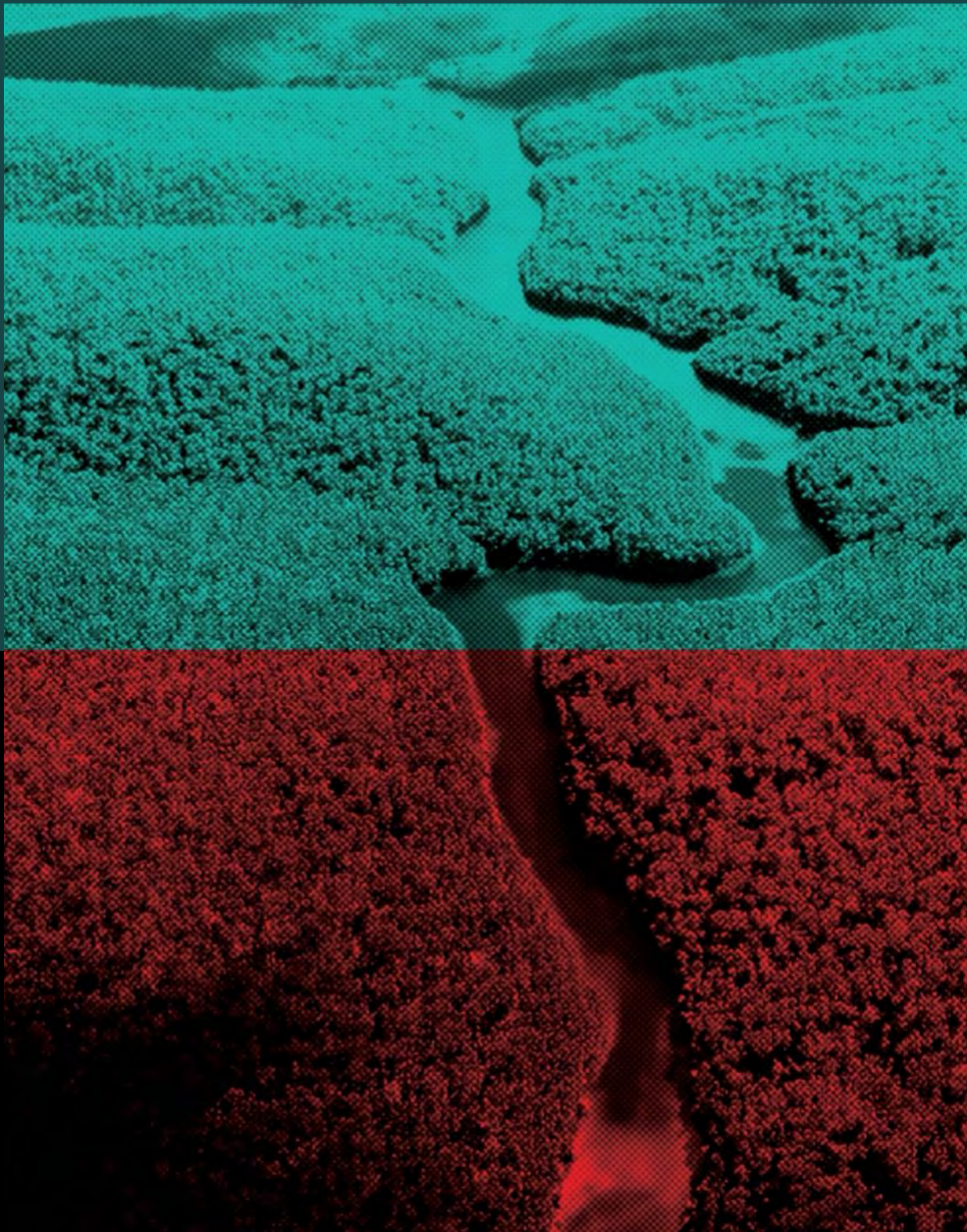


# Panel de Ciencia por la Amazonía

## Informe de evaluación de Amazonía 2021

PARTE I



Science Panel for the Amazon



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

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

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

Informe de evaluación de Amazonía 2021, Derechos de autor ©2022, Panel Científico por la Amazonía. Traducido del inglés al español por iTranslate, con el generoso apoyo del Banco Mundial. Este informe se publica bajo una licencia Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional (CC BY-NC-SA 4.0). ISBN: 978-1-7348080-4-9

