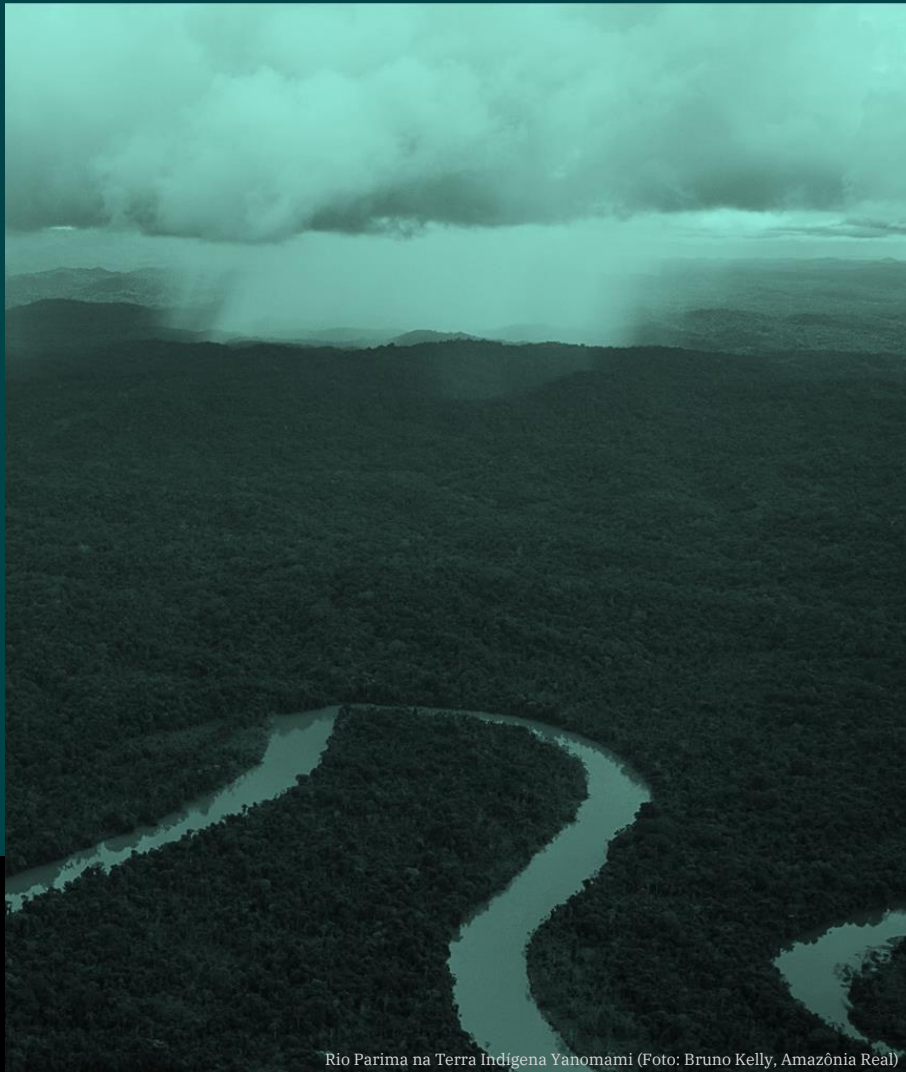


Capítulo 6

Ciclos Biogeoquímicos de la Amazonía



Rio Parima na Terra Indígena Yanomami (Foto: Bruno Kelly, 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: 978-1-7348080-4-9

Cita sugerida

Malhi Y, Melack J, Gatti LV, Ometto J, Kesselmeier J, Wolff S, Aragão LEO, Costa M, Saleska S, Pangala SR, Basso LS, Rizzo L, Araújo AC, Restrepo-Coupe N, Junior CHLS. 2021. Capítulo 6: Ciclos Biogeoquímicos de 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 Alza 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/FRJG1833

ÍNDICE

| | |
|--|-----------|
| RESUMEN GRÁFICO | 2 |
| MENSAJES CLAVE..... | 3 |
| RESUMEN..... | 3 |
| 6.1 INTRODUCCIÓN..... | 4 |
| 6.2 CICLO DEL CARBONO EN LA AMAZONIA | 5 |
| 6.2.1 EL CICLO DEL CARBONO DE LA AMAZONÍA A LO LARGO DEL CENOZOICO Y PLEISTOCENO | 5 |
| 6.2.2 PROCESOS DEL CICLO DE CARBONO EN LOS BOSQUES AMAZÓNICOS TERRESTRES..... | 6 |
| 6.2.3 PERTURBACIONES COMO MODIFICADORAS DEL CICLO DE CARBONO EN LA AMAZONÍA..... | 11 |
| 6.2.4 PROCESOS DEL CICLO DE CARBONO EN ECOSISTEMAS ACUÁTICOS AMAZÓNICOS..... | 16 |
| 6.3 CICLO DE NUTRIENTES EN LA CUENCA AMAZÓNICA | 18 |
| 6.3.1 NITRÓGENO | 18 |
| 6.3.2 FÓSFORO | 20 |
| 6.4 OTROS GASES DE EFECTO INVERNADERO IMPORTANTES..... | 21 |
| 6.4.1 METANO | 21 |
| 6.4.2 ÓXIDO NITROSO (N ₂ O)..... | 26 |
| 6.5 AEROSOLES Y GASES TRAZA..... | 27 |
| 6.5.1 COMPUESTOS ORGÁNICOS VOLÁTILES BIOGÉNICOS DISTINTOS DEL METANO (COVNM) | 27 |
| 6.5.2 FÍSICA Y QUÍMICA DE AEROSOLES Y NÚCLEOS DE CONDENSACIÓN DE NUBES (CCN)..... | 29 |
| 6.5.3 OZONO Y FOTOQUÍMICA | 32 |
| 6.6 CONCLUSIONES | 32 |
| 6.7 RECOMENDACIONES..... | 32 |
| 6.8 REFERENCIAS | 33 |

Resumen Gráfico

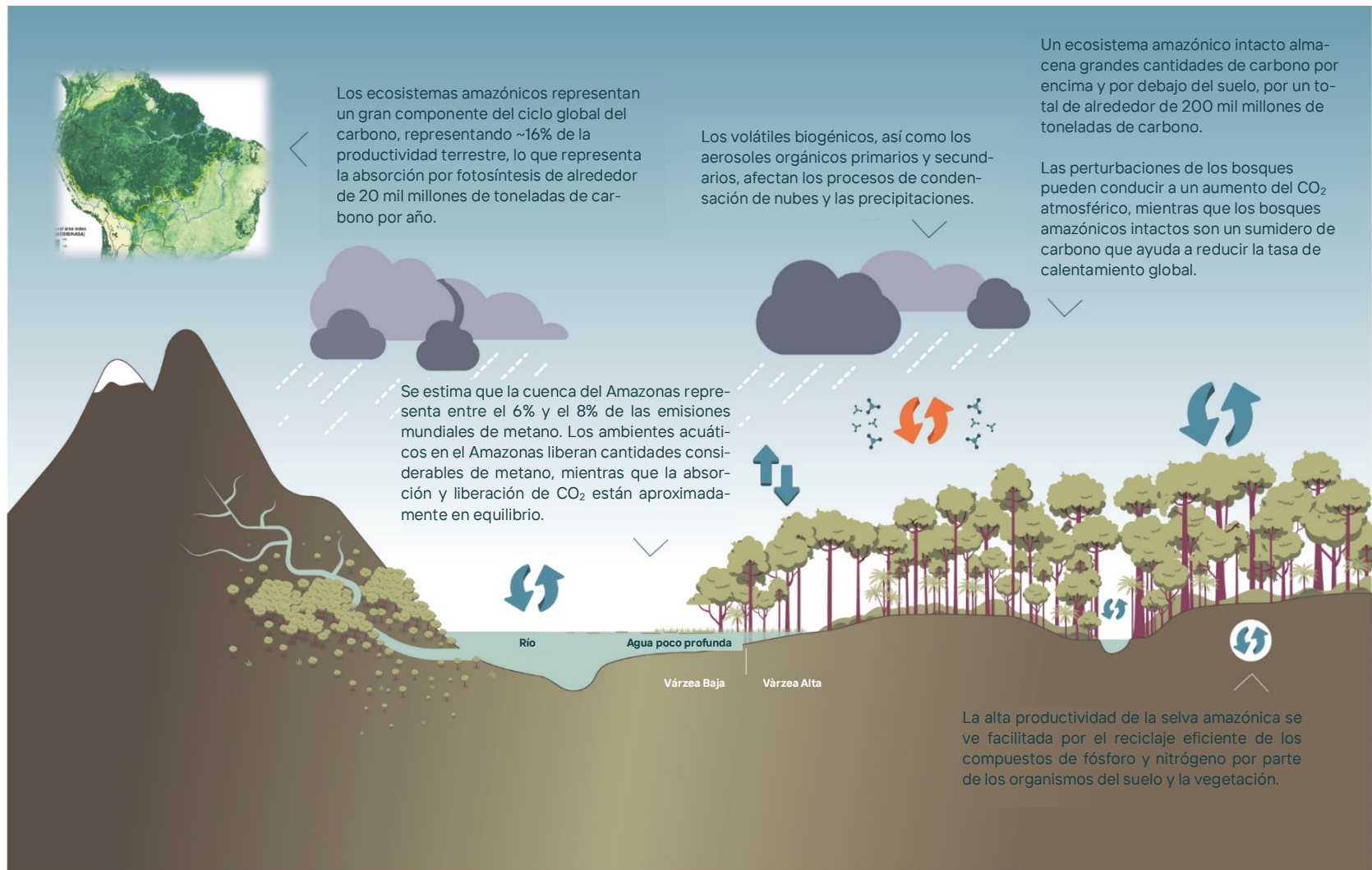


Figura 6.A Resumen Gráfico

Ciclos Biogeoquímicos de la Amazonía

Yadvinder Malhi^{sa}, John Melack^{sb}, Luciana V. Gatti^{cd}, Jean Ometto^b, Jürgen Kesselmeier^c, Stefan Wolff^e, Luiz E.O. Aragão^{bf}, Marcos Costa^g, Scott Saleska^h, Sunitha R. Pangalaⁱ, Luana S. Basso^b, Luciana Rizzo^j, Alessandro C. de Araújo^j, Natalia Restrepo-Coupe^k, Celso H.L. Silva Junior^{cl}

Mensajes clave

- El bosque amazónico es un almacén importante y un sumidero continuo de carbono que contribuye modestamente a reducir los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera. Este sumidero de carbono se ha ido debilitando en las últimas décadas.
- Las estimaciones disponibles de aportes de carbono de plantas que crecen en hábitats inundados estacionalmente son de orden similar a las estimaciones de CO₂ desgasificado de estos hábitats. Por lo tanto, los ambientes acuáticos parecen estar aproximadamente en equilibrio, aunque los aportes de las tierras altas agregan algo de carbono inorgánico y orgánico.
- Se estima que las emisiones de metano de la cuenca Amazónica representan entre el 6% y el 8% de las emisiones mundiales de metano, aunque persisten grandes incertidumbres tanto en las fuentes como en los sumideros.
- La región amazónica aporta una gran fracción de las emisiones globales de N₂O de los ecosistemas naturales; la fijación biológica de N es una fuente importante de nitrógeno disponible para la biosfera regional.
- La liberación de volátiles biogénicos del bosque juega un papel importante en la condensación de nubes, lo que afecta las precipitaciones.

Resumen

La cuenca Amazónica alberga la mayor extensión de bosque tropical de la Tierra y el sistema fluvial más grande del mundo. Estas dos características lo convierten en un importante contribuyente a los ciclos biogeoquímicos regionales y globales, como el ciclo del carbono y los principales ciclos de nutrientes. Este capítulo resume nuestra comprensión de los ciclos de tres elementos biogeoquímicos clave en la Amazonía (carbono, nitrógeno y fósforo), que abarcan tanto los ecosistemas terrestres como los acuáticos. Históricamente, el bioma amazónico intacto ha sido un importante sumidero de carbono, aunque este sumidero parece estar debilitándose con el tiempo. El capítulo también examina las emisiones netas de otros

^a Environmental Change Institute, School of Geography and the Environment, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3QY, UK, yadvinder.malhi@ouce.ox.ac.uk

^b Bren School of Environmental Science and Management, University of California, Bren Hall 2400, Santa Barbara CA 93117, USA

^c Nuclear and Energy Research Institute, IPEN-CNEN/SP, Av. Prof. Lineu Prestes, 2242, Butantã, São Paulo SP 05508-000, Brazil

^d Earth System Science Center (CCST), National Institute for Space Research (INPE), Av. dos Astronautas, 1.758, Jardim da Granja, São José dos Campos SP 12227-010, Brazil

^e Multiphase Chemistry Department, Max Planck Institute for Chemistry, Hahn-Meitner-Weg 1, 55128 Mainz, Germany

^f College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, Stocker Road, Exeter EX4 4PY, UK

^g Department of Agricultural Engineering, Federal University of Viçosa, Av. Peter Henry Rolfs, Viçosa MG 36570-900, Brazil

^h Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson AZ 85721, USA

ⁱ Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Library Avenue, Bailrigg, Lancaster LA1 4YQ, UK

^j Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Travessa Dr Eneas Pinheiro, Belém PA, Brazil

^k School of Life Sciences, University of Technology Sydney, 15 Broadway, Ultimo NSW 2007, Australia

^l Universidade Estadual do Maranhão (UEMA), Cidade Universitária Paulo VI, Avenida Lourenço Vieira da Silva, 1000, Jardim São Cristovão, 65055-310 São Luís, MA, Brazil

dos gases traza clave con contribuciones sustanciales al calentamiento radiativo (metano y óxido de di-nitrógeno), y las emisiones de gases traza y aerosoles y su impacto en la contaminación atmosférica, las propiedades de las nubes y el ciclo del agua.

Palabras clave: carbono, dióxido de carbono, metano, nitrógeno, fósforo, aerosoles, nubes, acuático, terrestre

6.1 Introducción

La cuenca Amazónica representa alrededor del 16% de todo el metabolismo de la biosfera terrestre y es la cuenca de drenaje más grande del mundo, contribuyendo con alrededor de una quinta parte de la descarga mundial de agua dulce. Estas características la convierten en un importante contribuyente a los ciclos biogeoquímicos regionales y globales, incluyendo los ciclos de carbono, nitrógeno, fósforo y otros nutrientes. Este capítulo destaca y resume algunos de los principales aspectos de la biogeoquímica de la región amazónica. El objetivo es comprender los procesos biogeoquímicos naturales o de referencia en regiones relativamente intactas de la Amazonía. La Parte II de este informe analiza los paisajes deforestados y otros modificados por el hombre. Sin embargo, cuando elaboramos presupuestos para toda la región (de carbono o metano), incluimos las emisiones antropogénicas para tener una imagen completa. Este capítulo inicia considerando primero el ciclo del carbono de la Amazonía, su variabilidad estacional y el papel del bosque amazónico intacto como sumidero de carbono. Las secciones siguientes describen el ciclo de nutrientes clave en la Amazonía (nitrógeno y fósforo). Luego consideramos la contribución de la región a los presupuestos globales de otros importantes gases de efecto invernadero, metano y N_2O . Finalmente, pasamos a las emisiones de otros gases biogénicos y aerosoles, y su papel en la forma como afecta la física y dinámica de las nubes y la química del ozono.

Al considerar la literatura sobre los ciclos biogeoquímicos de la región amazónica en su conjunto, es importante definir qué se entiende por Amazonía. Diferentes estudios utilizan diferentes definiciones. Por ejemplo, los estudios del ciclo del carbono forestal tienden a estar enfocados en todo el bioma forestal de las tierras bajas, incluyendo las

áreas fuera de la cuenca Amazónica (por ejemplo, las Guayanas), pero excluyen los biomas forestales que no pertenecen a las tierras bajas, como el planalto y las regiones montañosas de los Andes. En contraste, los estudios hidrológicos tienden a enfocarse en toda la cuenca. Aquí, adoptamos las definiciones de Eva *et al.* (2005). Las cinco regiones de la Amazonía *sensu lato* (toda la cuenca Amazónica-Tocantins más las regiones de bosques de tierras bajas adyacentes) son los bosques de tierras bajas de la cuenca Amazónica (5.569 174 km²), los bosques de tierras bajas de Guyana (970.161 km²), los bosques de tierras bajas de Gurupi (161 463 km²), el bioma no forestal de la cuenca amazónica en el planalto (864.951 km²) y los andes montanos en la cuenca amazónica (555.564 km²). La definición más estrecha (bioma de bosque de tierras bajas dentro de la cuenca Amazónica) también se conoce como la Amazonía *sensu stricto*. Consulte el Anexo sobre límites geográficos y significados para obtener una mayor exploración de este tema.

Primero nos enfocamos en la dinámica del carbono de la biomasa forestal; la Amazonía contiene una gran cantidad de carbono en la biomasa aérea; por lo tanto, el bosque y su destino están vinculados al ciclo global del carbono. Sin embargo, la disponibilidad de agua y nutrientes pueden limitar la productividad y afectar el ciclo del carbono; discutimos los ciclos del agua, nitrógeno y fósforo. Luego enfocamos la atención en otros dos importantes gases de efecto invernadero con fuentes significativas en la Amazonía: el metano y el óxido nitroso. Finalmente, los bosques están vinculados al clima no solo a través de su capacidad para evaporar el agua, sino también a través de la producción de gases y aerosoles que a su vez influyen en la radiación, las propiedades de las nubes y la precipitación. Nuestro enfoque en todo momento está en los ecosistemas en gran parte intactos en la Amazonía, principalmente bosques y aguas dulces, pero bajo

condiciones climáticas y atmosféricas recientes y actuales. Por lo tanto, estos ecosistemas intactos no son equivalentes a los ecosistemas amazónicos preindustriales. La Parte II de este informe analiza los ecosistemas amazónicos degradados y ampliamente modificados.

6.2 Ciclo del Carbono en la Amazonia

6.2.1 El ciclo del carbono de la Amazonía a lo largo del Cenozoico y Pleistoceno

El bioma del bosque tropical latifoliado sudamericano probablemente comenzó a tomar su estructura moderna, de dosel cerrado y dominada por angiospermas, a raíz del impacto del asteroide Chicxulub hace 66 millones de años, y la extinción asociada de los dinosaurios de megafauna (Carvalho *et al.* 2021) (ver el Capítulo 1). En los climas cálidos y húmedos del Paleógeno (66-23 Ma), los bosques “tropicales” (o megatérmicos, es decir, no afectados por las heladas) cubrían gran parte de América del Sur, conectando los biomas protoamazónicos y del Bosque Atlántico y extendiéndose mucho más al sur, a la Patagonia (Maslin *et al.* 2005). El clima adecuado y las altas concentraciones atmosféricas de CO₂ de este “mega-amazónico” primitivo podrían haber dado como resultado una productividad y una biomasa general sustancialmente más altas que las del bioma neotropical moderno. Durante los últimos 50 millones de años, las concentraciones de CO₂ han disminuido ampliamente y ha habido un enfriamiento y secado asociado del clima global y regional. Los bosques tropicales se han retirado, el Bosque Atlántico se separó del bioma amazónico (Maslin *et al.* 2005), y los pastos se extendieron desde África en el Mioceno tardío (~10 Ma), lo que resultó en la creación de nuevos biomas de sabana dominados por el fuego, como el cerrado, y la mayor retirada del bosque (Osborne *et al.* 2007). Es probable que las reservas de carbono y la productividad de los ecosistemas hayan disminuido junto con estos cambios atmosféricos.

Durante el Pleistoceno (2,6 Ma - 11,7 Ka), el esta

blecimiento de grandes casquetes polares en el norte amplificó enormemente la inestabilidad climática. Estos casquetes polares permitieron retroalimentaciones del albedo del hielo. Un ligero enfriamiento (calentamiento) condujo a una mayor expansión (retirada) de las capas de hielo, lo que provocó un aumento (disminución) de la reflexión de la radiación solar y, por extensión, la amplificación de pequeños cambios en la rotación y la órbita de la Tierra en cambios dramáticos en el clima. El último millón de años ha estado dominado por un ciclo de aproximadamente 100.000 años, el 90% del cual es en gran medida un clima frío con un nivel bajo de CO₂ en la atmósfera (~180 ppm) y una alta variabilidad climática, dividida por periodos cortos (~10.000 años) de condiciones más cálidas y húmedas, mayor cantidad de CO₂ (~280 ppm) y menor variabilidad climática (el Holoceno es un buen ejemplo). Las bajas concentraciones de CO₂ de los periodos glaciales (180 ppm) pueden estar cerca del umbral de viabilidad de la fotosíntesis y habrían reducido la productividad del ecosistema.

Se ha especulado mucho sobre cómo variaron los bosques amazónicos durante estos ciclos glaciales-interglaciales. Haffer (1969) sugirió que durante los máximos glaciales, el bioma del bosque se retiró a refugios separados por cerrado, y este proceso impulsó la especiación amazónica. Este escenario no ha resistido la prueba del tiempo; el amplio consenso parece ser que durante los periodos glaciales solo hubo un modesto retroceso en la extensión del bosque en los límites. Los datos paleoecológicos y de espeleotermia sugieren que el clima era indudablemente más seco, pero las temperaturas más bajas redujeron las tasas de evapotranspiración y permitieron la persistencia del bosque (Mayle *et al.* 2004, Bush *et al.* 2017, Wang *et al.* 2017). Sin embargo, áreas sustanciales de bosque pueden haber sido bosques secos entretejidos entre bosques húmedos. La variabilidad del clima puede haber permitido que se abriera un corredor ocasional de sabana en el este de la Amazonía. En general, es probable que las reservas de carbono de la Amazonía se hayan reducido solo ligeramente con respecto a los valores actuales, pero la

productividad se habría reducido sustancialmente y la tasa de ciclo del carbono más lenta (Mayle *et al.* 2004).

En el último período interglacial, el Holoceno (11,7 Ka – presente), la productividad de la selva tropical y las reservas de carbono aumentaron inicialmente con condiciones más cálidas, más húmedas y de CO₂ más alto. Sin embargo, entre principios y mediados del Holoceno (ca. 8.500-3.600 años AP), la reducción de las precipitaciones y el aumento de la frecuencia de los incendios afectaron gran parte del sur de la región, lo que provocó el retroceso de los bosques y la expansión de la sabana y el bosque

seco (Mayle *et al.* 2004). En el Holoceno tardío, el cinturón de lluvia se expandió más al sur y el bosque se expandió gradualmente hacia el sur, lo que resultó en un aumento general de la biomasa forestal de la Amazonía a valores máximos en los últimos mil años (Mayle *et al.* 2004).

