

## **Capítulo 24**

# Resiliencia de la selva amazónica a los cambios globales: Evaluación del riesgo de puntos de inflexión



Região Metropolitana de Manaus, estiagem incomum (Foto: Alberto Cesar Araujo/Amazônia Real)



Science Panel for the Amazon



SUSTAINABLE DEVELOPMENT  
SOLUTIONS NETWORK  
A GLOBAL INITIATIVE FOR THE UNITED NATIONS

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

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

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

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

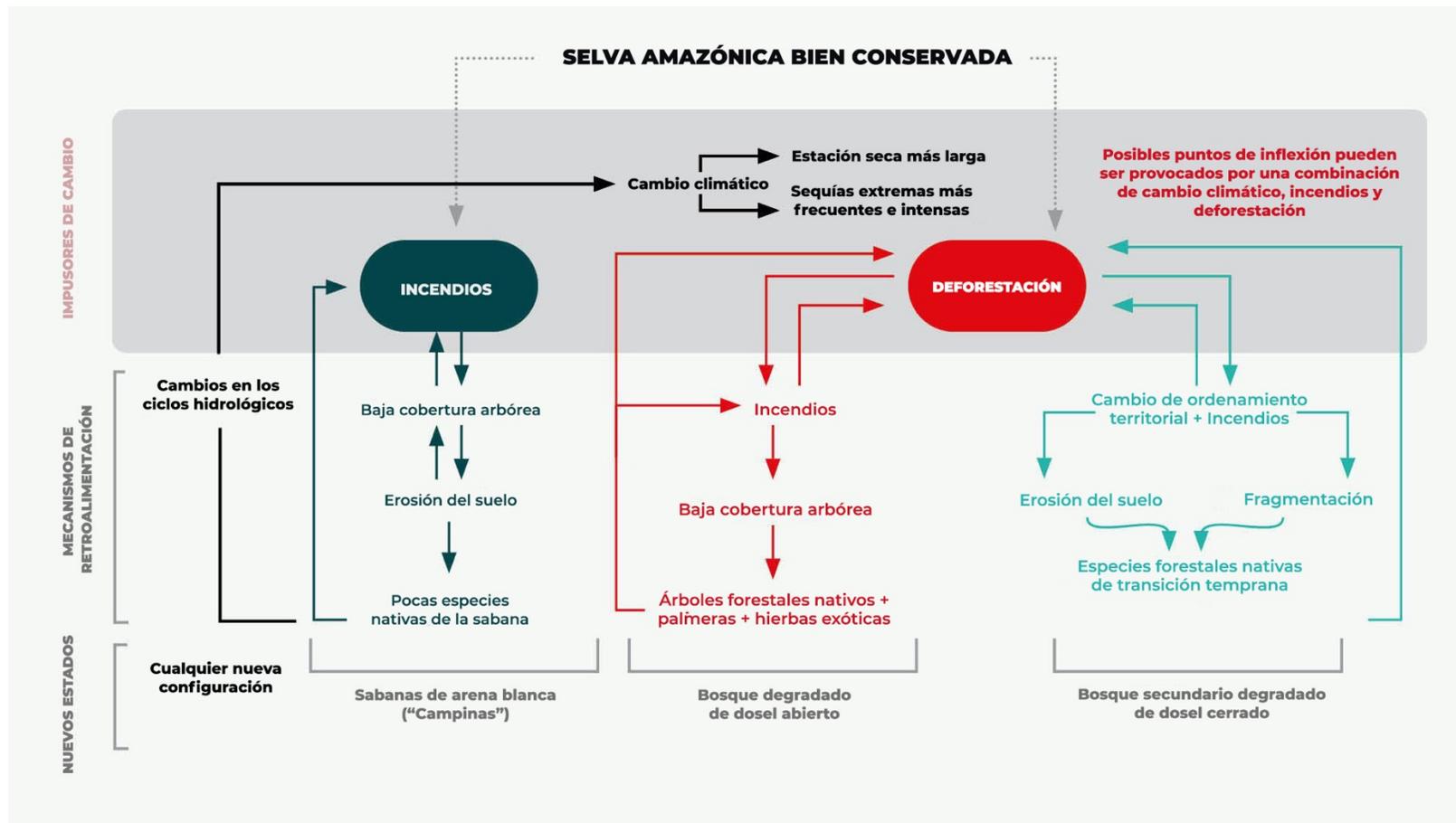
### Cita sugerida

Hirota M, Flores BM, Betts R, Borma LS, Esquivel-Muelbert A, Jakovac C, Lapola DM, Montoya E, Oliveira RS, Sakschewski B. 2021. Capítulo 24: Resiliencia de la selva amazónica a los cambios globales: Evaluación del riesgo de puntos de inflexión. 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, Cui N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieler 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.laamazoniaquequeremos.org/pca-publicaciones>. DOI: 10.55161/SOJT4398

## INDEX

<b>RESUMEN GRÁFICO</b> .....	<b>2</b>
<b>MENSAJES CLAVE</b> .....	<b>3</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>4</b>
<b>24.1 INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>4</b>
<b>24.2 POSIBLES PUNTOS DE INFLEXIÓN Y NUEVAS CONFIGURACIONES</b> .....	<b>8</b>
24.2.1 CAMBIO DE BOSQUE A UN BOSQUE TROPICAL ESTACIONALMENTE SECO DE DOSEL CERRADO .....	9
24.2.2 CAMBIO DE BOSQUE A UN ESTADO DE SABANA NATIVA .....	13
24.2.3 CAMBIO DEL BOSQUE A UN ESTADO DEGRADADO DE DOSEL ABIERTO .....	13
24.2.4 CAMBIO DEL BOSQUE A UN ESTADO DE BOSQUE SECUNDARIO DE DOSEL CERRADO .....	15
<b>24.3 EVIDENCIAS DE LAS DINÁMICAS PASADAS DE LOS ECOSISTEMAS AMAZÓNICOS DESDE EL ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL (20 KA)</b> .....	<b>16</b>
<b>24.4 IMPULSORES DE LA RESILIENCIA DE LA SELVA AMAZÓNICA</b> .....	<b>18</b>
<b>24.5 INCERTIDUMBRES ASOCIADAS CON LOS PUNTOS DE INFLEXIÓN DENTRO DEL SISTEMA AMAZÓNICO</b> .....	<b>20</b>
24.5.1 ¿CÓMO AFECTA LA HETEROGENEIDAD FORESTAL A LOS PUNTOS DE INFLEXIÓN A GRAN ESCALA?.....	20
24.5.2 ¿CÓMO AFECTA LA CONECTIVIDAD FORESTAL A LOS PUNTOS DE INFLEXIÓN A GRAN ESCALA? .....	21
24.5.3 LA INTERACCIÓN ENTRE EL EFECTO DE FERTILIZACIÓN CON CO <sub>2</sub> Y LA DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES .....	21
<b>24.6 MODELIZANDO LA RESILIENCIA Y LOS PUNTOS DE INFLEXIÓN DE LA SELVA AMAZÓNICA</b> .....	<b>23</b>
<b>24.7 CONCLUSIONES</b> .....	<b>27</b>
<b>LA PRESIÓN DE ACTIVIDADES ANTRÓPICAS INTENSIFICADAS HA PROMOVIDO LA APARICIÓN DE NUEVOS FACTORES ESTRE-</b> .....	<b>27</b>
<b>24.8 RECOMENDACIONES</b> .....	<b>27</b>
<b>24.9 REFERENCIAS</b> .....	<b>28</b>

Resumen Gráfico



**Figura 24.A** Diagrama simplificado que ilustra los impulsores del cambio que pueden conducir a puntos de inflexión en las selvas amazónicas. Los impulsores del cambio se refieren a los efectos del cambio climático a gran escala directos (es decir, temperaturas globales más altas) e indirectos (es decir, una estación seca más prolongada y eventos de sequía extrema más frecuentes e intensos), seguidos de incendios forestales y deforestación a escala regional y local. Si los puntos de inflexión están cruzados en los impulsores de cambio actuales, ya sea individualmente o de manera compuesta, las cadenas de impactos en cascada representadas que se asemejan a un efecto dominó, llamados mecanismos de retroalimentación, son clave para atrapar a las selvas tropicales en tres estados potenciales diferentes ya registrados y documentados dentro de la selva Amazónica: sabana de arena blanca (o "campinas amazónicas"), bosque degradado de dosel abierto o bosque secundario degradado de dosel cerrado.

# Resiliencia de la Selva Amazónica a los Cambios Globales: Evaluación del riesgo de puntos de inflexión

Marina Hirota<sup>a\*</sup>, Bernardo M. Flores<sup>a\*</sup>, Richard Betts<sup>b</sup>, Laura S. Borma<sup>c</sup>, Adriane Esquivel-Muelbert<sup>d</sup>, Catarina Jakovac<sup>e</sup>, David M. Lapola<sup>f</sup>, Encarni Montoya<sup>g</sup>, Rafael S. Oliveira<sup>h</sup>, Boris Sakschewski<sup>i</sup>

## Mensajes clave

- Los cinco puntos de inflexión descritos en la literatura comprenden perturbaciones desencadenadas por cambios en las condiciones climáticas y las actividades humanas, y los mecanismos de retroalimentación a gran escala asociados. Sin embargo, la heterogeneidad en las respuestas de los bosques a lo largo de la cuenca Amazónica (es decir, qué tan resistentes y recuperables son los diferentes bosques) parece ser clave para determinar la resiliencia sistémica de todo el sistema amazónico, y debería ser una prioridad de investigación.
- Según la evidencia empírica, existen cuatro posibles configuraciones de ecosistemas a las que los bosques amazónicos podrían cambiar: (i) un estado de bosque tropical estacionalmente seco de dosel cerrado; (ii) un estado de sabana nativa; (iii) un estado degradado de dosel abierto; y (iv) un estado de bosque secundario de dosel cerrado. Debido a la existencia de retroalimentaciones novedosas asociadas con plantas invasoras y paisajes modificados por humanos, consideramos que es más probable que el estado degradado de dosel abierto y el estado de bosque secundario de dosel cerrado ocurran en áreas amplias, particularmente a lo largo del 'arco de deforestación'.
- Se necesitan más estudios para comprender cómo las condiciones subyacentes pasadas (p. ej., la fertilidad del suelo y los regímenes de lluvia) afectan la resiliencia y la forma como las diferentes especies se enfrentan a la misma cantidad de perturbaciones. Esto es clave para revelar cómo la heterogeneidad de la respuesta puede aumentar o disminuir la resiliencia sistémica de los ecosistemas amazónicos.
- La probabilidad de cruzar puntos de inflexión dentro de los ecosistemas amazónicos se ha estudiado mejor hasta ahora con el uso de modelos. A pesar de las mejoras continuas en modelización y las reducciones en la incertidumbre, hay una falta de evidencia observacional (de campo y de detección remota) y experimental para mejorar estos modelos y evaluar sus resultados. Como tal, no existe un acuerdo científico razonable/fuerte, desde una perspectiva de modelización, sobre la probabilidad de cruzar un punto de inflexión amazónico en el futuro. Sin embargo, se puede esperar que la probabilidad aumente con niveles más altos de cambio climático y/o deforestación/degradación directa. Las áreas prioritarias para la integración de los datos de modelos son la comprensión del efecto de la fertilización con CO<sub>2</sub>, las limitaciones de los nutrientes del suelo, la dinámica de reclutamiento/mortalidad, la diversidad funcional de las plantas y la reducción de la incertidumbre en las proyecciones de precipitaciones amazónicas.

<sup>a</sup> Federal University of Santa Catarina, Campus Universitário Reitor João David Ferreira Lima, s/n. Trindade. 88040-900. Florianópolis, Brazil, marinahirota@gmail.com, mflores.bernardo@gmail.com

<sup>b</sup> MetOffice, FitzRoy Road, Exeter, Devon EX1 3PB, United Kingdom,

<sup>c</sup> INPE/DIAV, Av. dos Astronautas 1758, São José dos Campos, Brazil

<sup>d</sup> University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham B15 2TT, United Kingdom

<sup>e</sup> Forest Ecology and Management Group, Wageningen University & Research, Wageningen, 6700 AA, The Netherlands

<sup>f</sup> University of Campinas, Av. André Tosello 209. 13083-886, Campinas, Brazil

<sup>g</sup> Institute of Geosciences Barcelona (CSIC), c/Lluís Solé i Sabarís s/n, 08028 Barcelona, Spain

<sup>h</sup> University of Campinas, Rua Monteiro Lobato 255, 13083-862, Campinas, Brazil

<sup>i</sup> Potsdam Institute for Climate Impact Research, Telegrafenberg A62, 14412 Potsdam, Germany

## Resumen

Aquí revisamos y discutimos la evidencia existente de los cambios en curso en el sistema forestal amazónico que pueden conducir a la pérdida de resiliencia y al cruce de puntos de inflexión más allá de los cuales el ecosistema puede cambiar persistentemente a un estado alternativo. Con base en la teoría de los sistemas dinámicos complejos, analizamos el estado de la selva amazónica y sus trayectorias potenciales en el siglo XXI, con el objetivo de brindar apoyo a un esquema de gestión basado en la ciencia para mejorar la resiliencia sistémica. Esta revisión se basa en cinco puntos de inflexión sistémicos para los que existe evidencia; cuatro relacionados con el clima: (1) valor de precipitación anual inferior a 1000-1500 mm/año, (2) duración de la estación seca superior a siete meses, (3) para las tierras bajas amazónicas, un déficit hídrico acumulativo máximo superior a 200 mm/año, (4) un aumento global de 2°C sobre la temperatura de equilibrio de la Tierra; y uno asociado con cambios inducidos por humanos: (5) 20-25% de deforestación acumulada de toda la cuenca. La evidencia sugiere que, dependiendo de las diversas combinaciones de condiciones estresantes, perturbaciones y mecanismos de retroalimentación, las configuraciones forestales actuales podrían reemplazarse a escala local por: (i) un bosque tropical estacionalmente seco de dosel cerrado; (ii) un estado de sabana tropical nativa; (iii) un estado degradado de dosel abierto; y (iv) un bosque secundario de dosel cerrado. El colapso de los bosques a escala local podría desencadenar efectos en cascada en el reciclaje de las lluvias, intensificando las estaciones secas y la ocurrencia de incendios forestales, y provocando una pérdida masiva de bosques a escala continental, particularmente en el suroeste de la cuenca. La probabilidad de cruzar tales puntos de inflexión depende en gran medida de las heterogeneidades en todo el sistema, incluyendo los procesos geológicos, físicos, químicos y culturales que influyen en la conectividad y la probabilidad de que se produzcan perturbaciones contagiosas. Los patrones de biodiversidad fueron moldeados históricamente durante los últimos 60 millones de años por estos procesos y aún hoy influyen en la capacidad de adaptación y resiliencia de los bosques. Por lo tanto, mantener la biodiversidad es fundamental para mejorar la resiliencia y reducir el riesgo de colapso forestal sistémico en el futuro cercano.

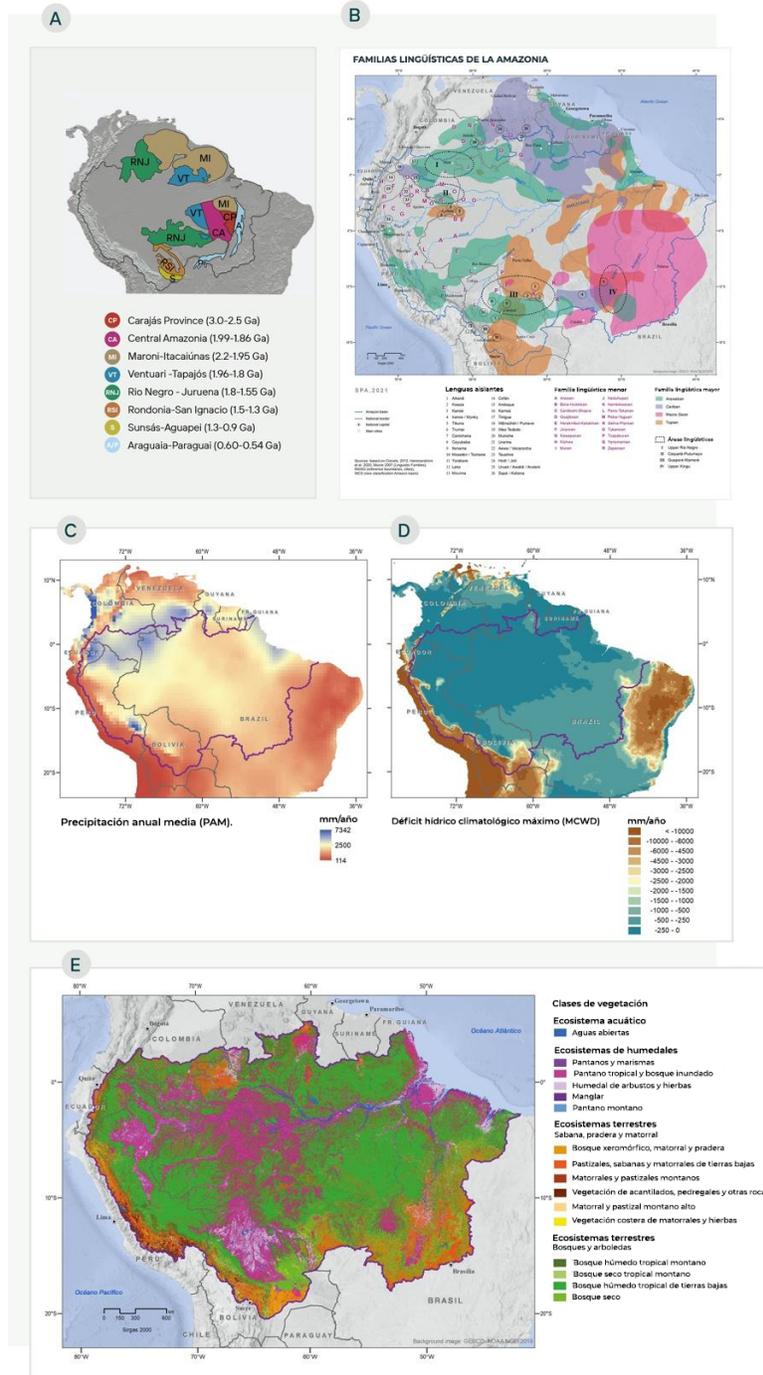
*Palabras clave: puntos de inflexión, resiliencia, biodiversidad, heterogeneidad, conectividad, cambio climático, cambio de uso del suelo.*

### 24.1 Introducción

La Amazonía es un sistema dinámico complejo que ha estado cambiando constantemente durante al menos 60 millones de años (Ma), con procesos geológicos, hidrológicos y evolutivos que dieron forma al sistema que conocemos hoy (Hoorn *et al.*, 2010; Capítulos 1-7; Figura 24.1). Mientras que el río Amazonas se formó hace alrededor de 10 y 4,5 Ma (ver los Capítulos 1 y 2), los bosques se expandieron sobre hábitats no forestales y, al mismo tiempo, los humedales masivos se retiraron en las partes occidentales de la cuenca. Este proceso alteró los cursos de la mayoría de los ríos, provocando la aparición de nuevas barreras geográficas, alterando la distribución de especies y creando las condiciones para la diversificación y la especiación (Hoorn *et al.* 2010; ver también los Capítulos 1 y 2). Más recientemente,

hace unos 12.000 años, los humanos llegaron a la Amazonía (Potsch *et al.* 2018, ver también el Capítulo 8) y comenzaron a contribuir a los cambios adicionales en los paisajes y a alterar la distribución de especies de plantas (Levis *et al.* 2017; ver también los Capítulos 8 y 10).