### Cita sugerida (Informe Completo)

Panel Científico por la Amazonía. 2021. Informe de evaluación de Amazonía 2021. Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible en [www.laamazoniaquequeremos.org](http://www.laamazoniaquequeremos.org). DOI: 10.55161/RFFA7697

### Cita sugerida (Capítulos Individuos)

#### Capítulo 1

Val P, Figueiredo J, Melo G, Flantua SGA, Quesada CA, Fan Y, Albert JS, Guayasamin JM, Hoorn C 2021. Capítulo 1: Historia Geológica y Geodiversidad de la Amazonía. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazoniaquequeremos.org/pca-publicaciones>. DOI: 10.55161/AZXE7407

#### Capítulo 2

Guayasamin JM, Ribas CC, Carnaval AC, Carrillo JD, Hoorn C, Lohmann LG, Riff D, Ulloa Ulloa C, Albert JS. 2021. Capítulo 6: Ciclos Biogeoquímicos de la Amazonía. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al

español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia quequeremos.org/pca-publicaciones>. DOI: 10.55161/CXQB5887

### Capítulo 3

Zapata-Ríos G, Andreazzi CS, Carnaval AC, Doria CRC, Duponchelle F, Flecker A, Guayasamín JM, Heilpern S, Jenkins CN, Maldonado C, Meneghelli D, Miranda G, Moraes R M, Silman M, Silveira MAPA, Tabet G, Trujillo F, Ulloa Ulloa C, Arieira J. 2021. Capítulo 3: Diversidad Biológica y Redes Ecológicas en la Amazonía. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cui N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia quequeremos.org/pca-publicaciones/>. DOI: 10.55161/TRZS3877

### Capítulo 4

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

### Capítulo 5

Costa MH, Borma LS, Espinoza JC, Macedo M, Marengo JA, Marra DM, Ometto JP, Gatti LV. 2021. Capítulo 5: El Sistema Físico Hidroclimático de la Amazonía. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza 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, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia quequeremos.org/pca-publicaciones/>. DOI: 10.55161/FAAQ6494

### Capítulo 6

Malhi Y, Melack J, Gatti LV, Ometto J, Kesselmeier J, Wolff S, Aragão LEO, Costa M, Saleska S, Pangala SR, Basso LS, Rizzo L, Araújo AC, Restrepo-Coupe N, Junior CHLS. 2021. Capítulo 6: Ciclos Biogeoquímicos de la Amazonía. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza 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, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia quequeremos.org/pca-publicaciones>. DOI: 10.55161/FRJG1833

### Cross Capítulo 1

Gatti LV, Melack J, Basso LS, Restrepo-Coupe N, Aguiar AP, Pangala S, Saleska SR, Aragão L, Phillips OL, Armenteras D 2021. Capítulo transversal: El presupuesto de carbono de la Amazonía. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza 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, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi

Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones/>. DOI: 10.55161/XRVW6896

### Capítulo 7

Costa MH, Borma L, Brando PM, Marengo JA, Saleska SR, Gatti LV. 2021. Capítulo 7: Ciclos Biogeofísicos: Reciclaje de Agua, Regulación Climática. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodríguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones/>. DOI: 10.55161/BHKM6857

### Capítulo 8

Neves EG, Furquim LP, Levis C, Rocha BC, Watling JG, Almeida FO, Betancourt C.J, Junqueira AB, Moraes CP, Morcote-Ríos G, Shock MP, Tamanaha EK. 2021. Capítulo 8 Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodríguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de [https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones](https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones/). DOI: 10.55161/QPBR5261