6.2.2 Procesos del ciclo de carbono en los bosques amazónicos terrestres

6.2.2.1 Ciclo del Carbono del Bosque Amazónico

El bioma del bosque amazónico almacena alrededor de 90 Pg C en la biomasa vegetal por encima y

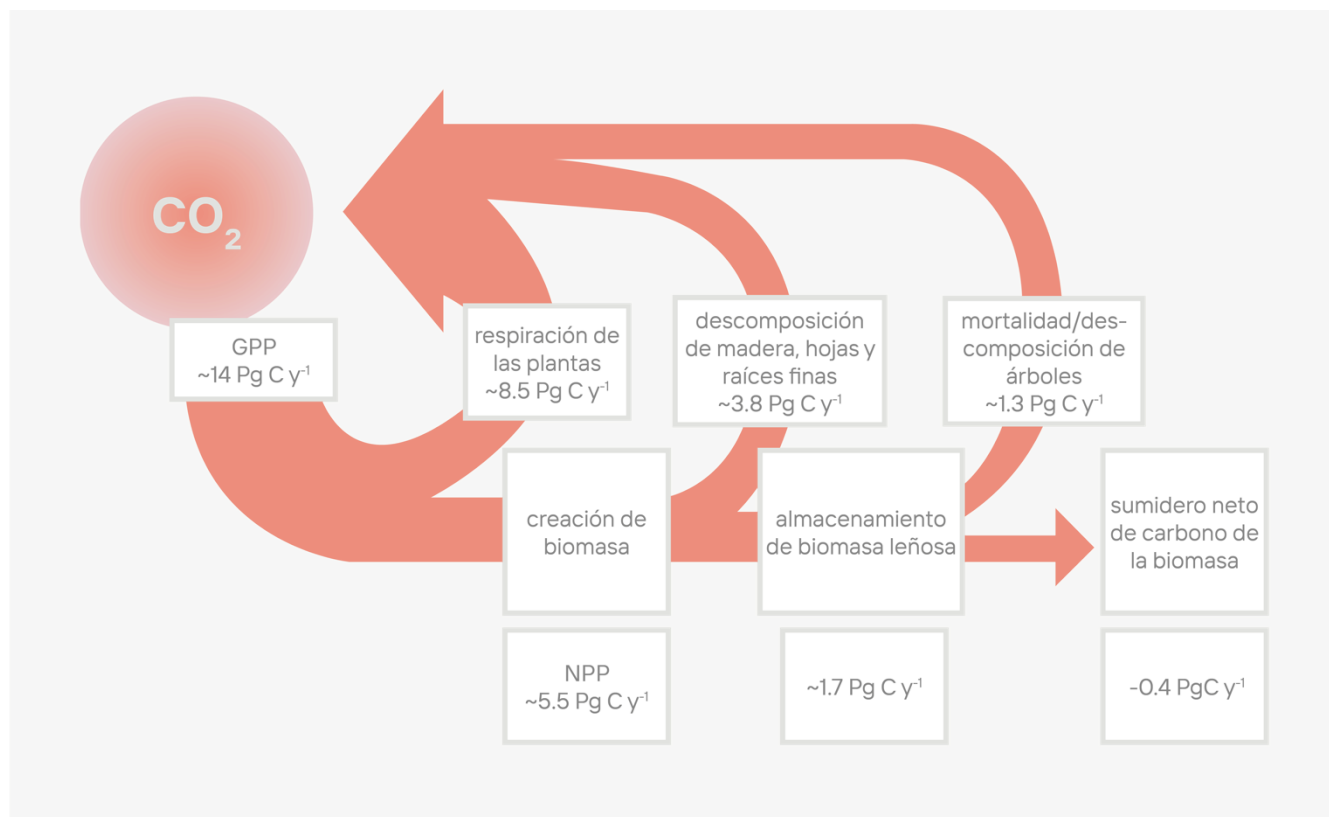


Figura 6.1 Algunos de los conceptos clave en el ciclo del carbono terrestre (los números indicados son para todo el bioma del bosque amazónico). Las plantas toman el dióxido de carbono a través de la fotosíntesis; esta es la Productividad Primaria Bruta (GPP). Gran parte del carbono se usa para el metabolismo y la respiración de las plantas, y el resto se usa para producir biomasa que incluye madera, hojas y raíces finas. El tejido de vida corta se desprende y descompone rápidamente, liberando dióxido de carbono a la atmósfera en forma de respiración heterótrofa. El carbono en el tejido leñoso y los suelos tiende a acumularse con el tiempo a través de la sucesión ecológica, pero en su mayor parte se libera a la atmósfera a través de la descomposición y la mortalidad de los árboles. En general, los procesos de creación de biomasa leñosa y mortalidad de árboles no han estado en equilibrio en las últimas décadas, lo que ha llevado a un sumidero neto de carbono de biomasa, equivalente a una Productividad Neta del Bioma (NBP, por sus siglas en inglés) positiva. Los datos se extrapolan al área del bioma del bosque amazónico utilizando los valores suministrados por Malhi *et al.* (2016) y Brienen *et al.* (2015).

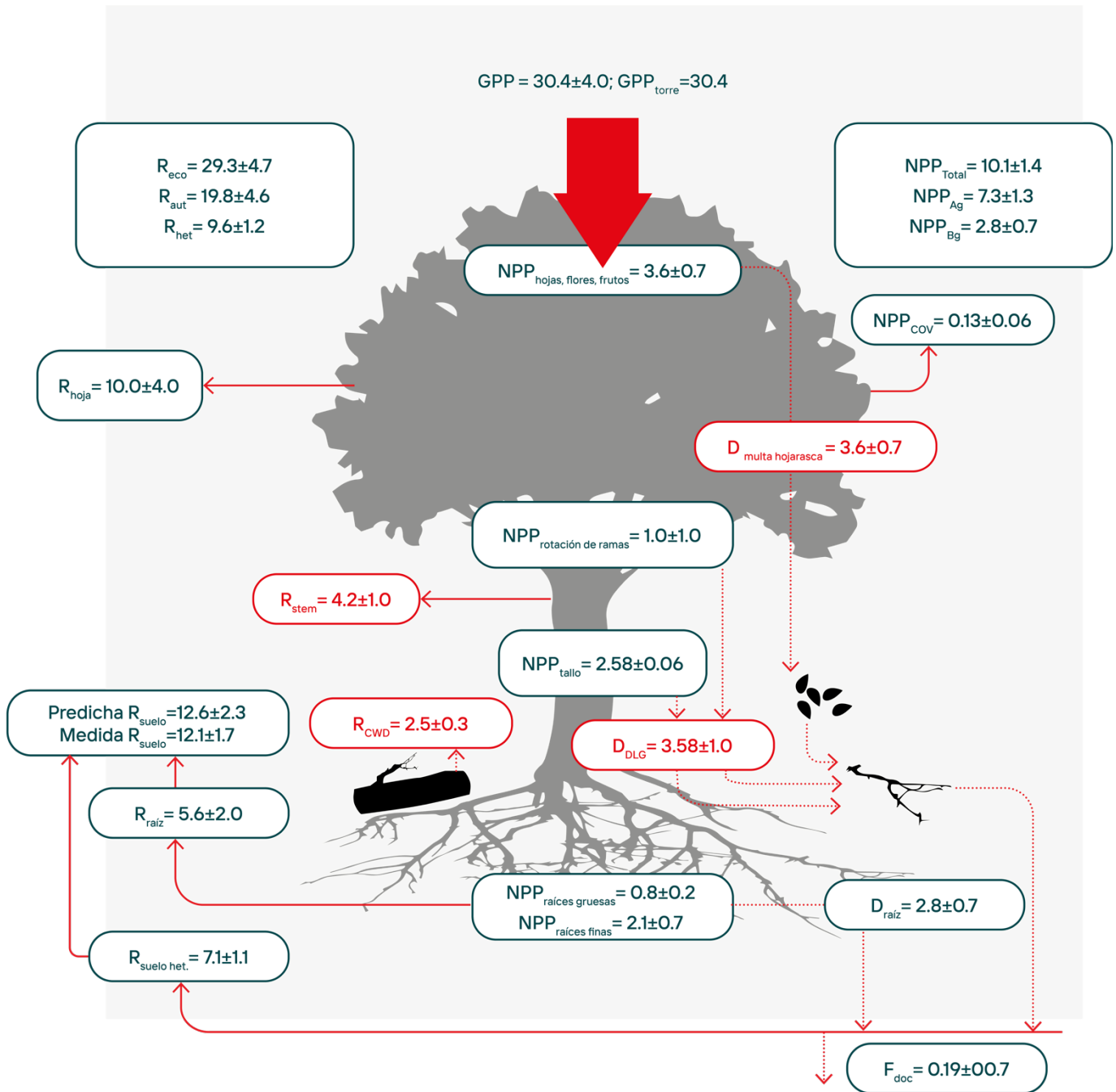


Figura 6.2. El ciclo de carbono de un bosque amazónico típico (cerca de Manaus, Amazonía central). Adaptado de los datos de Malhi et al. (2009a). GPP = Productividad primaria bruta (prevista como la suma de NPP y respiración autótrofa, y estimada directamente a partir de mediciones de torre de flujo (NEE + Reco); NEE - flujo de carbono neto o intercambio neto de ecosistemas, Reco - combinación de respiración autótrofa y heterótrofa, NPP - Neto Productividad primaria, en total, y componentes sobre el suelo (AG) y por debajo del suelo (BG), y sus componentes como (i) producción de dosel (hojas, flores, frutos, ramitas); (ii) rotación de ramas; (iii) carbono orgánico volátil (COV); (iv) producción de tejido leñoso sobre el suelo (tallo); (v) producción de raíces gruesas; (vi) producción de raíces finas; R - Respiración, en componentes total y autótrofa (aut) y heterótrofa (het), y sus componentes como (vii) respiración de la hoja; (viii) respiración del tejido de la madera; (ix) respiración de la raíz; (x) respiración heterótrofa del suelo; (xi) respiración total del suelo, ya sea directamente medida o predicha como suma de entradas suponiendo que no haya cambios netos en las reservas de carbono del suelo, D - flujos de detritos, como (xii) multa hojarasca; (xiii) producción de desechos leñosos gruesos; (xiv) producción de detritos de raíces; (xv) Fdoc - exportación de carbono en forma de carbono orgánico disuelto. Las unidades son Mg C ha⁻¹ y⁻¹.

por debajo de la superficie suelo (Saatchi *et al* 2007). Las reservas de carbono del suelo son de una magnitud similar al carbono de la biomasa vegetal (Malhi *et al* 2009, de Oliveira Marques *et al* 2017) y, por lo tanto, las reservas totales de carbono del bioma del bosque amazónico son ~150-200 Pg C. Parte del carbono del suelo se encuentra en fracciones no lábiles relativamente resistentes a la pérdida de cobertura forestal, pero una gran parte se encuentra en formas lábiles cerca de la superficie que son vulnerables a la pérdida (de Oliveira Marques *et al* 2017).

El balance neto de carbono de los sistemas amazónicos terrestres es el resultado de grandes flujos de absorción y liberación. Con su temporada de crecimiento de un año, los bosques tropicales como los de la Amazonía se encuentran entre los ecosistemas naturales más productivos de la Tierra. Una variedad de estudios en la cuenca describen los procesos del ciclo del carbono de los bosques amazónicos. La figura 6.2 ilustra el ciclo del carbono de un bosque amazónico central típico cerca de Manaus, Brasil, derivado de (Malhi *et al.* 2009).

La entrada de carbono al bosque a través de la fotosíntesis se denomina productividad primaria bruta (GPP); por lo general, alrededor de un tercio de GPP se utiliza para la producción de biomasa de madera, raíces finas, hojas y tejidos reproductivos (la productividad primaria neta o los tejidos de raíces finas tienen una vida corta y constituyen una pequeña proporción de las existencias totales de biomasa). Toda la biomasa termina como material muerto, ya sea por caída de hojarasca, herbivoría o mortalidad. Este material es descompuesto y metabolizado, principalmente por hongos pero también por bacterias y macrofauna del suelo como las termitas, liberando dióxido de carbono a la atmósfera en forma de respiración heterótrofa. Estos son flujos más pequeños adicionales hacia y desde el ecosistema; Los compuestos orgánicos volátiles, como los isoprenoides (isopreno, monoterpenos, sesquiterpenos) y el metano representan más del 0,5 % del GPP (Kesselmeier *et al.* 2002), y la salida de carbono orgánico disuelto en el agua corriente es inferior al 1% del GPP, aunque esta fracción

puede variar según el suelo y la vegetación y no está bien muestreada. Se podría esperar que el balance neto de carbono de un bosque amazónico maduro de *terra firme* sea cero desde los primeros principios ecológicos, ya que la absorción de carbono a través de la fotosíntesis se compensa con las liberaciones de carbono a través de la respiración heterótrofa y autótrofa. Sin embargo, los inventarios a largo plazo sugieren una tasa neta de aumento de la biomasa vegetal de $0,6 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ (donde Mg es 10^6 gramos) (ver más adelante), equivalente a alrededor del 2% de la fotosíntesis (Brienen *et al.* 2015).

6.2.2.2 Variación del GPP y NPP en la Amazonía y su relación con el clima, la geología y la hidrología

El GPP total de la Amazonía es de alrededor de 20 Pg C y^{-1} , lo que representa alrededor del 16% del GPP terrestre mundial (Beer *et al.* 2010). Hay relativamente pocas mediciones directas de NPP y GPP en la Amazonía. En términos generales, la magnitud del GPP está determinada más por la estacionalidad de las lluvias que por el estado de los nutrientes del suelo, con los valores más altos hallados en los bosques húmedos del noroeste de la Amazonía, y los valores más bajos en las regiones con una estación seca prolongada, donde las tasas de fotosíntesis en la temporada seca se reducen ya sea por el cierre de estomas o por el aumento del decidup (Malhi *et al.* 2015). Las productividades más altas reportadas para la Amazonía se encuentran en los bosques aseasonales y relativamente fértiles cerca de Iquitos en Perú (Malhi *et al.* 2015). Los suelos arenosos, como los que se encuentran en la cuenca superior del Río Negro, soportan una menor productividad. Sin embargo, las tasas de producción de PPN y biomasa leñosa no siguen el mismo patrón regional, y las tasas más altas de crecimiento leñoso tienden a encontrarse en la Amazonía occidental. Esto puede deberse a que los suelos de la Amazonía occidental tienden a tener un mayor contenido de nutrientes (Malhi *et al.* 2004), reflejando su edad más joven, historia geológica y estructura del suelo (Quesada *et al.* 2012). Hay un fuerte gradiente en la rotación de árboles a lo largo de la Amazonía, donde los árboles en el oc-

cidente y sur de la Amazonía tienden tanto a crecer más rápido como a morir más joven, y los árboles en el este de la Amazonía (y especialmente en el escudo de Guayana) son de crecimiento lento y longevos (Quesada *et al.* 2012). Este cambio en la dinámica afecta los patrones de biomasa, con la mayor biomasa (y stock de carbono vegetativo) en los bosques amazónicos que tienden a encontrarse en el nororiente de la Amazonía (Johnson *et al.* 2016). Por lo tanto, en los bosques maduros, las tasas de crecimiento de los árboles se correlacionan negativamente con la biomasa forestal, y las tasas de rotación y mortalidad de los árboles influyen más en la biomasa que la productividad y las tasas de crecimiento de los árboles. En los sistemas montañosos de los Andes, la productividad de los bosques disminuye con la elevación, reduciéndose a la mitad aproximadamente a los 3.000 m de elevación (Malhi *et al.* 2018). Las tasas de rotación forestal no muestran tendencia con la elevación, por lo que la biomasa forestal disminuye en proporción a la disminución de la productividad.

Tanto la magnitud como la naturaleza de las reservas de carbono en el suelo son muy variables en toda la Amazonía. Los tipos de suelo van desde ferralsoles muy meteorizados que dominan las partes orientales de la cuenca, hasta un predominio de suelos más jóvenes en la cuenca occidental y las laderas montañosas bajas, parches ocasionales de suelos arenosos y suelos orgánicos ricos en carbono que dominan en las regiones de humedales, como el norte de Perú y los bosques nubosos montanos (Quesada *et al.* 2020).

6.2.2.3 Variación estacional del ciclo de carbono

Fenología de la planta: el momento de los eventos biológicos cíclicos o recurrentes, como el crecimiento de hojas, tallos o raíces; senescencia de la hoja; o floración— es un indicador sensible de la función de las plantas y los bosques que vincula los ritmos climáticos estacionales con la estacionalidad de los procesos del ciclo de carbono (Albert *et al.* 2019, Reich *et al.* 2004, Jones *et al.* 2014, Saleska *et al.* 2003). La estacionalidad de los flujos de GPP surge de la fenología del crecimiento y la senescen-

cia de las hojas (Wu *et al.* 2016, Lopes *et al.* 2016, Wagner *et al.* 2017), mientras que la respiración del suelo probablemente esté relacionada con la estacionalidad del clima y la fenología de las hojas y la dinámica de las raíces finas (Keller *et al.* 2004, Raich 2017, Girardin *et al.* 2016). La estacionalidad de la respiración del suelo también está amortiguada por la producción de CO₂ en el suelo profundo, que se queda atrás en la producción de CO₂ en el suelo superficial debido al secado más lento de los horizontes del suelo profundo en la estación seca (Davidson *et al.* 2004). Comprender cómo interactúan los ritmos estacionales de la biología, el clima y los recursos para regular los flujos de carbono es, por lo tanto, una parte clave para comprender y predecir la respuesta a la sequía, la resiliencia y el cambio futuro de los bosques.

La estacionalidad del GPP muestra patrones distintos en toda la Amazonía; incluyendo un contraste notable que se ve fácilmente desde el espacio, estudios terrestres o torres de flujo de Foucault; entre los aumentos de la estación seca en el GPP ("reverdecimiento") en las regiones de selva tropical intacta de la Amazonía central frente a las disminuciones estacionales ("pardeamiento") en los bosques convertidos, los bosques del sur o los bosques de sabana (Figura 6.3). Existe un debate sobre estos patrones y los mecanismos que los impulsan (incluyendo si podrían ser artefactos de teledetección (Huete *et al.* 2006, Morton *et al.* 2014, Saleska *et al.* 2016), y cómo podrían modelarse (Lee *et al.* 2005, Baker *et al.* 2008, Restrepo-Coupe *et al.* 2017), pero un trabajo reciente que combina datos de flujo, satélites, fenocámaras y datos a nivel de hoja sugiere que surgen de patrones de disponibilidad de agua (Guan *et al.* 2015) y distribución de las raíces (Ivanov *et al.* 2012; Brum *et al.* 2019), luz solar (Restrepo-Coupe *et al.* 2013) y estrategia fenológica de la planta (Wu *et al.* 2016, Wagner *et al.* 2017).

La variación estacional en el funcionamiento de la biosfera acopla los intercambios de carbono y agua con la atmósfera y contribuye a las variaciones estacionales a escala mundial en el CO₂ y el H₂O atmosféricos. Debido a que los estomas de las hojas vinculan la evapotranspiración con la GPP, los má-

ximos de la estación seca en la GPP facilitan un máximo correspondiente de la estación seca en la ET del bosque (Shuttleworth 1988, Hasler y Avissar 2007; ver el Capítulo 7). Al humedecer la capa límite atmosférica de la estación seca, estos flujos aceleran la transición a la estación lluviosa antes de la migración hacia el sur de la zona de convergencia intertropical (Wright *et al.* 2017, Fu y Li 2004).

6.2.2.4 El sumidero neto de carbono en los bosques amazónicos intactos

En principio, los bosques maduros están en equilibrio a largo plazo, con un crecimiento de la biomasa leñosa equilibrado por la mortalidad y una fotosíntesis igual a la suma de la respiración autótrofa y heterótrofa más una cantidad menor exportada a arroyos y ríos (Figura 6.2), con un balance neto de carbono de cero. En la práctica, un rodal de bosque antiguo puede no ser neutro en carbono debido a (i) perturbaciones y recuperación episódicas a largo plazo; (ii) árboles grandes y longevos que pueden continuar acumulando biomasa durante muchos siglos o incluso milenios; (iii) los cambios atmosféricos seculares, como el aumento de la concentración de CO₂ o los cambios en la temperatura o las precipitaciones, pueden dar lugar a tendencias a largo plazo en la productividad y/o la respiración. La red RAINFOR ha monitoreado los cambios de biomasa sobre el suelo en la Amazonía y actualmente abarca más de 400 parcelas en toda la región. Las observaciones de la red sugieren un aumento en la biomasa en los bosques maduros a lo largo del tiempo, sumando 0,38 (0,28-0,49 C.I. del 95 %) Pg C año⁻¹ si se extrapola sobre el bioma del bosque amazónico en la década de 2000 (Brienen *et al.* 2015) (Figura 6.4). Esta acumulación parece detenerse en años de sequía (Phillips *et al.* 2009) y parece estar disminuyendo con el tiempo (Brienen *et al.* 2015). El aumento de la duración de la estación seca puede llevar a que los bosques intactos de la Amazonía se conviertan en una fuente de carbono en un futuro cercano (ver Capítulo 19). La naturaleza generalizada de la acumulación de biomasa observada (más observaciones similares de África y Borneo) sugiere que un factor global

como el aumento del CO₂ atmosférico podría ser responsable de este sumidero neto de carbono (Hubau *et al.* 2020, Qie *et al.* 2019). Una posibilidad alternativa es la recuperación de perturbaciones antropogénicas pasadas (con sitios accesibles que probablemente hayan sido perturbados en el pasado), aunque las escalas de tiempo involucradas (>100 años) y la observación de tasas de crecimiento crecientes a lo largo del tiempo argumentan en contra de esta posibilidad.

6.2.2.5 La contribución de la Amazonía al oxígeno atmosférico

Los flujos de carbono terrestre se reflejan en los flujos de oxígeno; la fotosíntesis absorbe carbono de la atmósfera y libera un número equivalente de moléculas de oxígeno, y la respiración libera dióxido de carbono y consume oxígeno. Como los bosques amazónicos intactos son actualmente un sumidero neto de carbono, como se describió anteriormente, deben ser una fuente neta de oxígeno.

Esto ha llevado a la percepción generalizada de que la Amazonía es esencial para el suministro de oxígeno y que perder el bosque amazónico conduciría a una disminución significativa del oxígeno. Esta percepción es incorrecta. La diferencia crucial entre el dióxido de carbono y el oxígeno es que la reserva atmosférica actual de CO₂ es ~415 ppm, mientras que la reserva actual de oxígeno atmosférico es de ~21% o 21.000 ppm. Por lo tanto, una tasa de aumento de CO₂ de 2 ppm por década (la contribución aproximada de la deforestación tropical) es significativa (~0,5 % por década), pero la disminución correspondiente de oxígeno (~0,002 % por década) es insignificante. En la escala de tiempo de miles de años, es probable que la Amazonía se encuentre en un balance neto aproximado de carbono y oxígeno, con la fotosíntesis balanceada por la respiración; en vez, grandes reservas de oxígeno atmosférico se acumularon durante millones de años principalmente por el fitoplancton oceánico. Hay muchos motivos de preocupación por la Amazonía, pero la pérdida de oxígeno no es uno de ellos.

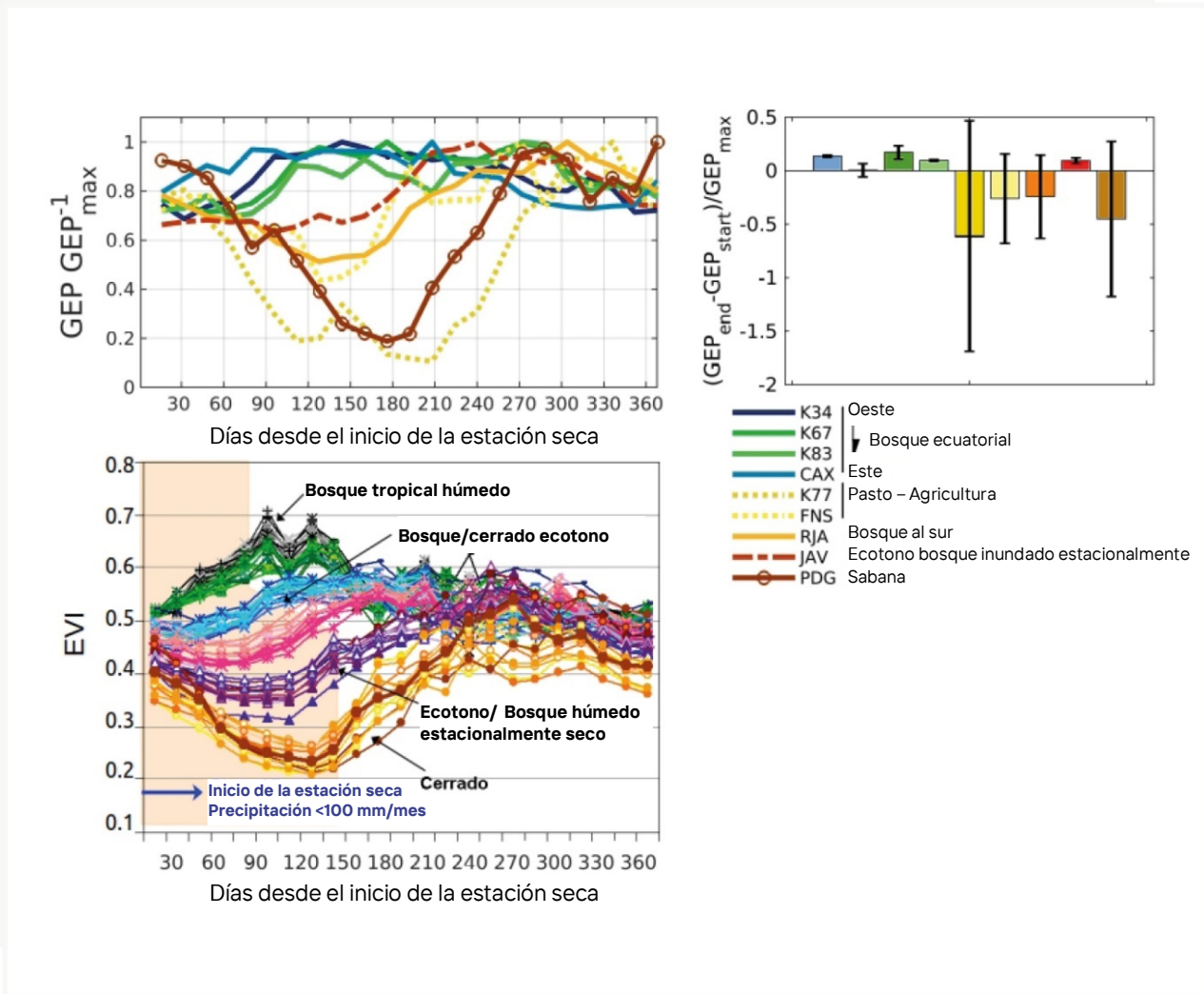


Figura 6.3 (panel superior izquierdo) Productividad primaria bruta (GPP) de la estación seca, flujo fotosintético, relativo a las dinámicas máximas en cada sitio (GPP_{max}^{-1}) versus el número de días desde el inicio de la estación seca, en diferentes sitios de la Amazonía (ver la leyenda a la derecha, con bosques ecuatoriales en líneas continuas verdes/azules, bosque del sur en línea naranja, pastos en líneas amarillas punteadas, bosque de ecotono en líneas discontinuas y cerrado en marrón sólido). (panel superior derecho) Cambio fraccional del GPP durante la estación seca, en relación con su magnitud al comienzo de la estación seca (las barras de error indican la variabilidad interanual específica del sitio) (modificado de Restrepo-Coupe *et al.* (2013)). (panel inferior) Índice de vegetación mejorado (EVI) de MODIS en un ecotono desde los bosques de Santarém hasta el cerrado cerca de Cuiabá (modificado de Ratana *et al.* 2012, 2006).