Como resultado de la interacción entre estos procesos (tanto naturales como antropogénicos) que operan a diferentes escalas espaciales y temporales, la Amazonía es actualmente un sistema extremadamente heterogéneo y biodiverso (ver los Capítulos 3 y 4, y Figura 24.1b). Las comunidades de árboles forestales a lo largo de la cuenca están formadas por diferentes conjuntos de especies con rasgos funcionales contrastantes seleccionados por las condiciones ambientales continentales y locales, los principales impulsores de esta heterogeneidad, incluyen-



**Figura 24.1** Heterogeneidad en las condiciones abióticas y bióticas en todo el sistema amazónico, que dio forma a una variedad de conjuntos de comunidades de plantas en diferentes escalas temporales y espaciales. (a) mapa geocronológico de América del Sur con las principales provincias del Cratón Amazónico (ver el Capítulo 1); (b) diversidad cultural del pasado (que se definirá como complejos cerámicos tempranos o como complejos cerámicos del Holoceno) (ver el Capítulo 8); (c) precipitación anual media climatológica actual (PAM, mm/año, valor medio para el período de 1981 a 2010) del conjunto de datos de Funk et al. (2015), (Funk et al. 2015); (d) déficit hídrico climatológico máximo actual (MCWD, mm/año, valor medio para el período de 1981 a 2010) del conjunto de datos CHIRPS (Funk et al. 2015); (e) humedales y ecosistemas terrestres de la Amazonía para mostrar la tremenda biodiversidad incrustada dentro del sistema (ver el Capítulo 4).

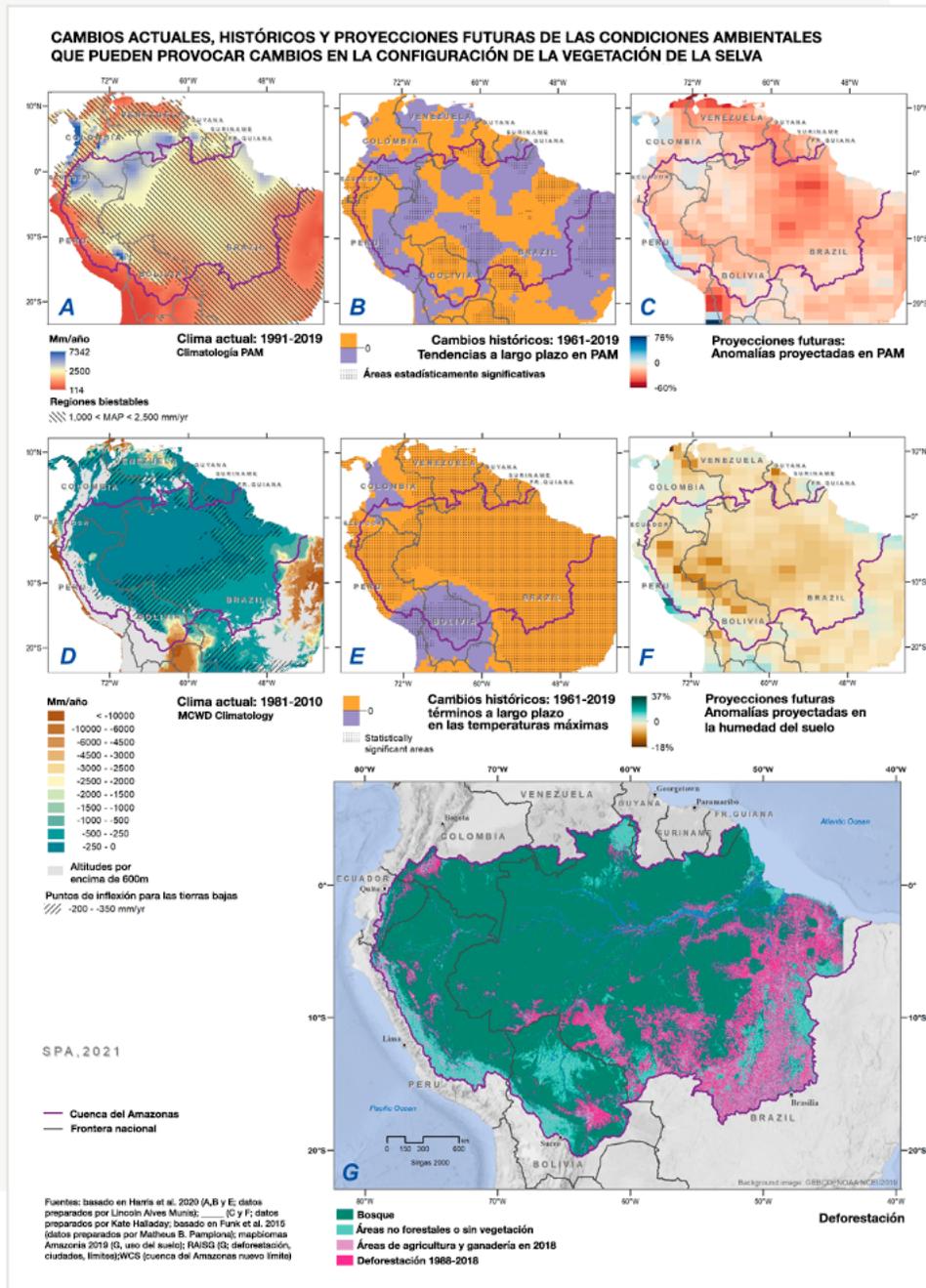
do el suelo (Quesada *et al.* 2012), clima (Davidson *et al.* 2012; ter Steege *et al.* 2013; Esquivel-Muelbert *et al.* 2017), topografía (Oliveira *et al.* 2019), y microclima (Barros *et al.* 2019). Las sabanas también se encuentran a lo largo de los márgenes de la cuenca Amazónica y como “islas” dentro del hábitat forestal dominante (Prance 1996). Los diversos tipos de hábitats forestales y no forestales que existen están conectados a través de una rica red de interacciones ecológicas, que han contribuido a mantener todo el sistema durante los últimos 45.000 años (45 ka). Tal resiliencia se ha observado incluso bajo las condiciones extremadamente secas del Último Máximo Glacial (LGM) alrededor de 20 ka (Wang *et al.* 2017).

En el siglo pasado, sin embargo, el sistema amazónico comenzó a cambiar más rápidamente, principalmente debido a las actividades humanas locales, regionales y globales que se intensificaron particularmente desde la década de 1970 (ver los capítulos 14 a 21 y las figs. 24.2c-e). En las últimas dos décadas, las sequías extremas se han vuelto más frecuentes y las precipitaciones extremas durante el período húmedo y seco se han intensificado (ver el Capítulo 22; Marengo *et al.* 2011; Gloor *et al.* 2013; Jiménez-Muñoz *et al.* 2016). Las temperaturas media, máxima y mínima también han aumentado (ver el Capítulo 22; Jiménez-Muñoz *et al.* 2013), particularmente en paisajes fragmentados debido a la deforestación (Zeppetello *et al.* 2020). Como resultado, los bosques amazónicos maduros ahora están perdiendo especies sensibles a la sequía y están dominados por especies tolerantes a la sequía (Esquivel-Muelbert *et al.* 2016, 2019; ver también el Capítulo 23), con tasas de mortalidad más altas para las especies sensibles a la sequía, particularmente a lo largo de la franja sur de la Amazonía (Esquivel-Muelbert *et al.* 2020). En la Amazonía central, las interacciones entre los periodos extremadamente húmedos y secos están aumentando las tasas de mortalidad de los árboles y reduciendo el crecimiento (Aleixo *et al.* 2019; Esteban *et al.* 2021).

Además, los incendios forestales inducidos por el ser humano se están intensificando (Alencar *et al.* 2015, ver también el Capítulo 22), causando niveles sin precedentes de mortalidad de árboles (Brando *et*

*al.* 2014). La expansión de la producción ganadera ha introducido pastos exóticos invasivos, aumentando la inflamabilidad de los bosques degradados y en regeneración (Cochrane 2003). Además, la deforestación interrumpe las interacciones bosque-lluvia en la Amazonía al interrumpir el reciclaje de humedad por parte de los árboles forestales (ver el Capítulo 7) y, en consecuencia, el flujo de humedad este-oeste; un proceso que puede acelerar la pérdida de bosques (Zemp *et al.* 2017; Staal *et al.* 2020). Los incendios forestales y la deforestación también amenazan a las especies ubicadas a lo largo del borde sur del sistema (Steege *et al.* 2015), particularmente donde es probable que los bosques sean más resistentes al cambio climático (Ciemer *et al.* 2019). Por otro lado, los cambios en los regímenes de incendios forestales pueden afectar áreas alejadas de los bordes del sur, dado que las especies pueden tener menos adaptaciones para prosperar bajo eventos de incendios forestales más frecuentes e intensos (Staver *et al.* 2020). En el caso de Brasil, el país amazónico que tiene las mayores tasas de deforestación (ver el Capítulo 19), las tasas se habían ido desacelerando pero comenzaron a aumentar nuevamente a partir de 2012, debido a cambios políticos que llevaron al debilitamiento de la gobernanza ambiental brasileña (Levis *et al.* 2020; Rajão *et al.* 2020, ver los Capítulos 14 y 17). Todos estos cambios implican que la Amazonía ahora tiene que lidiar con niveles sin precedentes de condiciones estresantes y regímenes de perturbación.

Un tema que ha suscitado preocupación es la posible existencia de un punto de inflexión ecológico que podría afectar la estabilidad de la Amazonía, provocando la muerte regresiva o el colapso de los bosques a gran escala (Cuadro 24.1). A pesar de la creciente evidencia de la mortalidad de árboles causada por eventos de lluvias extremas (tanto secas como húmedas), incendios, deforestación y el potencial de sus efectos combinados (Cochrane *et al.* 1999; Aragão *et al.* 2007, 2008; Phillips *et al.* 2009; Brando *et al.* 2014; Nobre *et al.* 2016; Esquivel-Muelbert *et al.* 2020; Staal *et al.* 2020; Esteban *et al.* 2021), el comportamiento real del sistema Amazónico sigue siendo incierto. Por ejemplo, con el aumento de los niveles de déficit de agua y la aridez, es posible



**Figura 24.2** Puntos de inflexión (sección 2) y perturbaciones que pueden afectar la resiliencia de la Amazonía. (A) Climatología de precipitación media anual (PAM, mm/año) de 1991 a 2019 que muestra áreas biestables para el rango del punto de inflexión (punto de inflexión 1) usando el conjunto de datos CRU 4.04 (Harris *et al.* 2020); (B) cambios históricos de 1961 a 2019 en PAM (las áreas sombreadas son estadísticamente significativas) usando CRU 4.04 (Harris *et al.* 2020); aumentos en PAM (mayores que 0) se muestran en naranja y disminuciones en PAM (menores que 0) se muestran en violeta; (C) cambios relativos proyectados en PAM a 4°C de calentamiento global con el modelo climático UKESM1 (Sellar *et al.* 2019) para el periodo 2070-2100; los aumentos futuros en PAM se muestran en azul y las disminuciones futuras en rojo; (D) climatología MCWD de 1981-2010 que muestra puntos de inflexión (-200 y -350 mm/año para tierras bajas) (punto de inflexión 3); (E) cambios históricos de 1961 a 2019 en las temperaturas máximas (las áreas sombreadas son estadísticamente significativas) utilizando el conjunto de datos CRU 4.04 (Harris *et al.*, 2020); aumentos en  $T_{max}$  (mayores que 0) mostrados en naranja, y disminuciones (menores que 0) en  $T_{max}$  en violeta; (F) cambios relativos proyectados en la humedad del suelo en un calentamiento global extremo de 4°C con el modelo climático UKESM1 (Sellar *et al.* 2019) para el periodo 2070-2100; los aumentos futuros en la humedad del suelo se muestran en verde y las disminuciones futuras en marrón; (G) deforestación según MapBiomass.

que la selva amazónica no se desplace abruptamente en toda la cuenca, sino que se desplace gradualmente y los bosques menos resistentes se vean afectados primero, seguidos de los más resistentes (Levine *et al.* 2016; Figura 24.1). Por otro lado, es probable que los cambios inducidos por el ser humano ocurran más rápido que el tiempo requerida para que las comunidades forestales se recuperen. Además, una hipótesis que ha perdurado hasta la actualidad es que los bosques amazónicos que colapsen podrían sufrir un proceso de “sabanización”, es decir, los bosques serían reemplazados por vegetación similar a la sabana (Nobre *et al.* 1991). Sin embargo, la evidencia sugiere que es poco probable que las sabanas nativas reemplacen todas las porciones de la selva amazónica, ya que la mayoría de los factores de estrés están asociados con actividades humanas que introducirían hierbas exóticas invasoras en lugar de especies de sabana nativa (Veldman y Putz 2011), atrapando a los bosques en un ambiente degradado y una etapa de sucesión temprana (Barlow y Peres 2008).

Con base en la teoría de los sistemas dinámicos complejos, revisamos y discutimos la evidencia existente de los cambios en curso que pueden reducir la resiliencia del bosque y potencialmente conducir a puntos de inflexión (Cuadro 24.1), en los que el bosque amazónico puede cambiar a otras configuraciones. Al analizar el estado de la selva amazónica y sus trayectorias potenciales en el siglo XXI, esperamos brindar información crítica que respalde un esquema de gestión basado en la ciencia para mejorar la resiliencia de este sistema icónico.

### 24.2 Posibles Puntos de Inflexión y Nuevas Configuraciones

Los puntos de inflexión que se han propuesto para las selvas amazónicas hasta ahora son: (1) precipitaciones totales anuales inferiores a 1000 mm/año, deducidas de observaciones satelitales de la distribución de la cubierta arbórea (Hirota *et al.* 2011; Staver *et al.* 2011; Figs. 24.2ad) o 1500 mm/año deducidos de modelos climáticos globales (Malhi *et al.*



**Figure 24.3** Posibles configuraciones alternativas e impulsores. Créditos fotográficos: Selvas tropicales nativas en la estación ZF2 (AM, Brasil) por Marina Hirota; bosques tropicales estacionalmente secos en la isla de Maracá (RR, Brasil) de Marcelo Trindade Nascimento; sabana en Barcelos (AM, Brasil) de Bernardo M. Flores; dosel abierto degradado en Fazenda Tanguro (MT, Brasil) por Paulo Brando; bosque secundario degradado de dosel cerrado en Tefé (AM, Brasil) por Catarina Jakovac.

2009), (2) duración de la estación seca superior a siete meses, deducida de observaciones satelitales de la distribución de la cubierta arbórea (Staver *et al.* 2011), (3) para las tierras bajas de la Amazonía, valores máximos de déficit hídrico acumulativo superiores a 200 mm/año o 350 mm/año, inferidos de diferentes análisis con modelos climáticos globales (respectivamente, de Malhi *et al.* 2009; Zelazowski *et al.* 2011; Figura 24.2e); (4) un aumento de 2°C en la temperatura de equilibrio de la Tierra, inferido de un modelo acoplado de clima y vegetación (Jones *et al.* 2009; por ejemplo, con las consecuencias que se muestran en las Figs. 24.2d,g), y (5) superar el 20-25% de deforestación acumulada, inferida de una combinación de cambios ambientales (p. ej., aumentos en la duración de la estación seca, ver el Capítulo 22), proyecciones climáticas para el escenario más pesimista del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC; Figs. 24.2. d,g), y la degradación antrópica a través de la deforestación (Figura 24.2h) (Nobre *et al.* 2016; Lovejoy y Nobre 2019). La principal preocupación es que más allá de estos posibles puntos de inflexión, el sistema entraría en un ciclo de reducción de precipitaciones, incendios y mortalidad forestal.

Dados los desafíos para adquirir series temporales lo suficientemente largas para dar cuenta de manera efectiva y directa de los cambios temporales, sus impactos en la cubierta vegetal y los puntos de inflexión consecuentes (Cuadro 24.1), los mencionados anteriormente han sido inferidos y propuestos por diferentes tipos de modelos y enfoques observacionales. Los dos primeros usan un método de sustitución de espacio por tiempo, que reemplaza la información temporal sobre las condiciones cambiantes y sus impactos (p. ej., cambios en la intensidad de la precipitación que conducen a cambios en la cubierta vegetal) por datos de observación del estado de la vegetación (cierre del dosel utilizando valores de cubierta arbórea) a lo largo de un gradiente de precipitación (p. ej., 1000 a 2500 mm/año) en una sola instantánea en el tiempo. Los puntos de inflexión del (3) al (5) se basan en modelos acoplados de clima y vegetación, que pueden simular largas series temporales con su estructura integradora, pero dependen de un conjunto de parametrizaciones que

pueden no representar adecuadamente las interacciones suelo-planta-atmósfera. Por lo tanto, incluso teniendo un atisbo de umbrales que pueden desencadenar cambios irreversibles, las trayectorias que conducen a configuraciones estables y transitorias de la cuenca Amazónica deben explorarse y estudiarse más a fondo mediante una combinación de estudios experimentales y de modelización. Por ejemplo, un estudio reciente ha demostrado que, dada la gran incertidumbre y variabilidad involucradas en la proyección de las condiciones climáticas futuras, después de corregir los sesgos de los modelos identificados utilizando datos de observación, es poco probable que ocurra una muerte regresiva en toda la cuenca Amazónica, incluso bajo las condiciones más pesimistas del IPCC (Chai *et al.* 2021).

En base a la evidencia existente, identificamos cuatro configuraciones principales a las que los bosques amazónicos podrían cambiar y permanecer debido a retroalimentaciones que se refuerzan a sí mismas (Figura 24.3): (i) un bosque tropical estacionalmente seco de dosel cerrado, con una abundancia creciente de especies de árboles caducifolios; (ii) un estado de sabana tropical, dominado por pastos nativos y especies de árboles; (iii) un estado degradado de dosel abierto, dominado por hierbas exóticas invasoras y especies de árboles nativos tolerantes al fuego; y (iv) un bosque secundario de dosel cerrado, dominado por árboles nativos de sucesión temprana y otras especies de plantas. En las siguientes subsecciones, explicamos cómo los cambios ambientales actuales en el sistema amazónico (ver los Capítulos 14-22 y Figura 24.2) pueden alterar la dinámica del bosque, así como los mecanismos de retroalimentación (Cuadro 24.1) que podrían retener a los ecosistemas amazónicos en las configuraciones (i) a (iv), e ilustrar estas trayectorias con evidencia sobre cambios pasados y actuales.