### Capítulo 9

Cuvi N, Guiteras Mombiola A, Lehm Ardaya Z. 2021. Capítulo 9: Pueblos de la Amazonía y Colonización Europea (siglos XVI-XVIII). En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodríguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de [https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones](https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones/). DOI: 10.55161/OTS02776

### Capítulo 10

Athayde S, Shepard G, Cardoso TM, van der Voort H, Zent S, Rosero-Peña M, Zambrano AA, Suruí G, Larrea-Alcázar DM. 2021. Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónico. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodríguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de [https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones](https://www.laamazonia.quequeremos.org/pca-publicaciones/). DOI: 10.55161/OGJJ8518

### Capítulo 11

Larrea-Alcázar DM, Cuvi N, Valentim JF, Diaz L, Vidal S, Palacio G. 2021. Capítulo 11: Impulsores económicos en la Amazonía después de la colonización europea desde el siglo XIX hasta mediados del siglo XX (década de 1970). En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodríguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira

J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia quequeremos.org/pca-publicaciones>. DOI: 10.55161/KVYF6915

### **Capítulo 12**

van der Voort H, Rodríguez Alza C, Swanson TD, Crevels M. 2021. Capítulo 12: Lenguas Amazónicas: Dimensiones de la diversidad. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodríguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia quequeremos.org/pca-publicaciones>. DOI: 10.55161/QGRG8726

### **Capítulo 13**

Rosero-Peña MC. 2021. Capítulo 13: Presencia africana en la Amazonía: Un vistazo. 2021. En: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodríguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Informe de evaluación de Amazonía 2021. Traducido del inglés al español por iTranslate. United Nations Sustainable Development Solutions Network, New York, USA. Disponible de <https://www.laamazonia quequeremos.org/pca-publicaciones>. DOI: 10.55161/BOYU8465

## Parte I

# La Amazonía como Entidad Regional del Sistema Terrestre

## Índice

Capítulo 1: Historia Geológica y Geodiversidad de la Amazonía

Capítulo 2: Evolución de la biodiversidad Amazónica

Capítulo 3: Diversidad Biológica y Redes Ecológicas en la Amazonía

Capítulo 4: Biodiversidad y Funcionamiento Ecológico en la Amazonía

Capítulo 5: El sistema hidroclimático físico de la Amazonía

Capítulo 6: Ciclos Biogeoquímicos de la Amazonía

Capítulo Transversal 1: El presupuesto de carbono de la Amazonía

Capítulo 7: Ciclos biogeofísicos: Reciclaje de Agua, Regulación Climática

Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

Capítulo 9: Pueblos de la Amazonía y Colonización Europea (siglos XVI – XVIII)

Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas Amazónicos

Capítulo 11: Impulsores económicos en la Amazonía después de la colonización europea desde el siglo XIX hasta mediados del siglo XX (década de 1970)

Capítulo 12: Lenguas Amazónicas: Dimensiones de la diversidad

Capítulo 13: Presencia Africana en la Amazonía: Un Vistazo

## PREFACIO

*El Informe de Evaluación de la Amazonía* es una maravilla de logro y colaboración científicos. Sobre todo, es el resultado de la profunda dedicación de más de 200 científicos de las naciones de la cuenca del Amazonas al bienestar de los pueblos y la biodiversidad de esta parte singular del mundo. La Amazonía merece todos los superlativos que se le presenten: única, insustituible, mega-diversa, invaluable y gravemente amenazada. El Panel Científico por la Amazonía no solo nos ha brindado el retrato científico más completo y apremiante de la Amazonía jamás producido, sino que también ha brindado una hoja de ruta para la supervivencia y la prosperidad de la Amazonía. Nos muestran, en definitiva, el camino hacia la Amazonía que Queremos.