6.2.3 Perturbaciones como Modificadoras del Ciclo de Carbono en la Amazonía

El estado estacionario del ciclo del carbono amazónico puede verse interrumpido abruptamente, con efectos duraderos, por perturbaciones forestales, tanto naturales como antropogénicas. Estos pue-

den estar asociados con la intensificación de los ciclos estacionales impulsada por el clima (Barichivich *et al.* 2018, Gouveia *et al.* 2019), que puede verse exacerbado por la interacción entre la deforestación y el cambio climático (Zemp *et al.* 2017), aumentando la frecuencia de inundaciones, vendavales y sequías. Por otro lado, los cambios en la frecuencia e intensidad de los eventos climáticos

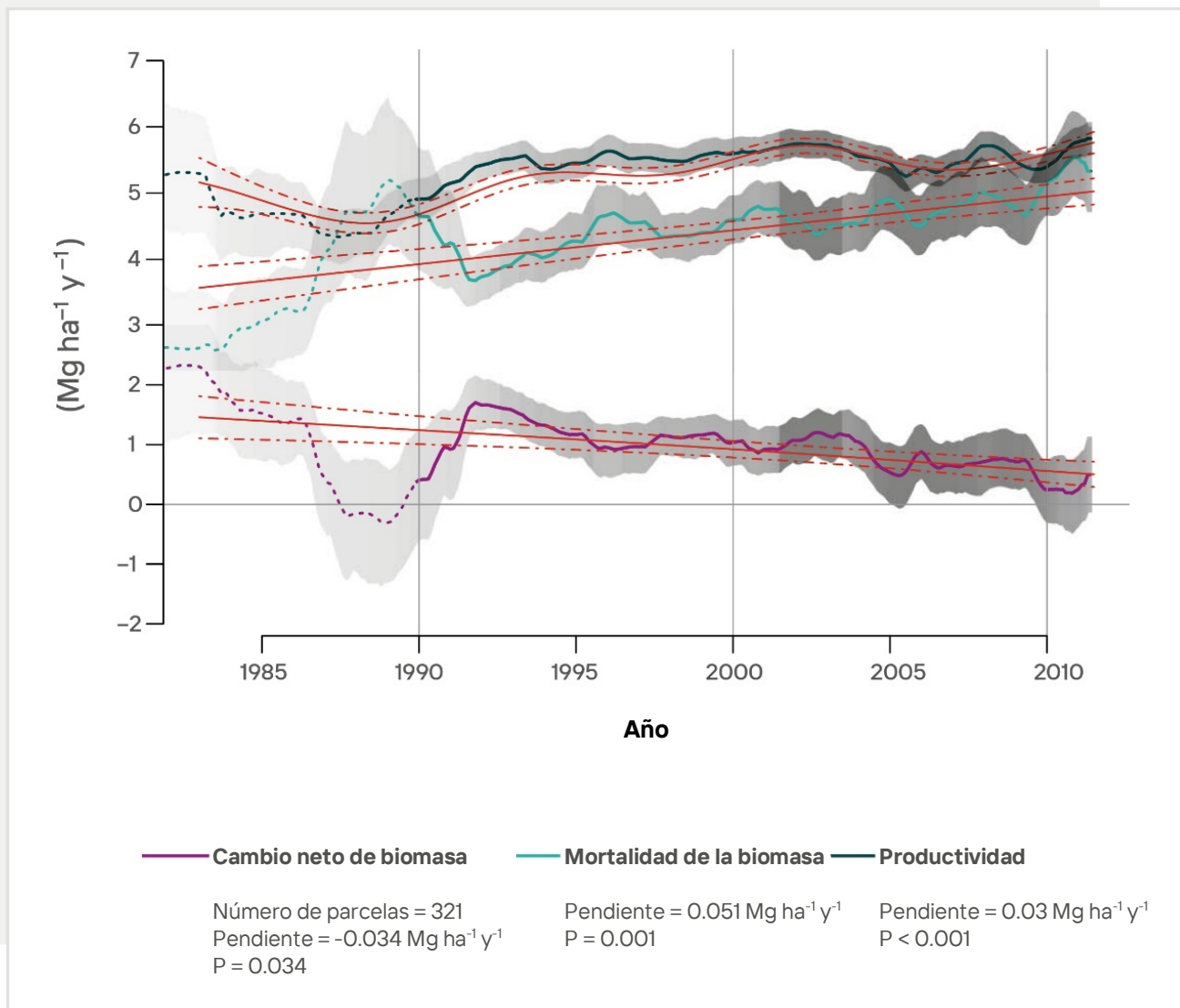


Figura 6.4. Dinámica de carbono a largo plazo de bosques tropicales maduros estructuralmente intactos en la Amazonía (adaptado de Brienen *et al.* 2015) Tendencias en el carbono neto de la biomasa viva aérea (a), las ganancias de carbono del sistema a partir de la producción de madera (b) y las pérdidas de carbono del sistema a partir de la mortalidad de los árboles (c), medidas en 321 parcelas de inventario forestal. Las líneas negras muestran el cambio medio general hasta 2011 para 321 parcelas (o 274 unidades) ponderadas por tamaño de parcela y su intervalo de confianza tipo *bootstrap* (área sombreada). Las líneas rojas indican el mejor ajuste del modelo para las tendencias a largo plazo desde 1983 utilizando modelos mixtos aditivos generales (GAMM), que explican explícitamente las diferencias en la dinámica entre las parcelas (las líneas rojas indican la media general, las líneas discontinuas indican el error estándar de la media).

extremos, especialmente las sequías, pueden favorecer las perturbaciones forestales inducidas por el hombre relacionadas con los incendios provocados por el hombre, lo que puede conducir a la degradación de los bosques. La combinación de procesos climáticos y antropogénicos tiende a refor-

zarse mutuamente (Cochrane 2001; Cochrane & Laurance 2002, 2008; Alencar, Solorzano & Nepstad 2004; Aragão *et al.* 2007, 2008; Poulter *et al.* 2010, Zemp *et al.* 2017), exacerbando cualquier impacto de forzamiento único.

6.2.3.1 Efecto climático directo sobre el ciclo del carbono

Las purgas son procesos meteorológicos causados por desbordes asociados con líneas de turbonada convectivas, que resultan en grandes parches de mortalidad de árboles al arrancar o romper troncos (Espírito-Santo *et al.* 2014, Araujo *et al.* 2017). Estos eventos pueden causar pérdidas brutas significativas de carbono de la biomasa viva aérea, con eventos grandes (≥ 5 ha, solo purgas) e intermedios (0,1–5 ha, purgas más otras causas de muerte) que contribuyen al $\sim 0,3\%$ ($\sim 0,003 \text{ Pg C y}^{-1}$), y $\sim 1,1\%$ ($\sim 0,01 \text{ Pg C y}^{-1}$) de la pérdida. Sin embargo, la mayor parte de la pérdida natural bruta de C se concentra en pequeñas perturbaciones del dosel ($< 0,1$ ha) que representan el $\sim 98,6\%$ ($\sim 1,28 \text{ Pg C y}^{-1}$) de las pérdidas totales relacionadas con la dinámica forestal en toda la región amazónica (Figura 6.1; Espírito-Santo *et al.* 2014, donde Pg es 10^{15} g). A pesar de la magnitud de los impactos sobre las reservas de C, la recuperación de parches perturbados promueve la acumulación neta de biomasa que equilibra aproximadamente las pérdidas observadas. Sin embargo, los bosques perturbados por derribos tienden a ser más susceptibles a los efectos de otras perturbaciones forestales, como sequías e incendios. El impacto de las sequías puede ser mayor en estos bosques debido a los cambios en la composición y estructura de la comunidad vegetal, lo que favorece a las especies de sucesión temprana con tasas de crecimiento rápidas (Nelson *et al.* 1994), que se caracterizan por una baja densidad de madera y susceptibilidad a la sequía (Phillips *et al.* 2009, 2010). La acumulación de madera muerta por la mortalidad de los árboles puede desestabilizar aún más el ciclo del C al aumentar la vulnerabilidad de los bosques al fuego, si estas áreas están cerca de fuentes de ignición humana.

La frecuencia de las variaciones climáticas interanuales (p. ej., sequías recurrentes o períodos de exceso de humedad debido a los ciclos de El Niño y la Oscilación del Sur (ENOS), y la ocurrencia asociada de incendios o derribos) estructuran la composición funcional y el ciclo del carbono de los bosques amazónicos. Las respuestas del ciclo del car-

bono forestal a las sequías interanuales y las variaciones de temperatura en diferentes regiones biogeográficas brindan información sobre la función forestal, la resiliencia y el ciclo del carbono.

El estrés inducido por la sequía debido a la limitación de agua en los bosques de *terra firme* puede reducir la capacidad general del sistema forestal para absorber el CO_2 atmosférico y aumentar la mortalidad de los árboles en los bosques amazónicos maduros (Phillips *et al.* 2010, van der Molen *et al.* 2011) (ver la Sección 23.1.3 en el Capítulo 23). La sequía puede reducir directamente la capacidad fotosintética de los bosques al promover el cierre estomático (Santos *et al.* 2018, Smith *et al.* 2020, Garcia *et al.* 2021) y/o inducir la caída de hojas (Doughty *et al.* 2015, Anderson *et al.* 2010), y puede contribuir al exceso de mortalidad. Sin embargo, la vulnerabilidad de los árboles a la sequía varía según la diversidad funcional de las especies de árboles, con especies que tienen una arquitectura hidráulica más resiliente (p. ej., mayor resistencia a la embolia de su xilema que transporta el agua) menos propensas a sucumbir a la sequía (Rowland *et al.* 2015). Esto es consistente con el desarrollo de teorías ecohidrológicas de la respuesta de los árboles a la sequía (Anderegg *et al.* 2018, Wu *et al.* 2020, Wang *et al.* 2020) que sugiere que la vulnerabilidad de los bosques a la sequía es heterogénea en toda la Amazonía, dependiendo de la composición de las especies forestales, los rasgos funcionales y los entornos locales (Cosme *et al.* 2017, Oliveira *et al.* 2019, Esquivel-Muelbert *et al.* 2020, Barros *et al.* 2019, Aleixo *et al.* 2019, Castro *et al.* 2020).

Las disminuciones en la absorción fotosintética y/o los aumentos en la mortalidad son responsables de una reducción en la superficie (Nepstad *et al.* 2004, Phillips *et al.* 2009, da Costa *et al.* 2010) y la producción de biomasa subterránea (Metcalfe *et al.* 2008). Además de la reducción de la asimilación de carbono por parte de la vegetación, el aumento de la mortalidad de los árboles tiene un efecto aditivo sobre la reducción de la capacidad de los bosques amazónicos para asimilar y almacenar el carbono atmosférico. Las sequías tienden a debilitar o

incluso revertir el sumidero neto de los bosques amazónicos (Gatti *et al.* 2014). El sumidero neto de carbono se cuantifica como la productividad neta del bioma (NBP; Figura 6.1) y su reducción es el resultado del efecto aditivo de las disminuciones en la fotosíntesis durante la sequía y los aumentos posteriores en la respiración heterótrofa en la siguiente estación lluviosa (Tian *et al.* 1998, Zeng *et al.* 2008), impulsada por la mortalidad generalizada de los árboles inducida por la sequía que aumenta el charco en descomposición (Williamson *et al.* 2000, Phillips *et al.* 2009). Por lo tanto, sequías la de 2005 pueden promover la pérdida de biomasa debido a la mortalidad de los árboles (aproximadamente $-1,1$ [95% C.I. $-2,04$ a $-0,49$] Pg C), con una reducción adicional de NPP de $-0,50$ Pg C (Phillips *et al.* 2009). Suponiendo una tasa exponencial de descomposición de la madera de $0,17$ y^{-1} (Chambers *et al.* 2000), se espera que las emisiones anuales de este depósito de madera muerta un año después de una sequía representen $-0,18$ (C.I. del 95% de $-0,32$ a $-0,07$) Pg C, reduciéndose constantemente con el tiempo (Aragão *et al.* 2014). Si bien no experimentó una sequía excesiva en 2005, la Amazonía central también perdió carbono de biomasa debido a las purgas asociadas con un solo evento de tormenta sinóptica (Chambers *et al.* 2014); por lo tanto, algunas pérdidas de biomasa atribuibles a la variabilidad climática pueden deberse a procesos distintos de la mortalidad directamente relacionada con el estrés por sequía.

Los ambientes hidrológicos estructuran significativamente la respuesta a la sequía; Los bosques de llanuras aluviales inundados estacionalmente, a diferencia de los bosques de *terra firme* mencionados anteriormente, están limitados por la hipoxia (poco oxígeno) y, por lo tanto, las sequías, en lugar de aumentar el estrés forestal, lo alivian e inducen aumentos en el crecimiento y la PPN (Schöngart y Wittmann 2011). Sin embargo, estas áreas son vulnerables a hidroperíodos alterados, como lo indica el aumento de la mortalidad en las llanuras aluviales influenciadas por represas que modulan la descarga y la inundación (Resende *et al.* 2020). Estudios recientes muestran que incluso en los bosques de *terra firme*, las regiones del nivel freático

poco profundo con mayor acceso al agua del suelo muestran respuestas neutras o positivas a la sequía, con una disminución de la mortalidad y aumentos en el reclutamiento y el crecimiento (Sousa *et al.* 2020, Esteban *et al.* 2020). Teniendo en cuenta la diferencia entre los bosques de napas freáticas profundas con acceso limitado al agua, los bosques de napas freáticas profundas con gran capacidad de almacenamiento de agua en el suelo (Nepstad *et al.* 1994, Oliveira *et al.* 2005, Guan *et al.* 2015), y los bosques de napas freáticas poco profundas con mayor acceso al agua (un tercio de los bosques de *terra firme* de la Amazonía) parecen reconciliar las controversias anteriores sobre las diferencias entre la teledetección (que mostró que la vegetación reverdecía [Saleska *et al.* 2007, Brando *et al.* 2010, Samanta *et al.* 2010, Janssen *et al.* 2021]) y estudios a escala de parcela en regiones de niveles freáticos profundos (que mostraron respuestas negativas a la sequía). Una importante prioridad de investigación es mejorar la comprensión de la influencia de las heterogeneidades funcionales tanto ambientales como orgánicas para llegar a una comprensión más integrada de las respuestas de los bosques a las perturbaciones ambientales como las sequías (Longo *et al.* 2018, Levine *et al.* 2016).

6.2.3.2 Perturbaciones de incendios inducidos por el hombre

Los incendios naturales en la Amazonía son poco comunes (ver Capítulo 5). El uso de la tierra inducido por el hombre y el cambio de cobertura es un factor importante que determina la ocurrencia de incendios en los bosques amazónicos, ya que están directamente relacionados con las fuentes de ignición. Las actividades humanas asociadas a las sequías pueden exacerbar la ocurrencia de incendios en la Amazonía e inducir su propagación a áreas forestales adyacentes, alterando el ciclo del carbono. Los bosques primarios expuestos a sequías (asociadas con bajas precipitaciones, aumentos de temperatura, déficit de presión de vapor (VPD) dentro del dosel (Ray *et al.* 2005), disminuciones en la humedad relativa (Cardoso *et al.* 2003, Sismanoglu y Setzer 2005), y disminuciones en el agua disponible para las plantas (PAW) (Nepstad *et al.* 2004)

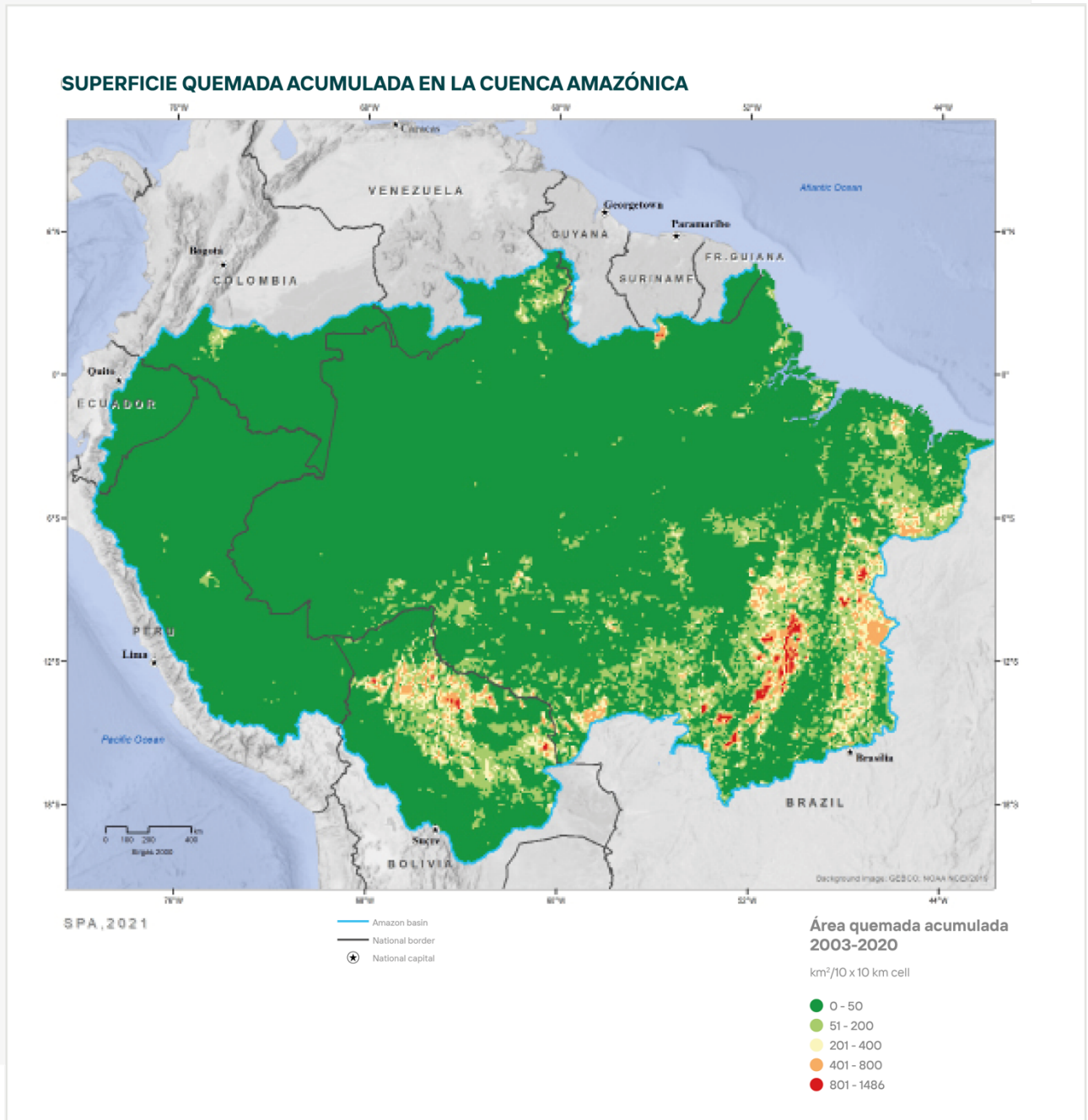


Figura 6.5. Distribución espacial del área quemada acumulada en la cuenca Amazónica de 2003 a 2020 basada en el producto MODIS MCD64A1 C6.

son más propensos a la incursión de incendios relacionados con la deforestación o el manejo de tierras agrícolas. Uno de los componentes más inciertos de los impactos de los incendios forestales amazónicos es la magnitud de las emisiones de carbono a corto y largo plazo, las implicaciones potenciales para los niveles de CO₂ en la atmósfera y el consiguiente calentamiento global. Todavía falta la cuantificación de las emisiones de carbono de los incendios forestales del sotobosque, lo que impide realizar estimaciones precisas de la contribución de este componente. Van der Werf *et al.* (2010) estimaron que, para el período comprendido entre 1997 y 2009, los incendios a nivel mundial fueron responsables de una emisión de carbono media anual de 2,0 Pg C y⁻¹, y América del Sur contribuyó con el 14,5 %. De esto, alrededor del 8% parece haber estado asociado con incendios forestales, según estimaciones del Conjunto de datos de emisiones de incendios globales (GFED) para América del Sur. Según Silva *et al.* (2020), los incendios forestales aportan emisiones brutas acumuladas de carbono de ~126 Mg CO₂ ha⁻¹ durante 30 años después de un evento de incendio y un eflujo medio anual de 4,2 Mg CO₂ ha⁻¹ y⁻¹. Este mismo estudio mostró que la absorción acumulada de CO₂ de los bosques quemados compensa solo el 35% (45,0 Mg CO₂ ha⁻¹) de las emisiones brutas totales de los incendios forestales en el mismo período de tiempo. Las emisiones de la descomposición de la materia orgánica muerta representan ca. 58% (47,4 Mg CO₂ ha⁻¹) de las emisiones netas totales (Silva *et al.* 2020). La contribución total a la cuenca dependerá del área quemada que puede variar ampliamente entre años de sequía y años sin sequía. En la Amazonía brasileña entre 2008 y 2012 un promedio de 7.800 km² de bosque primario fueron afectados por incendios, con un pico de 25.400 km² durante la sequía de 2010 (Aragão *et al.* 2018). Para toda la Amazonía, los datos de MODIS MCD64A1 C6 (Figura 6.5) demuestran que un área de alrededor de 151.412±62.253 km² (media±de) km² año⁻¹ se ha quemado en los últimos 18 años. También sugiere que, dentro de este período, c.a. 60.000 km² de área quemada ocurrieron en áreas ya deforestadas y en áreas mapeadas como bosques primarios en el año

2000 (Aragão *et al.* 2014). Los incendios forestales resultan de la fuga de incendios de áreas deforestadas a los bosques adyacentes (Aragão *et al.* 2016). Aparte de las franjas más secas, la mayor parte de la región amazónica no es naturalmente susceptible a los incendios y sus ecosistemas no son resistentes a los incendios.

6.2.4 Procesos del Ciclo de Carbono en Ecosistemas Acuáticos Amazónicos

La captación, liberación y transporte de carbono por parte de los ecosistemas acuáticos amazónicos es un componente importante del ciclo regional del carbono. Las altas tasas de producción primaria de plantas y algas en ambientes acuáticos, la sedimentación considerable en lagos y embalses, y las grandes cantidades de dióxido de carbono y metano emitidos por ríos, lagos y humedales conducen a flujos desproporcionadamente grandes en relación con el área de sistemas acuáticos (Melack *et al.* 2009, Melack 2016). Los análisis de sensores remotos de inundaciones y hábitats de humedales, el modelado de inundaciones y las mediciones extensivas e intensivas en ríos, embalses, lagos y humedales están ahora disponibles, pero sigue habiendo una incertidumbre y brechas de información considerables dada la diversidad de hábitats acuáticos en toda la cuenca Amazónica. Los hábitats acuáticos van desde las cabeceras de los arroyos hasta los lagos y las llanuras aluviales que bordean los ríos. Junk *et al.* (2011) delinearon los principales tipos de humedales en las tierras bajas de la Amazonía en función del clima, la hidrología, la química del agua y la botánica. Hess *et al.* (2015) utilizaron datos de radar de apertura sintética (SAR, por sus siglas en inglés) con una resolución de 100 m para determinar el área inundada y la extensión de los principales hábitats acuáticos (aguas abiertas, plantas herbáceas y bosques inundados) dentro de la cuenca de tierras bajas (<500 m). La amplitud, duración y frecuencia de las inundaciones determinan las variaciones temporales y espaciales de estos hábitats acuáticos y los flujos asociados. Están disponibles series temporales de inundaciones de varios años con una resolución de

0,25° y, recientemente, con una resolución de 0,5 a 1 km, derivadas de varios sensores satelitales (Hamilton *et al.* 2002, Prigent *et al.* 2020, Parrens *et al.* 2019). Los modelos hidrológicos (p. ej., Coe *et al.* 2007, Paiva *et al.* 2013) calculan bien las descargas de los ríos, mientras que la escasez de modelos digitales de elevación en las llanuras aluviales compromete las estimaciones de inundación.