### 24.2.1 Cambio de bosque a un bosque tropical estacionalmente seco de dosel cerrado

Teniendo en cuenta las tendencias observadas hacia un clima más seco en algunas partes de la Amazonía (ver el Capítulo 22), existe la posibilidad de que los bosques que se encuentran sobre suelos ri-

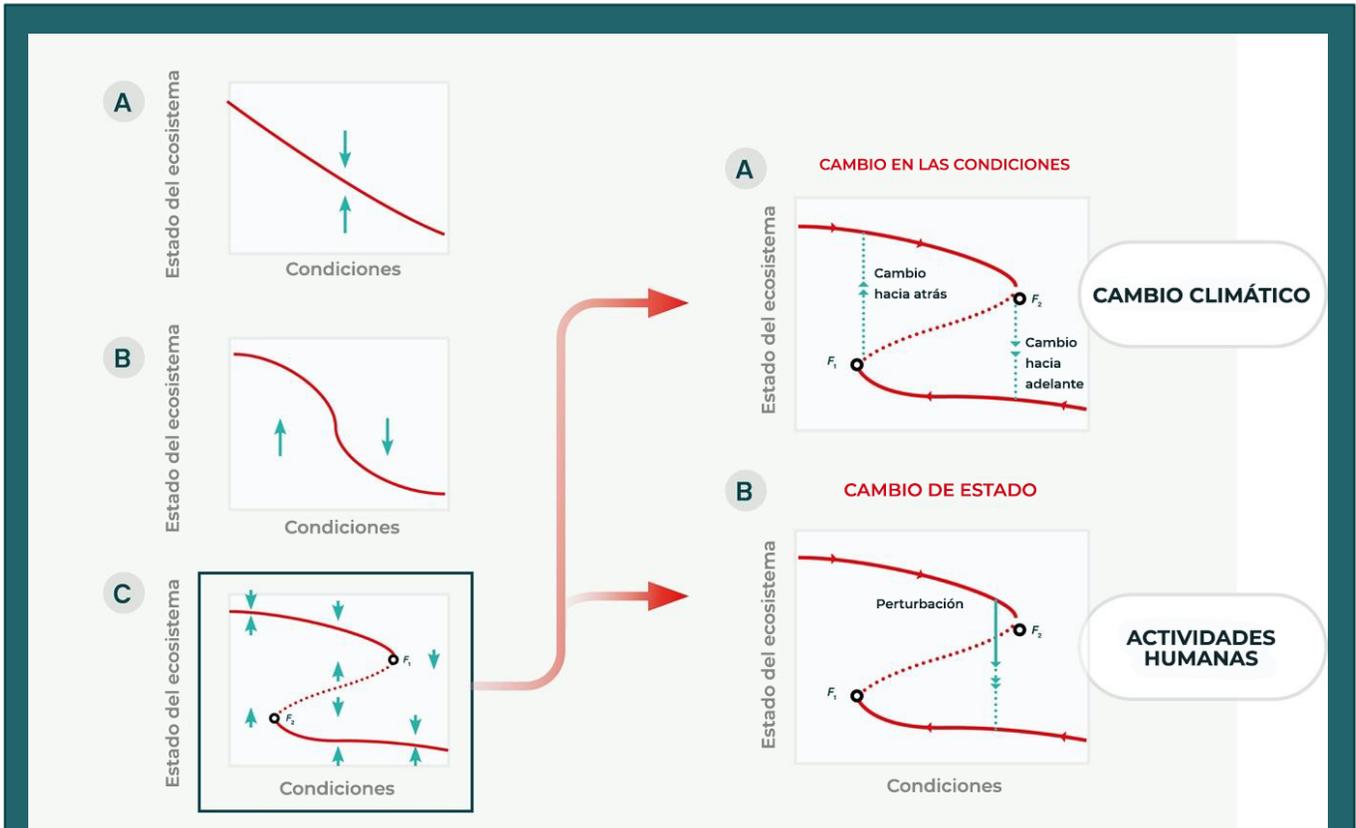
### Cuadro 24.1 Principales conceptos y definiciones basados en la teoría de sistemas dinámicos

La teoría de los sistemas dinámicos se adapta como modelo a cualquier tipo de sistema que evolucione en el tiempo. La dinámica de dichos sistemas puede tener comportamientos lineales, no lineales, caóticos y complejos, según las condiciones subyacentes o las variables de control/explicativas, y la variable de respuesta o de estado (Strogatz 2015). Para ecosistemas como la Amazonía, las condiciones serían, por ejemplo, la cantidad total de precipitación o disponibilidad de nutrientes; la variable de estado representaría el estado de la cubierta vegetal, por ejemplo, el porcentaje de cubierta arbórea o la productividad. Cuando el sistema presenta dinámicas no lineales, podemos tener un cambio pronunciado pero aún gradual de un estado del ecosistema a otro (Figura 24.B1, panel izquierdo b), lo que significa que para cada condición hay uno y solo un estado del ecosistema asociado; y un cambio más abrupto o catastrófico (Figura 24.B1, panel izquierdo c), cuando dos (o más) estados del ecosistema pueden existir bajo el mismo conjunto de condiciones (razón por la cual el sigmoide del panel b se convierte en una curva en forma de S en el panel c). Las dos configuraciones posibles (línea roja continua en el panel izquierdo c) representan estabilidad y se denominan estados alternativos estables o atractores; y la línea roja discontinua en el medio representa el comportamiento transitorio del sistema y se denomina estados inestables o repelentes (desde allí, el sistema podría moverse hacia arriba al estado estable superior o hacia abajo al estado inferior; consulte las flechas verdes que apuntan hacia arriba y hacia abajo).

Los dos círculos abiertos negros (F1 y F2) se denominan puntos de bifurcación, puntos de inflexión o umbrales críticos. En este sentido, tales puntos de inflexión existen solo cuando ocurren dos o más estados estables alternativos (Scheffer et al. 2001). Se pueden alcanzar puntos de inflexión si se producen perturbaciones en las condiciones, en el estado, o de ambos tipos (Fig. 24.B1, paneles de la derecha) (Van-Nes et al. 2016). Primero, si las condiciones cambian y se cruza F2 (Fig. 24.B1, panel derecho a), puede ocurrir una caída repentina (hacia abajo) hacia un estado diferente. Curiosamente, para volver al estado original, el sistema tendría que sufrir un cambio de condiciones mucho más fuerte, en este caso, para llegar al otro punto de bifurcación F1, que podría llevar al sistema hacia arriba nuevamente. Este comportamiento de dependencia de la trayectoria se denomina histéresis. Tal característica define la probabilidad de irreversibilidad después de cruzar un punto de inflexión. Eventualmente, es tan difícil devolver las condiciones a los niveles F1 y, por lo tanto, volver al estado original, que alcanzar un punto de inflexión puede causar cambios irreversibles. En el caso de las selvas amazónicas, el cambio climático traducido en sequías extremas o aumentos en la duración de la estación seca podría representar cambios en una de las condiciones subyacentes que mantienen los ecosistemas amazónicos en la configuración actual. En segundo lugar, si se producen cambios en el estado del ecosistema, por ejemplo, disminuciones en la cubierta arbórea después de la deforestación y/o incendios forestales, el sistema podría llegar a la región de inestabilidad (línea discontinua roja), provocando un retorno al estado original o un cambio (irreversible) en la configuración del sistema.

En cualquier caso, lo que impulsa el cambio acelerado a un nuevo estado son *mecanismos de retroalimentación positivos* (DeAngelis et al. 1986), determinados por la dinámica interna del sistema en bucle cerrado, es decir, la perturbación inicial se auto-refuerza y amplifica. Por ejemplo, la deforestación conduce a una menor cobertura de árboles, lo que, a su vez, conduce a una menor evapotranspiración, menos precipitaciones y, por lo tanto, a una menor cobertura de árboles; es decir, en este caso, la perturbación inicial se refuerza y amplifica. Por otro lado, los *mecanismos de retroalimentación estabilizadores (negativos)* ocurren cuando reducen la perturbación inicial (DeAngelis et al. 1986). Por lo tanto, en un contexto más amplio, los *puntos de inflexión* pueden referirse a "cualquier situación en la que el cambio acelerado causado por una retroalimentación positiva lleve al sistema a un nuevo estado. Durante los últimos 10 años, se ha disparado el uso del término "punto de inflexión" en la literatura científica. Originalmente se usó vagamente como una metáfora del fenómeno de que, más allá de cierto umbral, el cambio fuera de control impulsa un sistema a un nuevo estado" (Van-Nes et al. 2016).

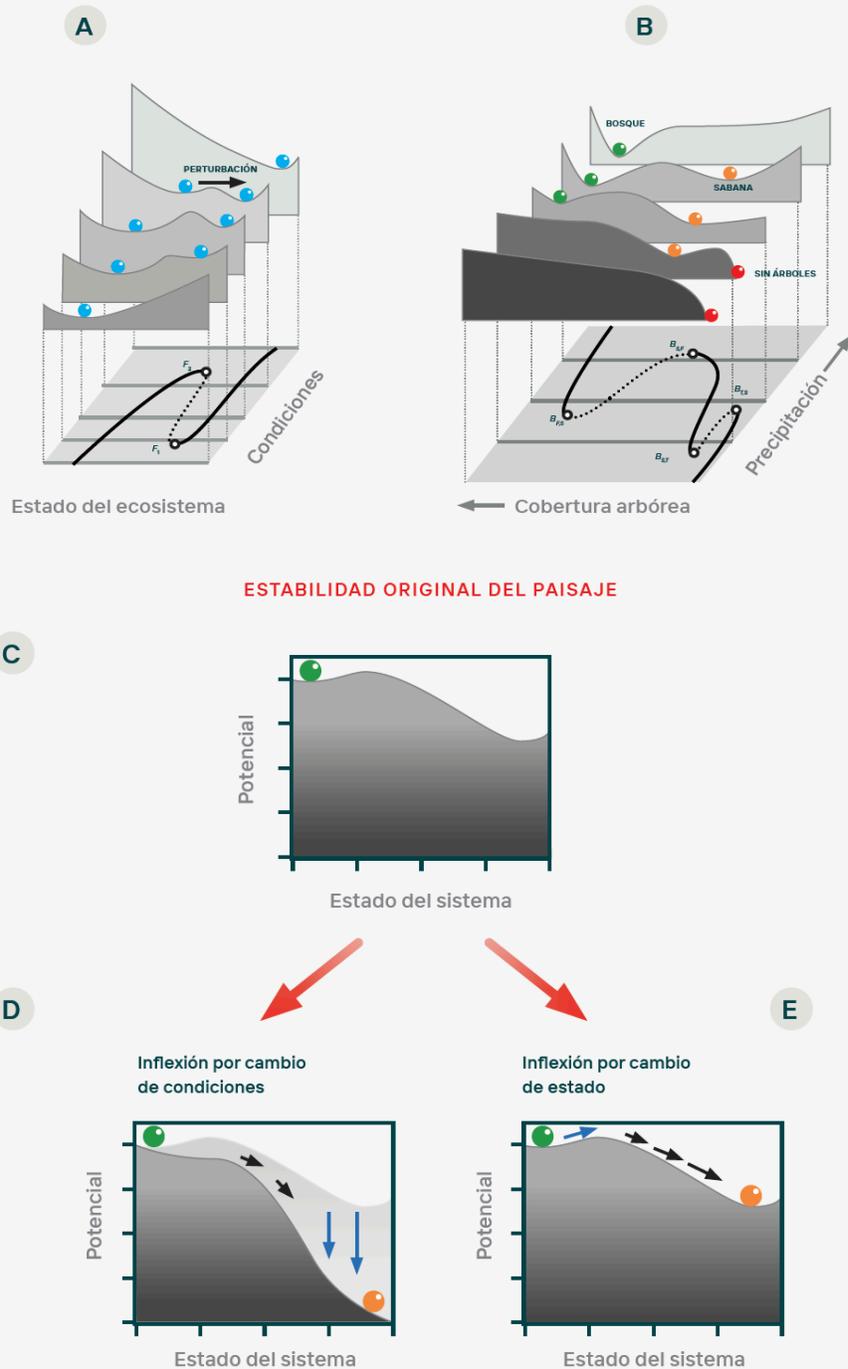
La conexión entre los *puntos de inflexión* y la *resiliencia* se observa más fácilmente cuando se construyen



**Figura 24.B1** (Paneles izquierdos) Respuestas lineales y no lineales del estado del ecosistema (eje y) dependiendo de las condiciones subyacentes (eje x). (Paneles de la derecha) Ilustración de cómo pueden ocurrir cambios catastróficos bajo cambios en las condiciones (p. ej., cambios climáticos) y en la variable de estado (p. ej., actividades humanas). Modificado de Scheffer *et al.* (2001).

*paisajes de estabilidad* (o diagrama de bola en taza) usando el concepto de *cuencas de atracción* (Fig. 24.B2a, b) (Scheffer *et al.* 2001; Strogatz 2015). En este sentido, teóricamente la *resiliencia* puede entenderse cualitativamente como el tamaño de la *cuenca de atracción* (valles en la Fig. 24.B2a). Cada sección transversal del estado del ecosistema vs. las condiciones del gráfico corresponde a un *paisaje de estabilidad* diferente, que muestra posibles *estados estables alternativos* y el **tamaño** de la *cuenca de atracción* que los separa. En particular, para los bosques tropicales, la Fig. 24.B2b muestra cinco secciones transversales de condiciones (para el aumento de la precipitación): 1) solo un estado sin árboles, es decir, solo una *cuenca de atracción* que representa un estado posible; 2) dos *estados estables alternativos*, a saber, sin árboles y sabana, con una resiliencia más alta (valle más profundo) asociada con el estado sin árboles; 3) y 4) bosques y sabanas como *estados alternativos* con mayor resiliencia forestal relacionada con mayores niveles de precipitación; 5) solo los bosques como estado estable con los niveles más altos de precipitación. Tenga en cuenta que este diagrama muestra solo la precipitación como condición impulsora de cambio. Podemos ir más allá y pensar en cambios en las condiciones o en el estado del ecosistema (Fig. 24.B1) utilizando este tipo de diagrama (Figs. 24.B2c-e).

Por ejemplo, los aumentos en la frecuencia de las sequías extremas y/o en la duración de la estación seca podrían **erosionar** la *cuenca de atracción* del estado del bosque, es decir, los bosques pierden resiliencia hasta el punto de que una sequía de intensidad relativamente menor podría desencadenar un cambio hacia otra *cuenca de atracción* más fácil que si no ocurrieran los impactos del cambio climático (Fig. 24.B2d). Los cambios inducidos por el hombre que afectan directamente el estado del ecosistema (p. ej., incendios forestales o deforestación) provocarían un cambio de estado independientemente de si los bosques han perdido resiliencia o no (Fig. 24.B2e).



**Figura 24.B2** La conexión entre los *puntos de inflexión* y la *resiliencia* utilizando *paisajes de estabilidad*. Modificado de Scheffer *et al.* (2001); Hirota *et al.* (2011); Van-Nes *et al.* (2016).

Basado en el diagrama de la bola en una taza, utilizamos la definición cualitativa de resiliencia como la capacidad de la región amazónica de persistir como una selva tropical, manteniendo interacciones y funcionamiento similares, a pesar de ser constantemente alejada de sus estados estables por perturbaciones (Holling 1973).

cos en nutrientes cambien a un estado de dosel cerrado que se asemeje, en términos de estructura y funcionamiento, a un bosque tropical estacionalmente seco (SDTF) (Malhi *et al.* 2009; Dexter *et al.* 2018), dominado por árboles caducifolios de crecimiento rápido, con alta tolerancia a condiciones de sequía y mayor demanda de nutrientes. Este tipo de bosque semicaducifolio (es decir, con abundancia variable de especies caducifolias) es muy común en las zonas de transición a lo largo de los límites de la Amazonía, y en condiciones climáticas más secas (Silva de Miranda *et al.* 2018) podría expandirse sobre los bosques húmedos amazónicos (Dexter *et al.* 2018). Por ejemplo, las especies tolerantes a la sequía están ampliamente distribuidas en la región amazónica (Esquivel-Muelbert *et al.* 2017), y un cambio en el régimen climático les permitiría dominar (Esquivel-Muelbert *et al.* 2019). Sin embargo, la tolerancia a la sequía no solo se expresa en términos de caducidad, y los fenotipos alternativos pueden incluir árboles con sistemas de transporte de agua más resistentes (Barros *et al.* 2019) y/o especies con raíces más profundas. No obstante, un cambio a un bosque semicaduco probablemente no seguiría dinámicas catastróficas no lineales, con puntos de inflexión asociados (Cuadro 24.1, Figura 24.B1) porque los bosques tropicales y los SDTF ocupan nichos climáticos separados (Silva de Miranda *et al.* 2018), lo que implica que las especies de árboles pueden tener que migrar largas distancias geográficas. Por lo tanto, tales cambios podrían ocurrir más gradualmente y de manera progresiva con el aumento de la aridez y la estacionalidad (Oliveira *et al.* 2021).

#### **24.2.2 Cambio de bosque a un estado de sabana nativa**

A menudo se asume que la selva amazónica cambiaría a un estado de sabana una vez traspasara puntos de inflexión como los descritos anteriormente (Cox *et al.* 2004; Jones *et al.* 2009; Hirota *et al.* 2011; Staver *et al.* 2011; Lovejoy y Nobre 2019). Sin embargo, falta evidencia de dichos cambios a escala local, principalmente porque los bosques perturbados son comúnmente invadidos por pastos exóticos (ver la sección 24.2.3) en lugar de especies de pastos nativos de sabanas sudamericanas (Veldman 2016).

Esto sucede particularmente en paisajes donde el bosque se convierte en pastos; las hierbas invasoras escapan y se vuelven dominantes en los bosques perturbados. No obstante, lejos de la frontera agrícola ("arco de deforestación"), y lejos de los pastos a pequeña escala en el centro del sistema forestal amazónico, bosques de llanuras aluviales de aguas negras perturbados por incendios forestales están siendo reemplazados por vegetación de sabana nativa (Flores y Holmgren 2021) (Figura 24.3). En los paisajes de llanuras aluviales del Río Negro, los incendios son altamente destructivos, matando prácticamente todos los árboles y permitiendo que el ecosistema cambie a un estado de sabana en solo 40 años. Después del primer incendio forestal, los suelos comienzan a cambiar de arcillosos a arenosos, mientras que la composición de los árboles cambia de bosque a especies de sabana de arena blanca, y la comunidad herbácea sigue dominada por plantas nativas oportunistas (Flores y Holmgren 2021). Este cambio abrupto local de bosque a sabana de arena blanca parece ser impulsado por repetidos incendios forestales y por un fuerte mecanismo de erosión por inundación que altera las interacciones planta-suelo, favoreciendo a las especies de sabana. Análisis previos a escala de cuenca han demostrado que estos bosques de planicies aluviales son menos resilientes que los bosques de tierras altas (Flores *et al.* 2017), incluso en las cuencas de grandes ríos de aguas blancas, como Madeira y Solimões. Por lo tanto, al igual que en otras zonas de transición bosque-sabana, las evidencias sugieren que las sabanas del sistema amazónico pueden expandirse y persistir debido a mecanismos de retroalimentación que involucran repetidos incendios forestales y procesos de erosión del suelo (Flores *et al.* 2020; Flores y Holmgren 2021).