Mi colega Emma Torres y yo, y nuestros colegas de la Red de Soluciones para el Desarrollo Sostenible (SDSN) de las Naciones Unidas, estamos profundamente agradecidos y en deuda con los científicos-autores de este volumen por el profundo cuidado, el conocimiento científico y la dedicación que entregaron a este volumen notable. Cuando Emma y yo ayudamos a lanzar el Panel Científico por la Amazonía hace más de un año, en medio de la pandemia del COVID-19, imaginamos que los principales científicos de la región producirían un informe político para establecer pautas para el desarrollo sostenible de la Amazonía. Los científicos, por supuesto, produjeron aquello, pero también produjeron algo mucho más grande. Entregaron una obra magna, una narrativa contundente que comienza con la geología antigua y formativa de la cuenca del Amazonas y que nos trae al presente, con poderosas propuestas de políticas para una nueva bioeconomía amazónica basada en una Visión Amazonía Viva que “apunta a transformar el sistema económico 'ciego a la vida' en uno 'centrado en la vida'.

A lo largo del camino, incluyen una deslumbrante variedad de temas para garantizar un tratamiento integral de la Amazonía desde todas las perspectivas importantes, incluida la Amazonía como una "entidad regional del Sistema de la Tierra," los "cambios antropogénicos en la Amazonía," incluida la deforestación, y el “espacio de soluciones” de vías sostenibles para la cuenca amazónica. Las soluciones incluyen estrategias de bioeconomía, protección de tierras indígenas, restauración de tierras degradadas y relaciones sostenibles más sólidas entre la selva amazónica y las ciudades amazónicas.

Se debe enfatizar tanto la urgencia como el carácter oportuno del informe. La urgencia es evidente a partir del mensaje científico central del estudio: los ecosistemas de la Amazonía no solo son invaluable, sino que también están gravemente en peligro. Debido a la deforestación y la degradación de la tierra en el pasado, la Amazonía bien puede estar cerca de un punto de inflexión en el que los principales ecosistemas de la Amazonía colapsarían irreversiblemente o se degradarían de manera persistente.

Su carácter oportuno resulta del hecho de que las naciones del mundo finalmente están reconociendo los peligros inminentes que enfrentan la Amazonía y las regiones de selva tropical de África y Asia. En la COP26, más de 130 gobiernos nacionales firmaron la Declaración de Líderes de Glasgow sobre Bosques y Uso de la Tierra, en la que prometen "detener y revertir la pérdida de bosques y la degradación de la tierra para 2030." Al mismo tiempo, fuentes públicas y privadas en conjunto prometieron más de USD\$10 mil millones para esta causa, con aún más fondos para movilizar. Estos gobiernos han reconocido, finalmente, que no puede haber una solución al cambio climático sin poner fin a la deforestación y restaurar las tierras degradadas, junto con la transformación del sistema energético global a fuentes de energía sin carbono.

Incluso durante el lanzamiento del Informe de Evaluación, la importancia transformadora del Panel Científico por la Amazonía ya está siendo reconocida por los gobiernos de la región y por las principales

agencias e instituciones internacionales de desarrollo. Este informe y el trabajo en curso del SPA serán retomados por el Pacto de Leticia que une a los líderes de la región para proteger el patrimonio común de la Amazonía, y por la Organización del Tratado de Cooperación Amazónica. Además, los principales científicos que trabajan en otros ecosistemas críticos, incluida la cuenca del Congo y los bosques tropicales del sudeste asiático, buscan en el SPA inspiración y orientación sobre cómo llevar a cabo iniciativas y colaboraciones científicas similares en esos ecosistemas también.

Por lo tanto, saboreemos los notables conocimientos científicos recopilados en este estudio y comprometámonos también a la acción de acuerdo con los mensajes urgentes del SPA. Si actuamos con decisiva y colaborativamente, con los países de la cuenca amazónica cooperando estrechamente y el resto del mundo uniéndose en apoyo urgente de la Amazonía, podemos lograr la visión del SPA de “una bioeconomía sana, de bosques en pie y ríos fluientes basada en el intercambio y la colaboración entre el conocimiento local e indígena, la ciencia, la tecnología y la innovación.”