El intercambio de dióxido de carbono y metano entre el agua superficial y la atmósfera superior depende del gradiente de concentración entre el aire y el agua y de los procesos físicos en la interfase, generalmente parametrizados como velocidad de transferencia de gas (k). El metano también puede salir a través de burbujas y pasar a través de los tejidos de plantas acuáticas enraizadas, tanto herbáceas como leñosas. Los flujos de agua a la atmósfera de dióxido de carbono de todos los ambientes acuáticos en las cuencas de los sistemas de los ríos Amazonía y Tocantins, que cubren aproximadamente 970 500 km², se estiman en aproximadamente 722 Tg C y⁻¹ (donde Tg es 10¹² gramos) (Tabla 6.1).

Los flujos de los embalses hidroeléctricos suman 8,85 Tg C y⁻¹. Del total, excluyendo los embalses hidroeléctricos, los flujos de los canales de los ríos representan alrededor del 19%, los arroyos alrededor del 14%, los bosques inundables el 36% y otros humedales más una pequeña contribución de las aguas abiertas de los lagos y embalses alrededor del 30%. Si bien las fuentes terrestres de carbono orgánico disuelto (DOC) y carbono orgánico particulado (POC) contribuyen a estos flujos, la mayoría del carbono liberado a la atmósfera probablemente se deriva de la materia orgánica en las plantas acuáticas que realizan la fotosíntesis con el CO₂ atmosférico (Melack y Inglés 2009). Por lo tanto, la mayoría de estos flujos de agua a la atmósfera representan la respiración del carbono fijado dentro de los hábitats acuáticos, no el carbono transportado desde las tierras altas. Para estimar los flujos netos de los hábitats acuáticos, se debe restar una parte de la PPN acuática de los flujos totales enumerados en la Tabla 6.1.

Las llanuras aluviales y otros humedales son ambientes acuáticos productivos que exportan cantidades considerables de carbono a los ríos, acumulan sedimentos y proporcionan una parte del carbono orgánico que conduce a la evasión de CO₂ y CH₄ a la atmósfera. Melack *et al.* (2009) resumieron las estimaciones de la productividad primaria neta (PPN) de las plantas y algas en las llanuras aluviales de la Amazonía central. La producción neta total atribuida a los bosques inundados (excluyendo los incrementos de madera), macrófitos acuáticos, fitoplancton y perifiton dentro de la porción de 1,77 millones de km² de la cuenca caracterizada por Hess *et al.* (2003) es de unas 300 Tg C y⁻¹. Los bosques inundados representan el 62% del total, los macrófitos acuáticos el 34% y el 4% restante está asociado con perifiton y fitoplancton.

Aproximadamente el 10% del valor total equivale a la exportación de carbono orgánico por el río Amazonas (Richey *et al.* 1990), la emisión de metano es de alrededor del 2,5% (Melack *et al.* 2004) y es probable que un porcentaje similar esté enterrado en los sedimentos. La porción restante está cerca de ser suficiente para alimentar la respiración que resulta en la desgasificación de 210 ± 60 Tg C y⁻¹ como dióxido de carbono de los ríos y llanuras aluviales de esta región (Richey *et al.* 2002).

Extrapolar las estimaciones de la PPN acuática a toda la cuenca Amazónica es bastante difícil. La producción primaria de estos humedales varía considerablemente entre tipos de humedales y regiones, desde las llanuras aluviales de ríos de aguas blancas más productivas con grandes cantidades de sedimentos fértiles hasta las llanuras aluviales de aguas claras con fertilidad intermedia y los ríos de aguas negras con baja fertilidad (Junk *et al.* 2011, Fonseca *et al.* 2019). Grandes incertidumbres surgen de la escasez de mediciones e incertidumbres en las áreas de hábitat. Existen vacíos de datos particularmente grandes para los Llanos de Moxos (Bolivia), turberas en la cuenca del antepaís de Pastaza Marañón (Perú, Lähteenoja *et al.* 2012) y la Amazonía central-occidental (Lähteenoja *et al.* 2013), humedales costeros de agua dulce (Castello

et al. 2013), zonas ribereñas a lo largo de los arroyos a lo largo de la cuenca (Junk *et al.* 2011), pequeños embalses asociados a la agricultura (Macedo *et al.* 2013) y hábitats por encima de los 500 m. Las estimaciones mejoradas también requieren la incorporación de variaciones estacionales e interanuales en áreas de inundación y hábitat.

Los arroyos y ríos pequeños probablemente reciban casi todo el CO₂ liberado por la respiración de origen terrestre en los suelos y la respiración de C orgánico de la hojarasca ribereña y de las tierras altas, como se resume en Richey *et al.* (2009). El carbono inorgánico y orgánico en los grandes ríos es proporcionado por una combinación de fuentes de carbono terrestres y acuáticas (con una proporción desconocida), y gran parte de este carbono orgánico se metaboliza en los ríos (Mayorga *et al.* 2005; Ellis *et al.* 2012; Ward *et al.* 2013, 2016). La fotooxidación del carbono orgánico parece hacer pequeñas contribuciones al CO₂ en los grandes ríos (Amaral *et al.* 2013, Remington *et al.* 2011).

6.3 Ciclo de nutrientes en la cuenca Amazónica

“La limitación de nutrientes se encuentra en el corazón de la ecología del ecosistema” (Townsend *et al.* 2011). Los bosques tropicales son responsables de aproximadamente una cuarta parte de la PPN terrestre mundial, que, a su vez, está modulada por la disponibilidad ambiental de agua, energía y nutrientes. Sin embargo, múltiples interacciones entre ciclos biogeoquímicos en múltiples nutrientes pueden afectar el ciclo Amazon C; la co-limitación por nitrógeno y fósforo es una limitación importante para la productividad de las plantas en este sistema. En general, los suelos tropicales erosionados tienen una menor disponibilidad de P, lo que lleva a proporciones más altas de N:P en las hojas de los bosques tropicales en comparación con las plantas de latitudes altas. En cambio, resaltar la diversidad de las áreas de la cuenca Amazónica.

En la región, los suelos menos meteorizados contienen una relación N:P baja, lo que potencialmente los hace más limitados por el nitrógeno que

por el fósforo (Nardoto *et al.* 2013). Debido al predominio de suelos más erosionados en la región, los resultados del modelo sugieren que tener en cuenta la limitación de fósforo puede resultar en una reducción en la respuesta de la PPN al aumento de CO₂ en la atmósfera (fertilización con CO₂) hasta en un 50% en la Amazonía (Fleischer *et al.* 2019).

6.3.1 Nitrógeno

El nitrógeno es abundante en la atmósfera de la Tierra en forma de molécula de N₂, pero esta forma estable no está directamente disponible para los procesos biológicos. La conversión de N₂ en formas reactivas (p. ej., NH₃, NO_x, entre otras) es esencial para la vida, ya que el nitrógeno es la base de los compuestos necesarios, como proteínas, enzimas y aminoácidos. Dentro de los ecosistemas naturales, esta conversión se realiza por fijación biológica de nitrógeno y, en mucha menor medida, por rayos. Otro proceso clave para la vida y el funcionamiento biológico es la conversión del nitrógeno orgánico en formas minerales, que son preferibles a las plantas (amonio [NH₄⁺] y nitrato [NO₃⁻]). Este proceso, llamado mineralización de nitrógeno, es una parte vital de la fertilidad del suelo y clave en los sistemas tropicales terrestres considerando la alta intensidad de descomposición de la materia orgánica. La mineralización también conduce a la inmovilización del N, cuando el N se incorpora a la biomasa microbiana del suelo, y a la desnitrificación, la reducción de nitrato (NO₃⁻) o nitrito (NO₂⁻) en los gases óxido nítrico (NO), óxido nitroso (N₂O) o dinitrógeno (N₂), con la consiguiente pérdida de nitrógeno del ecosistema. Los aportes de nitrógeno a la Amazonía se derivan en gran medida de la fijación biológica de nitrógeno por parte de microorganismos, que es un proceso mediado por microorganismos en asociación simbiótica con familias específicas de plantas y como microorganismos de vida libre. Otros insumos derivados de la deposición atmosférica son relevantes en áreas específicas de la región.

Tabla 6.1. Flujos anuales de dióxido de carbono a la atmósfera desde los hábitats acuáticos de la cuenca Amazónica, incluyendo los canales de los ríos deltaicos, los hábitats costeros de agua dulce y la cuenca del Tocantins. Las áreas de las cuencas se basan en los límites de captación de los sistemas fluviales, no en la presencia de vegetación de bosques tropicales. (Estos eflujos se derivan principalmente de la respiración del carbono producido dentro de los hábitats acuáticos; los flujos netos requieren que se tengan en cuenta las entradas difíciles de cuantificar de la NPP acuática).

| Hábitats Acuáticos | Flujos Anuales de CO ₂ |
|---|-----------------------------------|
| Ríos ^[1] | 137 Tg C y ⁻¹ |
| Arroyo ^[2] | 100 Tg C y ⁻¹ |
| Lagos ^[3] | 25 Tg C y ⁻¹ |
| Bosques inundados ^[4] | 260 Tg C y ⁻¹ |
| Otros humedales ^[5] | 200 Tg C y ⁻¹ |
| Embalses hidroeléctricos ^[6] | 8.85 Tg C y ⁻¹ |

[1] Áreas de canal de Allen y Pavelsky (2018) más L. Hess (comunicación personal) y Castello *et al.* (2013) para el delta, y Sawakuchi *et al.* (2017) para las bocas Xingu y Tapajós. Flujos promediados de Richey *et al.* (1990), Rasera *et al.* (2008), Sawakuchi *et al.* (2017), Less *et al.* (2018) and Amaral *et al.* (2019).

[2] Johnson *et al.* (2008) calcularon la evasión aproximada de CO₂ de las cabeceras de los arroyos en toda la cuenca con un enfoque estadístico que requiere validación basada en mediciones reales en arroyos andinos, de aguas negras y de sabana.

[3] El área de aguas abiertas de los lagos es la diferencia entre el área total de aguas abiertas (Hess *et al.* 2015) y el área del canal del río (Allen y Pavelsky 2018) guiada por las áreas de lagos estimadas por Sippel *et al.* (1992). El área incluye estimaciones de plantas flotantes periféricas. Flujos promediados de Rudorff *et al.* (2011), Amaral (2017) y Amaral *et al.* (2019).

[4] Bosques inundables estimados por Hess *et al.* (2015), y flujos ponderados estacionalmente derivados de Amaral *et al.* (2020).

[5] Las categorías acuáticas agrupadas como otros humedales (195.000 km²) incluyen humedales interfluviales en la cuenca del Negro (21.000 km²), llanuras aluviales de sabana en Roraima (4.000 km²), Moxos (35.000 km²) y Bananal y otros en la cuenca de Tocantins (35.000 km²), isla de Marajós y otros humedales costeros de agua dulce (50.000 km²), y otros humedales dispersos por toda la cuenca (50.000 km²). Áreas inundables de Hess *et al.* (2015), promedios estacionales para Roraima, Moxos y Bananal y otros en la cuenca de Tocantins de Hamilton *et al.* (2002) y Castello *et al.* (2013) mas L. Hess (comunicación personal). Flujos para humedales interfluviales en la cuenca del Negro (0.77 Gg C km⁻² y⁻¹; Belger *et al.* 2011), Roraima (3,5 Gg C km⁻² y⁻¹; Jati 2014), Pantanal (como sustituto de áreas herbáceas en Moxos, Bananal y otros humedales en la cuenca de Tocantins; 1 Gg C km⁻² y⁻¹; Hamilton *et al.* 1995) y estimación para la isla de Marajós, otros humedales costeros de agua dulce y otras áreas inundadas dispersas (1 Gg C km⁻² y⁻¹).

[6] Los 159 embalses hidroeléctricos actualmente en la cuenca Amazónica cubren aproximadamente 5350 km² (Almeida *et al.* 2019). Los embalses hidroeléctricos de la cuenca de Tocantins cubren aproximadamente 5.380 km². Muchos son pequeños y los pocos grandes representan la mayor parte del área. En Bolivia (50 km²), Ecuador (35 km²) y Perú (103 km²) casi todos están por encima de los 1.000 m snm. Todos en Brasil están en tierras bajas (<~500 msnm; 10.730 km²) con varios en bosques tropicales y muchos otros en sabanas tropicales y paisajes agrícolas. Muy pocos cuentan con un muestreo adecuado para caracterizar las emisiones de CO₂. En contraste con el metano, casi toda la evasión a la atmósfera ocurre desde la superficie del reservorio con poca desgasificación en las turbinas, aunque parte del CO₂ generado en el reservorio se emite aguas abajo (Kemenes *et al.* 2016). La estimación de las emisiones de los embalses brasileños se realizó en dos partes: Flujos y áreas promedio (total 4.615 km²) de Kemenes *et al.* (2011) mas ligeros flujos aguas abajo adicionales (Kemenes *et al.* 2016) para Balbina, Samuel, Curua-Una y Tucuruí para obtener 5.7 Tg C y⁻¹. El valor promedio para los embalses amazónicos de 510 gm² y⁻¹, aproximado de Barros *et al.* (2011) se aplicó a los 6.115 km² restantes de los embalses brasileños para producir 3,1 Tg C y⁻¹. Estimar las emisiones de los embalses en Bolivia, Ecuador y Perú es más difícil porque no existen mediciones y en elevaciones más altas las temperaturas serán más bajas y las cuencas hidrográficas tendrán condiciones diferentes a las de Brasil. Por lo tanto, la mitad de la tasa aplicada a los embalses del sur de Brasil se utiliza para producir una emisión de 0,5 Tg C y⁻¹. En total, las emisiones de los embalses hidroeléctricos se pueden estimar en aproximadamente 8,85 Tg C y⁻¹ con una incertidumbre considerable y una necesidad definitiva de muchas más mediciones, especialmente porque se planean más represas. Se desconoce hasta qué punto esta estimación representa emisiones netas, es decir, emisiones adicionales a las asociadas con los ríos sin represas, pero es probable que las emisiones de los embalses sean mucho más altas que las de los ríos naturales.

La abundancia de la familia Fabaceae en el bosque amazónico podría indicar el importante aporte de nitrógeno a través de la fijación biológica de nitrógeno (FBN). Algunos cálculos sugirieron una fijación de N_2 del orden de $15 \text{ kg N ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ para ecosistemas sobre Ultisols y Oxisoles, y de $25 \text{ kg N ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ en suelos más fértiles (Martinelli *et al.* 2012). Sin embargo, Nardoto *et al.* (2012) sugirieron a través del análisis de ^{15}N una baja incidencia de fijación de N_2 por Fabaceae, y la máxima tasa de fijación simbiótica al nivel de $3 \text{ kg N ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ para el bosque amazónico. Resultados recientes de Reis *et al.* (2020) sugirieron que las tasas de BNF en los bosques húmedos de América del Sur son del orden de $10 \pm 1 \text{ kg N ha}^{-1} \text{y}^{-1}$, donde el 60% de este total se origina en organismos fijadores de N libres y el 40% en la asociación simbiótica con plantas de la familia de las leguminosas. Estos números resaltan la importancia del ciclo interno del nitrógeno en la Amazonía, que depende en gran medida de las precipitaciones regulares y la disponibilidad de agua del suelo en la estación seca y de la disponibilidad de otros nutrientes del suelo como el fósforo. Se estimó que la deposición húmeda y seca atmosférica de nitrógeno reactivo es del orden del 4% de la BNF para el bosque siempre verde latifoliado en la Amazonía (Chen *et al.* 2010). En regiones bajo mayor presión antropogénica, la tasa de deposición de nitrógeno reactivo puede ser significativa; Markewiks *et al.* (2004) encontraron que en Paragominas el aporte de N por precipitación fue del orden de $4 \text{ kg N ha}^{-1} \text{y}^{-1}$. El reciclaje interno de nitrógeno en el suelo, proveniente de bosques no perturbados, es la principal fuente de NO y N_2O (ver la Sección 6.4.2) en la atmósfera amazónica. Las emisiones de NO se midieron como $4,7 \text{ ng N m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en mayo de 1999 (temporada de transición) y alrededor de $4,0 \text{ ng N m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en septiembre de 1999 (temporada seca) en un sitio de bosque amazónico en Rondônia (Gut *et al.* 2002a). Davidson *et al.* (2008), analizando las emisiones de un experimento de exclusión de agua en el bosque de Tapa-jós en Santarém, reportaron emisiones de NO de la parcela de control (un área sin exclusión de agua) a razón de $0,9 \text{ kg N ha}^{-1}$, como valor medio durante cinco años. Sin embargo, estas emisiones no llegan directamente a la atmósfera por encima del bos-

que. Parte del NO se procesa dentro del dosel por oxidación a NO_2 y es absorbido por las plantas. Por lo tanto, existe un "factor de reducción del dosel" para la liberación de $NO_{x,a}$ a la atmósfera (Gut *et al.* 2002b). Estas proporciones se pueden cambiar en el aire contaminado por la quema de biomasa, lo que conduce a altas concentraciones de NO_x . Debido a las propiedades precursoras de las moléculas de NO_x , las concentraciones de ozono (O_3) también aumentan. Concentraciones de NO_2 en una selva tropical de Rondônia fueron unas tres veces más altas en septiembre/octubre de 1999 que durante la temporada de lluvias en abril/mayo de 1999 debido a los incendios forestales antropogénicos (Andreae *et al.* 2002). Las concentraciones mejoradas de NO_x conducen a concentraciones más altas de OH. Como el OH es el principal oxidante atmosférico, esto también afecta fuertemente la capacidad de oxidación de la atmósfera, lo que puede afectar las tasas de producción de CCN, la formación de nubes y los patrones de lluvia (Liu *et al.* 2018).

La deforestación y la regeneración de los bosques afectan el ciclo de nutrientes del suelo y la dinámica del nitrógeno (Figueiredo *et al.* 2019). Los estudios de cronosecuencia han mostrado una mayor mineralización bruta de nitrógeno en los bosques jóvenes en regeneración, seguida de una descomposición que conduce a solo alrededor de la mitad de la mineralización bruta de nitrógeno en los bosques más viejos en regeneración en comparación con los bosques no perturbado (Figueiredo *et al.* 2019). En el Capítulo 19 se puede encontrar más información sobre los bosques secundarios y el uso de la tierra después de la deforestación.

6.3.2 Fósforo

En los suelos viejos y erosionados que se encuentran en gran parte de la Amazonía, es probable que el fósforo sea un macronutriente limitante más crítico que el nitrógeno. El fósforo juega un papel esencial en muchos procesos biológicos como el metabolismo y es un componente básico del ADN, pero en los ecosistemas naturales puede ser muy limitado. Esto se debe principalmente a que las for-

más solubles de P se encuentran en bajas concentraciones (Markewitz *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2001) y las formas gaseosas son casi inexistentes (La fosfina [PH₃] es una excepción muy rara). El efecto de la baja disponibilidad de P se exagera aún más porque muchos suelos tropicales pueden ocluir el P del suelo y hacer que no esté disponible para las plantas. Los principales aportes de P a los ecosistemas amazónicos provienen de (i) la meteorización, ya sea de los suelos locales o del material andino transportado por los ríos y depositado en las llanuras aluviales, y (ii) la deposición en forma de polvo (p. ej., del Sahara) o ceniza (de la quema de biomasa). El P en aerosoles biogénicos y de la quema de biomasa representa el reciclaje de P en gran medida dentro del sistema amazónico, mientras que la deposición de P del polvo del Sahara representa una nueva entrada atmosférica de P.

El principal término de pérdida es la exportación de sedimentos o material orgánico a través de los sistemas fluviales o mediante la recolección. Dentro de la cuenca, el movimiento lateral de P, por ejemplo desde llanuras aluviales ricas en sedimentos derivados de los Andes, puede ser facilitado por animales (Doughty *et al.* 2013, Buendía *et al.* 2018); tal transferencia lateral mediada por animales puede haber sido mucho más fuerte en el pasado antes de la extinción de la megafauna y la defaunación más reciente. Se estima que la deposición atmosférica total de P es de 16 a 30 kg P km⁻² y⁻¹ (Vitousek y Sanford 1986), de los cuales las entradas de polvo del Sahara se estiman en no más del 13%, y la mayor parte proviene de aerosoles biogénicos y quema de biomasa (Mahowald *et al.* 2005). Vitousek y Sanford (1986) estimaron que el reciclaje de fósforo a través de la hojarasca es de 140–410 kg P km⁻² y⁻¹, un orden de magnitud mayor que los aportes atmosféricos.

Se estima que los aportes de meteorización local promedian 2,5 kg P km⁻² y⁻¹ (Doughty *et al.* 2013). Sin embargo, las tasas de meteorización son variables, y los oxisoles que dominan gran parte de la Amazonía oriental prácticamente no tienen apetito meteorizable, por lo que los aportes de P a la meteorización son prácticamente cero. La cuenca

Amazónica experimenta un rebote isostático continental, donde las lentas tasas de erosión son compensadas por un lento levantamiento y meteorización de material nuevo (Buendía *et al.* 2018). Para el área de la cuenca Amazónica (incluyendo las Guayanas), los aportes totales de P son de ~2,8 Tg C y⁻¹. La exportación fluvial de P, basada en la descarga en Óbidos, es de 1,46 Tg P y⁻¹, aproximadamente la mitad de las entradas a la cuenca (Devol *et al.* 1991).

Hay fuertes gradientes en la disponibilidad de P a lo largo de la cuenca, con la disponibilidad más baja en los oxisoles viejos y meteorizados de la Amazonía oriental y las concentraciones más altas en los suelos más jóvenes de la Amazonía occidental (Aragão *et al.* 2009, Quesada *et al.* 2010). La alta productividad del bosque amazónico, a pesar de esta baja disponibilidad de P, se ve facilitada por un reciclaje muy estricto de P dentro del sistema forestal, donde alrededor de la mitad del P de la hoja se reabsorbe antes de la senescencia de la hoja, y la mayor parte del resto se captura rápidamente por hifas fúngicas poco después de la caída de la hojarasca o la muerte de la planta (Cuevas y Medina 1986, Markewitz *et al.* 2004).

6.4 Otros gases de efecto invernadero importantes

6.4.1 Metano

6.4.1.1. Flujos de metano terrestre

El metano es un fuerte gas de efecto invernadero debido a su importancia en el forzamiento radiativo, contribuyendo al cambio climático y con un potencial de calentamiento relativo al CO₂ de 28-34 para un horizonte temporal de 100 años. Además, el metano es el principal compuesto orgánico volátil antropogénico (COV) en la troposfera global (Fiore *et al.* 2002), contribuyendo a la formación de O₃ troposférico por reacciones fotoquímicas (West *et al.* 2006). En la estratosfera, el metano reacciona con los átomos de cloro, que es un agotador del ozono estratosférico (Cicerone 1987). El metano es producido por diferentes procesos (es decir, biogé-

nico, termogénico o pirogénico), puede ser de origen antropogénico o natural y es consumido por unos pocos sumideros. El equilibrio entre fuentes y sumideros determina el balance de metano. En ambientes terrestres, la anoxia en el suelo conduce a la producción de metano como paso terminal en la degradación de la materia orgánica por arqueas metanogénicas anaeróbicas. Los metanótrofos de los suelos terrestres pueden consumir metano en condiciones aeróbicas. El equilibrio entre los dos procesos está regulado por factores climáticos y edáficos, como la temperatura del suelo, el contenido de oxígeno, el pH del suelo, el nivel freático y los aceptores de electrones (Conrad 2009).

Los suelos bien drenados del bosque alto amazónico son a menudo un sumidero neto de CH₄, estimado en 1-3 Tg CH₄ y⁻¹ (Davidson y Artaxo 2004, Dutaur y Verchot 2007). Sin embargo, la lluvia, el drenaje deficiente y las propiedades del suelo pueden crear micrositios anóxicos localizados que pueden facilitar la producción de metano, lo que hace que los bosques pasen de ser sumideros a pequeñas fuentes (Verchot *et al.* 2000). Se sabe que la disponibilidad de oxígeno en los suelos de los bosques influye en la producción de metano, con emisiones de 0.5-2.3 mg de CH₄ m⁻²d⁻¹ observadas en un bosque montano en Puerto Rico (Teh *et al.* 2005). La descomposición anaeróbica de madera anegada (Zeikus y Ward 1974) y madera muerta (Covey *et al.* 2016) también es una fuente de metano. El metano puede ser producido por una variedad de hongos y arqueas dentro de los tallos de los árboles, un proceso identificado por Zeikus y Ward (1974) y ahora reconocido como común y quizás presente en árboles vivos sin deterioro visual (Covey & Megonigal 2018).