#### **24.2.3 Cambio del bosque a un estado degradado de dosel abierto**

Cuando los bosques se perturban repetidamente y las especies nativas de la sabana no pueden colonizar, el ecosistema a menudo queda atrapado en un estado de vegetación abierta, dominado por especies de árboles y palmeras tolerantes al fuego que generalmente se encuentran en el bosque, junto con

hierbas exóticas invasoras y especies herbáceas oportunistas (Perz y Skole 2003; Veldman y Putz 2011), así como enredaderas y lianas (Tymen *et al.* 2016; Maia *et al.* 2021; Medina-Vega *et al.* 2021) (Figura 24.3). A continuación, describimos los mecanismos de retroalimentación que se han propuesto para explicar cómo el ecosistema puede quedar atrapado en este estado.

Numerosas perturbaciones que abren la estructura del bosque aumentan inmediatamente la disponibilidad de luz a nivel del suelo, lo que permite la invasión de plantas herbáceas (Cochrane y Schulze 1999; Silvério *et al.* 2013; Longo *et al.* 2020). Las observaciones satelitales de la ocurrencia de incendios en los trópicos a nivel global revelan que cuando la cubierta arbórea se reduce por debajo del 50%, la inflamabilidad del ecosistema aumenta abruptamente (van Nes *et al.* 2018). Debido a que la mayoría de los árboles de la selva amazónica son sensibles al fuego, los incendios repetidos a menudo matan a la mayor parte de la comunidad arbórea (Cochrane y Schulze 1999; Barlow y Peres 2008; Balch *et al.* 2011; Brando *et al.* 2012; Staver *et al.* 2020), particularmente a los individuos más jóvenes, lo que reduce el reclutamiento de árboles (Balch *et al.* 2011). Como resultado, las perturbaciones que reducen la cubierta forestal por debajo de este umbral pueden hacer que el ecosistema quede atrapado en un estado de dosel abierto debido a repetidos incendios forestales. Tales consecuencias han sido reportadas en múltiples estudios en la Amazonía, mostrando que ya están ocurriendo cambios a un estado degradado de dosel abierto (Barlow y Peres 2008; Brando *et al.* 2012; Flores 2016).

También se sabe que otros mecanismos de retroalimentación contribuyen a este cambio del ecosistema a escala del paisaje. Por ejemplo, la expansión de hierbas exóticas invasoras también puede reducir directamente el reclutamiento de árboles debido a la competencia por la luz con las plántulas jóvenes (Hoffmann *et al.* 2004), que mantiene una baja cobertura de árboles y dominancia de pastos. La pérdida, degradación y fragmentación de los bosques inhiben el movimiento de muchas especies animales móviles, en particular aquellas que son sensibles

a los hábitats abiertos (Laurance *et al.* 2004), provocando la desaparición de muchas especies del sistema (Barlow *et al.* 2016). En el caso de especies frugívoras, al evitar el uso de hábitats abiertos perturbados, la dispersión de semillas de árboles en esos sitios puede verse limitada, reduciendo el reclutamiento de árboles y la regeneración del bosque. Se espera que esta retroalimentación de limitación en la dispersión sea más fuerte donde las perturbaciones son más severas (Turner *et al.* 1998). Evidencias encontradas en el Bosque Atlántico Tropical sugieren que el 30% de la cubierta arbórea podría ser un umbral a partir del cual muchas especies animales adaptadas al bosque desaparecerían y serían reemplazadas por especies adaptadas a perturbaciones (Banks-Leite *et al.* 2014), potencialmente interrumpiendo las interacciones planta-animal que son críticas para la recuperación forestal.

La expansión actual de ecosistemas degradados de dosel abierto en vastas porciones de la selva amazónica del sureste está desencadenando otros tipos de mecanismos de retroalimentación a escala regional y mundial. Los bosques juegan un papel importante en el mantenimiento del régimen de lluvias de la Amazonía al permitir que la humedad que se origina en el Océano Atlántico sea transportada a través de la cuenca; un proceso que puede involucrar hasta siete ciclos de lluvia y re-evapotranspiración (Spracklen *et al.* 2012; Zemp *et al.* 2017; Staal *et al.* 2018; ver también el Capítulo 7). Por lo tanto, al interrumpir este proceso, la deforestación y la degradación forestal probablemente reducirán las precipitaciones en la Amazonía central y occidental, con impactos potenciales más fuertes, particularmente durante la estación seca. Este proceso también implica una retroalimentación entre sequía y deforestación que ya se está fortaleciendo con la deforestación acumulada, en la que cuanto más área de bosque se pierde, más fuertes serán las estaciones secas, aumentando aún más las tasas de deforestación (Staal *et al.* 2020) e incendios forestales (Xu *et al.* 2020). Además de sus efectos sobre la precipitación, la deforestación también afecta las temperaturas regionales, siendo los paisajes fragmentados considerablemente más calurosos que los no fragmentados (Zeppetello *et al.* 2020). Debido a esta retroalimentación

ción a gran escala, se ha propuesto un punto de inflexión (5) que causaría una importante muerte regresiva de los bosques dentro de la cuenca Amazónica (Nobre *et al.* 2016; Lovejoy y Nobre 2019). Un estudio de modelización previo había estimado este punto de inflexión de la deforestación en un 40% (Sampaio *et al.* 2007), sin embargo, evidencias recientes basadas en un modelo de clima y vegetación que da cuenta de los efectos combinados del cambio climático, la deforestación y los incendios forestales (Nobre *et al.* 2016; Lovejoy y Nobre 2019), sugiere que este umbral podría estar más cerca del 20-25%. En resumen, considerando estas interacciones a gran escala, cuantos más bosques amazónicos quedan atrapados en un estado degradado de dosel abierto, más probable es que un umbral del 20-25% sea suficiente para acelerar una transición sistémica crítica.

#### 24.2.4 Cambio del bosque a un estado de bosque secundario de dosel cerrado

A diferencia de los casos anteriores, en los que el bosque queda atrapado en un estado contrastante de dosel abierto, aquí los bosques perturbados recuperan sus doseles cerrados pero no progresan hacia un estado de bosque maduro. En cambio, permanecen en una etapa sucesional temprana, atrapados por diferentes mecanismos de retroalimentación (Figura 24.3). Es posible que dichos bosques secundarios no se identifiquen a través del monitoreo satelital de las condiciones del dosel, ya que los altos niveles de verdor y el índice de área foliar pueden interpretarse como si el ecosistema hubiera recuperado su estado original de bosque; sin embargo, aspectos como la biodiversidad y el almacenamiento de carbono permanecerían en valores mucho más bajos (Poorter *et al.* 2016; Rozendaal *et al.* 2019). En la Amazonía brasileña, por ejemplo, alrededor del 23% del suelo previamente deforestado está actualmente cubierto por bosques secundarios (INPE y EMBRAPA 2016), pero se desconoce el estado ecológico de la vegetación restablecida.

En condiciones óptimas, durante la regeneración, las condiciones ambientales en el sotobosque cambian gradualmente junto con la composición funcio-

nal y taxonómica de las especies, en una transición desde un estado de dosel abierto con especies que demandan luz hacia un estado de dosel cerrado con especies de bosque maduro. Con el tiempo, la diversidad de especies aumenta y las interacciones planta-animal recuperan complejidad y biomasa (Poorter *et al.* 2016; Rozendaal *et al.* 2019). No obstante, los bosques secundarios tienen casi dos veces más probabilidades de ser talados para el uso del suelo que los bosques maduros, posiblemente debido a las menores restricciones gubernamentales y a la mayor accesibilidad (Wang *et al.* 2020). Como resultado, la mayoría de los bosques secundarios son talados nuevamente antes de los 20 años de regeneración (Chazdon *et al.* 2016; Jakovac *et al.* 2017; Schwartz *et al.* 2020). Tal retroalimentación hace que los bosques secundarios persistan en el paisaje solo en un estado de sucesión temprana (Barlow y Peres 2008).

Una combinación de factores socioeconómicos y biofísicos define dónde y cuándo los bosques recuperan su estado anterior en términos de estructura y composición. Dentro de los sistemas tradicionales de agricultura migratoria que dominan los paisajes ribereños de la Amazonía, la regeneración del bosque constituye el período de barbecho que permite la obtención de rendimientos de cultivos nuevamente, siendo un elemento esencial del sistema de rotación. En contraste, a lo largo de los pastizales extensivos que dominan los paisajes amazónicos en el “arco de deforestación”, la regeneración forestal constituye un obstáculo para la productividad de los pastos y, a menudo, se gestiona con quemas prescritas. Eventualmente, la regeneración puede ocurrir en áreas abandonadas cuando los propietarios no tienen los medios para continuar gestionando la tierra o cuando la productividad del suelo se reduce por su degradación (Vieira *et al.* 2014; Nanni *et al.* 2019). Por lo tanto, los mecanismos de retroalimentación entre los elementos sociales y ecológicos determinan en parte si el ecosistema se detendrá en un estado de bosque secundario de dosel cerrado.

La capacidad de recuperación total de los bosques secundarios depende de las prácticas de gestión aplicadas antes del abandono y del contexto del pai-

saje donde ocurre (Jakovac *et al.* 2021). El uso repetido de incendios para limpiar los pastos y fertilizar los campos de cultivo reduce la fertilidad del suelo y, en consecuencia, las tasas de recuperación del bosque, particularmente cuando se acortan los intervalos de retorno entre los eventos de tala y quema (Zarin *et al.* 2005; Jakovac *et al.* 2015; Heinrich *et al.* 2020). Bajo un régimen de alta perturbación, las estrategias de supervivencia se ven favorecidas sobre las estrategias de crecimiento, y es más probable que prospere una comunidad de plantas con rasgos conservadores. Los rasgos de supervivencia incluyen una capacidad de brotación alta y una demanda de nutrientes baja (Jakovac *et al.* 2015), densidad de madera alta y dureza de hoja alta (Fernandes Neto *et al.* 2019), siendo todos rasgos asociados con la resistencia a perturbaciones y, a menudo, con tasas de crecimiento lentas (Poorter *et al.* 2010). Las lianas y los pastos también se ven favorecidos por las perturbaciones (Roeder *et al.* 2010; Veldman y Putz 2011), lo que contribuye a detener la sucesión al competir con los árboles y da lugar a tasas de crecimiento reducidas y una mayor mortalidad de los árboles (Schnitzer y Bongers 2002). Combinadas, estas retroalimentaciones impiden la sucesión del bosque, manteniendo un área basal, biomasa, altura del dosel y diversidad de especies más bajas, así como una mayor densidad de tallos, lianas en el dosel y cobertura de pastos en el sotobosque (ver también el Capítulo 19).

Además, la fragmentación del bosque asociada con la deforestación limita la dispersión de semillas de árboles, lo que reduce su reclutamiento (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2015), lo que representa otra retroalimentación amplificadora que puede dificultar la sucesión del bosque secundario. La lluvia de semillas en dichos paisajes se compone principalmente de pioneras sucesionales tempranas dispersadas por el viento o por dispersores de semillas generalistas como murciélagos y aves que pueden cruzar grandes extensiones de pastos o campos de cultivo (Cubiña y Aide 2001; Wieland *et al.* 2011). La caza excesiva en bosques degradados que forman parte de paisajes modificados por humanos contribuye aún más a reducir la disponibilidad de animales disper-

sos y aumenta la limitación de la dispersión (Bagchi *et al.* 2018). La entrada lenta de semillas de bosques maduros da como resultado una acumulación de especies consistentemente lenta a lo largo del tiempo y, por lo tanto, una renovación lenta de especies durante la regeneración (Mesquita *et al.* 2015).

En resumen, combinaciones diferentes de impulsores y mecanismos de retroalimentación pueden hacer que los bosques amazónicos queden atrapados en diferentes configuraciones, algunas de las cuales son estados alternativos (Cuadro 24.1). Los cambios a las configuraciones alternativas antes mencionadas pueden ocurrir localmente, pero dependiendo de la escala de las retroalimentaciones, pueden volverse contagiosas y propagar perturbaciones a través de grandes partes de la cuenca, aumentando la probabilidad de una muerte regresiva sistémica del bosque. Además, son posibles otros tipos de configuraciones, como los bosques dominados por bambú (*Guadua sarcocarpa*) del suroeste de la Amazonía que se autoperpetúan facilitados por la retroalimentación del fuego; sin embargo, nos hemos centrado en cuatro tipos generales que tienen más probabilidades de expandirse en el futuro próximo.

### **24.3 Evidencias de las Dinámicas Pasadas de los Ecosistemas Amazónicos desde el Último Máximo Glacial (20 ka)**

Los estudios que se enfocan en los cambios de vegetación pasados han documentado varios de los escenarios de cambio forestal descritos en la sección 24.2 (ver también los Capítulos 1 y 2). Por ejemplo, a principios del Holoceno, es decir, hace aproximadamente 11 ka, se registró una expansión de las sabanas en las porciones nororientales de la cuenca durante un periodo de inestabilidad climática caracterizado por un aumento de las temperaturas (Rull *et al.* 2015). Sin embargo, los cambios observados en los archivos sedimentarios no siempre han mostrado un cambio hacia la sabanización, sino que dependieron de la naturaleza del impulsor ambiental. Por ejemplo, el análisis de polen reveló una expansión de la selva tropical durante los últimos 3000 años en los límites de sabana-bosque del sur de la

Amazonía, impulsada por condiciones más húmedas relacionadas con cambios en la ubicación de la zona de convergencia intertropical (Mayle *et al.* 2000). Por lo tanto, en condiciones más húmedas, es probable que estos bosques hayan alcanzado su límite sur potencial máximo durante los últimos 50 ka (Mayle *et al.* 2000), con un aumento del 22% en el almacenamiento de CO<sub>2</sub> desde el Holoceno Medio (6 ka) (Mayle y Beerling 2004). Dadas las observaciones históricas registradas durante las últimas décadas (ver el Capítulo 22), las proyecciones climáticas pronosticadas para esta región hacia condiciones más secas (Magrin *et al.* 2014), y los niveles actuales del impacto humano, es poco probable que esta expansión forestal y el consiguiente aumento de la captura de carbono continúen. En cambio, la evidencia combinada sugiere que es más probable que estos bosques retrocedan, siendo reemplazados por tipos de vegetación abiertos.

Los datos empíricos de las dinámicas forestales a largo plazo han mostrado la sensibilidad diferencial a cambios climáticos pasados en la cuenca Amazónica. Regiones como el sur y el sureste de la Amazonía han variado entre bosque y vegetación de sabana abierta en periodos relativamente recientes de clima LGM más frío y seco (Absy y Hammen 1976), mientras que el flanco andino en el oeste (van der Hammen y Absy 1994) y porciones orientales de la Amazonía (Wang *et al.* 2017) parecen haber persistido como bosque. Los datos ecológicos a largo plazo producto del análisis de polen han demostrado la prevalencia de varios tipos de selvas tropicales, tanto en los bosques nublados del suroeste como en los bosques premontanos del noroeste de las tierras altas amazónicas, lo que demuestra la importancia de la cobertura de nubes en la protección de los bosques frente al cambio climático (Urrego *et al.* 2010; Montoya *et al.* 2018). La presencia de bosques con distinta composición durante el LGM también se ha observado en el noroeste de la Amazonía brasileña (Bush *et al.* 2004; D’Apolito *et al.* 2013). Esta evidencia regional de una selva amazónica persistentemente boscosa es consistente con análisis de espeleotemas a gran escala que muestran una estabilidad notable de la selva amazónica durante los últimos 45 ka, incluso bajo una disminución del 60% en

los totales de precipitación (Wang *et al.* 2017).

El Evento Seco del Holoceno Medio (MHDE; 9-4 ka) se ha propuesto como un posible análogo pasado de las tendencias actuales y futuras de disminución de la precipitación, sin embargo, las evidencias que cubren la duración total del MHDE en toda la cuenca son aún limitadas. Sin embargo, los registros del pasado actualmente disponibles sugieren una mayor vulnerabilidad de los bosques tropicales a las sequías prolongadas en las zonas de transición periféricas (Mayle y Power 2008; Smith y Mayle 2018). Además, los cambios en los rasgos funcionales de las plantas registrados durante la terminación del MHDE (es decir, en un período de aumento de la cantidad de lluvia) sugieren que los aumentos de lluvia condujeron a un reemplazo de taxones tolerantes a la sequía y de crecimiento lento por taxones vulnerables a la sequía y de crecimiento rápido (Van der Sande *et al.* 2019). De hecho, las especies de bosques secundarios suelen diferir en sus estrategias ecológicas de las especies de bosques maduros, cambiando el funcionamiento y la estabilidad del bosque. En el sureste de Venezuela, por ejemplo, taxones de selva tropical fueron reemplazados por bosques secos secundarios hace alrededor de 2,7 ka, un cambio que persistió durante más de 1000 años. Estos bosques secundarios fueron finalmente reemplazados hace 1,4 ka bajo un período de alta incidencia de incendios por la vegetación actual que consiste en sabana abierta (Montoya *et al.* 2011).

Cuando un bosque es perturbado, las tasas de cambio del ecosistema observadas en los archivos sedimentarios dependen de la escala ecológica, siendo abruptas (decenales) a nivel de especie, pero graduales (centenarias) a nivel de comunidad (Montoya *et al.* 2018, 2019). En un análisis de metadatos de las tasas de recuperación de bosques tropicales basado en registros de polen, Cole *et al.* (2014) observaron que los bosques sudamericanos requerían un promedio de 325 años para recuperarse de perturbaciones (naturales y antrópicas). La tasa de recuperación se calculó en función de alcanzar una cobertura forestal (expresada en % de polen arbóreo) similar a la anterior a la perturbación, sin diferenciar cambios en la composición, estructura o función del bos-

que. Los bosques expuestos a perturbaciones naturales, grandes y poco frecuentes (como huracanes o erupciones volcánicas) se recuperaron más rápido en comparación con los afectados por impactos climáticos y humanos. Sin embargo, los bosques expuestos a perturbaciones más frecuentes generalmente se recuperaron más rápido, lo que sugiere que las perturbaciones repetidas pueden aumentar la capacidad de adaptación y resiliencia de los bosques, aunque en escalas de tiempo multicientenarias (Cole *et al.* 2014). En la región amazónica andina, Loughlin *et al.* (2018) estudiaron tierras manejadas intensamente por poblaciones indígenas pre-Colombinas, pero luego de la conquista europea, los bosques se recuperaron estructuralmente (no en composición) en solo 130 años, posiblemente debido a la mayor productividad del suelo de esta región, que impulsó el crecimiento de los árboles. A pesar de las diferencias en estas estimaciones, ambos estudios manifiestan que el rango temporal requerido para que los bosques se recuperen potencialmente es multicientenario (Cole *et al.* 2014; Loughlin *et al.* 2018).