Jeffrey Sachs  
Convocante del SPA



## AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro profundo agradecimiento a las numerosas personas e instituciones que hicieron posible este Informe.

Estamos en deuda con los más de 200 expertos que generosamente contribuyeron con su tiempo y conocimientos a este Informe, como miembros del Comité Directivo Científico, autores principales, autores principales de capítulos y autores colaboradores. Somos afortunados de haber tenido la oportunidad de trabajar con tantos individuos y equipos de investigación apasionados, brillantes, comprometidos y colegiados.

Estamos profundamente agradecidos con el Comité Estratégico del SPA. Su distinguido liderazgo ha sido muy valioso para brindar asesoramiento estratégico al trabajo del panel.

Agradecemos a los miembros de la Secretaría Técnica. Esta Evaluación no hubiera sido posible sin su diligente esfuerzo y dedicación.

También deseamos expresar nuestro profundo agradecimiento a los revisores inter pares que ayudaron a mejorar y precisar el Informe, y a las muchas partes interesadas que brindaron aportes invaluable a través de la consulta pública y por otros medios.

El Panel Científico por la Amazonía (SPA) desea agradecer el generoso apoyo financiero brindado por nuestros socios, la Fundación Gordon y Betty Moore y la Fundación Charles Stewart Mott.

También agradecemos las contribuciones de la Fundación Bobolink, el gobierno francés a través de una subvención de Conservación Internacional (CI), el Museo Field, Deutsche Gesellschaft für Internationale Zusammenarbeit GmbH (GIZ), el Banco Interamericano de Desarrollo (BID) y el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF-Brasil). Las opiniones, hallazgos y conclusiones expresadas en este informe pertenecen al autor/a o autores y no reflejan necesariamente las de nuestros socios y patrocinadores.

Estamos sinceramente agradecidos con otras personas e instituciones por apoyar este informe con investigación, datos, experiencia, asesoramiento, servicios y subvenciones.

En agradecimiento,

Jeffrey Sachs  
Convocante

Emma Torres  
Coordinadora Estratégica

Carlos Nobre  
Co-Presidente

Andrea Encalada  
Co-Presidente

**Comité Estratégico:** Gastón Acurio, Avecita Chicchon, Luiz Davidovich, Jose Gregorio Díaz Mirabal, Gustavo Dudamel, Maria Fernanda Espinoza Garcés, Enrique Forero, Valerie Garrido-Lowe, Angel Guevara, Marina Helou, André Lara Resende, Guilherme Leal, Thomas Lovejoy, Luis Moreno, Beka Munduruku, Rubens Ricupero, Fernando Roca, Sebastião Salgado, Monsignor Marcelo Sánchez Sorondo, President Juan Manuel Santos, Achim Steiner, Christiane Torloni, and Clarence Seedorf

**Comité Directivo Científico:** Elizabeth Anderson, Fernando Hector Roca Alcazar, Mercedes Bustamante, Carlos Mena, Marielos Peña-Claros, German Poveda, Jon Paul Rodriguez, Scott Saleska, Susan Trumbore, Adalberto Val, Luciana Villa Nova

**Autores principales:** Ricardo Abramovay, Ane Alencar, Ana Carolina R. Alzza, Dolors Armenteras, Paulo Artaxo, Simone Athayde, Henyo Trindade Barretto Filho, Jos Barlow, Erika Berenguer, Fernanda Bortolotto, Francisco de Assis Costa, Marcos Heil Costa, Nicolás Cuvi, Philip M. Fearnside, Joice Ferreira, Bernardo M. Flores, Sandra Frieri, Luciana V. Gatti, Juan M. Guayasamin, Susanna Hecht, Marina Hirota, Carina Hoorn, Carmen Josse, David M. Lapola, Carlos Larrea, Daniel M. Larrea-Alcazar, Zulema Lehm Ardaya, Yadvinder Malhi, José A. Marengo, John Melack, Mónica Moraes R., Paulo Moutinho, María R. Murmis, Eduardo G. Neves, Belen Paez, Lilian Painter, Adriana Ramos, Martha Cecilia Rosero-Peña, Marianne Schmink, Plinio Sist, Hans ter Steege, Pedro Val, Hein van der Voort, Mariana Varese, and Galo Zapata-Ríos