Se han detectado fuentes de metano dentro del dosel de los bosques (Carmo *et al.* 2006). Se sabe que las bromelias de tanque (Martinson *et al.* 2010) y termitas (Martius *et al.* 1993) producen metano y también albergan metanógenos. Se han reportado grandes emisiones específicas del sitio de las termitas (25,9 ± 11,2 mg CH₄g termita⁻¹ y⁻¹; Martius *et al.* 1993) y bromelias de tanque (3,6 g CH₄ ha⁻¹d⁻¹; Andes ecuatorianos, Martinson *et al.* 2010). Un es-

tudio reciente en la Amazonía encontró altas emisiones de montículos de termitas que se alimentan del suelo que oscilan entre 3,5 y 16,4 μg CH₄ m⁻² d⁻¹, lo que sugiere que es probable que se subestime el papel de las termitas a escala de ecosistemas (van Asperen *et al.* 2020). Las briófitas epífitas en los tallos y ramas de los árboles pueden actuar como fuentes y sumideros de metano, como lo indican dos estudios en bosques no amazónicos (Lenhart *et al.* 2015, Machacova *et al.* 2017). Estas fuentes de metano dentro de los doseles son altamente heterogéneas con medidas limitadas, por lo tanto, es difícil estimar su fuerza regional.

El metano puede ser producido por una vía abiótica novedosa a partir de tejidos vegetales, con una fuerza de fuente global estimada de hasta 1 Tg CH₄ y⁻¹ (Bloom *et al.* 2010). Se sabe que las especies reactivas de oxígeno en los tejidos vegetales que se producen comúnmente en respuesta al estrés de las plantas impulsan estas emisiones abióticas de metano. Se postula que las superficies de los tallos y las hojas de los árboles de las tierras altas ofrecen sumideros terrestres adicionales (Covey y Megonigal 2018); sin embargo, actualmente faltan observaciones directas.

Las actividades antropogénicas en los ecosistemas terrestres pueden emitir o absorber metano. Brevemente, los cambios en el uso de la tierra, como la tala o la conversión de bosques a la agricultura, reducen la capacidad del sumidero de metano del suelo debido a la compactación del suelo (Bustamante *et al.* 2009). Se sabe que los incendios forestales emiten metano a corto plazo (Wilson *et al.* 2016), reduce el sumidero de metano en algunos bosques y reduce las emisiones de metano de los árboles de los humedales en los bosques inundados inicialmente, pero luego puede resultar en un aumento de las emisiones debido a la mayor disponibilidad de sustratos para la metanogénesis. La conversión de tierras a la cría de animales con la introducción de ganado rumiante aumenta las emisiones debido a la fermentación entérica. El manejo de residuos y la producción directa durante la quema de biomasa aumenta las emisiones

de metano. La conversión de la tierra después de la construcción de represas en los ríos cambia el régimen de inundaciones tanto aguas arriba como aguas abajo y está documentado que aumenta las emisiones de metano (ver la siguiente sección).

6.4.1.2. Flujos de metano de agua dulce

La emisión de metano a la atmósfera desde ambientes acuáticos (Cuadro 6.2) refleja diferencias entre la producción de CH₄ por metanógenos, principalmente en sedimentos anóxicos, y el consumo por metanótrofos, así como procesos físicos. Estos procesos están influenciados por variables ambientales como la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, el estado trófico y la disponibilidad de sustrato. El CH₄ puede llegar a la atmósfera por tres vías: a través de flujos de difusión en la interfase aire-agua; a través de burbujas que se forman en el sedimento, ascienden por la columna de agua y se emiten a la atmósfera (ebullición); ya través de los sistemas vasculares de las plantas herbáceas y leñosas. Se sabe que los árboles adaptados a los humedales transportan y emiten metano producido en el suelo a la atmósfera a través del tronco de los árboles y las superficies de las hojas (Pangala *et al.* 2017). Los flujos de ebullición dependen de la formación de burbujas y la presión hidrostática sobre el sedimento, mientras que los flujos de difusión dependen de los gradientes de concentración y la turbulencia, que varían en múltiples escalas temporales y espaciales. Se sabe que factores como la velocidad del viento, la variación de la estructura térmica y los procesos físicos como la mezcla convectiva y advectiva influyen en las distribuciones de gas y las velocidades de transferencia y, en consecuencia, en los flujos de gas.

La Tabla 2 resume los flujos de metano de los principales ambientes acuáticos en la cuenca Amazónica. Los flujos de metano de todos los ambientes acuáticos dentro de las cuencas de los sistemas de los ríos Amazonas y Tocantins, que cubren 970.500 km², se estiman en aproximadamente 51 Tg CH₄ y⁻¹. Dada la variedad de enfoques y las incertidumbres asociadas en estos valores, el procedimiento utilizado para cada categoría se describe

brevemente, incluyendo tanto el área de cada categoría como el flujo anual promedio por km², basado en estudios seleccionados con los datos más completos o representativos, cuando sea posible.

Las áreas del canal del río (85.500 km²) se basan en Allen y Pavelsky (2018) más L. Hess (comunicación personal) y Castello *et al.* (2013) para el delta, y Sawakuchi *et al.* (2017) para las bocas de Xingu y Tapajós. Los flujos promedio (8 Mg CH₄ km⁻² y⁻¹) son de Sawakuchi *et al.* (2014) y Barbosa *et al.* (2016). El área del canal de la corriente (50.000 km²) se estima a partir de las características geomorfológicas (Richey *et al.* 2002, Beighley y Gummadi 2001) y los flujos promedio (6,6 Mg CH₄ km⁻² y⁻¹) para arroyos tropicales y subtropicales son de Stanley *et al.* (2016). El área de aguas abiertas de los lagos es la diferencia entre el área total de aguas abiertas (Hess *et al.* 2015) y el área del canal del río (Allen & Pavelsky 2018) guiados por las estimaciones del área del lago de Sippel *et al.* (1992). El área del lago incluye estimaciones de áreas con plantas flotantes. Los flujos se promedian de Barbosa *et al.* (2020). El área de bosque inundable (615.000 km²) se deriva de Melack & Hess (2010) y Hess *et al.* (2015). Los flujos ponderados estacionalmente de superficies de agua bajo bosques inundados (26,6 Mg CH₄ km⁻² y⁻¹) se derivan de Barbosa *et al.* (2020), Barbosa *et al.* (2021) para várzea y de Rosenqvist *et al.* (2002) para igapó. Los flujos a través de los árboles en los bosques inundados se estiman en 21,2 ± 2,5 Tg CH₄ y⁻¹; los suelos de humedales boscosos son responsables de 1,1 ± 0,7 Tg CH₄ y⁻¹ adicionales (Pangala *et al.* 2017).

Las categorías acuáticas agrupadas como otros humedales (195.000 km²) incluyen humedales interfluviales en la cuenca del Río Negro (21.000 km²); llanuras aluviales de sabana en Roraima (4.000 km²), Moxos (35.000 km²), Bananal y otras en la cuenca de Tocantins (35.000 km²); Isla Marajós y otros humedales costeros de agua dulce (50.000 km²); y otros humedales dispersos por toda la cuenca (50.000 km²). Las áreas inundables están basadas en Hess *et al.* (2015); los promedios estacionales para Roraima, Moxos, Bananal y otros en

la cuenca de Tocantins son de Hamilton *et al.* (2002) y Castello *et al.* (2013), más L. Hess (comunicación personal). Los flujos se estiman de la siguiente manera: humedales interfluviales en la cuenca del Río Negro $28 \text{ Mg CH}_4 \text{ km}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (Belger *et al.* 2011), Roraima $5,3 \text{ Mg CH}_4 \text{ km}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (Jati 2014), Pantanal, como sustituto de áreas herbáceas en Moxos y otros lugares) $80 \text{ Mg CH}_4 \text{ km}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (Hamilton *et al.* 1995), y estimaciones para la isla de Marajós y otros humedales costeros de agua dulce ($27 \text{ Mg C km}^{-2} \text{ y}^{-1}$).

Los embalses hidroeléctricos (158) en la cuenca Amazónica actualmente cubren aproximadamente 5.350 km^2 (Almeida *et al.* 2019; ver notas al pie en la Tabla 6.2). Los embalses hidroeléctricos de la Cuenca de Tocantins cubren aproximadamente 5.380 km^2 . Muy pocos cuentan con un muestreo adecuado para caracterizar las emisiones de metano. Un ejemplo es Balbina, donde se realizaron mediciones durante un año de flujos de difusión y ebullición de múltiples estaciones dentro del yacimiento, desgasificación en las turbinas y aguas abajo (Kemenes *et al.* 2007). Otro ejemplo es el estudio de varios años en Petit Saut (Guayana Francesa) que incluyó mediciones en el embalse y aguas abajo (Abril *et al.* 2005). Ambos estudios indican la importancia de la desgasificación del metano a través de las turbinas y aguas abajo. Mediciones adicionales en los embalses Tucuruí, Samuel y Curua-Una indicaron la importancia de la desgasificación en las turbinas y aguas abajo (Kemenes *et al.* 2016). Extrapolando todas las emisiones con base en las áreas del embalse combinadas con las emisiones de la turbina y aguas abajo se obtiene un total de $0,4 \text{ Tg CH}_4 \text{ y}^{-1}$ para Balbina, Curua-Una, Samuel y Tucuruí. Para estimar las emisiones de los otros embalses brasileños, una emisión difusiva y ebulitiva promedio general de las superficies de diez embalses dentro de las porciones del sur de la cuenca ($\sim 29 \text{ g CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, como se resume en Deemer *et al.* 2016) y las áreas superficiales combinadas de todos los embalses brasileños adicionales arrojan $0,18 \text{ Tg CH}_4 \text{ y}^{-1}$.

Estimar las emisiones de los embalses en Bolivia, Ecuador y Perú es más difícil porque no existen

mediciones y en elevaciones más altas las temperaturas serán menores y las cuencas hidrográficas tendrán condiciones diferentes a las de Brasil. Por lo tanto, la mitad de la tasa aplicada a los embalses del sur de Brasil se utiliza para producir una emisión de $\sim 0,002 \text{ Tg CH}_4 \text{ y}^{-1}$. En total, las emisiones de metano de los embalses hidroeléctricos se pueden estimar en aproximadamente $0,58 \text{ Tg CH}_4 \text{ y}^{-1}$ (Tabla 6.2) con una incertidumbre considerable y una necesidad definitiva de muchas más mediciones, incluyendo la desgasificación a través de turbinas y aguas abajo, especialmente porque se planean más represas. Se desconoce hasta qué punto esta estimación representa emisiones netas, es decir, emisiones adicionales a las asociadas con los ríos sin represas, aunque es probable que los suelos de los bosques de las tierras altas sean sumideros de metano.

Como se señaló en la Sección 6.2.2, las grandes incertidumbres surgen de la escasez de mediciones de flujos e incertidumbres en las áreas de hábitat y sus variaciones estacionales e interanuales. Las diferencias temporales en los flujos de metano se deben a las variaciones en las inundaciones como resultado de las diferencias en la descarga de los ríos, la escorrentía local y las precipitaciones, las condiciones ecológicas relacionadas y los cambios en la cobertura del área de diferentes hábitats. No se dispone de series temporales de mediciones de varios años para documentar posibles tendencias o variaciones. Los modelos hidrológicos actuales proporcionan estimaciones de las variaciones en las inundaciones, pero subestiman las condiciones de toda la cuenca. Los productos de teledetección incluyen áreas inundadas, aunque las series temporales más largas subestiman áreas en algunos hábitats y tienen una resolución espacial moderada; los productos de alta resolución son temporalmente escasos. Distinguir entre los variados hábitats acuáticos se basa en una combinación de productos ópticos y de microondas que carecen de suficientes series temporales.

6.4.1.3. *Presupuesto de metano de la Amazonía*

Tanto las estimaciones de abajo hacia arriba como las de arriba hacia abajo con diferentes escalas espaciales y temporales están disponibles para la cuenca Amazónica. Bergamaschi *et al.* (2009) utilizaron datos de SCIAMACHY para calcular las emisiones totales de la Amazonía de 47,5 a 53,0 Tg CH₄ y⁻¹ en 2004 para un área de 8,6 × 10⁶km². Sobre la base de un modelo de inversión utilizando observaciones *in situ* y de teledetección, Fraser *et al.* (2014) estimaron emisiones de 59,0 ± 3,1 Tg CH₄ y⁻¹ de América del Sur tropical (aproximadamente ~9,7 × 10⁶km²) en 2010. utilizando estimaciones de modelos inversos derivadas de mediciones satelitales GOSAT combinadas con datos de superficie y el modelo de transporte atmosférico regional de alta resolución NAME, Tunnicliffe *et al.* (2020), informaron emisiones medias para humedales en la Amazonía brasileña sustancialmente más bajas que otras estimaciones (9,2 ± 1,8 Tg CH₄ y⁻¹). Wilson *et al.* (2016) realizaron una inversión con el modelo TOMCAT usando observaciones de perfil vertical de aeronaves y estimaron emisiones de metano de 36.5 a 41.1 Tg CH₄ y⁻¹ en 2010 y 31,6 a 38,8 Tg CH₄ y⁻¹ en 2011 (área de 5,8 x 10⁶ km²), con emisiones de no combustión que representan el 92-98% de las emisiones totales. Pangala *et al.* (2017) dieron una estimación regional de las emisiones de metano de 42,7 ± 5,6 Tg CH₄ y⁻¹ (área de 6,77 x 10⁶km²) con base en perfiles verticales regulares de la troposfera inferior que cubren el período 2010-2013, donde el 10% provino de la quema de biomasa. Esta estimación es similar a las estimaciones ascendentes para la misma área. Las estimaciones de flujos de metano totales basadas en mediciones de perfiles verticales de aeronaves para el nororiente de la Amazonía (2,8°S, 54,9°O; considerando un área de 0,6 x 10⁶km²) están entre 7,5 y 11,7 Tg CH₄ y⁻¹ (Miller *et al.*. 2007, Basso *et al.* 2016, Pangala *et al.* 2017), donde las fuentes naturales, como los humedales, son probablemente importantes, y la quema de biomasa representa casi el 10% del flujo medio anual total y las emisiones antropogénicas representan alrededor del 11% del flujo medio anual (Basso *et al.* 2016). Esta región tiene flujos más altos que otras regiones (Wilson *et*

Tabla 6.2. Flujos anuales de metano a la atmósfera desde los hábitats acuáticos de la cuenca Amazónica, incluyendo los canales de los rios deltaicos, los hábitats costeros de agua dulce y la cuenca de Tocantins, además de los embalses hidroeléctricos.

| Hábitats acuáticos | Flujos anuales de metano |
|---------------------------------|---|
| Ríos | 0.7 Tg CH ₄ y ⁻¹ |
| Arroyos | 0.4 Tg CH ₄ y ⁻¹ |
| Lagos | 0.7 Tg CH ₄ y ⁻¹ |
| Bosques Inundados | |
| Flujo de la superficie del agua | 16.4 Tg CH ₄ y ⁻¹ |
| Flujo a través de los árboles | 21.2 Tg CH ₄ y ⁻¹ |
| Flujo del suelo expuesto | 1.1 Tg CH ₄ y ⁻¹ |
| Otros humedales | 9.6 Tg CH ₄ y ⁻¹ |
| Embalses Hidroeléctricos | 0.58 Tg CH ₄ y ⁻¹ |

al. 2016, Pangala *et al.* 2017), que destaca la variabilidad regional en las emisiones de metano en la Amazonía.

El presupuesto general de metano incluye múltiples fuentes y sumideros cuyas contribuciones son sensibles a la retroalimentación de las condiciones de sequía, y aún quedan brechas significativas en la comprensión de cómo las sequías afectarán los presupuestos de metano (Saito *et al.* 2016). Durante la sequía de 2010, las emisiones de metano por la quema de biomasa fueron alrededor de 5-6 veces mayores que en 2011, variando de 0,5 a 7,0 Tg CH₄ y⁻¹ dependiendo de la condición climática (años de sequía), de qué parte de la Amazonía se estaba considerando, y de la severidad de la temporada de quemadas (Wilson *et al.* 2016, Saito *et al.* 2016).

Las estimaciones de arriba hacia abajo de las emisiones de metano indican que la Amazonía es una fuente importante; extrapolando estas estimaciones para la misma área (un área amazónica de 6,77 x 10⁶ km²) las emisiones totales de metano varían entre 36,9 y 48,0 Tg CH₄ y⁻¹ (Bergamaschi *et al.* 2009, Fraser *et al.* 2014, Wilson *et al.* 2016, Pangala

et al. 2017). Esto sugiere que la región contribuye el 6-8% de las emisiones globales de metano, considerando emisiones globales de 576 Tg CH₄ y⁻¹ (Saunio *et al.* 2020).

6.4.2 Óxido Nitroso (N₂O)

6.4.2.1 Procesos de N₂O de la biosfera terrestre

El óxido nitroso (N₂O) es, después del dióxido de carbono (CO₂) y el metano (CH₄), el tercer gas de efecto invernadero de larga duración más importante y una de las principales sustancias que agotan el ozono estratosférico. La mayor parte del N₂O antropogénico es producido por el sector agrícola, aunque los sistemas naturales emiten óxido nitroso a través de procesos de descomposición de la materia orgánica, particularmente en el suelo. Las emisiones de N₂O, predominantemente por desnitrificación, están relacionadas con las características biológicas y físico-químicas del suelo. Los procesos microbianos del suelo modulan la mineralización de la materia orgánica y las condiciones ambientales, como el contenido de agua del suelo, la disponibilidad de N, la textura del suelo, el pH y el contenido de carbono orgánico lábil, son condiciones importantes para la transformación de la materia orgánica y los nutrientes disueltos en las plantas y la biota del suelo. El ciclo rápido de nutrientes relacionado con temperaturas más altas, disponibilidad de agua y relaciones altas de N:P dan como resultado que los bosques tropicales emitan altas tasas de N₂O a la atmósfera. Las regiones tropicales representan el 71% de las emisiones de los ecosistemas naturales globales (Yu y Zhuang 2019). Ciais *et al.* (2014) informaron emisiones globales de N₂O de la vegetación natural de 6,6 Tg N y⁻¹ (rango de 3,3 a 9,0 Tg N y⁻¹, IPCC AR5). Recientemente, Tian *et al.* (2020) reportaron emisiones globales de suelos naturales (con fuertes aportes de los trópicos) en el período 2007-2016 del orden de 4,9 a 6,5 Tg N y⁻¹. Syakila y Kroeze (2011) simularon un aumento de 8 veces de las emisiones antropógenas totales de N₂O, desde el inicio de la revolución industrial hasta 2006, de 1,1 Tg N y⁻¹, en 1850 a 8,3 Tg N y⁻¹ en 2006, con las emisiones de los sistemas naturales globales mantenidas en 10,5 Tg N

y⁻¹. Durante el mismo período, las simulaciones globales del N₂O Model Intercomparison Project (NMIP) (desde 1860 en adelante) indican las emisiones globales más altas de N₂O derivadas de áreas tropicales y de América del Sur tropical (particularmente la región amazónica), representando el 20% de las emisiones globales (Tian *et al.* 2018). Los modelos consideran el uso de la tierra natural y humano transformado (p. ej., agricultura, pastos) en las simulaciones.

6.4.2.2. Procesos de la Biosfera de Agua Dulce de N₂O

La mayoría de las emisiones de N₂O de los sistemas de agua dulce se producen en los humedales. Guilhen *et al.* (2020), en un estudio de los humedales a lo largo de los ríos Amazonía, Madeira y Branco, alrededor de 1,3 x 10⁶ km², modelaron emisiones de N₂O por desnitrificación del orden de 1,8 kg N₂O ha⁻¹ y⁻¹, alcanzando su punto máximo en marzo. Las emisiones totales de la desnitrificación en las llanuras aluviales de la cuenca Amazónica se estiman en 1,03 Tg N-N₂O y⁻¹. Debido a la abundancia de nitrógeno en los suelos amazónicos, es posible que el nitrato no limite la desnitrificación en la cuenca Amazónica (Guilhen *et al.* 2020).

6.4.2.3. El presupuesto de N₂O de la Amazonía

Las estimaciones de las emisiones de N₂O en los suelos de los bosques tropicales oscilaron entre 0,8 Tg N y⁻¹ (promedio para 1991–2000) para América del Sur (Felipe Pacheco e INMS, comunicación personal) y 2,40 Tg N y⁻¹ (Matson y Vitousek 1990) y 3,55 Tg N y⁻¹ (Breuer *et al.* 2000) para los bosques húmedos tropicales a nivel mundial. Melillo *et al.* (2001) y Davidson *et al.* (2001) calcularon emisiones de la selva tropical amazónica de 1,2 a 1,3 Tg N y⁻¹. Buscardo *et al.* (2016) estimaron las mayores emisiones de N₂O en la porción noroeste de la cuenca, disminuyendo con condiciones más secas hacia el este y el sur, con una estimación promedio de 0,74 a 0,83 Tg N y⁻¹ para toda la cuenca amazónica. La variación se debió a la fracción atribuida a la respiración del suelo. Figueiredo *et al.* (2019) y Galford *et al.* (2010) sugieren que los bosques maduros de la Amazonía (incluyendo los bosques de *terra firme* y

los que se inundan periódicamente) son responsables de alrededor del 6,5 % de las emisiones globales de N_2O de los sistemas naturales, y los flujos se estiman en el orden de $0,5-2,5 \text{ kg N ha}^{-1}$ (Cuaresma *et al.* 2015, Tian *et al.* 2020). En una revisión exhaustiva realizada por Meurer *et al.* (2016) se demostró que las tasas de flujo anual promedio de los bosques amazónicos eran aproximadamente un 36% más altas que las tasas de flujo de N_2O de la selva atlántica ($2,42$ y $0,88 \text{ kg N ha}^{-1}$, respectivamente). El cambio de uso del suelo altera significativamente las emisiones de N_2O . Debido a una mayor disponibilidad de N en el suelo, cuando los pastos reemplazan al bosque, los flujos pueden duplicarse o triplicarse, pero luego disminuir en los años posteriores a la conversión a menos de la mitad de las emisiones originales (Davidson *et al.* 2007). La quema de biomasa actualmente es responsable de aproximadamente $0,7 \text{ Tg N y}^{-1}$ de emisión de N_2O (Davidson y Kanter 2014). En los sistemas agrícolas de la región amazónica, el doble cultivo es importante, siendo la rotación más común soya-maíz y soya-algodón. La soja fija nitrógeno a razón de 200 kg ha^{-1} , pero las emisiones de N_2O son bastante bajas, $0,1-0,2 \text{ kg ha}^{-1}$ (Cruvinel *et al.* 2011). El siguiente cultivo, con la adición de fertilizante mineral, emite N_2O del orden de $0,2$ a $0,8 \text{ kg ha}^{-1}$, dependiendo de la cantidad de fertilizante utilizado (Jankowski *et al.* 2018). Las emisiones regionales de N_2O de los ecosistemas naturales se presentan en la Figura 6.6.

6.5 Aerosoles y gases traza

6.5.1 Compuestos orgánicos volátiles biogénicos distintos del metano (COVNM)

El ecosistema amazónico se considera la mayor fuente de compuestos orgánicos volátiles biogénicos distintos del metano (COVNM), también conocidos como compuestos orgánicos volátiles biogénicos (COVB) (Figura 6.7). Las emisiones de COVDM hacen una contribución menor al ciclo del carbono (Figura 6.2, Kesselmeier *et al.* 2002). Los COVDM biogénicos se caracterizan por su alta reactividad química y, por lo tanto, representan actores clave en los procesos de oxidación en la atmósfera (Williams *et al.* 2016, Nölscher *et al.* 2016, Pfannerstill *et al.* 2018). Afectan la química y la fi-

sica atmosféricas de manera importante, cambiando la capacidad de oxidación y la producción de partículas, y liberando los llamados aerosoles orgánicos secundarios (SOA) que se suman a los efectos de las partículas biológicas primarias en la atmósfera. Los efectos antropogénicos, así como el cambio climático y global tienen efectos severos en las tasas de emisión de COVDM (Peñuelas y Staudt 2010, Liu *et al.* 2016) y afectan la producción de partículas, con consecuencias para la condensación del agua, la producción de nubes y el ciclo del agua.

Es importante la heterogeneidad de las emisiones de COV de la vegetación y la dinámica de los cambios estacionales o de desarrollo en la Amazonía (Yáñez-Serrano *et al.* 2015, 2020). Con una comprensión cada vez mayor de los ciclos biogeoquímicos y la reactividad atmosférica, existe un interés creciente en el gran grupo de COVDM biogénicos, que representan la fuente dominante de volátiles orgánicos en la atmósfera, especialmente en áreas dominadas por bosques. La producción biogénica y la liberación de COVDM están estrechamente relacionadas con la biodiversidad vegetal y, en consecuencia, el número de volátiles biogénicos es enorme (Kesselmeier y Staudt 1999, Laothawornkitkul *et al.* 2009). En consonancia con su gran número, sus funciones siguen siendo un tema de discusión en vista de la ecología y la química. En particular, la composición compleja de los COVB, incluyendo las especies oxigenadas, los compuestos aromáticos, los compuestos sulfurados, los productos de oxidación y otros compuestos reactivos desconocidos, deja dudas sobre la reactividad atmosférica (Kesselmeier y Staudt 1999, Nölscher *et al.* 2016, Pfannerstill *et al.* 2018, Yáñez-Serrano *et al.* 2018).