En resumen, las evidencias paleoecológicas sugieren dos direcciones principales. En primer lugar, los bosques amazónicos han sufrido cambios a escala local y regional a bosques secundarios secos o sabanas dependiendo de las perturbaciones involucradas (cambios climáticos o antropogénicos), pero no una muerte regresiva abrupta en toda la cuenca, incluso durante periodos intensos más secos y cálidos que bien podrían representar análogos de los puntos de inflexión hipotéticos relacionados con el clima (1) - (4). En segundo lugar, la capacidad de recuperación de los ecosistemas forestales amazónicos depende de su historial de perturbaciones; cuanto más adaptados a las perturbaciones, más rápidas serán las tasas de recuperación. Sin embargo, los datos ecológicos a largo plazo aún son limitados en la cuenca y se concentran principalmente a lo largo de los márgenes de la Amazonía; aún se necesita más trabajo para desentrañar la dinámica de ecosistemas tan heterogéneos (Lombardo *et al.* 2018). Además, se deben abordar algunas advertencias importantes al usar paleo-datos como referencia para dinámicas futuras: (1) las tasas y magnitudes de los

cambios proyectados para el futuro cercano, con eventos de perturbación combinados (climáticos e inducidos por el hombre) actuando sincrónicamente, no tienen precedentes y pueden obstaculizar la recuperación forestal debido a mecanismos novedosos; y (2) las condiciones de referencia que hemos mostrado no son análogas a los impulsores ecofisiológicos, como las concentraciones atmosféricas aumentadas de CO<sub>2</sub> del siglo XXI (sección 24.5.3)

#### 24.4 Impulsores de la Resiliencia de la Selva Amazónica

En todo el sistema forestal amazónico, la diversidad biótica y la heterogeneidad abiótica promueven una gran variedad de respuestas a perturbaciones como sequías extremas e incendios forestales (Feldpausch *et al.* 2016; Longo *et al.* 2018). Este espectro de respuestas afecta el equilibrio entre el crecimiento, la supervivencia y la mortalidad de las plantas y, por lo tanto, la resiliencia de los ecosistemas. A continuación, discutimos los principales factores ambientales que afectan el crecimiento y la mortalidad de las plantas a diferentes escalas espaciales y temporales.

La resiliencia de la selva amazónica está directamente relacionada con las características funcionales de los árboles individualmente y su capacidad para resistir condiciones adversas y perturbaciones. Por lo tanto, los procesos que ejercen presión sobre la capacidad de los árboles para mantener su funcionamiento y supervivencia son críticos. Es probable que el déficit de agua asociado con el aumento de la duración de la estación seca o las sequías extremas (es decir, relacionado con los *puntos de inflexión* (2) y (3), sección 24.2), sea la principal amenaza climática para los árboles amazónicos, según lo sugerido por estudios basados en observaciones y experimentos que muestran que las sequías aumentan las tasas de mortalidad de árboles a nivel individual (Nepstad *et al.* 2007; DaCosta *et al.* 2010; Phillips *et al.* 2010; Rowland *et al.* 2015; Zuleta *et al.* 2017; Aleixo *et al.* 2019; Janssen *et al.* 2020b). Al menos el 50% de la selva amazónica está expuesta a sequías estacionales de tres meses o más (Nepstad *et al.* 1994), y regímenes de lluvia contrastantes han se-

leccionado especies con diferentes mecanismos de resistencia a la sequía (Oliveira *et al.* 2021; Barros *et al.* 2019; Brum *et al.* 2019). En muchos casos, los eventos de sequía extrema pueden no causar necesariamente la muerte de los árboles, pero reducen su crecimiento y capacidad para mantener las tasas de transpiración. Sin embargo, un metaanálisis reciente de observaciones de campo revela que las comunidades de árboles amazónicos altamente diversas parecen amortiguar este efecto, confirmando una mayor resistencia del ecosistema en términos de tasas de evapotranspiración (Janssen *et al.* 2020a).

Ejemplos de características funcionales de los árboles amazónicos para hacer frente al déficit hídrico estacional incluyen: (1) inversión en raíces profundas (Nepstad *et al.* 1994; Brum *et al.* 2019); (2) raíces que permiten la redistribución hidráulica durante la estación seca (es decir, el movimiento pasivo del agua desde el suelo profundo al superficial a través de las raíces) (Oliveira *et al.* 2005); (3) resistencia alta a la embolia, particularmente en árboles de sotobosque con raíces poco profundas y árboles sobre mesetas lejos del nivel freático (Oliveira *et al.* 2019; Brum *et al.* 2019); (4) un fuerte control estomático en la estación seca que resulta en una eficiencia en el uso del agua alta (Barros *et al.* 2019; Brum *et al.* 2019); (5) capacidad de muda de hojas por especies de hoja caduca (Wolfe *et al.* 2016). Si bien estas características no garantizan la supervivencia en los climas cada vez más secos y variables del futuro, en lugares donde la estación seca se ha intensificado, ya se están produciendo cambios en la dinámica de la composición forestal a través del reclutamiento de más especies afiliadas a la sequía y la mortalidad de más especies afiliadas a la humedad (Esquivel-Muelbert *et al.* 2019). Además, se ha demostrado que las estrategias de historia de vida (p. ej., continuo rápido-lento en las tasas de crecimiento) determinan la mortalidad a nivel de especie, es decir, cuanto más rápido crece, mayor es el riesgo de mortalidad (Esquivel-Muelbert *et al.* 2020).

También hay evidencia de que los cambios de temperatura (ver el Capítulo 22; Figura 2e) ya podrían estar cambiando el funcionamiento del bosque. Las temperaturas más cálidas tienden a reducir las ta-

sas de productividad forestal (Sullivan *et al.* 2020), particularmente al intensificar el déficit de presión de vapor atmosférico (Smith *et al.* 2020), lo que indica que el aumento de las temperaturas puede eventualmente afectar el funcionamiento y la persistencia de los bosques (Araújo *et al.* 2021). Se espera que el CO<sub>2</sub> adicional amortigüe el efecto del estrés hídrico al aumentar la eficiencia del uso del agua por parte de las plantas y acelerar el crecimiento de los árboles (sección 24.5.3). Niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico elevados pueden ser la causa del aumento de la biomasa leñosa y la productividad observados en los bosques amazónicos (Brienen *et al.* 2015), favoreciendo las especies de crecimiento rápido (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019). Sin embargo, el crecimiento de los árboles acelerado impulsado por el CO<sub>2</sub> atmosférico elevado se ha producido a costa de la disminución de la longevidad de los árboles en toda la cuenca, lo que contribuye aún más a aumentar las tasas de mortalidad de los árboles (Brienen *et al.* 2015; Hubau *et al.* 2020). La aceleración del sistema a través de la fertilización con CO<sub>2</sub> puede permitir que los árboles alcancen el dosel antes y sean más vulnerables a la muerte (Brienen *et al.* 2020), y particularmente vulnerable a los déficits hídricos (Oliveira *et al.* 2021).

A pesar de las incertidumbres con respecto a las respuestas de los bosques al cambio climático, los hallazgos actuales sugieren que, en ausencia de incendios, los bosques amazónicos pueden cambiar tanto en su composición como en su funcionalidad en respuesta a los cambios climáticos, pero permaneciendo como bosques de dosel cerrado. Además, si se cruzan los *puntos de inflexión* relacionados con el clima (2) – (4) (sección 24.2), es probable que los cambios sean dispersos y locales debido a la gran heterogeneidad y diversidad de los tipos de bosques. Sin embargo, el aumento de la mortalidad de los árboles causado por perturbaciones antrópicas (p. ej., incendios forestales y deforestación) puede contribuir a desestabilizar la selva amazónica (Silva *et al.* 2018), aumentando la probabilidad de que los bosques queden atrapados en un estado degradado de dosel abierto y que el sistema en su conjunto cruce el *punto de inflexión* (5) (sección 24.2.3).

## 24.5 Incertidumbres Asociadas con los Puntos de Inflexión Dentro del Sistema Amazónico

### 24.5.1 ¿Cómo afecta la heterogeneidad forestal a los puntos de inflexión a gran escala?

Los bosques amazónicos albergan más de 15.000 especies de árboles (ter-Steege *et al.* 2020; ver los Capítulos 3 y 4). La mayoría de estas especies son raras y muchas siguen siendo desconocidas para la ciencia (ter Steege *et al.* 2013), lo que implica que esta enorme diversidad impone un enorme desafío a la comprensión de cómo funciona el sistema. En particular, las especies dominantes son responsables de la mayoría de las funciones de los ecosistemas, como el ciclo del carbono (Fauset *et al.* 2015). Sin embargo, las muchas especies raras y no dominantes que existen en un bosque teóricamente también juegan un papel fundamental en la resiliencia del ecosistema (Walker *et al.* 1999). Cuando cambian las condiciones de estrés y los regímenes de perturbación, estas especies raras pueden ofrecer nuevas posibilidades de funcionamiento, aumentando así la capacidad del ecosistema para adaptarse y persistir (Elmqvist *et al.* 2003). Por ejemplo, si una especie de árbol es rara en bosques anegados, pero común en condiciones climáticas más secas, debido a adaptaciones tales como raíces profundas, podría emerger como una especie dominante si el clima se vuelve más seco. Como regla general, se espera que la diversidad de especies aumente la resiliencia de los ecosistemas amazónicos. Primero, porque la diversidad tiene un impacto positivo en la productividad forestal (Coelho de Souza *et al.* 2019) y en el almacenamiento de carbono (Poorter *et al.* 2015), lo que podría acelerar la regeneración después de las perturbaciones. Además, como el número de especies está relacionado con el número de estrategias y posibles respuestas a las perturbaciones, la diversidad aumenta la estabilidad a nivel de la comunidad y del ecosistema, y la resiliencia general del bosque (Elmqvist *et al.* 2003; Sakschewski *et al.* 2016; Anderregg *et al.* 2018). Por ejemplo, los brotes de enfermedades y herbivoría han estado causando la mortalidad de árboles a gran escala en las regiones templadas, pero tales eventos no se han observado aún en el trópico, probablemente porque la gran diversidad de es-

pecies de los ecosistemas tropicales reduce la propagación de enfermedades contagiosas. Las especies tolerantes a la sequía a menudo se distribuyen en un rango de condiciones de precipitación amplio, por lo que pueden aparecer como especies raras en las partes húmedas de la cuenca (Esquivel-Muelbert *et al.* 2016). Este patrón implica que si el clima se vuelve más seco en los bosques húmedos más diversos, las especies afiliadas a la sequía ya pueden estar presentes y podrían aumentar en abundancia, manteniendo la cubierta forestal y alterando el funcionamiento del bosque.

La variabilidad de las lluvias (fluctuaciones intra e interanuales) también puede agregar más heterogeneidad al sistema, ya que los bosques que experimentan más variabilidad parecen ser más resistentes, probablemente debido a un efecto de entrenamiento después de experimentar múltiples periodos húmedos y secos (Ciemer *et al.* 2019). Por ejemplo, las comunidades de árboles integradas en un régimen de lluvias más estacional son más diversas en términos de sus estrategias de tolerancia para hacer frente a la sequía, en comparación con las comunidades dentro de un régimen de lluvias menos estacional (Barros *et al.* 2019). En otras palabras, mientras que una mayor precipitación anual media (por encima de 2500 mm/año) aumenta la resiliencia de los bosques (p. ej., el noroeste de la Amazonía; Hirota *et al.* 2011; Staver *et al.* 2011), los bosques expuestos a una mayor estacionalidad y variabilidad interanual parecen ser más resilientes a los valores intermedios de precipitación anual media (entre 1300 y 1800 mm/año), compensando la menor resiliencia (por ejemplo, bosques del este x noroeste). Los bosques de valle también pueden ser menos resistentes a las sequías que los bosques de meseta a través de un mecanismo similar, debido a un efecto de entrenamiento relacionado con las fluctuaciones del nivel freático seleccionado para comunidades de árboles con características hidráulicas contrastantes (Zuleta *et al.* 2017; Cosme *et al.* 2017; Oliveira *et al.* 2019). No obstante, los *puntos de inflexión* (2) y (3), relacionados con el aumento de la duración y la intensidad de la estación seca, implican que en los bosques donde el clima ya es más seco, los aumentos en la estacionalidad de las lluvias podrían causar

la pérdida de bosques. Además, el aumento en la frecuencia de sequías extremas puede impedir la recuperación adecuada de los bosques (Anderson *et al.* 2018; Longo *et al.* 2018).

Otra heterogeneidad que puede afectar la probabilidad del *punto de inflexión* (1) (1000 mm/año; sección 24.2) está relacionada con las inundaciones estacionales. Las llanuras aluviales amazónicas cubren alrededor del 14% de la cuenca y se demostró que los bosques de estos ecosistemas son menos resilientes que los bosques dominantes de tierras altas, con un punto de inflexión potencial de colapso forestal cuando la precipitación anual media alcanza aproximadamente 1.500 mm/año (Flores *et al.* 2017). Por lo tanto, explorar las fuentes de heterogeneidad en las respuestas de los bosques a diferentes tipos de perturbaciones es clave para comprender si la Amazonía podría cambiar de manera gradual o abrupta desde escalas locales a escalas de toda la cuenca (p. ej., Higgins y Scheiter 2012; Levine *et al.* 2016).

#### 24.5.2 ¿Cómo afecta la conectividad forestal a los puntos de inflexión a gran escala?

La heterogeneidad espacial implica una conectividad reducida (menos interacciones) y puede tener una gran influencia en la resiliencia sistémica de la Amazonía, alterando la forma en que el bosque responde a los cambios en el clima y las presiones humanas (Levine *et al.* 2016; Longo *et al.* 2018). Por ejemplo, las conexiones climáticas, hidrológicas y biogeoquímicas entre los Andes y la Amazonía baja son sin duda factores clave para determinar el funcionamiento de todo el sistema, actual y futuro, a gran escala (ver los Capítulos 5, 7 y 22; Builes-Jaramillo y Poveda 2018). No obstante, en teoría, la conectividad puede seguir siendo alta incluso en entornos heterogéneos, con diferentes procesos que vinculan partes del sistema (Scheffer *et al.* 2012). Aunque bosques con historias geomorfológicas, climatológicas, biológicas y culturales contrastantes han formado la Amazonía (ver los Capítulos 1-13; Figura 24.1), estos bosques pueden interactuar. Por ejemplo, los ciclos biogeoquímicos incluyen flujos que transportan vapor de agua desde la meseta

hasta los bosques de valle a escala de paisaje. En escalas más amplias, los grandes ríos de aguas blancas transportan enormes cargas de sedimentos ricos en nutrientes desde el oeste hacia el este de la cuenca (ver los Capítulos 1, 3 y 4), depositándolos a lo largo de las llanuras aluviales donde los bosques pueden crecer más rápido. Los bosques amazónicos orientales también están conectados con los bosques occidentales a través del reciclaje de lluvia (Zemp *et al.* 2017, ver también el Capítulo 7); un mecanismo que mejora la resiliencia de los bosques occidentales pero que puede estar perdiendo fuerza debido a la deforestación (Staal *et al.* 2020). Cuando un bosque es perturbado localmente, los animales móviles pueden transportar semillas y propágulos de árboles desde los bosques circundantes y acelerar su recuperación (Lundberg y Moberg 2003). Sin embargo, los animales móviles también pueden transportar las semillas de hierbas exóticas invasoras desde áreas abiertas a paisajes forestales degradados, lo que aumenta su inflamabilidad. Las poblaciones humanas locales de diferentes regiones amazónicas pueden compartir conocimientos ancestrales sobre prácticas de gestión forestal (Levis *et al.* 2018, ver también los Capítulos 8 y 10), cambiando potencialmente la composición de especies de árboles y remodelando la resiliencia de los bosques.

En resumen, la conectividad puede teóricamente aumentar la resiliencia sistémica del bosque, porque las interacciones espaciales facilitan la recuperación de los sitios perturbados, pero a medida que las condiciones cambian y los regímenes de perturbación se intensifican, aumentando, por ejemplo, la fragmentación del paisaje y los incendios forestales, las perturbaciones pueden volverse contagiosas y provocar un colapso sistémico (Scheffer *et al.* 2012). Por lo tanto, la gestión de los diversos procesos que conectan las diferentes partes de la Amazonía es fundamental para mejorar su resiliencia.

#### 24.5.3 La interacción entre el efecto de fertilización con CO<sub>2</sub> y la disponibilidad de nutrientes

Dos de las incertidumbres más apremiantes con respecto a la resiliencia de la selva amazónica al

cambio climático y otras perturbaciones antropogénicas son el efecto fisiológico potencial del aumento con CO<sub>2</sub> atmosférico (también conocido como “efecto de fertilización del CO<sub>2</sub>”, eCO<sub>2</sub>; ver también el Capítulo 23) y las limitaciones hipotéticas de la productividad forestal y la acumulación de biomasa impuesta por las limitaciones de nutrientes del suelo, en particular el fósforo (P). La generación actual de modelos de ecosistemas (es decir, los modelos estándar Dinámicos de Vegetación Global y del Sistema Terrestre) tienen una capacidad limitada para proporcionar proyecciones más confiables sobre el impacto del cambio climático en el bosque, debido principalmente a la gran falta de evidencia sobre la existencia, magnitud y duración de un efecto de fertilización con CO<sub>2</sub> y las limitaciones asociadas impuestas por los nutrientes del suelo (Lapola 2018).

Por un lado, el efecto de la fertilización con CO<sub>2</sub> podría, en teoría, aumentar la productividad forestal, las tasas de acumulación de biomasa (Ainsworth y Long 2005) y la eficiencia en el uso del agua (Kauwe *et al.* 2013). Por otro lado, la falta de nutrientes clave para el metabolismo de las plantas restringe mayores ganancias de biomasa en condiciones elevadas de CO<sub>2</sub> (Norby *et al.* 2010). Existen indicaciones preliminares (es decir, a corto plazo) de otros bosques limitados en fósforo (en Australia subtropical), sujetos a mayores concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico, que no aumentaron significativamente la biomasa (Jiang *et al.* 2020) dado que el fósforo es necesario especialmente para la fabricación de la membrana celular, y también para moléculas vegetales energéticas (ATP) y genéticas (ADN y ARN). Así, los árboles pueden aumentar sus tasas fotosintéticas bajo concentraciones elevadas de CO<sub>2</sub>, pero no asignan estos fotosintatos adicionales a biomasa vegetal adicional, posiblemente aumentando simplemente las tasas de recambio de biomasa en todo el ecosistema forestal. Sin embargo, esta evidencia proviene de bosques de una sola especie y la respuesta de bosques muy diversos, como la Amazonía, al aumento del CO<sub>2</sub> aún no ha sido comprendida. En este sentido, datos observacionales a lo largo de un gradiente de disponibilidad de P en los bosques tropicales panameños revelaron que, aunque existe tal limitación de P, no afecta a las diferentes especies de la

misma manera (Turner *et al.* 2018). Este último hallazgo es de particular relevancia para la selva amazónica dado que el cambio climático y otras perturbaciones antropogénicas pueden implicar una alteración significativa de la composición de la comunidad de árboles forestales y las relaciones de dominancia, tanto en términos taxonómicos como funcionales (Norby *et al.* 2016). Alternativamente, se plantea la hipótesis de que los árboles de la selva amazónica podrían cambiar los intercambios simbióticos de carbohidratos y nutrientes con hongos micorrízicos para acceder a las reservas de P del suelo que actualmente no están disponibles.