**Autores colaboradores:** Rebecca Abers, Ana Paula Aguiar, James S. Albert, Claudio Almeida, Rafael Almeida, Vera Maria F. Almeida-Val, Angelica Almeyda-Zambrano, Lincoln Muniz Alves, Cecilia S. Andreazzi, Luiz E.O. Aragão, Caroline Arantes, Alessandro C.de Araujo, Julia Arieira, Eduardo D. Assad, Tasso Azevedo, André Baniwa, Daniel Baniwa, Camila Sobral Barra, Marivelton Barroso, Luana S. Basso, Denise Humphreys Bebbington, Aoife Bennett, Carla Jaimes Betancourt, Richard A. Betts, Bibiana Alejandra Bilbao, Laura S. Borma, Paulo M. Brando, Sonia Bridi, Eduardo Brondizio, Paulette Bynoe, Nadino Calapucha, Derek Campos, João Paulo Ribeiro Capobianco, Thiago Cardoso, Ana Carolina Carnaval, Patrick Caron, Juan D. Carrillo, Zienhe Castro, Michael T. Coe, Sandra B. Correa, Sandra Costa, Mily Crevels, Francisco Cuesta, Liliana M. Davalos, Luisa Esther Diaz Arriola, Luis Donisete Benzi Grupioni, Carolina Rodrigues da Costa Doria, Amy E. Duchelle, Fabrice Duponchelle, Ana Margarida Duran Calisto, Juan Alvaro Echeverry, Marco Ehrlich, Andrés Escobar, Jhan-Carlo Espinoza, Adriane Esquivel-Muelbert, Ana Euler, Doris Fagua Rincon, Fander Falconí, Jorge Figueiredo, Matthew Finer, Suzette G.A. Flantua, Alexander Flecker, Carlos Eduardo Frickmann Young, Rong Fu, Laura P. Furquim, Silvia de Melo Futada, César Rodriguez Garavito, Roosevelt García-Villacorta, Rachael Garrett, Camilo Guio, Sandra Hacon, Sebastian Heilpern, Bernardo Herrera, Catarina C. Jakovac, Christopher Jarret, Clinton N. Jenkins, Juan-Carlos Jimenez Muñoz, James Junior, André B. Junqueira, David Kaimowitz, Michelle Kalamandeen, Mapulu Kamayurá, Jürgen Kesselmeier, Eduardo Kohn, Alexander C. Lees, Isabella Leite, Andrés (Willy) Lescano, Carolina Levis, Lúcia G. Lohmann, Marcia Macedo, Carla Maldonado, Luz Marina Mantilla, Daniel Magnabosco Marra, Carlos (Uldarico) Matapí, Anderson Mattos, David McGrath, Gustavo Henrique Coelho Melo, Diego Meneghelli, Fernando Miralles-Wilhelm, Guido Miranda, Anna G. Mombiola, Encarni Montoya, Mariana Montoya, Edel Moraes Tenório, Claide P. Moraes, Gaspar Morcote-Ríos, María de los Ríos Almandoz Moreno, Federico Mosquera Guerra, Nathália Nascimento, Pedro Meloni Nassar, Ismael Nobre, Felipe Nunes, Valeria Ochoa-Herrera, Gustavo Oliveira, Maria A. (Tina) Oliveira-Miranda, Rafael S. Oliveira, Jean Pierre Ometto, Fernando Ozorio de Almeida, German Palacio, Sunitha R. Pangala, Daniela Peluso, Henrique dos Santos Pereira, Davi Pereira Junior, Stefan Peters, Oliver L. Phillips, Eduardo Pichilingue, Natalia Piland, Miguel Pinedo-Vasquez, Camille Piponiot, Paulo dos Santos Pompeu, Visnu Posada, Carlos Alberto Quesada, Raoni Rajão, Ying Fan Reinfelder, Natalia Restrepo-Coupe, Diana Alvira Reyes, Camila C. Ribas, Humberto Ribeiro da Rocha, Douglas Riff, Gloria Amparo Rivera, Luciana Rizzo, Daniel Robison, Bruna C. Rocha, Carlos Rodriguez, Herve Rogez, Oscar