Investigación de COVDM en la Amazonía. Los lugares de campo como el Observatorio Amazonian Tall Tower (ATTO) pueden contribuir a esta investigación (Andreae *et al.* 2015). Las complicaciones surgen de la deforestación, que cambia la diversidad de volátiles y, por lo tanto, la reactividad química. La pérdida de áreas boscosas afectará no solo el ciclo del carbono, sino también el intercambio de COVDM entre la superficie y la atmósfera, la producción de partículas y el ciclo del agua. Además, la influencia de los incendios en el número de

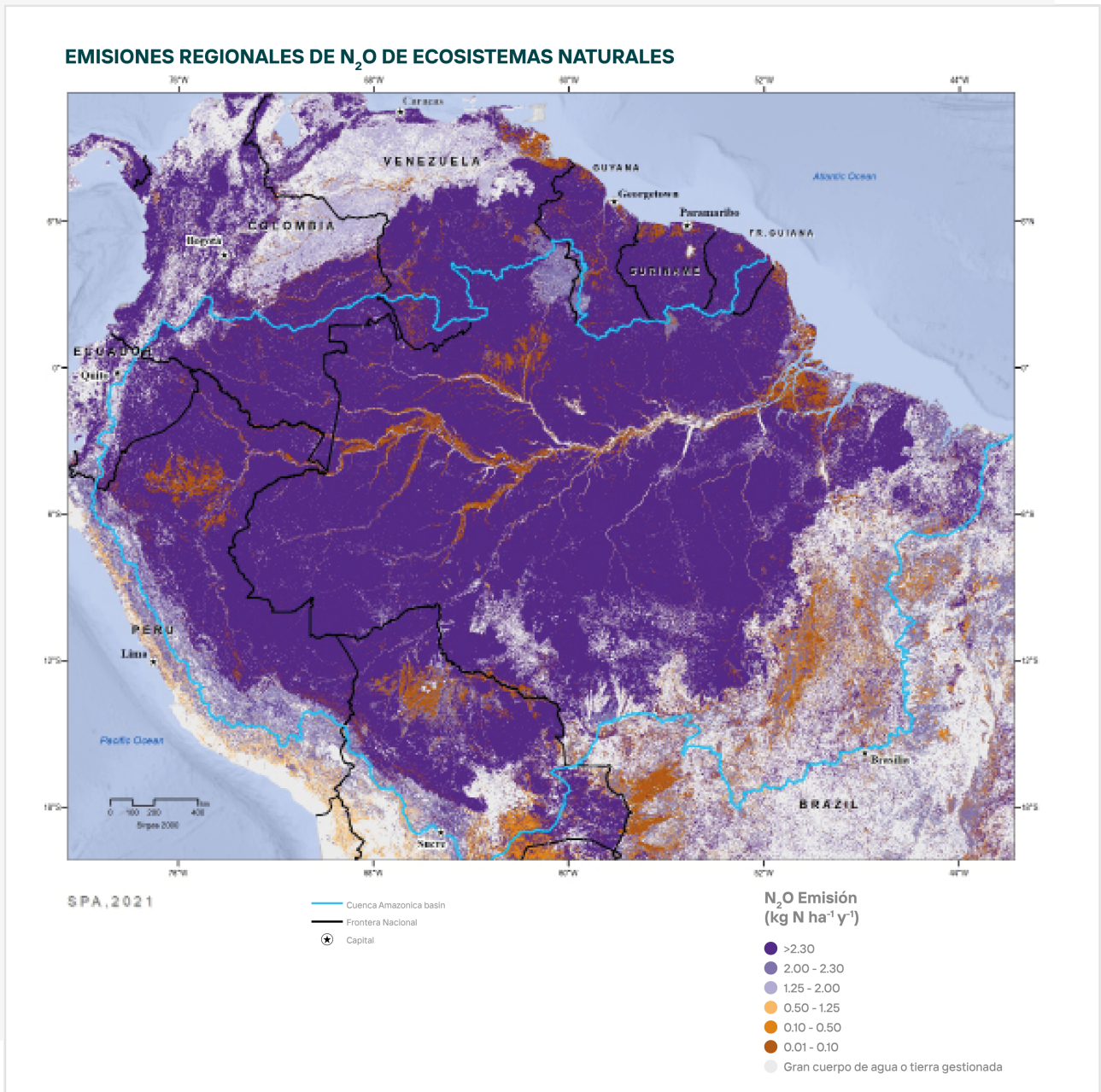


Figura 6.6 Emisiones de N₂O en la Amazonía. Datos producidos por Felipe Pacheco, basados en datos y análisis del International Nitrogen Management Assessment (INMS).

partículas es impresionante cuando se compara la estación seca (con incendios) con la estación lluviosa (sin incendios) (Andreae 2019, Pöhlker *et al.* 2019). Por el contrario, las contribuciones directas de SOA de las emisiones de incendios parecen ser bajas cuando se analizan los incendios del Mediterráneo (Bessagnet *et al.* 2008). Siguen existiendo lagunas significativas en la comprensión de la regulación de las emisiones y el destino de los COVDM emitidos. Las principales incógnitas con impacto potencial son la capacidad de emisión y la calidad de las áreas inundadas, el papel de la anoxia de las raíces (Bracho-Nunez *et al.* 2012), y las interacciones ecológicas dentro del bosque (Salazar *et al.* 2018).

6.5.2 Física y Química de Aerosoles y Núcleos de Condensación de Nubes (CCN)

Además de influir en los ciclos del agua y los nutrientes, los aerosoles afectan la radiación directamente mediante la dispersión y absorción de la luz, así como indirectamente mediante la condensación y el procesamiento de las nubes. En condiciones naturales, la Amazonía es una de las pocas regiones continentales donde las concentraciones de aerosoles se asemejan a las de la era preindustrial, en el rango de 300-500 partículas por cm^3 y $9\text{-}12\mu\text{g}/\text{m}^3$ (Andreae 2007, Martin *et al.* 2010). El carbono orgánico domina la composición de los aerosoles submicrómetros en la Amazonía en la estación lluviosa y comprende alrededor del 70% de la masa, seguido por el sulfato (10-15%) y el equivalente de carbono negro (5-10%) (Andreae *et al.* 2015, Chen *et al.* 2015). Las observaciones indican que alrededor del 90% de la masa de aerosoles orgánicos submicrónicos resulta de la producción secundaria (Chen *et al.* 2009). La oxidación de COVBS por O_3 y OH conduce a la formación de especies orgánicas semivolátiles, con presión de vapor suficientemente baja para condensar sobre partículas preexistentes y producir aerosoles orgánicos secundarios (SOA) (Graham *et al.* 2003, Pöhlker *et al.* 2012). Otra vía para la producción de SOA a partir de emisiones de COBV consiste en la oxidación en fase acuosa y la absorción reactiva catalizada por ácido de productos de oxidación de isopreno dentro de las gotas de nubes y niebla (Lim *et al.* 2010, Surratt *et al.* 2010). La caracterización de ae-

rosos orgánicos submicrométricos en un sitio forestal en la Amazonía sugiere una importancia comparable de las vías de producción de SOA en fase acuosa y gaseosa (Chen *et al.* 2015).

Otro mecanismo de producción de SOA es la formación de partículas nuevas (NPF) en el rango de diámetro <10 nm, seguido de un crecimiento por condensación hasta el modo de acumulación ($\sim 100\text{-}300$ nm). Se ha demostrado que este proceso es una fuente relevante de partículas en los bosques boreales (Dal Maso *et al.* 2005). Sin embargo, el impacto del COVDM en la producción de partículas en la Amazonía es sorprendentemente diferente de lo que ocurre en los bosques templados y boreales (Andreae *et al.* 2018, Artaxo *et al.*, en revisión). Las observaciones a largo plazo en sitios de bosques amazónicos han demostrado que los eventos NPF a escala regional son poco frecuentes cerca de la superficie (3% de los días de medición) (Rizzo *et al.* 2018). En cambio, las mediciones aéreas en la Amazonía informaron altas concentraciones de partículas de nucleación y modo Aitken (diámetro $<\sim 100$ nm) en la troposfera superior. Se desarrolló un modelo conceptual para describir esta importante fuente de partículas en la Amazonía (Figura 6.8). Los COBV emitidos en la superficie del dosel de la vegetación se transportan hacia arriba dentro de las nubes convectivas a la troposfera superior, donde experimentan las condiciones ideales para la nucleación de partículas (flujo actínico alto, temperaturas bajas y sumidero de condensación pequeño). Los SOA se producen a partir de la oxidación de COBV en la troposfera superior y eventualmente son transportados a la superficie por corrientes descendentes convectivas, aumentando de tamaño por condensación en el camino hacia abajo (Andreae *et al.* 2018, Wang *et al.* 2016).

En el bosque amazónico, los aerosoles de modo grueso (diámetro $>2,5$ μm) dominan los espectros de tamaño de masa durante la estación lluviosa, incluyendo los aerosoles biológicos primarios (PBA), los aerosoles marinos y los aerosoles africanos transportados a larga distancia (LRT) (Andreae *et al.* 2015, Martin *et al.* 2010, Moran-Zuloaga *et al.* 2018). El polen, las bacterias, las esporas y los fragmentos de material biológico son ejemplos de PBA

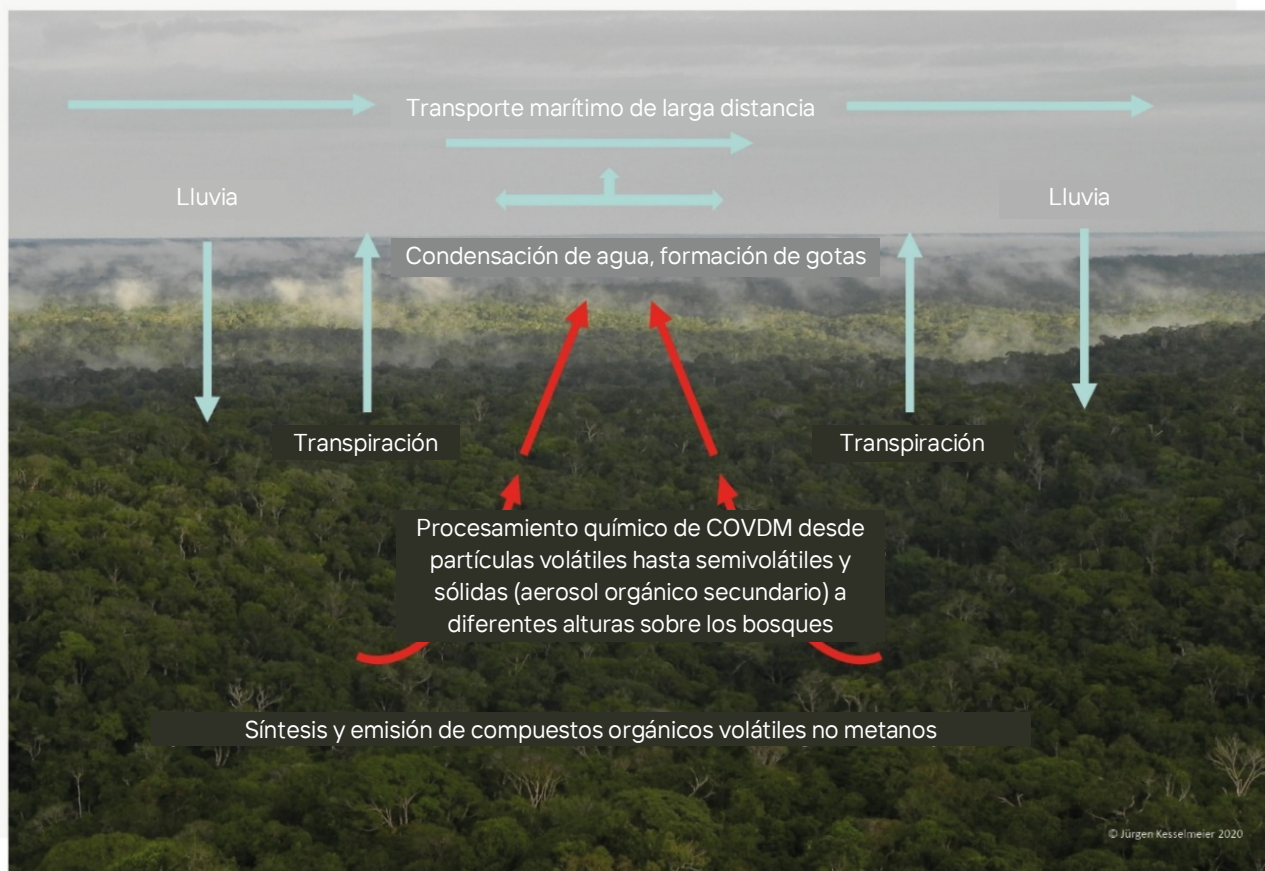


Figura 6.7 Las emisiones de COVDM del bosque amazónico actúan como un sistema orgánico de captación y transporte de agua mediante el procesamiento químico y físico de gases traza biogénicos a aerosoles orgánicos secundarios que sirven como núcleos de condensación para el vapor de agua.

emitidos en el bosque amazónico (China *et al.* 2016, Huffman *et al.* 2012, Pöhlker *et al.* 2012). LRT de aerosoles de África se observa típicamente en la Amazonía entre diciembre y abril, y consiste en polvo del Sahara y aerosoles que queman biomasa de la región del Sahel (Baars *et al.* 2011, Pöhlker *et al.* 2019, Saturno *et al.* 2018). Los episodios de LRT son relativamente frecuentes en la estación lluviosa (5 a 10 eventos por año), por lo general con una duración de 3 a 10 días (Moran-Zuloaga *et al.* 2018, Rizzolo *et al.* 2017). Durante los episodios de LRT, se observan aumentos en la concentración de la masa de aerosol, el carbono negro equivalente, los elementos de la corteza (Al, Si, Ti, Fe) y el potasio, lo que provee nutrientes clave para los ecosis-

temas amazónicos (Martin *et al.* 2010, Moran-Zuloaga *et al.* 2018, Rizzolo *et al.* 2017, Saturno *et al.* 2018).

Las partículas de aerosol constituyen un ingrediente esencial para la formación y desarrollo de las nubes, ya que pueden actuar como núcleos de condensación de nubes (NCC), sobre los cuales se condensa el vapor de agua, produciendo gotas de nube. Además, algunas partículas, conocidas como núcleos de hielo (IN), pueden iniciar la formación de cristales de hielo dentro de las nubes, proporcionando un crecimiento más rápido a tamaños de gotas precipitables en comparación con CCN y, por lo tanto, influyendo en la precipitación (Andreae y

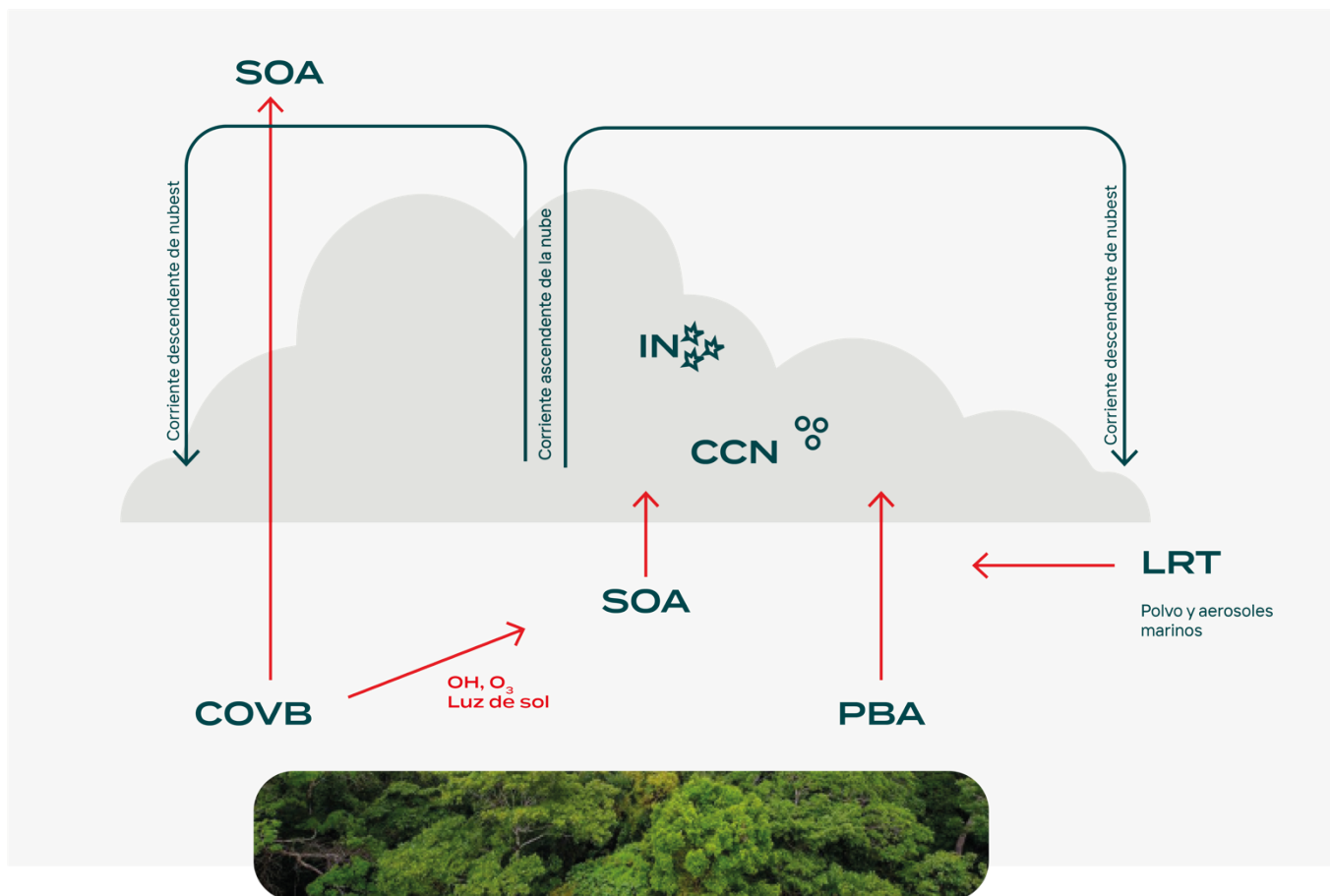


Figura 6.8. Interacciones entre emisiones biogénicas, transporte de largo alcance (LRT) de aerosoles y nubes en la Amazonía. Los compuestos orgánicos volátiles biogénicos (COVB) se oxidan cerca de la superficie, lo que lleva a la producción de aerosoles orgánicos secundarios (SOA). Los aerosoles biológicos primarios (PBA), SOA y LRT se activan en núcleos de condensación de nubes (CCN) y núcleos de hielo (IN), promoviendo el desarrollo de nubes y precipitaciones. Los COBV son transportados por corrientes ascendentes convectivas a la troposfera superior, donde se encuentran las condiciones ideales para la nucleación de partículas. Los SOA se producen a partir de la oxidación de COBV en la troposfera superior y finalmente son transportados a la superficie por corrientes descendentes convectivas, lo que constituye una importante fuente natural de partículas.

Rosenfeld 2008). Las mediciones y el modelado indican que la SOA biogénica actúa como CCN en el bosque amazónico, mientras que la IN consiste en PBA de modo grueso y partículas de polvo mineral LRT de África. Además, los aerosoles de modo grueso pueden actuar como CCN gigantes, generando gotas grandes e induciendo lluvia en nubes cálidas (Pöhlker *et al.* 2016, 2018; Pöschl *et al.* 2010; Prenni *et al.* 2009). Si bien los aerosoles suministran núcleos para la formación de nubes, las nubes convectivas pueden estimular la formación de partículas SOA a través del procesamiento en las nubes de emisiones biogénicas (Figura 6.8), estableciendo una conexión intrínseca entre los procesos

de aerosoles y nubes. Un conjunto de observaciones demuestra la integración biosfera-atmósfera en la Amazonía, uniendo emisiones biogénicas, nubes y precipitaciones, representando el bosque como un reactor biogeoquímico. La biosfera emite COVB y aerosoles, los cuales son procesados por fotoquímica, suministrando núcleos para la formación de nubes cálidas y frías, que resultan en precipitación, sustentando el ciclo hidrológico y la reproducción biológica, cerrando un ciclo virtuoso (Pöhlker *et al.* 2012, Pöschl *et al.* 2010).

6.5.3 Ozono y Fotoquímica

El ozono (O_3) es un gas traza altamente reactivo, con concentraciones atmosféricas muy variables a nivel mundial. No existe una fuente directa importante de O_3 troposférico; por lo tanto, su concentración depende fuertemente de precursores como NO_x , CO y COV (Rummel *et al.* 2007, Yáñez-Serrano *et al.* 2015, Lu *et al.* 2019) y en menor medida sobre el intercambio entre la estratosfera y la troposfera (Ancellet *et al.* 1994, Hu *et al.* 2010). La vida útil del O_3 depende de la química atmosférica, que está controlada por la temperatura y la radiación. El tiempo de vida promedio mundial del O_3 troposférico es de aproximadamente 23 días (Young *et al.* 2013), pero debido a la deposición superficial y las reacciones químicas es mucho más corta en la capa límite (Cooper *et al.* 2014), lo que puede dar lugar a fuertes gradientes entre una capa límite bien mezclada alejada de fuertes fuentes de emisión de precursores y la troposfera libre. Las concentraciones sobre los océanos o en áreas continentales remotas e inalteradas son significativamente más bajas que las de los alrededores de las ciudades y la quema de biomasa. Por lo tanto, el remoto bosque amazónico se ha convertido en un lugar ideal para estudiar la química del O_3 en condiciones casi prístinas. Esta propiedad ha cambiado drásticamente debido al aumento de la quema de biomasa y la deforestación, lo que conduce a concentraciones de NO_x y O_3 fuertemente aumentadas en la mayor parte de la cuenca Amazónica, especialmente durante la estación más seca entre julio y octubre. El sumidero más fuerte de O_3 es la deposición seca, que puede ocurrir a través de la absorción estomática y no estomática de las hojas. Las superficies del suelo y del agua también pueden actuar como sumideros de O_3 (Clifton *et al.* 2020). Los análisis del transporte de turbulencia del aire troposférico hacia el bosque combinados con las mediciones del flujo de O_3 pueden mejorar la evaluación de estos procesos. Se sabe que las proporciones de mezcla de O_3 por encima de 40 ppb, que también ocurren en la Amazonía remoto debido a la quema de biomasa, causan daño a las hojas (Pacífico *et al.* 2015) debido a la generación de especies reactivas de oxígeno que pueden inducir muerte celular y le-

siones (Clifton *et al.* 2020). Por lo tanto, incluso las áreas remotas alejadas de la quema de biomasa pueden verse muy negativamente afectadas por la contaminación del aire transportada a lo largo de varios cientos de kilómetros.

6.6 Conclusiones

El Amazonía es una característica clave de la biosfera planetaria; sus ciclos biogeoquímicos son factores importantes para el medio ambiente y el clima, y forman la mayor contribución de un solo bioma a muchos procesos biogeoquímicos planetarios clave. La variabilidad geológica y climática en la Amazonía juega un papel importante en la configuración de las características de la biogeoquímica y las funciones de los ecosistemas de la región. El intercambio de gases traza, como los gases de efecto invernadero y los gases reactivos, y las partículas primarias y secundarias, contribuyen directa y/o indirectamente al efecto invernadero y afectan la química y la física atmosférica. Los procesos de emisión (producción) y deposición (captación) afectan la concentración actual de gases de efecto invernadero como el metano, el dióxido de carbono, el ozono y el óxido nitroso. Los gases traza reactivos afectan la capacidad oxidativa de la atmósfera con influencias significativas en la producción de partículas y los procesos de condensación de nubes. Por lo tanto, el clima se ve afectado a escala local, regional y global, incluyendo el calentamiento atmosférico, el procesamiento químico en la atmósfera y la hidrología. La degradación continua del bosque amazónico y el paso de los puntos de inflexión darían como resultado un debilitamiento y un colapso potencial de la red biogeoquímica que se extiende desde el suelo y el bosque hasta la atmósfera. Esto tendría graves consecuencias para los ecosistemas amazónicos y para las comunidades que dependen de ellos.

6.7 Recomendaciones

- Existe la necesidad de comprender mejor y crear un sistema de alerta temprana para la estabilidad del almacenamiento y sumidero de carbono de la Amazonía a la luz del cambio am-

biental global. La pérdida o reversión del sumidero de carbono de la Amazonía tendría consecuencias globales y haría más difícil limitar el calentamiento máximo al objetivo acordado internacionalmente de 1,5°C o 2°C.