Además de las implicaciones para el balance de carbono y la diversidad funcional de los bosques amazónicos, los efectos fisiológicos del CO<sub>2</sub> elevado tienen el potencial de interferir en el flujo de humedad desde los árboles a la atmósfera, lo que es especialmente relevante para la región, donde hasta el 50% de la precipitación que cae dentro de la cuenca se recicla regionalmente (Zemp *et al.* 2014). En ese sentido, los experimentos de enriquecimiento por concentración de aire libre (FACE) en bosques templados de Estados Unidos y en un bosque dominado por eucaliptos en Australia han encontrado una reducción de la conductancia estomática y la transpiración del dosel del orden del -20% (Kauwe *et al.* 2013; Gimeno *et al.* 2016). Esa es la misma magnitud de reducción en la transpiración que se ha encontrado en estudios recientes de modelos combinados de clima y vegetación para la región, que en última instancia está relacionada con una reducción en la precipitación del 15% al 20% en toda la cuenca (Kooperman *et al.* 2018). Tal reducción de lluvia posiblemente causada por el efecto fisiológico del CO<sub>2</sub> elevado es equivalente a la reducción de lluvia en un escenario con deforestación completa de la Amazonía (Sampaio *et al.* 2020).

Sin una mejora de la productividad y con una reducción de la transpiración del dosel forestal debido al aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico, se cree que el bosque amazónico y sus composiciones comunitarias y relaciones funcionales actuales se podrían volver menos resilientes a los cambios climáticos, la deforestación, la degradación y otras perturbaciones antro-

pogénicas, con impactos generalizados en la socioeconomía regional (Lapola 2018). Dos experimentos en curso a escala de ecosistema, el experimento AmazonFACE y el Experimento de Fertilización de la Amazonía (AFEX), pronto proporcionarán información valiosa sobre el efecto de la fertilización con CO<sub>2</sub> y la limitación de la productividad forestal y las existencias de biomasa por los nutrientes del suelo en el bosque amazónico (Hofhansl *et al.* 2016).

#### 24.6 Modelizando la Resiliencia y los Puntos de Inflexión de la Selva Amazónica

Los modelos Dinámicos de Vegetación Global (DGVM) y los modelos de Superficie Terrestre (LSM) son las herramientas más utilizadas para modelizar el impacto del cambio global en la vegetación a escalas tan grandes como la cuenca Amazónica (Sato *et al.* 2015; Fisher y Koven 2020). Estos modelos son capaces de simular largas series temporales de diversas presiones sobre la vegetación y, por lo tanto, son clave para proyectar el futuro del sistema amazónico (por ejemplo, White *et al.* 1999; Cox *et al.* 2004). A menudo, los DGVM y los LSM son el componente de vegetación en los Modelos del Sistema Terrestre (ESM), y su éxito en la representación integral de los procesos de crecimiento de la vegetación y las interacciones con otros componentes del Sistema Terrestre se basa en evidencias derivadas empíricamente. Esto significa que esos modelos deben hacer uso de la información descrita en la sección 22.4. Dada la extrema complejidad involucrada en las interacciones suelo-planta-atmósfera en diferentes escalas temporales y espaciales, seleccionar los procesos más relevantes e implementarlos en modelos es una tarea muy desafiante (Fisher y Koven 2020), y conduce a incertidumbres sustanciales (p. ej., Rammig *et al.* 2010).

Las simulaciones de modelos se pueden realizar a) fuera de línea, lo que significa que el modelo de vegetación se maneja de forma independiente mediante datos climáticos generados externamente o b) acoplados, lo que significa que el modelo de vegetación es parte de un ESM en el que diferentes compartimentos del Sistema Terrestre (p. ej., la vegetación y la atmósfera) pueden interactuar. Tal acopla-

miento aumenta la cantidad de mecanismos de reoalimentación contabilizados (Cuadro 24.1) que son teóricamente necesarios para identificar los *puntos de inflexión clásicos*, además del requisito previo de que el DGVM/LSM permita la existencia de dos o más configuraciones alternativas de cobertura vegetal bajo las mismas condiciones subyacentes (ej., climático, cuadro 24.1). Para los ecosistemas amazónicos, las simulaciones de puntos de inflexión realizadas hasta ahora se basan tanto en ejecuciones fuera de línea como acopladas (*puntos de inflexión* (4) y (5) de la sección 24.2). Teniendo en cuenta las limitaciones inherentes a la simulación de estados estables alternativos, a continuación presentamos un resumen de lo que dichos modelos ya pueden decirnos sobre muerte regresiva, umbrales (Cuadro 24.1), y resiliencia dentro de la cuenca Amazónica.

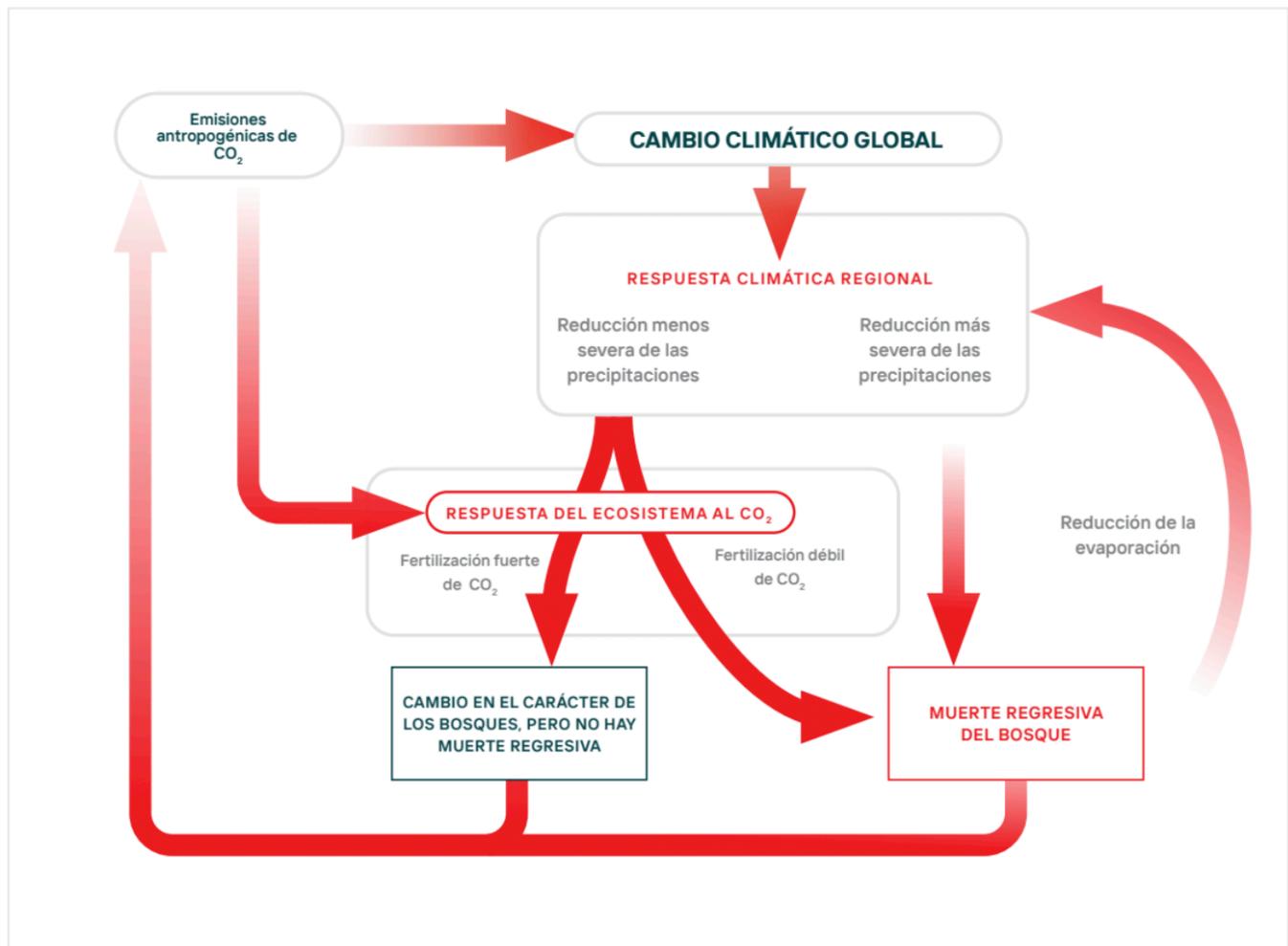
Hace aproximadamente 20 años, estudios de modelización apuntaron a una posible muerte regresiva de la Amazonía bajo el cambio climático (White *et al.* 1999; Cox *et al.* 2000, 2004; Cramer *et al.* 2001; Oyama y Nobre 2003). Hasta ahora, una cantidad sustancial de literatura ha dibujado una imagen compleja con incertidumbres clave con respecto a la resiliencia y los posibles puntos de inflexión de la Amazonía bajo los cambios ambientales globales y regionales. Los resultados abarcan desde la identificación clara de sobrepaso de puntos de inflexión en el tiempo, representados por niveles decrecientes de cobertura arbórea o biomasa almacenada (p. ej., Cox *et al.* 2004; Sitch *et al.* 2008), hasta un aumento general de la biomasa y la cubierta forestal (Schaphoff *et al.* 2006; Lapola *et al.* 2009; Rammig *et al.* 2010; Huntingford *et al.* 2013). Esta gran variedad de resultados puede explicarse por: 1) si el DGVM/LSM estaba acoplado (p. ej., Cox *et al.* 2004); 2) la variedad existente de supuestos y procesos subyacentes de los modelos; y 3) incertidumbres generales sobre futuros cambios climáticos en la región. Además, los DGVM y LSM representan la vegetación utilizando un conjunto limitado de Tipos Funcionales de Plantas (PFT), que aún no son capaces de comprender toda la gama de estrategias de plantas que confieren más o menos resiliencia a los bosques amazónicos (Oliveira *et al.* 2021). En este sentido, se necesita una

representación más completa de los diferentes ecosistemas de vegetación para mejorar la simulación de los cambios graduales y abruptos hacia configuraciones alternativas para los bosques amazónicos descritas en la sección 24.2. Por lo tanto, hasta el momento, existe una posibilidad bastante binaria simulada por los modelos actuales: o la configuración actual o un reemplazo completo del bosque por otro tipo de vegetación.

Los principales impulsores detrás del modelo original de muerte regresiva del bosque (Cox *et al.* 2004) son la reducción aguda de las precipitaciones regionales y un período seco prolongado, que afecta las tasas fotosintéticas y el consiguiente aumento de las temperaturas que aumenta aún más la respiración de las plantas y la demanda de agua, lo que resulta en una reducción considerable de la productividad y el crecimiento de las plantas. Los efectos sobre la asimilación de carbono también impactan el flujo de agua desde la vegetación superficial a la atmósfera a través de la transpiración, lo que refuerza la limitación de humedad y, en última instancia, conduce a un cambio de PFT, de árboles predominantemente tropicales de hoja ancha a pastos  $C_4$  con aproximadamente un 30% de cobertura de árboles de hoja ancha, parecida a la vegetación de sabana (Betts *et al.* 2004; Cox *et al.* 2004). Incluso sin reconocer tales retroalimentaciones a través del acoplamiento dentro de los ESM, las simulaciones previas fuera de línea respaldan tales procesos de "savanización" (sección 24.2.2) en escenarios futuros de cambios de precipitación y temperatura (Nobre *et al.* 1991; Oyama y Nobre 2003). Es importante destacar que las retroalimentaciones magnifican la respuesta del clima regional y la vegetación, y se produce un compromiso a largo plazo de muerte regresiva de la Amazonía con un calentamiento global de 2°C, lo que determina un *punto de inflexión* real (4) de la sección 24.2 (Jones *et al.* 2009). Por lo tanto, está claro que la muerte regresiva de la Amazonía es un problema de retroalimentaciones (es decir, interacciones dentro de un ciclo cerrado) entre el clima regional y el funcionamiento de la vegetación forestal. En este sentido, un componente clave es la respuesta climática regional al calentamiento global y el papel de los es-

tados forestales disfuncionales o no en la magnificación de este proceso; en otras palabras, si el clima regional se mueve de una configuración que soporta la selva tropical a otra donde esto no ocurre. Esto depende de la disponibilidad de humedad del suelo, que a su vez depende de la precipitación y la evaporación, las cuales cambian con el calentamiento global (ver la Figura 24.2 para conocer los cambios históricos y proyectados en algunas de estas variables). Si el clima regional alcanza un estado crítico, la muerte regresiva del bosque resultante magnifica el cambio climático regional y provoca una mayor muerte regresiva del bosque.

Sin embargo, como en muchas regiones del mundo, los cambios proyectados en la precipitación en la Amazonía debido al cambio climático antropogénico son muy inciertos (p. ej., Jupp *et al.* 2010). Si bien la mayoría de modelos climáticos de generación actual proyecta una disminución en la precipitación anual media con el calentamiento global (ver el Capítulo 22), la tasa de disminución de la precipitación en la Amazonía en relación con el calentamiento global varía ampliamente entre los modelos. Una familia de modelos climáticos que destaca por su proyección de sequía severa en la Amazonía, HadCM3 (Gordon *et al.* 2000), proyecta que la precipitación anual en la Amazonía oriental caerá por debajo de 1500 mm/año con un calentamiento global de aproximadamente 3°C (Betts *et al.* 2012). Este nivel de precipitación ha sido identificado como uno de los umbrales climáticos críticos para soportar las selvas tropicales (Malhi *et al.* 2009), con evidencias empíricas que sugiere que éste parece ser el *punto de inflexión* (1) para los bosques de llanuras aluviales (Flores *et al.* 2017). La mayor disminución en la precipitación en la familia de modelos HadCM3 fue en gran parte el resultado de cambios en la circulación atmosférica impulsados por patrones particulares de Temperatura Superficial del Mar (SST) (Harris *et al.* 2008). Se encontró que la variación en el cambio de precipitación entre los modelos estaba relacionada con la fuerza de los cambios de la SST en el Atlántico ecuatorial (Good *et al.* 2008, 2013). La mayoría de los otros modelos también proyectan una disminución de la precipitación, pero menos severa.



**Figura 24.4** Esquema simplificado de los procesos involucrados en el punto de inflexión potencial de muerte regresiva de la Amazonía debido al cambio climático.

Por un lado, hay tres factores principales subyacentes a los cambios climáticos antes mencionados que pueden desencadenar o reforzar que un umbral modelado se cruce en la región, incluso bajo disminuciones menos severas en la precipitación: cambios climáticos globales debido a una mayor concentración de gases de efecto invernadero (GHG) en la atmósfera (Cox *et al.* 2004; Schaphoff *et al.* 2006; Lapola *et al.* 2009; Jupp *et al.* 2010; Huntingford *et al.* 2013), deforestación y degradación forestal (Sampaio *et al.* 2007; Staal *et al.* 2020) e incendios forestales (Burton *et al.*; Barlow y Peres 2008; Cochrane y Barber 2009; Nobre *et al.* 2016). Por lo tanto, la ocurrencia del punto de inflexión climático para la muerte regresiva del bosque amazónico proyectado

en los modelos depende en parte de la naturaleza de la respuesta climática regional al calentamiento global y el impacto de la fertilización con CO<sub>2</sub>, los incendios forestales y la deforestación (Figura 24.4). Si la respuesta climática regional es relativamente pequeña, no se produce la muerte regresiva de los bosques. Sin embargo, si la respuesta climática regional es grande, en principio podría ocurrir la muerte regresiva de los bosques y magnificarse a través de las retroalimentaciones climáticas locales y globales.

Independientemente de las retroalimentaciones involucradas, después de corregir los sesgos (encontrados en las proyecciones climáticas bajo condiciones de cambio climático) identificados utilizando

datos de observación, es poco probable que ocurra una muerte regresiva en toda la cuenca Amazónica, incluso bajo el escenario más pesimista del IPCC (Chai *et al.* 2021). Además, existen algunos procesos ecológicos que potencialmente pueden amortiguar, compensar o prevenir la muerte regresiva de la Amazonía, a saber, el efecto de fertilización con CO<sub>2</sub> bajo el CO<sub>2</sub> atmosférico aumentado (sección 24.5.3) (Hickler *et al.* 2008; Huntingford *et al.* 2013; Kooperman *et al.* 2018), la aclimatación de la fisiología de los árboles a climas más cálidos y secos (Kumarantunge *et al.* 2018), así como la reorganización de las comunidades forestales y/o sus características funcionales de manera que se mantenga la biomasa y otras características generales que definen funciones cruciales del ecosistema (Sakschewski *et al.* 2016).

Procesos relacionados con la diversidad funcional (p. ej., Fyllas *et al.* 2014; Fischer *et al.* 2016; Sakschewski *et al.* 2016), incluyendo la hidráulica de las plantas (p. ej., Christoffersen *et al.* 2016; Xu *et al.* 2016; Eller *et al.* 2020) y profundidad de las raíces (Langan *et al.* 2017; Sakschewski *et al.* 2020), ya han comenzado a implementarse en los modelos de vegetación actuales para mejorar la representación de la heterogeneidad a escala local de la cuenca Amazónica y, en consecuencia, la capacidad que tienen los modelos para capturar los aumentos de resiliencia debido a la heterogeneidad biótica y abiótica (sección 24.5.1) (Levine *et al.* 2016; Sakschewski *et al.* 2016; Longo *et al.* 2018). Además, los modelos requieren una gran cantidad de datos observacionales, de campo y/o experimentales, que aún son escasos. Kooperman *et al.* (2018), por ejemplo, señalan que el cierre de estomas bajo concentraciones de CO<sub>2</sub> elevadas (como parte del efecto de fertilización con CO<sub>2</sub>) puede impulsar una reducción significativa de las precipitaciones modelizadas en la Amazonía a través de la reducción de la transpiración forestal y el reciclaje de la humedad (Zemp *et al.* 2017), a pesar de que la evidencia a escala de ecosistema sobre la interacción entre el aumento de CO<sub>2</sub> y la conductancia estomática es muy escasa. Además de esa complejidad, otros estudios sugieren que el cierre de estomas bajo CO<sub>2</sub> elevado podría no resultar tan fuerte como lo anticipan los modelos, ya que las

hojas necesitan aumentar el enfriamiento de la transpiración bajo temperaturas elevadas (Dong *et al.* 2014). Otro ejemplo es que la limitación de fósforo modelizada (existente en alrededor del 60% de los suelos amazónicos, Quesada *et al.* 2012; ver el Capítulo 1) podría reducir o incluso eliminar cualquier ganancia en la productividad primaria derivada de un supuesto efecto de fertilización con CO<sub>2</sub> en la Amazonía (Fleischer *et al.* 2019); pero, nuevamente, faltan datos de campo y conocimiento sobre el ciclo del fósforo en la Amazonía para corroborar tal resultado (sección 24.5.3).

