1–16 (Springer Netherlands, 2017).
27. Ferreira, L. V & Prance, G. T. Structure and species richness of low-diversity floodplain forest on the Rio Tapajós, Eastern Amazonia, Brazil. *Biodivers. & Conserv.* **7**, 585–596 (1998).
28. Wittmann, F. *et al.* Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *J. Biogeogr.* **33**, 1334–1347 (2006).
29. Wittmann, F., Anhuf, D. & Junk, W. J. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *J. Trop. Ecol.* 805–820 (2002).
30. Melack, J. M. & Hess, L. L. Remote Sensing of the Distribution and Extent of Wetlands in the Amazon Basin. in *Amazonian Floodplain Forests. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* (eds. Junk, W., Piedade, M., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P.) 43–59 (Springer, 2010).
31. Ferreira, L. V. 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**, 1353–1363 (1997).
32. Junk, W. J., Wittmann, F., Schöngart, J. & Piedade, M. T. F. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetl. Ecol. Manag.* **23**, 677–693 (2015).
33. Montero, J. C., Piedade, M. T. F. & Wittmann, F. Floristic variation across 600 km of inundation forests (Igapó) along the Negro River, Central Amazonia. *Hydrobiologia* **729**, 229–246 (2014).
34. Moraes, R. M. *Palmeras y usos: Especies de Bolivia y la región.* (Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Plural editores, 2020).
35. Piedade, M. T. F. *et al.* Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnol. Bras.* **22**, 165–178 (2010).
36. Pires, J. & Prance, G. The vegetation types of the Brazilian Amazon. (1985).
37. Beck, S. G. *et al.* Llanos de Mojos Region, Bolivia. *Centers plant Divers. a Guid. Strateg. their Conserv.* **3**, 421–425 (1997).
38. Meirelles, J. M. *O livro de ouro da Amazônia.* (Ediouro, 2006).
39. Junk, W. J. & Piedade, M. T. F. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amaz. Limnol. Oecologia Reg. Syst. Fluminis Amaz.* **12**, 467–484 (1993).
40. FAO. *Mangroves of South America 1980–2005: country reports. Forest Resources Assessment Assessment* www.fao.org/forestry/site/mangrove/statistics (2007).
41. Phillips, O. L. *et al.* Species Matter: Wood Density Influences Tropical Forest Biomass at Multiple Scales. *Surv. Geophys.* **40**, 913–935 (2019).
42. Malhi, Y. *et al.* The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Glob. Chang. Biol.* **10**, 563–591 (2004).
43. Marimon, B. S. *et al.* Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecol. Divers.* **7**, 281–292 (2014).
44. Esquivel-Muelbert, A. *et al.* Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. *Nat. Commun.* **11**, 5515 (2020).
45. Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R. & Zelazowski, P. Tropical forests in the Anthropocene. *Annu. Rev. Environ. Resour.* **39**, (2014).
46. de Meira Junior, M. S. *et al.* The impact of long dry periods on the aboveground biomass in a tropical forest: 20 years of monitoring. *Carbon Balance Manag.* **15**, 12 (2020).
47. Morris, R. J. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **365**, 3709–3718 (2010).
48. Junk, W. J. & Wantzen, K. M. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications-an update. in *Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries 2* 117–140 (2003).
49. Junk, W. J. Ecology of the várzea, floodplain of Amazonian whitewater rivers. in *The Amazon* 215–243 (Springer, 1984).
50. Junk, W. J., Bayley, P. B., Sparks, R. E. & others. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **106**, 110–127 (1989).
51. Goulding, M. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history.* (Univ of California Press, 1980).
52. Goulding, M. Flooded forests of the Amazon. *Sci. Am.* **268**, 114–120 (1993).
53. Lima, Á. C. & Araujo-Lima, C. A. R. M. The distributions of larval and juvenile fishes in Amazonian rivers of different nutrient status. *Freshw. Biol.* **49**, 787–800 (2004).
54. Castello, L., Isaac, V. J. & Thapa, R. Flood pulse effects on multispecies fishery yields in the Lower Amazon. *R. Soc. open Sci.* **2**, 150299 (2015).
55. Castello, L., Bayley, P. B., Fabré, N. N. & Batista, V. S. Flooding effects on abundance of an exploited, long-lived fish population in river-floodplains of the Amazon. *Rev. Fish Biol. Fish.* **29**, 487–500 (2019).
56. Oliveira, A. C. B., Martinelli, L. A., Moreira, M. Z., Soares, M. G. M. & Cyrino, J. E. P. Seasonality of energy sources of *Colossoma macropomum* in a floodplain lake in the Amazon - lake Camaleao, Amazonas, Brazil. *Fish. Manag. Ecol.* **13**, 135–142 (2006).
57. Correa, S. B. *et al.* Overfishing disrupts an ancient mutualism between frugivorous fishes and plants in Neotropical wetlands. *Biol. Conserv.* **191**, 159–167 (2015).
58. Correa, S. B. & Winemiller, K. O. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* **95**, 210–224 (2014).
59. Pereira, M. J. R. *et al.* Structuring of Amazonian bat assemblages: the roles of flooding patterns and floodwater nutrient load. *J. Anim. Ecol.* **78**, 1163–1171 (2009).
60. Beja, P. *et al.* Seasonal patterns of spatial variation in understory bird assemblages across a mosaic of flooded and

- unflooded Amazonian forests. *Biodivers. Conserv.* **19**, 129–152 (2010).
61. Ramalho, W. P., Machado, I. F. & Vieira, L. J. S. Do flood pulses structure amphibian communities in floodplain environments? *Biotropica* **50**, 338–345 (2018).
62. Comer, P. J., Hak, J. C., Josse, C. & Smyth, R. Long-term loss in extent and current protection of terrestrial ecosystem diversity in the temperate and tropical Americas. *PLoS One* **15**, e0234960 (2020).
63. Amazon Tree Diversity Network. <http://atdn.myspecies.info>. (2021).
64. Quesada, C. A. *et al.* Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences* **8**, 1415–1440 (2011).
65. Hess, L. L. *et al.* Wetlands of the lowland Amazon basin: Extent, vegetative cover, and dual-season inundated area as mapped with JERS-1 synthetic aperture radar. *Wetlands* **35**, 745–756 (2015).