- Existe la necesidad de cuantificar y mapear mejor las fuentes y sumideros de metano y N₂O en el sistema amazónico.
- El papel potencial del bioma amazónico y su química atmosférica asociada para influir en las propiedades de las nubes y el clima regional y global debe cuantificarse mejor y puede estar entre las contribuciones más significativas de la Amazonía a la función planetaria.

6.8 Referencias

- Abril G, Guérin F, Richard S, et al. 2005. Carbon dioxide and methane emissions and the carbon budget of a 10-year old tropical reservoir (Petit Saut, French Guiana). *Global Biogeochem Cycles* **19**: GB4007.
- Albert LP, Restrepo-Coupe N, Smith MN, et al. 2019. Cryptic phenology in plants: Case studies, implications, and recommendations. *Glob Chang Biol* **25**: 3591–608.
- Aleixo I, Norris D, Hemerik L, et al. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nat Clim Chang* **9**: 384–8.
- Alencar AAC, Solórzano LA, and Nepstad DC. 2004. Modeling Forest understory fires in an eastern Amazonian landscape. *Ecol Appl* **14**: 139–49.
- Allen GH and Pavelsky TM. 2018. Global extent of rivers and streams. *Science* **361**: 585–8.
- Almeida RM, Shi Q, Gomes-Selman JM, et al. 2019. Reducing greenhouse gas emissions of Amazon hydropower with strategic dam planning. *Nat Commun* **10**: 4281.
- Amaral JHF, Farjalla VF, Melack JM, et al. 2019. Seasonal and spatial variability of CO₂ in aquatic environments of the central lowland Amazon basin. *Biogeochemistry* **143**: 133–49.
- Amaral JHF, Melack JM, Barbosa PM, et al. 2020. Carbon dioxide fluxes to the atmosphere from waters within flooded forests in the Amazon basin. *J Geophys Res Biogeosciences* **125**: e2019JG005293.
- Amaral JHF, Suhett AL, Melo S, and Farjalla VF. 2013. Seasonal variation and interaction of photodegradation and microbial metabolism of DOC in black water Amazonian ecosystems. *Aquat Microb Ecol* **70**: 157–68.
- Amaral JHF. 2017. Dinâmica do CO₂ em ecossistemas aquáticos na bacia Central Amazônica: uma abordagem em múltiplas escalas. *Dissertation*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus
- Ancellet G, Beekmann M, and Papayannis A. 1994. Impact of a cutoff low development on downward transport of ozone in the troposphere. *J Geophys Res Atmos* **99**: 3451–68.
- Anderegg WRL, Konings AG, Trugman AT, et al. 2018. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature* **561**: 538–41.
- Anderson LO, Malhi Y, Aragão LEOC, et al. 2010. Remote sensing detection of droughts in Amazonian forest canopies. *New Phytol* **187**: 733–50.
- Andreae MO and Rosenfeld D. 2008. Aerosol-cloud-precipitation interactions. Part 1. The nature and sources of cloud-active aerosols. *Earth-Science Rev* **89**: 13–41.
- Andreae MO, Acevedo OC, Araújo A, et al. 2015. The Amazon Tall Tower Observatory (ATTO): overview of pilot measurements on ecosystem ecology, meteorology, trace gases, and aerosols. *Atmos Chem Phys* **15**: 10723–76.
- Andreae MO, Afchine A, Albrecht R, et al. 2018. Aerosol characteristics and particle production in the upper troposphere over the Amazon Basin. *Atmos Chem Phys* **18**: 921–61.
- Andreae MO. 2007. Atmosphere. Aerosols before pollution. *Science* **315**: 50–1.
- Andreae MO. 2019. Emission of trace gases and aerosols from biomass burning--an updated assessment. *Atmos Chem Phys* **19**: 8523–46.
- Aragão LEOC, Anderson LO, Fonseca MG, et al. 2018. 21st Century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. *Nat Commun* **9**: 536.
- Aragão LEOC, Malhi Y, Barbier N, et al. 2008. Interactions between rainfall, deforestation and fires during recent years in the Brazilian Amazonia. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **363**: 1779–85.
- Aragão LEOC, Malhi Y, Roman-Cuesta RM, et al. 2007. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophys Res Lett* **34**: L07701.
- Aragão LEOC, Poulter B, Barlow JB, et al. 2014. Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biol Rev* **89**: 913–31.
- Aragão LEOC, Malhi Y, Metcalfe DB, et al. 2009. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences* **6**: 2759–78.
- Araujo RF, Nelson BW, Celes CHS, and Chambers JQ. 2017. Regional distribution of large blowdown patches across Amazonia in 2005 caused by a single convective squall line. *Geophys Res Lett* **44**: 7793–8.
- Artaxo P, Hansson H-C, and Andreae, MO. Tropical and Boreal Forests - Atmosphere interactions. *Submit to Tellus*.
- Baars H, Ansmann A, Althausen D, et al. 2011. Further evidence for significant smoke transport from Africa to Amazonia. *Geophys Res Lett* **38**.
- Baker IT, Prihodko L, Denning AS, et al. 2008. Seasonal drought stress in the Amazon: Reconciling models and observations. *J Geophys Res Biogeosciences* **113**.
- Barbosa PM, Melack JM, Amaral JHF, et al. 2020. Dissolved methane concentrations and fluxes to the atmosphere from a tropical floodplain lake. *Biogeochemistry* **148**: 129–51.
- Barbosa PM, Melack JM, Amaral JHF, et al. 2021. Large Seasonal and Habitat Differences in Methane Ebullition on the Amazon Floodplain. *J Geophys Res Biogeosciences* **126**.
- Barbosa PM, Melack JM, Farjalla VF, et al. 2016. Diffusive methane fluxes from Negro, Solimões and Madeira rivers and fringing lakes in the Amazon basin. *Limnol Oceanogr* **61**: S221--S237.
- Barichivich J, Gloor E, Peylin P, et al. 2018. Recent intensification of Amazon flooding extremes driven by strengthened Walker

- circulation. *Sci Adv* **4**: eaat8785.
- Barros F de V, Bittencourt PRL, Brum M, *et al.* 2019. Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. *New Phytol* **223**: 1253–66.
- Barros N, Cole JJ, Tranvik LJ, *et al.* 2011. Carbon emission from hydroelectric reservoirs linked to reservoir age and latitude. *Nat Geosci* **4**: 593–6.
- Basso LS, Gatti L V, Gloor M, *et al.* 2016. Seasonality and interannual variability of CH₄ fluxes from the eastern Amazon Basin inferred from atmospheric mole fraction profiles. *J Geophys Res Atmos* **121**: 168–84.
- Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, *et al.* 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science* **329**: 834–8.
- Beighley RE and Gummadi V. 2011. Developing channel and floodplain dimensions with limited data: a case study in the Amazon Basin. *Earth Surf Process Landforms* **36**: 1059–71.
- Belger L, Forsberg BR, and Melack JM. 2011. Carbon dioxide and methane emissions from interfluvial wetlands in the upper Negro River basin, Brazil. *Biogeochemistry* **105**: 171–83.
- Bergamaschi P, Frankenberg C, Meirink JF, *et al.* 2009. Inverse modeling of global and regional CH₄ emissions using SCIAMACHY satellite retrievals. *J Geophys Res Atmos* **114**.
- Bessagnet B, Menut L, Curci G, *et al.* 2008. Regional modeling of carbonaceous aerosols over Europe—focus on secondary organic aerosols. *J Atmos Chem* **61**: 175–202.
- Bloom AA, Lee-Taylor J, Madronich S, *et al.* 2010. Global methane emission estimates from ultraviolet irradiation of terrestrial plant foliage. *New Phytol* **187**: 417–25.
- Bracho-Nunez A, Knothe NM, Costa WR, *et al.* 2012. Root anoxia effects on physiology and emissions of volatile organic compounds (VOC) under short-and long-term inundation of trees from Amazonian floodplains. *Springerplus* **1**: 1–16.
- Brando PM, Goetz SJ, Baccini A, *et al.* 2010. Seasonal and interannual variability of climate and vegetation indices across the Amazon. *Proc Natl Acad Sci* **107**: 14685–90.
- Breuer L, Papen H, and Butterbach-Bahl K. 2000. N₂O emission from tropical forest soils of Australia. *J Geophys Res Atmos* **105**: 26353–67.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, *et al.* 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344–8.
- Brum M, Vadeboncoeur MA, Ivanov V, *et al.* 2019. Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. *J Ecol* **107**: 318–33.
- Buendía C, Kleidon A, Manzoni S, *et al.* 2018. Evaluating the effect of nutrient redistribution by animals on the phosphorus cycle of lowland Amazonia. *Biogeosciences* **15**: 279–95.
- Buscardo E, Nardoto G, Luizão F, *et al.* 2016. The Biogeochemistry of the Main Forest Vegetation Types in Amazonia. In: Interactions between biosphere, atmosphere and human land use in the Amazon basin. Springer.
- Bush MB. 2017. The resilience of Amazonian forests. *Nature* **541**: 167–8.
- Bustamante MMC, Keller M, and Silva DA. 2009. Sources and sinks of trace gases in Amazonia and the Cerrado. In: In Amazonia and Global Change. Wiley Blackwell.
- Cano-Crespo A, Oliveira PJC, Boit A, *et al.* 2015. Forest edge burning in the Brazilian Amazon promoted by escaping fires from managed pastures. *J Geophys Res Biogeosciences* **120**: 2095–107.
- Cardoso MF, Hurtt GC, Moore B, *et al.* 2003. Projecting future fire activity in Amazonia. *Glob Chang Biol* **9**: 656–69.
- Carmo JB do, Keller M, Dias JD, *et al.* 2006. A source of methane from upland forests in the Brazilian Amazon. *Geophys Res Lett* **33**.
- Carvalho MR, Jaramillo C, la Parra F de, *et al.* 2021. Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests. *Science* **372**: 63–8.
- Castello L, McGrath DG, Hess LL, *et al.* 2013. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conserv Lett* **6**: 217–29.
- Castro AO, Chen J, Zang CS, *et al.* 2020. OCO-2 Solar-Induced Chlorophyll Fluorescence Variability across Ecoregions of the Amazon Basin and the Extreme Drought Effects of El Niño (2015–2016). *Remote Sens* **12**: 1202.
- Chambers JQ, Higuchi N, Schimel JP, *et al.* 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia* **122**: 380–8.
- Chambers JQ, Negron-Juarez RI, Marra DM, *et al.* 2013. The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth central Amazon forest landscape. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**: 3949–54.
- Chen Q, Farmer DK, Rizzo L V, *et al.* 2015. Submicron particle mass concentrations and sources in the Amazonian wet season (AMAZE-08). *Atmos Chem Phys* **15**: 3687–701.
- Chen Q, Farmer DK, Schneider J, *et al.* 2009. Mass spectral characterization of submicron biogenic organic particles in the Amazon Basin. *Geophys Res Lett* **36**.
- Chen Y, Randerson JT, Werf GR Van Der, *et al.* 2010. Nitrogen deposition in tropical forests from savanna and deforestation fires. *Glob Chang Biol* **16**: 2024–38.
- China S, Wang B, Weis J, *et al.* 2016. Rupturing of biological spores as a source of secondary particles in Amazonia. *Environ Sci & Technol* **50**: 12179–86.
- Ciais P, Sabine C, Bala G, *et al.* 2014. Carbon and other biogeochemical cycles. In: Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.
- Cicerone RJ. 1987. Changes in Stratospheric Ozone. *Science* **237**: 35–42.
- Clifton OE, Fiore AM, Massman WJ, *et al.* 2020. Dry deposition of ozone over land: processes, measurement, and modeling. *Rev Geophys* **58**: e2019RG000670.
- Cochrane MA and Laurance WF. 2002. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *J Trop Ecol*: 311–25.
- Cochrane MA and Laurance WF. 2008. Synergisms among fire, land use, and climate change in the Amazon. *Ambio*: 522–7.
- Cochrane MA. 2001. Synergistic interactions between habitat fragmentation and fire in evergreen tropical forests. *Conserv Biol* **15**: 1515–21.
- 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.
- Conrad R. 2009. The global methane cycle: recent advances in understanding the microbial processes involved. *Environ Microbiol Rep* **1**: 285–92.

- Cooper OR, Parrish DD, Ziemke J, *et al.* 2014. Global distribution and trends of tropospheric ozone: An observation-based review. *Global distribution and trends of tropospheric ozone. Elem Sci Anthr* **2**.
- Cosme LHM, Schiatti J, Costa FRC, and Oliveira RS. 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol* **215**: 113–25.
- da Costa ACL, Galbraith D, Almeida S, *et al.* 2010. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytol* **187**: 579–91.
- Covey KR and Megonigal JP. 2019. Methane production and emissions in trees and forests. *New Phytol* **222**: 35–51.
- Covey KR, Mesquita CPB de, Oberle B, *et al.* 2016. Greenhouse trace gases in deadwood. *Biogeochemistry* **130**: 215–26.
- Cruvinel ÉBF, Bustamante MMC da, Kozovits AR, and Zepp RG. 2011. Soil emissions of NO, N₂O and CO₂ from croplands in the savanna region of central Brazil. *Agric Ecosyst Environ* **144**: 29–40.
- Cuevas E and Medina E. 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forests. *Oecologia* **76**: 222–35.
- Dal Maso M, Kulmala M, Riipinen I, *et al.* 2005. Formation and growth of fresh atmospheric aerosols: eight years of aerosol size distribution data from SMEAR II, Hyytiälä, Finland. *Boreal Environ Res* **10**: 323.
- Davidson EA and Artaxo P. 2004. Globally significant changes in biological processes of the Amazon Basin: results of the Large-scale Biosphere--Atmosphere Experiment. *Glob Chang Biol* **10**: 519–29.
- Davidson EA and Kanter D. 2014. Inventories and scenarios of nitrous oxide emissions. *Environ Res Lett* **9**: 105012.
- Davidson EA, Bustamante MMC, and Siqueira Pinto A de. 2001. Emissions of Nitrous Oxide and Nitric Oxide from Soils of Native and Exotic Ecosystems of the Amazon and Cerrado Regions of Brazil. *Sci World J* **1**: 312–9.
- Davidson EA, Carvalho CJR de, Figueira AM, *et al.* 2007. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature* **447**: 995–8.
- Davidson EA, Ishida FY, and Nepstad DC. 2004. Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Glob Chang Biol* **10**: 718–30.
- Davidson EA, Nepstad DC, Ishida FY, and Brando PM. 2008. Effects of an experimental drought and recovery on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Glob Chang Biol* **14**: 2582–90.
- Deemer BR, Harrison JA, Li S, *et al.* 2016. Greenhouse gas emissions from reservoir water surfaces: a new global synthesis. *Bioscience* **66**: 949–64.
- Devol AH, Richey JE, and Forsberg BR. 1991. Phosphorus in the Amazon River mainstem: Concentrations, forms, and transport to the ocean. *Phosphorus Cycles Terr Aquat Ecosyst*: 9–23.
- Doughty CE, Metcalfe DB, Girardin CAJ, *et al.* 2015. Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. *Nature* **519**: 78–82.
- Doughty CE, Wolf A, and Malhi Y. 2013. The legacy of the Pleistocene megafauna extinctions on nutrient availability in Amazonia. *Nat Geosci* **6**: 761–4.
- Dutaur L and Verchot L V. 2007. A global inventory of the soil CH₄ sink. *Global Biogeochem Cycles* **21**: 4013.
- Ellis EE, Richey JE, Aufdenkampe AK, *et al.* 2012. Factors controlling water-column respiration in rivers of the central and southwestern Amazon Basin. *Limnol Oceanogr* **57**: 527–40.
- Espírito-Santo FDB, Gloor M, Keller M, *et al.* 2014. Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nat Commun* **5**: 3434.
- 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.
- Esteban E JL, Castilho C V, Melgaço KL, and Costa FRC. 2021. The other side of droughts: wet extremes and topography as buffers of negative drought effects in an Amazonian forest. *New Phytol* **229**: 1995–2006.
- Eva HD, Huber O., Achard F., *et al.* 2005. A proposal for defining the geographical boundaries of Amazonia [Synthesis of the results from an Expert Consultation Workshop organized by the European Commission in collaboration with the Amazon Cooperation Treaty Organization-JRC Ispra, 7-8 June 2005].
- Figueiredo V, Enrich-Prast A, and Rütting T. 2019. Evolution of nitrogen cycling in regrowing Amazonian rainforest. *Sci Rep* **9**: 1–8.
- Fiore AM, Jacob DJ, Field BD, *et al.* 2002. Linking ozone pollution and climate change: The case for controlling methane. *Geophys Res Lett* **29**: 25-1-25-4.
- Fleischer K, Rammig A, Kauwe MG De, *et al.* 2019. Amazon forest response to CO₂ fertilization dependent on plant phosphorus acquisition. *Nat Geosci* **12**: 736–41.
- Fonseca LDM, Dalagnol R, Malhi Y, *et al.* 2019. Phenology and seasonal ecosystem productivity in an Amazonian floodplain forest. *Remote Sens* **11**: 1530.
- Fraser A, Palmer PI, Feng L, *et al.* 2014. Estimating regional fluxes of CO₂ and CH₄ using space-borne observations of XCH₄: XCO₂. *Atmos Chem Phys* **14**: 12883–95.
- Fu R and Li W. 2004. The influence of the land surface on the transition from dry to wet season in Amazonia. *Theor Appl Climatol* **78**: 97–110.
- Galford GL, Melillo JM, Kicklighter DW, *et al.* 2010. Greenhouse gas emissions from alternative futures of deforestation and agricultural management in the southern Amazon. *Proc Natl Acad Sci* **107**: 19649–54.
- Garcia MN, Ferreira MJ, Ivanov V, *et al.* 2021. Importance of hydraulic strategy trade-offs in structuring response of canopy trees to extreme drought in central Amazon. *Oecologia*: 1–12.
- Gatti L V., Gloor M, Miller JB, *et al.* 2014. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. *Nature* **506**: 76–80.
- Girardin CAJ, Malhi Y, Doughty CE, *et al.* 2016. Seasonal trends of Amazonian rainforest phenology, net primary productivity, and carbon allocation. *Global Biogeochem Cycles* **30**: 700–15.
- Gouveia NA, Gherardi DFMM, and Aragão LEOC. 2019. The role of the Amazon river plume on the intensification of the hydrological cycle. *Geophys Res Lett* **46**: 12221–9.
- Graham B, Guyon P, Taylor PE, *et al.* 2003. Organic compounds present in the natural Amazonian aerosol: Characterization by gas chromatography--mass spectrometry. *J Geophys Res Atmos* **108**.

- Guan K, Pan M, Li H, *et al.* 2015. Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. *Nat Geosci* **8**: 284–9.
- Guilhen J, Bitar A Al, Sauvage S, *et al.* 2020. Denitrification and associated nitrous oxide and carbon dioxide emissions from the Amazonian wetlands. *Biogeosciences* **17**: 4297–311.
- Gut A, Dijk SM Van, Scheibe M, *et al.* 2002a. NO emission from an Amazonian rain forest soil: Continuous measurements of NO flux and soil concentration. *J Geophys Res Atmos* **107**: LBA24.
- Gut A, Scheibe M, Rottenberger S, *et al.* 2002b. Exchange fluxes of NO₂ and O₃ at soil and leaf surfaces in an Amazonian rain forest. *J Geophys Res Atmos* **107**: 8060.
- Haffer J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* **165**: 131–7.
- Hamilton SK, Sippel SJ, and Melack JM. 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry* **30**: 115–41.
- Hamilton SK, Sippel SJ, and Melack JM. 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *J Geophys Res Atmos* **107**: LBA--5.
- Hasler N and Avissar R. 2007. What controls evapotranspiration in the Amazon basin? *J Hydrometeorol* **8**: 380–95.
- 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.
- Hess LL, Melack JM, Novo EMLM, *et al.* 2003. Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the central Amazon basin. *Remote Sens Environ* **87**: 404–28.
- Hu X-M, Fuentes JD, and Zhang F. 2010. Downward transport and modification of tropospheric ozone through moist convection. *J Atmos Chem* **65**: 13–35.
- Huete AR, Didan K, Shimabukuro YE, *et al.* 2006. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophys Res Lett* **33**: 6405.
- Hubau W, Lewis SL, Phillips OL, *et al.* 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nat* **579**: 80–7.
- Huffman J, Sinha B, and Garland R. 2012. Zotino Tall Tower Observatory (ZOTTO) View project Seasonal variation in Primary Marine Aerosol source due to Physical and Bio/Chemical processes View project Atmospheric Chemistry and Physics Size distributions and temporal variations of biological aer. *Atmos Chem Phys* **12**: 11997–2019.
- Ivanov VY, Hutyrá LR, Wofsy SC, *et al.* 2012. Root niche separation can explain avoidance of seasonal drought stress and vulnerability of overstory trees to extended drought in a mature Amazonian forest. *Water Resour Res* **48**: 12507.
- Jankowski K, Neill C, Davidson EA, *et al.* 2018. Deep soils modify environmental consequences of increased nitrogen fertilizer use in intensifying Amazon agriculture. *Sci Rep* **8**: 1–11.
- Janssen T, Velde Y van der, Hofhansl F, *et al.* 2021. Drought effects on leaf fall, leaf flushing and stem growth in Neotropical forest; reconciling remote sensing data and field observations. *Biogeosciences Discuss*: 1–41.
- Jati SR and others. 2013. Emissao de CO₂ e CH₄ nas savanas úmidas de Roraima.
- Johnson CM, Vieira ICG, Zarin DJ, *et al.* 2001. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forests in eastern Amazônia. *For Ecol Manage* **147**: 245–52.
- Johnson MO, Galbraith D, Gloor M, *et al.* 2016. Variation in stem mortality rates determines patterns of above-ground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models. *Glob Chang Biol* **22**: 3996–4013.
- Johnson MS, Lehmann J, Riha SJ, *et al.* 2008. CO₂ efflux from Amazonian headwater streams represents a significant fate for deep soil respiration. *Geophys Res Lett* **35**.
- Jones MO, Kimball JS, and Nemani RR. 2014. Asynchronous Amazon forest canopy phenology indicates adaptation to both water and light availability. *Environ Res Lett* **9**: 124021.
- Junk WJ, Piedade MTF, Schöngart J, *et al.* 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands* **31**: 623–40.
- Keller M, Alencar A, Asner GP, *et al.* 2004. Ecological research in the large-scale biosphere-atmosphere experiment in Amazonia: early results. *Ecol Appl* **14**: 3–16.
- Kemenes A, Forsberg BR, and Melack JM. 2007. Methane release below a tropical hydroelectric dam. *Geophys Res Lett* **34**.
- Kemenes A, Forsberg BR, and Melack JM. 2011. CO₂ emissions from a tropical hydroelectric reservoir (Balbina, Brazil). *J Geophys Res Biogeosciences* **116**.
- Kemenes A, Forsberg BR, and Melack JM. 2016. Downstream emissions of CH₄ and CO₂ from hydroelectric reservoirs (Tucuruí, Samuel, and Curuá-Una) in the Amazon basin. *Intl Waters* **6**: 295–302.
- Kesselmeier J and Staudt M. 1999. Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *J Atmos Chem* **33**: 23–88.
- Kesselmeier J, Ciccioli P, Kuhn U, *et al.* 2002. Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochem Cycles* **16**: 71–3.
- Lähteenoja O, Flores B, and Nelson B. 2013. Tropical peat accumulation in Central Amazonia. *Wetlands* **33**: 495–503.
- Lähteenoja O, Reátegui YR, Räsänen M, *et al.* 2012. The large Amazonian peatland carbon sink in the subsiding Pastaza-Marañón foreland basin, Peru. *Glob Chang Biol* **18**: 164–78.
- Laothawornkitkul J, Taylor JE, Paul ND, and Hewitt CN. 2009. Biogenic volatile organic compounds in the Earth system. *New Phytol* **183**: 27–51.
- Lee J-E, Oliveira RS, Dawson TE, and Fung I. 2005. Root functioning modifies seasonal climate. *Proc Natl Acad Sci* **102**: 17576–81.
- Lenhart K, Weber B, Elbert W, *et al.* 2015. Nitrous oxide and methane emissions from cryptogamic covers. *Glob Chang Biol* **21**: 3889–900.
- Lent J van, Hergoualch K, and Verchot L V. 2015. Reviews and syntheses: Soil N₂O and NO emissions from land use and land-use change in the tropics and subtropics: a meta-analysis. *Biogeosciences* **12**: 7299–313.
- Less DFS, Cunha AC, Sawakuchi HO, *et al.* 2018. The role of hydrodynamic and biogeochemistry on CO₂ flux and pCO₂ at the Amazon River mouth. *Biogeosciences Discuss*: 1–26.
- Levine NM, Zhang K, Longo M, *et al.* 2016. Ecosystem heterogeneity determines the ecological resilience of the Amazon to climate change. *Proc Natl Acad Sci* **113**: 793–7.
- Lim YB, Tan Y, Perri MJ, *et al.* 2010. Aqueous chemistry and its role