Así, el camino a seguir para modelizar y evaluar la probabilidad y los mecanismos detrás de un punto de inflexión en la Amazonía pasa primero por una integración más estrecha entre modelos, datos y experimentos de campo. Los datos de campo nos muestran, por ejemplo, que las dinámicas comunitarias (reclutamiento y mortalidad de árboles) juegan un papel clave en el impacto del cambio climático y los extremos climáticos en la Amazonía (sección 24.4) (Esquivel-Muelbert *et al.* 2019, 2020; Hubau *et al.* 2020). Por lo tanto, mejorar la representación de dichas dinámicas de reclutamiento y mortalidad y sus causas impulsoras es una prioridad para la modelización. Otros modelos deberían explorar con más profundidad otros procesos, como por ejemplo el papel de la hidráulica de plantas (Eller *et al.* 2018) y una mayor diversidad funcional de las plantas (Scheiter *et al.* 2013; Sakschewski *et al.* 2016), así como las heterogeneidades a gran escala relacionadas con el clima, la hidrología y la química del suelo. El efecto potencial de la fertilización con CO<sub>2</sub> sobre la fotosíntesis y el uso del agua y la posible limitación de la productividad forestal por los nutrientes del suelo (sección 24.5.3) representa un vacío *casi* completo en los modelos existentes de la vegetación del bosque amazónico debido a la falta de comprensión de los mecanismos que intervienen y de datos de campo. Por último, pero no menos importante, reducir las incertidumbres en las proyecciones de precipitación para la región también sería muy importante para acotar mejor los estudios de modelización sobre puntos de inflexión de la Amazonía.

## 24.7 Conclusiones

La presión de actividades antrópicas intensificadas ha promovido la aparición de nuevos factores estresantes que operan en los bosques amazónicos, así como una intensificación de algunos impulsores ambientales a diferentes escalas espaciales y temporales. Se ha planteado la hipótesis de que el efecto acumulativo de perturbaciones como la deforestación, las sequías y los incendios puede desequilibrar la dinámica natural de estos ecosistemas de importancia mundial debido a la pérdida sistémica de resiliencia forestal. El análisis de la literatura existente realizado en este capítulo ha destacado cinco escenarios diferentes de puntos de inflexión a los que los bosques amazónicos podrían ser sensibles (Figura 24.2), a saber: (1) la precipitación anual entre 1000 mm/año y 1500 mm/año inferida de modelos climáticos globales, (2) la duración de la estación seca de siete meses, inferida de observaciones satelitales de la distribución de la cubierta arbórea, (3) para las tierras bajas de la Amazonía, valores máximos acumulados de déficit hídrico entre 200 mm/año y 350 mm/año, inferidos de modelos climáticos globales; (4) un aumento de 2°C en la temperatura de equilibrio de la Tierra, inferido de un modelo acoplado de clima y vegetación, y (5) el 20-25% de deforestación acumulada de toda la cuenca, inferido de una combinación de cambios ambientales y degradación antropogénica a través de la deforestación. En base a evidencias empíricas, se han propuesto cuatro configuraciones diferentes de ecosistemas, algunas de las cuales podrían ser estados alternativos estables, para los bosques amazónicos si se cruza un punto de inflexión o umbral, que incluyen: (i) un estado de bosque tropical estacionalmente seco de dosel cerrado; (ii) un estado de sabana nativa; (iii) un estado degradado de dosel abierto; y (iv) un estado de bosque secundario de dosel cerrado. Sin embargo, debido a la existencia de nuevas retroalimentaciones asociadas con plantas invasoras y paisajes modificados por humanos, consideramos que el estado degradado abierto y el estado de bosque secundario de dosel cerrado tienen más probabilidades de ocurrir en áreas amplias, particularmente a través del "arco de deforestación". A pesar de ello, evidencias recientes indican que en partes

remotas de la cuenca Amazónica lejos de la frontera agrícola, el estado de sabana nativa podría estar reemplazando bosques inundados estacionalmente perturbados por incendios forestales. Las características ecológicas, incluyendo el crecimiento diferencial de los árboles, el reclutamiento y la supervivencia entre las especies amazónicas, son clave para promover la resistencia de los bosques a las perturbaciones a escala local, así como para recuperarse de ellas. Identificamos tres mecanismos que pueden afectar al riesgo de un punto de inflexión a gran escala debido a la propagación de una muerte regresiva del bosque: (a) la heterogeneidad ambiental y la conectividad entre los bosques a lo largo de la cuenca; (b) la diversidad funcional y la capacidad de adaptación de las especies presentes en los diferentes tipos de bosques; y (c) el efecto incierto del aumento de CO<sub>2</sub> y la limitación de nutrientes. La falta de esta información ecológica para muchas especies amazónicas, la incertidumbre de las posibles retroalimentaciones que operan, así como la necesidad de mejoras adicionales en las proyecciones del cambio climático, dificultan el desarrollo de modelos robustos para anticipar los cambios potenciales que los bosques amazónicos pueden sufrir a corto plazo. El camino a seguir para modelizar y evaluar la probabilidad y los mecanismos detrás de un punto de inflexión amazónico pasa primero por una integración más estrecha entre modelos, datos de observación y/o experimentos de campo. Incluso con modelos en los que no se alcanza un punto de inflexión y teniendo en cuenta la incertidumbre debido a la escasez de datos disponibles, debemos instar a la comunidad internacional dentro y fuera del mundo académico a proteger, mantener y gestionar de forma sostenible la resiliencia de estas entidades complejas y dinámicas que son los bosques amazónicos.

## 24.8 Recomendaciones

- Combinar el análisis de escenarios de cambios ambientales futuros con dinámicas pasadas y presentes puede ayudar a mejorar nuestra comprensión de configuraciones alternativas de ecosistemas.
- Se necesita un marco científico holístico e integrador para evaluar las principales heterogenei-

dades, impulsores y formas de gestionar la resiliencia de los sistemas forestales amazónicos.

- Comprender las heterogeneidades de la Amazonía es clave para evaluar el riesgo de que se llegue a un punto de inflexión a gran escala y para diseñar formas de gestionar la resiliencia del sistema.
- Se necesita un sistema de monitoreo transnacional efectivo para mejorar nuestro conocimiento sobre la dinámica de los diferentes ecosistemas amazónicos (incluidos en un rango más amplio de condiciones ambientales) y su respuesta potencialmente heterogénea a varios tipos de perturbaciones (por ejemplo, extremos climáticos, incendios forestales, deforestación).
- La gestión local de la resiliencia amazónica puede ayudar a reducir el riesgo de llegar a un punto de inflexión. Esto requiere proteger y restaurar la cobertura forestal, la biodiversidad, la agrobiodiversidad y la diversidad cultural, así como controlar el uso del fuego.

## 24.9 Referencias

- Absy ML and Hammen T van der. 1976. Some palaeoecological data from Rondonia, southern part of the Amazon Basin. *Acta Amaz* **6**: 293–9.
- Ainsworth EA and Long SP. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>. *New Phytol* **165**: 351–72.
- 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 AA, Brando PM, Asner GP, and Putz FE. 2015. Landscape fragmentation, severe drought, and the new Amazon forest fire regime. *Ecol Appl* **25**: 1493–505.
- Anderegg WRL, Konings AG, Trugman AT, *et al.* 2018. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature* **561**: 538–41.
- Anderson LO, Neto GR, Cunha AP, *et al.* 2018. Vulnerability of Amazonian forests to repeated droughts. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **373**.
- 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 Lond 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**.
- Araújo I, Marimon BS, Scalón MC, *et al.* 2021. Trees at the Amazonia-Cerrado transition are approaching high temperature thresholds. *Environ Res Lett* **16**: 034047.
- Arroyo-Rodríguez V, Melo FPL, Martínez-Ramos M, *et al.* 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol Rev* **92**: 326–40.
- Bagchi R, Swamy V, Latorre Farfan J, *et al.* 2018. Defaunation increases the spatial clustering of lowland Western Amazonian tree communities (G Durigan, Ed). *J Ecol* **106**: 1470–82.
- Balch JK, Nepstad DC, Curran LM, *et al.* 2011. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. *For Ecol Manage* **261**: 68–77.
- Banks-Leite C, Pardini R, Tambosi LR, *et al.* 2014. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* **345**: 1041–5.
- Barlow J, Lennox GD, Ferreira J, *et al.* 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* **535**: 144–7.
- Barlow J and Peres C a. 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philos Trans R Soc London B* **363**: 1787–94.
- Barreto JR, Berenguer E, Ferreira J *et al.* 2021. Assessing invertebrate herbivory in human-modified tropical forest canopies. *Ecol. Evol.* **11**: 4012–4022. doi:10.1002/ece3.7295.
- 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.
- Berenguer E, Ferreira J, Gardner TA, *et al.* 2014. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Glob. Chang. Biol.* **20**:3713–3726.
- Betts RA, Arnell NW, Boorman PM, *et al.* 2012. Climate change impacts and adaptation: an Earth System view. In: Cornell SE, Prentice IC, House JI, Downy CJ (Eds). *Understanding the Earth System*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Betts RA, Cox PM, Collins M, *et al.* 2004. The role of ecosystem-atmosphere interactions in simulated Amazonian precipitation decrease and forest dieback under global climate warming. *Theor Appl Climatol* **78**: 157–75.
- Brando PM, Balch JK, Nepstad DC, *et al.* 2014. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. *Proc Natl Acad Sci* **111**: 6347–52.
- Brando PM, Nepstad DC, Balch JK, *et al.* 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Glob Chang Biol* **18**: 630–41.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, *et al.* 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344–8.
- Brienen RJW, Caldwell L, Dukesne SV, *et al.* 2020. Forest carbon sink neutralized by pervasive growth-lifespan trade-offs. *Nature Communications* **11** (4241).
- Brum M, Vadeboncoeur MA, Ivanov V, *et al.* 2019. Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest (D Barua,

- Ed). *J Ecol* **107**: 318–33.
- Builes-Jaramillo A and Poveda G. 2018. Conjoint Analysis of Surface and Atmospheric Water Balances in the Andes-Amazon System. *Water Resour Res* **54**: 3472–89.
- Burton C, Kelley DI, Jones CD, *et al.* South American fires and their impacts on ecosystems increase with continued emissions. *Submitt to Clim Resil Sustain*.
- Bush MB, Oliveira PE De, Colinvaux PA, *et al.* 2004. Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersheds. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **214**: 359–93.
- Chai Y, Martins G, Nobre C, *et al.* 2021. Constraining Amazonian land surface temperature sensitivity to precipitation and the probability of forest dieback. *npj Clim Atmos Sci* **4**: 6.
- Chazdon RL, Broadbent EN, Rozendaal DMA, *et al.* 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci Adv* **2**: e1501639.
- Christoffersen BO, Gloor M, Fauset S, *et al.* 2016. Linking hydraulic traits to tropical forest function in a size-structured and trait-driven model (TFS v.1-Hydro). *Geosci Model Dev* **9**: 4227–55.
- Ciemer C, Boers N, Hirota M, *et al.* 2019. Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall. *Nat Geosci* **12**: 174–9.
- Cochrane MA. 2003. Fire science for rainforests. *Nature* **421**: 913–9.
- Cochrane MA, Alencar A, Schulze MD, *et al.* 1999. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science* **284**: 1832–5.
- Cochrane MA and Barber CP. 2009. Climate change, human land use and future fires in the Amazon. *Glob Chang Biol* **15**: 601–12.
- Cochrane MA and Schulze MD. 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the Eastern Amazon: effects on forest structure, biomass, and species composition. : 2–16.
- Coelho de Souza F, Dexter KG, Phillips OL, *et al.* 2019. Evolutionary diversity is associated with wood productivity in Amazonian forests. *Nat Ecol Evol* **3**: 1754–61.
- Cole LES, Bhagwat SA, and Willis KJ. 2014. Recovery and resilience of tropical forests after disturbance. *Nat Commun* **5**: 1–7.
- 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.
- Cox PM, Betts R a., Collins M, *et al.* 2004. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. *Theor Appl Climatol* **78**: 137–56.
- Cox PM, Betts RA, Jones CD, *et al.* 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* **408**: 184–7.
- Cramer W, Bondeau A, Woodward FI, *et al.* 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Glob Chang Biol* **7**: 357–73.
- Cubiña A and Aide TM. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* **33**: 260–7.
- D'Apolito C, Absy ML, and Latrubesse EM. 2013. The Hill of Six Lakes revisited: New data and re-evaluation of a key Pleistocene Amazon site. *Quat Sci Rev* **76**: 140–55.
- DaCosta 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.
- Davidson EA, Araújo AC de, Artaxo P, *et al.* 2012. The Amazon basin in transition. *Nature* **481**: 321–8.
- DeAngelis DM, Post WM, and Travis CC. 1986. Positive feedback in natural systems. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Dexter KG, Pennington RT, Oliveira-Filho AT, *et al.* 2018. Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. *Front Ecol Evol* **6**: 1–7.
- Eller CB, Rowland L, Mencuccini M, *et al.* 2020. Stomatal optimization based on xylem hydraulics (SOX) improves land surface model simulation of vegetation responses to climate. *New Phytol* **226**: 1622–37.
- Eller CB, Rowland L, Oliveira RS, *et al.* 2018. Modelling tropical forest responses to drought and El Niño with a stomatal optimization model based on xylem hydraulics. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **373**: 20170315.
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, *et al.* 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front Ecol Environ* **1**: 488–94.
- Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, *et al.* 2016. Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography (Cop)* **40**: 618–29.
- Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, *et al.* 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Glob Chang Biol* **25**.
- Esquivel-Muelbert A, Galbraith D, Dexter KG, *et al.* 2017. Biogeographic distributions of neotropical trees reflect their directly measured drought tolerances. *Sci Rep* **7**: 8334.
- Esquivel-Muelbert A, Phillips OL, Brienen RJW, *et al.* 2020. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. *Nat Commun* **11**.
- Esteban EJJ, 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.
- Fauset S, Johnson MO, Gloor M, *et al.* 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nat Commun* **6**: 6857.
- Feldpausch TR, Phillips OL, Brienen RJW, *et al.* 2016. Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochem Cycles* **30**: 964–82.
- Fernandes Neto JG, Costa FRC, Williamson GB, and Mesquita RCG. 2019. Alternative functional trajectories along succession after different land uses in central Amazonia. *J Appl Ecol* **56**: 2472–81.
- Fischer R, Bohn F, Dantas de Paula M, *et al.* 2016. Lessons learned from applying a forest gap model to understand ecosystem and carbon dynamics of complex tropical forests. *Ecol Modell* **326**: 124–33.
- Fisher RA and Koven CD. 2020. Perspectives on the Future of Land Surface Models and the Challenges of Representing Complex Terrestrial Systems. *J Adv Model Earth Syst* **12**.
- Fleischer K, Rammig A, Kauwe MG De, *et al.* 2019. Amazon forest

- response to CO<sub>2</sub> fertilization dependent on plant phosphorus acquisition. *Nat Geosci* **12**: 736–41.
- Flores BM. 2016. Resilience of Amazonian forests - the role of fire, flooding and climate.
- Flores BM, Fagoaga R, Nelson BW, and Holmgren M. 2016. Repeated fires trap Amazonian blackwater floodplains in an open vegetation state. *J Appl Ecol* **53**: 1597–603.
- Flores BM and Holmgren M. 2021. White-Sand Savannas Expand at the Core of the Amazon After Forest Wildfires. *Ecosystems*.
- Flores BM, Holmgren M, Xu C, *et al.* 2017. Floodplains as an Achilles' heel of Amazonian forest resilience. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 4442–6.
- Flores BM, Staal A, Jakovac CC, *et al.* 2020. Soil erosion as a resilience drain in disturbed tropical forests. *Plant Soil* **450**: 11–25.
- Funk C, Peterson P, Landsfeld M, *et al.* 2015. The climate hazards infrared precipitation with stations—a new environmental record for monitoring extremes. *Sci Data* **2**: 150066.
- Fyllas NM, Gloor E, Mercado LM, *et al.* 2014. Analysing Amazonian forest productivity using a new individual and trait-based model (TFS v.1). *Geosci Model Dev* **7**: 1251–69.
- Gimeno TE, Crous KY, Cooke J, *et al.* 2016. Conserved stomatal behaviour under elevated CO<sub>2</sub> and varying water availability in a mature woodland (D Whitehead, Ed). *Funct Ecol* **30**: 700–9.
- Gloor M, Brienen RJW, Galbraith D, *et al.* 2013. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophys Res Lett* **40**: 1729–33.
- Good P, Jones C, Lowe J, *et al.* 2013. Comparing tropical forest projections from two generations of hadley centre earth system models, HadGEM2-ES and HadCM3LC. *J Clim* **26**: 495–511.
- Good P, Lowe JA, Collins M, and Moufouma-Okia W. 2008. An objective tropical Atlantic sea surface temperature gradient index for studies of south Amazon dry-season climate variability and change. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **363**: 1761–6.
- Gordon C, Cooper C, Senior CA, *et al.* 2000. The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transports in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments. *Clim Dyn* **16**: 147–68.
- Hammen T van der and Absy ML. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **109**: 247–61.
- Harris PP, Huntingford C, and Cox PM. 2008. Amazon Basin climate under global warming: The role of the sea surface temperature. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **363**: 1753–9.
- Harris I, Osborn TJ, Jones P, and Lister D. 2020. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. *Sci Data* **7**.
- Heinrich VHA, Dalagnol R, Cassol HLG, *et al.* 2020. Large carbon sink potential of Amazonian Secondary Forests to mitigate climate change. *Nat Commun*.
- Hickler T, Smith B, Prentice IC, *et al.* 2008. CO<sub>2</sub> fertilization in temperate FACE experiments not representative of boreal and tropical forests. *Glob Chang Biol* **14**: 1531–42.
- Higgins SI and Scheiter S. 2012. Atmospheric CO<sub>2</sub> forces abrupt vegetation shifts locally, but not globally. *Nature* **488**: 209–12.
- Hirota M, Holmgren M, Nes EH Van, and Scheffer M. 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* **334**: 232–5.
- Hoffmann WA, Lucatelli VMPC, Silva FJ, *et al.* 2004. Impact of the invasive alien grass *Melinis minutiflora* at the savanna-forest ecotone in the Brazilian Cerrado. *Divers Distrib* **10**: 99–103.
- Hofhansl F, Andersen KM, Fleischer K, *et al.* 2016. Amazon forest ecosystem responses to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and alterations in nutrient availability: Filling the gaps with model-experiment integration. *Front Earth Sci* **4**: 1–9.
- Holling CS. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **4**: 1–23.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Steege H ter, *et al.* 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* **330**: 927–31.
- Hubau W, Lewis SL, Phillips OL, *et al.* 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature* **579**: 80–7.
- Huntingford C, Zelazowski P, Galbraith D, *et al.* 2013. Simulated resilience of tropical rainforests to CO<sub>2</sub>-induced climate change. *Nat Geosci* **6**: 268–73.
- INPE & EMBRAPA. Avaliação da dinâmica do uso e cobertura da terra no período de 10 anos nas áreas desflorestadas da Amazônia legal Brasileira. Report TerraClass 2016
- Jakovac CC, Dutrieux LP, Siti L, *et al.* 2017. Spatial and temporal dynamics of shifting cultivation in the middle-Amazonas river: Expansion and intensification. *PLoS One* **12**: 1–15.
- Jakovac CC, Junqueira AB, Crouzeilles R, *et al.* 2021. The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biol Rev*: brv.12694.
- Jakovac CC, Peña-Claros M, Kuyper TW, and Bongers F. 2015. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *J Ecol* **103**: 67–77.
- Janssen T, Fleischer K, Luyssaert S, *et al.* 2020a. Drought resistance increases from the individual to the ecosystem level in highly diverse Neotropical rainforest: A meta-analysis of leaf, tree and ecosystem responses to drought. *Biogeosciences* **17**: 2621–45.
- Janssen TAJ, Hölttä T, Fleischer K, *et al.* 2020b. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant Cell Environ* **43**: 965–80.
- Jiang M, Medlyn BE, Drake JE, *et al.* 2020. The fate of carbon in a mature forest under carbon dioxide enrichment. *Nature* **580**: 227–31.
- Jiménez-Muñoz JC, Mattar C, Barichivich J, *et al.* 2016. Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015–2016. *Sci Rep* **6**: 33130.
- Jiménez-Muñoz JC, Sobrino JA, Mattar C, and Malhi Y. 2013. Spatial and temporal patterns of the recent warming of the Amazon forest. *J Geophys Res Atmos*.
- Jones C, Lowe J, Liddicoat S, and Betts R. 2009. Committed terrestrial ecosystem changes due to climate change. *Nat Geosci* **2**: 484–7.

- Jupp TE, Cox PM, Rammig A, *et al.* 2010. Development of probability density functions for future South American rainfall. *New Phytol* **187**: 682–93.
- Kauwe MG, Medlyn BE, Zaehle S, *et al.* 2013. Forest water use and water use efficiency at elevated CO<sub>2</sub>: A model-data inter-comparison at two contrasting temperate forest FACE sites. *Glob Chang Biol* **19**: 1759–79.
- Kooperman GJ, Chen Y, Hoffman FM, *et al.* 2018. Forest response to rising CO<sub>2</sub> drives zonally asymmetric rainfall change over tropical land. *Nat Clim Chang* **8**: 434–40.
- Langan L, Higgins SI, and Scheiter S. 2017. Climate-biomes, pedo-biomes or pyro-biomes: which world view explains the tropical forest–savanna boundary in South America? *J Biogeogr* **44**: 2319–30.
- Lapola DM. 2018. Bytes and boots to understand the future of the Amazon forest. *New Phytol* **219**: 845–7.
- Lapola DM, Oyama MD, and Nobre CA. 2009. Exploring the range of climate biome projections for tropical South America: The role of CO<sub>2</sub> fertilization and seasonality. *Global Biogeochem Cycles* **23**: 1–16.
- Laurance SGW, Stouffer PC, and Laurance WF. 2004. Effects of road clearings on movement patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conserv Biol* **18**: 1099–109.
- 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.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, *et al.* 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* **355**: 925–31.
- Levis C, Flores BM, Mazzochini GG, *et al.* 2020. Help restore Brazil's governance of globally important ecosystem services. *Nat Ecol Evol* **4**: 172–3.
- Levis C, Flores BM, Moreira PA, *et al.* 2018. How People Domesticated Amazonian Forests. *Front Ecol Evol* **5**.
- Lombardo U, McMichael C, and Kazuo Tamanaha E. 2018. Mapping pre-Columbian land use in Amazonia. *Past Glob Chang Mag* **26**: 14–5.
- 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.
- Longo M, Saatchi S, Keller M, *et al.* 2020. Impacts of Degradation on Water, Energy, and Carbon Cycling of the Amazon Tropical Forests. *J Geophys Res Biogeosciences* **125**.
- Loughlin NJD, Gosling WD, Mothes P, and Montoya E. 2018. Ecological consequences of post-Columbian indigenous depopulation in the Andean–Amazonian corridor. *Nat Ecol Evol* **2**: 1233–6.
- Lovejoy TE and Nobre C. 2019. Amazon tipping point: Last chance for action. *Sci Adv* **5**: eaba2949.
- Lundberg J and Moberg F. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* **6**: 87–98.
- Magrin G, Marengo J, Boulanger J-P, *et al.* 2014. Central and South America. In: Barros V, Field C, Dokken D, *et al.* (Eds). Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, NY, USA: Cambridge University Press.
- Maia V, Santos A, Aguiar-Campos N de, *et al.* 2021. Climate and soil mediate the effects of liana density on forest dynamics. *Biotropica* **53**: 509–5019.
- Malhi Y, Aragão LEOC, Galbraith D, *et al.* 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced die-back of the Amazon rainforest. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**: 20610–5.
- MAPBIOMAS. 2020. Mapbiomas Amazonia. <https://amazonia.mapbiomas.org/en>. Viewed 28 Apr 2021.
- Marengo JA, Tomasella J, Soares WR, *et al.* 2011. Extreme climatic events in the Amazon basin. *Theor Appl Climatol* **107**: 73–85.
- Mayle FE and Beerling DJ. 2004. Late Quaternary changes in Amazonian ecosystems and their implications for global carbon cycling. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **214**: 11–25.
- Mayle FE, Burbridge R, and Killeen TJ. 2000. Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science* **290**: 2291–4.
- Mayle FE and Power MJ. 2008. Impact of a drier Early-Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **363**: 1829–38.
- Medina-Vega JA, Bongers F, Poorter L, *et al.* 2021. Lianas have more acquisitive traits than trees in a dry but not in a wet forest. *J Ecol*: 1–18.
- Mesquita RDCG, Massoca PEDS, Jakovac CC, *et al.* 2015. Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *Bioscience* **65**: 849–61.
- Montoya E, Keen HF, Luzuriaga CX, and Gosling WD. 2018. Long-term vegetation dynamics in a megadiverse hotspot: The ice-age record of a pre-montane forest of central Ecuador. *Front Plant Sci* **9**: 1–14.
- Montoya E, Pedra-Méndez J, García-Falcó E, *et al.* 2019. Long-term vegetation dynamics of a tropical megadelta: Mid-Holocene palaeoecology of the Orinoco Delta (NE Venezuela). *Quat Sci Rev* **221**.
- Montoya E, Rull V, and Nogué S. 2011. Early human occupation and land use changes near the boundary of the Orinoco and the Amazon basins (SE Venezuela): Palynological evidence from El Paují record. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **310**: 413–26.
- Nanni AS, Sloan S, Aide TM, *et al.* 2019. The neotropical reforestation hotspots: A biophysical and socioeconomic typology of contemporary forest expansion. *Glob Environ Chang* **54**: 148–59.
- Nepstad DC, Carvalho CR de, Davidson EA, *et al.* 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* **372**: 666–9.
- Nepstad DC, Tohver IM, Ray D, *et al.* 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology* **88**: 2259–69.
- Nobre CA, Sampaio G, Borma LS, *et al.* 2016. Land-use and climate change risks in the amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**.

- Nobre CA, Sellers PJ, and Shukla J. 1991. Amazonian Deforestation and Regional Climate Change. *J Clim* **4**: 957–88.
- Norby RJ, Kauwe MG De, Domingues TF, *et al.* 2016. Model – data synthesis for the next generation of forest free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) experiments. *New Phytol* **209**: 17–28.
- Norby RJ, Warren JM, Iversen CM, *et al.* 2010. CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proc Natl Acad Sci U S A* **107**: 19368–73.
- 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.
- Oliveira RS, Eller CB, Barros F de V., *et al.* 2021. Linking plant hydraulics and the fast-slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytol*.
- Oyama MD and Nobre CA. 2003. A new climate-vegetation equilibrium state for tropical South America. *Geophys Res Lett* **30**.
- Parrotta JA, Wildburger C and Mansourian S. 2012. Understanding Relationships between Biodiversity, Carbon, Forests and People: The Key to Achieving REDD + Objectives. A Global Assessment Report. Vienna, Austria: International Union of Forest Research Organizations (IUFRO) doi:1016-3263.
- Perz SG and Skole DL. 2003. Secondary forest expansion in the Brazilian amazon and the refinement of forest transition theory. *Soc Nat Resour* **16**: 277–94.
- 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.
- Poorter L, Bongers F, Aide TM, *et al.* 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* **530**: 211–4.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, *et al.* 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytol* **185**: 481–92.
- Poorter L, Sande MT van der, Thompson J, *et al.* 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Glob Ecol Biogeogr* **24**: 1314–28.
- Posth, C. *et al.* Reconstructing the Deep Population History of Central and South America. *Cell* **175**, 1185–1197.e22 (2018).
- Prance GT. 1996. The islands in Amazonia. *Philos Trans R Soc London B* **351**: 823–33.
- Putz FE and Redfor KH. 2010. The Importance of Defining ‘Forest’: Tropical Forest Degradation, Deforestation, Long-term Phase Shifts, and Further Transitions. *Biotropica* **42**(13): 10–20. doi:10.1111/j.1744-7429.2009.00567.x.
- 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.
- RAISG. 2020. Amazonian Network of Georeferenced Socio-Environmental Information <https://www.amazoniasocioambiental.org/en/>. Viewed
- Rajão R, Soares-Filho B, Nunes F, *et al.* 2020. The rotten apples of Brazil’s agribusiness. *Science* **369**: 246–8.
- Rammig A, Jupp T, Thonicke K, *et al.* 2010. Estimating the risk of Amazonian forest dieback. *New Phytol* **187**: 694–706.
- Roeder M, Hölscher D, and Ferraz IDK. 2010. Liana regeneration in secondary and primary forests of central Amazonia. *Plant Ecol Divers* **3**: 165–74.
- 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.
- Rozendaal DMA, Bongers F, Aide TM, *et al.* 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Sci Adv* **5**: eaau3114.
- Rull V, Montoya E, Vegas-Vilarrúbia T, and Ballesteros T. 2015. New insights on palaeofires and savannisation in northern South America. *Quat Sci Rev* **122**: 158–65.
- Sakschewski B, Bloh W Von, Boit A, *et al.* 2016. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nat Clim Chang* **6**: 1032–6.
- Sakschewski B, Bloh W von, Drüke M, *et al.* 2020. Variable tree rooting strategies improve tropical productivity and evapotranspiration in a dynamic global vegetation model. *Biogeosciences*.
- Sampaio G, Nobre C, Costa MH, *et al.* 2007. Regional climate change over eastern Amazonia caused by pasture and soybean cropland expansion. *Geophys Res Lett* **34**: 1–7.
- Sampaio G, Shimizu M, Guimarães-Júnior C, *et al.* 2020. CO<sub>2</sub> fertilization effect can cause rainfall decrease as strong as large-scale deforestation in the Amazon. *Biogeosciences Discuss*: 1–21.
- Sande MT van der, Gosling W, Correa-Metrio A, *et al.* 2019. A 7000-year history of changing plant trait composition in an Amazonian landscape; the role of humans and climate. *Ecol Lett* **22**: 925–35.
- Sato H, Ito A, Ito A, *et al.* 2015. Current status and future of land surface models. *Soil Sci Plant Nutr* **61**: 34–47.
- Schaphoff S, Lucht W, Gerten D, *et al.* 2006. Terrestrial biosphere carbon storage under alternative climate projections. *Clim Change* **74**: 97–122.
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, *et al.* 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **413**: 591–6.
- Scheffer M, Carpenter SR, Lenton TM, *et al.* 2012. Anticipating critical transitions. *Science* **338**: 344–8.
- Scheiter S, Langan L, and Higgins SI. 2013. Next-generation dynamic global vegetation models: Learning from community ecology. *New Phytol* **198**: 957–69.
- Schnitzer SA and Bongers F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends Ecol Evol* **17**: 223–30.
- Schwartz NB, Aide TM, Graesser J, *et al.* 2020. Reversals of Reforestation Across Latin America Limit Climate Mitigation Potential of Tropical Forests. *Front For Glob Chang* **3**: 1–10.
- Sellar AA, Jones CG, Mulcahy JP, *et al.* 2019. UKESM1: Description and Evaluation of the U.K. Earth System Model. *J Adv Model Earth Syst* **11**.
- Silva CVJ, Aragão LEOC, Barlow J, *et al.* 2018. Drought-induced Amazonian wildfires instigate a decadal-scale disruption

- of forest carbon dynamics. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **373**: 20180043.
- Silva de Miranda PL, Oliveira-Filho AT, Pennington RT, *et al.* 2018. Using tree species inventories to map biomes and assess their climatic overlaps in lowland tropical South America. *Glob Ecol Biogeogr* **27**: 899–912.
- Silvério D V, Brando PM, Balch JK, *et al.* 2013. Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of a neotropical forest by native cerrado and exotic pasture grasses. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **368**: 20120427.
- Sitch S, Huntingford C, Gedney N, *et al.* 2008. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). *Glob Chang Biol* **14**: 2015–39.
- Smith R and Mayle FE. 2018. Impact of mid- to late Holocene precipitation changes on vegetation across lowland tropical South America: A paleo-data synthesis. *Quaternary Res* **89**: 1–22.
- 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.
- Spracklen D V., Arnold SR, and Taylor CM. 2012. Observations of increased tropical rainfall preceded by air passage over forests. *Nature* **489**: 282–5.
- Staal A, Flores BM, Aguiar APD, *et al.* 2020. Feedback between drought and deforestation in the Amazon. *Environ Res Lett* **15**: 44024.
- Staal A, Tuinenburg OA, Bosmans JHC, *et al.* 2018. Forest-rainfall cascades buffer against drought across the Amazon. *Nat Clim Chang* **8**: 539–43.
- Staver AC, Archibald S, and Levin SA. 2011. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* **334**: 230–2.
- Staver AC, Brando PM, Barlow J, *et al.* 2020. Thinner bark increases sensitivity of wetter Amazonian tropical forests to fire. *Ecol Lett* **23**: 99–106.
- Steege H Ter, Pitman NCA, Killeen TJ, *et al.* 2015. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. *Sci Adv* **1**: 9–11.
- Steege H ter, Pitman NCA, Sabatier D, *et al.* 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* **342**: 1243092–1243092.
- Strogatz SH. 2015. Nonlinear dynamics and chaos with applications to physics, biology, chemistry and engineering. Boulder: Westview Press.
- Sullivan MJP, Lewis SL, Affum-Baffoe K, *et al.* 2020. Long-term thermal sensitivity of earth's tropical forests. *Science* **368**: 869–74.
- Ter-Steege H, Prado PI, Lima RAF de, *et al.* 2020. Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Sci Rep* **10**: 10130.
- Turner MG, Baker WL, Peterson CJ, and Peet RK. 1998. Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* **1**: 511–23.
- Turner BL, Brenes-Arguedas T, and Condit R. 2018. Pervasive phosphorus limitation of tree species but not communities in tropical forests. *Nature* **555**: 367–70.
- Tymen B, Réjou-Méchain M, Dalling JW, *et al.* 2016. Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. *J Ecol* **104**: 149–59.
- Urrego DH, Bush MB, and Silman MR. 2010. A long history of cloud and forest migration from Lake Consuelo, Peru. *Quat Res* **73**: 364–73.
- Van-Nes EH, Arani BMS, Staal A, *et al.* 2016. What do you mean, tipping point? *Trends Ecol Evol* **31**: 902–4.
- Van-Nes EH, Staal A, Hantson S, *et al.* 2018. Fire forbids fifty-fifty forest. *PLoS One* **13**: 12–7.
- Veldman JW. 2016. Clarifying the confusion: old-growth savannahs and tropical ecosystem degradation. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **371**: 20150306.
- Veldman JW and Putz FE. 2011. Grass-dominated vegetation, not species-diverse natural savanna, replaces degraded tropical forests on the southern edge of the Amazon Basin. *Biol Conserv* **144**: 1419–29.
- Venticinque E, Forsberg B, Barthem R, *et al.* 2016. An explicit GIS-based river basin framework for aquatic ecosystem conservation in the Amazon [https://knbn.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp\\_computing.6.1](https://knbn.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp_computing.6.1). Viewed
- Vieira ICG, Gardner T, Ferreira J, *et al.* 2014. Challenges of governing second-growth forests: A case study from the Brazilian Amazonian state of Pará. *Forests* **5**: 1737–52.
- Walker B, Kinzig A, and Langridge J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* **2**: 95–113.
- 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.
- Wang Y, Ziv G, Adami M, *et al.* 2020. Upturn in secondary forest clearing buffers primary forest loss in the Brazilian Amazon. *Nat Sustain* **3**: 290–5.
- White A, Cannell MGR, and Friend AD. 1999. Climate change impacts on ecosystems and the terrestrial carbon sink: A new assessment. *Glob Environ Chang* **9**.
- Wieland LM, Mesquita RCG, Bobrowiec PED, *et al.* 2011. Seed rain and advance regeneration in secondary succession in the Brazilian Amazon. *Trop Conserv Sci* **4**: 300–16.
- Wolfe BT, Sperry JS, and Kursar TA. 2016. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. *New Phytol* **212**: 1007–18.
- Xu X, Jia G, Zhang X, *et al.* 2020. Climate regime shift and forest loss amplify fire in Amazonian forests. *Glob Chang Biol* **26**: 5874–85.
- Xu X, Medvigy D, Powers JS, *et al.* 2016. Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *New Phytol* **212**.
- Zarin DJ, Davidson EA, Brondizio E, *et al.* 2005. Legacy of fire slows carbon accumulation in Amazonian forest regrowth. *Front Ecol Environ* **3**: 365–9.
- Zelazowski P, Malhi Y, Huntingford C, *et al.* 2011. Changes in the potential distribution of humid tropical forests on a warmer planet. In: *Philosophical Transactions of the Royal*

Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences.

- Zemp DC, Schleussner C-F, Barbosa HMJ, et al. 2014. On the importance of cascading moisture recycling in South America. *Atmos Chem Phys* 14: 13337–59.
- Zemp DC, Schleussner C-F, Barbosa HMJ, et al. 2017. Self-amplified Amazon forest loss due to vegetation-atmosphere feedbacks. *Nat Commun* 8: 1–10.
- Zeppetello LRV, Luke's LA, Spector JT, et al. 2020. Large scale tropical deforestation drives extreme warming. *Environ Res Lett* 15.
- Zuleta D, Duque A, Cardenas D, et al. 2017. Drought-induced mortality patterns and rapid biomass recovery in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Ecology*.

CONTACT INFORMATION

**SPA Technical-Scientific Secretariat New York**  
475 Riverside Drive, Suite 530  
New York NY 10115  
USA  
+1 (212) 870-3920  
[spa@unsdsn.org](mailto:spa@unsdsn.org)

**SPA Technical-Scientific Secretariat South America**  
Av. Ironman Victor Garrido, 623  
São José dos Campos – São Paulo  
Brazil  
[spasouthamerica@unsdsn.org](mailto:spasouthamerica@unsdsn.org)

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