- in secondary organic aerosol (SOA) formation. *Atmos Chem Phys* **10**: 10521–39.
- Liu Y, Seco R, Kim S, et al. 2018. Isoprene photo-oxidation products quantify the effect of pollution on hydroxyl radicals over Amazonia. *Sci Adv* **4**: eaar2547
- Liu Y, Brito J, Dorris MR, et al. 2016. Isoprene photochemistry over the Amazon rainforest. *Proc Natl Acad Sci* **113**: 6125–30.
- Longo M, Knox RG, Levine NM, et al. 2018. Ecosystem heterogeneity and diversity mitigate Amazon forest resilience to frequent extreme droughts. *New Phytol* **219**: 914–31.
- Lopes AP, Nelson BW, Wu J, et al. 2016. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sens Environ* **182**: 90–8.
- Lu X, Zhang L, and Shen L. 2019. Meteorology and climate influences on tropospheric ozone: a review of natural sources, chemistry, and transport patterns. *Curr Pollut Reports* **5**: 238–60.
- Macedo MN, Coe MT, DeFries R, et al. 2013. Land-use-driven stream warming in southeastern Amazonia. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **368**: 20120153.
- Machacova K, Borak L, Agyei T, et al. 2021. Trees as net sinks for methane (CH₄) and nitrous oxide (N₂O) in the lowland tropical rain forest on volcanic Réunion Island. *New Phytol* **229**: 1983–94.
- Mahowald NM, Artaxo P, Baker AR, et al. 2005. Impacts of biomass burning emissions and land use change on Amazonian atmospheric phosphorus cycling and deposition. *Global Biogeochem Cycles* **19**.
- Malhi Y, Aragao LEOC, Metcalfe DB, et al. 2009a. Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. *Glob Chang Biol* **15**: 1255–74.
- Malhi Y, Saatchi S, Girardin C, and Aragão LEOC. 2009b. The production, storage, and flow of carbon in Amazonian forests. In: Amazonia and Global Change. Wiley Blackwell.
- Malhi Y, Baker TR, Phillips OL, et al. 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Glob Chang Biol* **10**: 563–91.
- 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 CAJ, Goldsmith GR, et al. 2017. The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: a whole carbon budget perspective. *New Phytol* **214**: 1019–32.
- Markewitz D, Davidson E, Moutinho P, and Nepstad D. 2004. Nutrient loss and redistribution after forest clearing on a highly weathered soil in Amazonia. *Ecol Appl* **14**: 177–99.
- Martin ST, Andreae MO, Artaxo P, et al. 2010. Sources and properties of Amazonian aerosol particles. *Rev Geophys* **48**.
- Martinelli LA, Pinto A de S, Nardoto GB, et al. 2012. Nitrogen mass balance in the Brazilian Amazon: an update. *Brazilian J Biol* **72**: 683–90.
- Martinson GO, Werner FA, Scherber C, et al. 2010. Methane emissions from tank bromeliads in neotropical forests. *Nat Geosci* **3**: 766–9.
- Martius C, Waßmann R, Thein U, et al. 1993. Methane emission from wood-feeding termites in Amazonia. *Chemosphere* **26**: 623–32.
- Maslin M, Malhi Y, Phillips O, and Cowling S. 2005. New views on an old forest: Assessing the longevity, resilience and future of the Amazon rainforest. *Trans Inst Br Geogr* **30**: 477–99.
- Matson PA and Vitousek PM. 1990. Ecosystem approach to a global nitrous oxide budget. *Bioscience* **40**: 667–72.
- Mayle FE, Beerling DJ, Gosling WD, and Bush MB. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. In: Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Royal Society.
- Mayorga E, Aufdenkampe AK, Masiello CA, et al. 2005. Young organic matter as a source of carbon dioxide outgassing from Amazonian rivers. *Nature* **436**: 538–41.
- 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., Schöngart J., Parolin P. (eds) *Amazonian Floodplain Forests. Ecological Studies* (Analysis and Synthesis), vol **210**. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_3.
- Melack JM and Engle DL. 2009. An organic carbon budget for an Amazon floodplain lake. *Int Vereinigung für Theor und Angew Limnol Verhandlungen* **30**: 1179–82.
- Melack JM, Hess LL, Gastil M, et al. 2004. Regionalization of methane emissions in the Amazon Basin with microwave remote sensing. *Glob Chang Biol* **10**: 530–44.
- Melack JM, Novo E, Forsberg BR, et al. 2009. Floodplain ecosystem processes. *Amaz Glob Chang* **186**: 525–41.
- Melack JM. 2016. Aquatic ecosystems. In: Nagy L, Forsberg B, Artaxo P (Eds). Interactions between biosphere, atmosphere and human land use in the Amazon Basin. *Ecological Studies* **227**. Springer.
- Melillo JM, Steudler PA, Feigl BJ, et al. 2001. Nitrous oxide emissions from forests and pastures of various ages in the Brazilian Amazon. *J Geophys Res Atmos* **106**: 34179–88.
- Metcalfe DB, Meir P, Aragão LEOC, et al. 2008. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest. *Plant Soil* **311**: 189–99.
- Meurer KHE, Franko U, Stange CF, et al. 2016. Direct nitrous oxide (N₂O) fluxes from soils under different land use in Brazil—a critical review. *Environ Res Lett* **11**: 23001.
- Miller JB, Gatti L V, d’Amelio MTS, et al. 2007. Airborne measurements indicate large methane emissions from the eastern Amazon basin. *Geophys Res Lett* **34**.
- Moran-Zuloaga D, Ditas F, Walter D, et al. 2018. Long-term study on coarse mode aerosols in the Amazon rain forest with the frequent intrusion of Saharan dust plumes. *Atmos Chem Phys* **18**: 10055–88.
- Morton DC, Nagol J, Carabajal CC, et al. 2014. Amazon forests maintain consistent canopy structure and greenness during the dry season. *Nature* **506**: 221–4.
- Nardoto GB, Quesada CA, Patiño S, et al. 2014. Basin-wide variations in Amazon forest nitrogen-cycling characteristics as inferred from plant and soil 15 N: 14 N measurements. *Plant Ecol Divers* **7**: 173–87.
- Nelson BW, Kapos V, Adams JB, et al. 1994. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology* **75**: 853–8.
- Nepstad D, Lefebvre P, Silva U da, et al. 2004. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: A basin-wide analysis. *Glob Chang Biol* **10**: 704–17.

- 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.
- Nölscher AC, Yáñez-Serrano AM, Wolff S, *et al.* 2016. Unexpected seasonality in quantity and composition of Amazon rainforest air reactivity. *Nat Commun* **7**: 1–12.
- Oliveira Marques JD, Luizão FJ, Teixeira WG, *et al.* 2017. Soil Carbon Stocks under Amazonian Forest: Distribution in the Soil Fractions and Vulnerability to Emission. *Open J For* **07**: 121–42.
- Oliveira RS, Costa FRC, Baalen E van, *et al.* 2019. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytol* **221**: 1457–65.
- Oliveira RS, Dawson TE, Burgess SSO, and Nepstad DC. 2005. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* **145**: 354–63.
- Osborne CP. 2008. Atmosphere, ecology and evolution: What drove the Miocene expansion of C4 grasslands? *J Ecol* **96**: 35–45.
- Pacheco FS, Ometto J, Gomes L, *et al.* Nutrient balance and use efficiency in agricultural lands in the Vermelho River watershed, Upper Pantanal, Brazil. *J Geophys Res Biogeosciences*: e2020JG005673.
- Pacifico F, Folberth GA, Sitch S, *et al.* 2015. Biomass burning related ozone damage on vegetation over the Amazon forest: a model sensitivity study. *Atmos Chem Phys* **15**: 2791–804.
- Paiva RCD, Buarque DC, Collischonn W, *et al.* 2013. Large-scale hydrologic and hydrodynamic modeling of the Amazon River basin. *Water Resour Res* **49**: 1226–43.
- Pangala SR, Enrich-Prast A, Basso LS, *et al.* 2017. Large emissions from floodplain trees close the Amazon methane budget. *Nature* **552**: 230–4.
- 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.
- Peñuelas J and Staudt M. 2010. BVOCs and global change. *Trends Plant Sci* **15**: 133–44.
- Pfannerstill EY, Nölscher AC, Yáñez-Serrano AM, *et al.* 2018. Total OH reactivity changes over the Amazon rainforest during an El Niño event. *Front For Glob Chang* **1**: 12.
- Phillips OL, Aragão LEOCOC, Lewis SL, *et al.* 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* **323**: 1344–7.
- Phillips OL, Heijden G Van Der, Lewis SL, *et al.* 2010. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytol* **187**: 631–46.
- Pöhlker C, Walter D, Paulsen H, *et al.* 2019. Land cover and its transformation in the backward trajectory footprint region of the Amazon Tall Tower Observatory. *Atmos Chem Phys* **19**: 8425–70.
- Pöhlker C, Wiedemann KT, Sinha B, *et al.* 2012. Biogenic potassium salt particles as seeds for secondary organic aerosol in the Amazon. *Science* **337**: 1075–8.
- Pöhlker ML, Ditas F, Saturno J, *et al.* 2018. Long-term observations of cloud condensation nuclei over the Amazon rain forest-Part 2: Variability and characteristics of biomass burning, long-range transport, and pristine rain forest aerosols. *Atmos Chem Phys* **18**: 10289–331.
- Pöhlker ML, Pöhlker C, Klimach T, *et al.* 2016. Long-term observations of atmospheric aerosol, cloud condensation nuclei concentration and hygroscopicity in the Amazon rain forest-Part 1: Size-resolved characterization and new model parameterizations for CCN prediction. *Atmos Chem Phys Discuss*.
- Pöschl U, Martin ST, Sinha B, *et al.* 2010. Rainforest aerosols as biogenic nuclei of clouds and precipitation in the Amazon. *Science* **329**: 1513–6.
- Poulter B, Aragão L, Heyder U, *et al.* 2010. Net biome production of the Amazon Basin in the 21st century. *Glob Chang Biol* **16**: 2062–75.
- Prenni AJ, Petters MD, Kreidenweis SM, *et al.* 2009. Relative roles of biogenic emissions and Saharan dust as ice nuclei in the Amazon basin. *Nat Geosci* **2**: 402–5.
- Prigent C, Jimenez C, and Bousquet P. 2020. Satellite-Derived Global Surface Water Extent and Dynamics Over the Last 25 Years (GIEMS-2). *J Geophys Res Atmos* **125**: e2019JD030711.
- Qie L, Lewis SL, Sullivan MJP, *et al.* 2017. Long-term carbon sink in Borneo's forests halted by drought and vulnerable to edge effects. *Nat Commun* **8**: 1–11.
- Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, *et al.* 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* **7**: 1515–41.
- 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.
- Quesada CA, Phillips OL, 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.
- Raich JW. 2017. Temporal variability of soil respiration in experimental tree plantations in lowland Costa Rica. *Forests* **8**: 40.
- Rasera M de FFL, Ballester MVR, Krusche A V, *et al.* 2008. Estimating the Surface Area of Small Rivers in the Southwestern Amazon and Their Role in CO2 Outgassing. *Earth Interact* **12**: 1–16.
- Ratana P, Huete A, and Didan K. 2006. MODIS EVIbased Variability in Amazon Phenology across the Rainforest-Cerrado Ecotone. In: 2006 IEEE International Symposium on Geoscience and Remote Sensing: 1942–1944.
- Ratana P, Huete AR, Restrepo-Coupe N, and Shimabukuro YE. 2012. MODIS EVI Landscape Phenology across Amazon Rainforest-Cerrado Ecotone. In: AGU Fall Meeting Abstracts.
- Ray D, Nepstad D, and Moutinho P. 2005. Micrometeorological and canopy controls of fire susceptibility in a forested Amazon landscape. *Ecol Appl* **15**: 1664–78.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, *et al.* 2004. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: a census of 40 000 leaves of 23 tree species. *Ecol Monogr* **74**: 3–23.
- Reis CRG, Pacheco FS, Reed SC, *et al.* 2020. Biological nitrogen fixation across major biomes in Latin America: Patterns and global change effects. *Sci Total Environ* **746**: 140998.
- Remington S, Krusche A, and Richey J. 2011. Effects of DOM photochemistry on bacterial metabolism and CO2 evasion during falling water in a humic and a whitewater river in the Brazilian Amazon. *Biogeochemistry* **105**: 185–200.
- Resende AF, Piedade MTF, Feitosa YO, *et al.* 2020. Flood-pulse disturbances as a threat for long-living Amazonian trees. *New Phytol* **227**: 1790–803.
- Restrepo-Coupe N, Levine NM, Christoffersen BO, *et al.* 2017. Do

- dynamic global vegetation models capture the seasonality of carbon fluxes in the Amazon basin? A data-model intercomparison. *Glob Chang Biol* **23**: 191–208.
- Restrepo-Coupe N, Rocha HR da, Hutyra LR, *et al.* 2013. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. *Agric For Meteorol* **182**: 128–44.
- Richey JE, Hedges JI, Devol AH, *et al.* 1990. Biogeochemistry of carbon in the Amazon River. *Limnol Oceanogr* **35**: 352–71.
- Richey JE, Krusche A V, Johnson MS, *et al.* 2009. The role of rivers in the regional carbon balance. In: Gash J, Keller M, Bustamante M, Dias P (Eds). Amazonia and Global Change. Geophysical Mono-graph.
- Richey JE, Melack JM, Aufdenkampe AK, *et al.* 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature* **416**: 617–20.
- Rizzo LV, Roldin P, Brito J, *et al.* 2018. Multi-year statistical and modeling analysis of submicrometer aerosol number size distributions at a rain forest site in Amazonia. *Atmos Chem Phys* **18**: 10255–74.
- Rizzolo JA, Barbosa CGG, Borillo GC, *et al.* 2017. Soluble iron nutrients in Saharan dust over the central Amazon rainforest. *Atmos Chem Phys* **17**: 2673–87.
- Rosenqvist Å, Forsberg BR, Pimentel T, *et al.* 2002. The use of spaceborne radar data to model inundation patterns and trace gas emissions in the central Amazon floodplain. *Int J Remote Sens* **23**: 1303–28.
- Rowland L, Costa ACL da, Galbraith DR, *et al.* 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* **528**: 119–22.
- Rudorff CM, Melack JM, MacIntyre S, *et al.* 2011. Seasonal and spatial variability of CO₂ emission from a large floodplain lake in the lower Amazon. *J Geophys Res* **116**: G04007.
- Rummel U, Ammann C, Kirkman GA, *et al.* 2007. Seasonal variation of ozone deposition to a tropical rain forest in southwest Amazonia. *Atmos Chem Phys* **7**: 5415–35.
- Saatchi SS, Houghton RA, Alvalá RCDS, *et al.* 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Glob Chang Biol* **13**: 816–37.
- Saito M, Kim H-SS, Ito A, *et al.* 2016. Enhanced methane emissions during Amazonian drought by biomass burning. *PLoS One* **11**: e0166039.
- Salazar D, Lokvam J, Mesones I, *et al.* 2018. Origin and maintenance of chemical diversity in a species-rich tropical tree lineage. *Nat Ecol Evol* **2**: 983–90.
- Saleska SR, Didan K, Huete AR, and Rocha HR Da. 2007. Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science* **318**: 612.
- Saleska SR, Miller SD, Matross DM, *et al.* 2003. Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science* **302**: 1554–7.
- Saleska SR, Wu J, Guan K, *et al.* 2016. Dry-season greening of Amazon forests. *Nature* **531**: E4–E5.
- Samanta A, Ganguly S, Hashimoto H, *et al.* 2010. Amazon forests did not green-up during the 2005 drought. *Geophys Res Lett* **37**.
- Santos VAHF dos, Ferreira MJ, Rodrigues JVFC, *et al.* 2018. Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. *Glob Chang Biol* **24**: 4266–79.
- Saturno J, Holanda BA, Pöhlker C, *et al.* 2018. Black and brown carbon over central Amazonia: long-term aerosol measurements at the ATTO site. *Atmos Chem Phys* **18**: 12817–43.
- Saunio M, R. Stavert A, Poulter B, *et al.* 2020. The global methane budget 2000–2017. *Earth Syst Sci Data* **12**: 1561–623.
- Sawakuchi HO, Bastviken D, Sawakuchi AO, *et al.* 2014. Methane emissions from Amazonian Rivers and their contribution to the global methane budget. *Glob Chang Biol* **20**: 2829–40.
- Sawakuchi HO, Neu V, Ward ND, *et al.* 2017. Carbon dioxide emissions along the lower Amazon River. *Front Mar Sci* **4**: 76.
- Schöngart J and Wittmann F. 2010. Biomass and net primary production of central Amazonian floodplain forests. In: Junk W, Piedade M, Wittmann F, *et al.* (Eds). Amazonian Floodplain Forests. Springer.
- Shuttleworth WJ. 1988. Evaporation from Amazonian rainforest. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci* **233**: 321–46.
- Silva CVJ, Aragão LEOC, Young PJ, *et al.* 2020. Estimating the multi-decadal carbon deficit of burned Amazonian forests. *Environ Res Lett* **15**: 114023.
- Sippel SJ, Hamilton SK, and Melack JM. 1992. Inundation area and morphometry of lakes on the Amazon River floodplain, Brazil. *Arch für Hydrobiol* **123**: 385–400.
- Sismanoglu RA and Setzer AW. 2005. Risco de fogo da vegetação na América do Sul: comparação de três versoes na estiagem de 2004. *XII Simpósio Bras Sensoriamento Remoto, Goiania, Brazil*: 16–21.
- Smith MN, Taylor TC, Haren J van, *et al.* 2020. Empirical evidence for resilience of tropical forest photosynthesis in a warmer world. *Nat Plants* **6**: 1225–30.
- Sousa TR, Schiatti J, Souza F de, *et al.* 2020. Palms and trees resist extreme drought in Amazon forests with shallow water tables. *J Ecol* **108**: 2070–82.
- Stanley EH, Casson NJ, Christel ST, *et al.* 2016. The ecology of methane in streams and rivers: patterns, controls, and global significance. *Ecol Monogr* **86**: 146–71.
- Surratt JD, Chan AWH, Eddingsaas NC, *et al.* 2010. Reactive intermediates revealed in secondary organic aerosol formation from isoprene. *Proc Natl Acad Sci* **107**: 6640–5.
- Syakila A and Kroeze C. 2011. The global nitrous oxide budget revisited. *Greenh gas Meas Manag* **1**: 17–26.
- Teh YA, Silver WL, and Conrad ME. 2005. Oxygen effects on methane production and oxidation in humid tropical forest soils. *Glob Chang Biol* **11**: 1283–97.
- Tian H, Melillo JM, Kicklighter DW, *et al.* 1998. Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. *Nature* **396**: 664–7.
- Tian H, Xu R, Canadell JG, *et al.* 2020. A comprehensive quantification of global nitrous oxide sources and sinks. *Nature* **586**: 248–56.
- Tian H, Yang J, Lu C, *et al.* 2018. The global N₂O model intercomparison project. *Bull Am Meteorol Soc* **99**: 1231–51.
- Townsend AR, Cleveland CC, Houlton BZ, *et al.* 2011. Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Front Ecol Environ* **9**: 9–17.
- Tunnicliffe RL, Ganesan AL, Parker RJ, *et al.* 2020. Quantifying sources of Brazil's CH₄ emissions between 2010 and 2018 from satellite data. *Atmos Chem Phys* **20**: 13041–67.
- Van Asperen H, Alves-Oliveira JR, Warneke T, *et al.* 2021. The role

- of termite CH₄ emissions on the ecosystem scale: A case study in the Amazon rainforest. *Biogeosciences* **18**: 2609–25.
- van der Molen MK, Dolman AJ, Ciais P, et al. 2011. Drought and ecosystem carbon cycling. *Agric For Meteorol* **151**: 765–73.
- Verchot L V., Davidson EA, Cattáneo JH, and Ackerman IL. 2000. Land-use change and biogeochemical controls of methane fluxes in soils of eastern Amazonia. *Ecosystems* **3**: 41–56.
- Vitousek PM, Sanford RL, Vitousek PM, and Sanford Jr RL. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu Rev Ecol Syst* **17**: 137–67.
- Wagner FH, Hérault B, Rossi V, et al. 2017. Climate drivers of the Amazon forest greening. *PLoS One* **12**: e0180932.
- Wang J, Krejci R, Giangrande S, et al. 2016. Amazon boundary layer aerosol concentration sustained by vertical transport during rainfall. *Nature* **539**: 416–9.
- Wang J, Yang D, Detto M, et al. 2020. Multi-scale integration of satellite remote sensing improves characterization of dry-season green-up in an Amazon tropical evergreen forest. *Remote Sens Environ* **246**: 111865.
- Wang X, Edwards RL, Auler AS, et al. 2017. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature* **541**: 204–7.
- Ward ND, Bianchi TS, Sawakuchi HO, et al. 2016. The reactivity of plant-derived organic matter and the potential importance of priming effects along the lower Amazon River. *J Geophys Res Biogeosciences* **121**: 1522–39.
- Ward ND, Keil RG, Medeiros PM, et al. 2013. Degradation of terrestrially derived macromolecules in the Amazon River. *Nat Geosci* **6**: 530–3.
- Werf GR van der, Randerson JT, Giglio L, et al. 2010. Global fire emissions and the contribution of deforestation, savanna, forest, agricultural, and peat fires (1997–2009). *Atmos Chem Phys* **10**: 11707–35.
- West JJ, Fiore AM, Horowitz LW, and Mauzerall DL. 2006. Global health benefits of mitigating ozone pollution with methane emission controls. *Proc Natl Acad Sci* **103**: 3988–93.
- Williams J, Keßel SU, Nölscher AC, et al. 2016. Opposite OH reactivity and ozone cycles in the Amazon rainforest and megacity Beijing: Subversion of biospheric oxidant control by anthropogenic emissions. *Atmos Environ* **125**: 112–8.
- Williamson GB, Laurance WF, Oliveira AA, et al. 2000. Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conserv Biol* **14**: 1538–42.
- Wilson C, Gloor M, Gatti L V, et al. 2016. Contribution of regional sources to atmospheric methane over the Amazon Basin in 2010 and 2011. *Global Biogeochem Cycles* **30**: 400–20.
- Wright JS, Fu R, Worden JR, et al. 2017. Rainforest-initiated wet season onset over the southern Amazon. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 8481–6.
- Wu J, Albert LP, Lopes AP, et al. 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science* **351**: 972–6.
- Wu J, Serbin SP, Ely KS, et al. 2020. The response of stomatal conductance to seasonal drought in tropical forests. *Glob Chang Biol* **26**: 823–39.
- Yáñez-Serrano AM, Bourtsoukidis E, Alves EG, et al. 2020. Amazonian biogenic volatile organic compounds under global change. *Glob Chang Biol* **26**: 4722–51.
- Yáñez-Serrano AM, Nölscher AC, Bourtsoukidis E, et al. 2018. Monoterpene chemical speciation in a tropical rainforest: variation with season, height, and time of day at the Amazon Tall Tower Observatory (ATTO). *Atmos Chem Phys* **18**: 3403–18.
- Yáñez-Serrano AM, Nölscher AC, Williams J, et al. 2015. Diel and seasonal changes of biogenic volatile organic compounds within and above an Amazonian rainforest. *Atmos Chem Phys* **15**: 3359–78.
- Young PJ, Archibald AT, Bowman KW, et al. 2013. Pre-industrial to end 21st century projections of tropospheric ozone from the Atmospheric Chemistry and Climate Model Intercomparison Project (ACCMIP). *Atmos Chem Phys* **13**: 2063–90.
- Yu T and Zhuang Q. 2019. Quantifying global N₂O emissions from natural ecosystem soils using trait-based biogeochemistry models. *Biogeosciences* **16**: 207–22.
- Zeikus JG and Ward JC. 1974. Methane formation in living trees: a microbial origin. *Science* **184**: 1181–3.
- Zemp DC, Schleussner C-F, Barbosa H, and Rammig A. 2017. Deforestation effects on Amazon forest resilience. *Geophys Res Lett* **44**: 6182–90.
- Zeng N, Yoon J-H, Vintzileos A, et al. 2008. Dynamical prediction of terrestrial ecosystems and the global carbon cycle: A 25-year hindcast experiment. *Global Biogeochem Cycles* **22**.

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

SPA Technical-Scientific Secretariat South America
Av. Ironman Victor Garrido, 623
São José dos Campos – São Paulo
Brazil
spasouthamerica@unsdsn.org

WEBSITE theamazonwewant.org
INSTAGRAM [@theamazonwewant](https://www.instagram.com/theamazonwewant)
TWITTER [@theamazonwewant](https://twitter.com/theamazonwewant)