R. Román-Jitdutjaaño, Eduardo Roxo, Boris Sakschewski, Norma Salinas, Jochen Schöngart, Tatiana Schor, Glenn Shepard, Myrtle P. Shock, Miles Silman, Celso H. L. Silva Junior, Roberto Donato da Silva Júnior, Maria Aurea Pinheiro de Almeida Silveira, Divino V. Silvério, Charlotte Smith, Britaldo Soares-Filho, Atossa Soltani, Carlos Souza, Gasodá Wawaeitxapôh Surui, Tod D. Swanson, Gabriella Tabet, Eduardo K. Tamanaha, Leonardo Tello, Emiliano Terán, Laurent Troost, Fernando Trujillo, Luis Angel Trujillo, Ermeto Tuesta, Carmen Ulloa Ulloa, Manari Ushigua, Judson F. Valentim, Clara van der Hammen, Richard van der Hoff, Silvia Vidal, Martin von Hildebrand, Robert B. Wallace, Jennifer G. Watling, Stefan Wolff, Markos Zangas-Tsakiris, and Stanford Rhode Zent

**Revisores inter pares:** Cristina Adams, Orangel Aguilera, Sonia Alfaia, Silvana Amaral, Tercio Ambrizzi, Manuel Arroyo-Kalin, William Balée, Tim Baker, John Blake, Jan Börner, Pedro Brancalion, Carlos Zárate Botía, Ana Carla Bruno, Peter Bunyard, Carla Cárdenas, Raquel Carvalho, Alessandro Catenazzi, Josefa Salete Barbosa Cavalcanti, Mariano Cenamo, Robin Chazdon, Renan Campos Chisté, Charles Clement, Roberto Dall'Agnol, Eric Davidson, Pedro Leite da Silva Dias, Han Dolman, Marc J. Dourojeanni, Juan Alvaro Echeverri, Gilberto Fisch, Toby Gardner, Cécile Gautheron, Cullen Hanks, Michael Heckenberger, Alfredo Kingo Oyama Homma, Richard Houghton, Carlos Jaramillo, Ora Johannsson, Pilar García Jordán, Andrea Lampis, Marcos Longo, Viviana Lopez-Hernandez, William Magnusson, Francesca Majorano, Stephanie Mansourian, Jacques Marcovitch, John Miller, Patricia Morellato, Robinson I. Negrón-Juárez, Guillermo Obregon, Guilherme Oliveira, Enrique Ortiz, Michael Painter, Rene Parra, John Parrota, Toby Pennington, Stephen Perz, Oliver L. Phillips, Maitê Piedade, Roberto Porro, Peter Poschen, Anja Rammig, Carly Reddington, Laura Rival, J. Timmons Roberts, Stéphen Rostain, Rosa Lemos de Sá, Andre Sawakuchi, Fabio Scarano, Roberto Shaeffer, Jose Maria Cardoso da Silva, Paulo Sobral, Gustavo Solis, Esteban Suarez, Hans ter Steege, Stella de la Torre, Hanna Tuomisto, Ruud J. van der Ent, Celso von Randow, Eduardo Viola, Vincent Vos, Robert Toovey Walker, Robert Wallace, Fernanda Werneck, Ellen Wohl and Xavier Zapata

**Aportes de la Consulta Pública:** Cassio Bernardino (WWF Brazil), Paula Bueno (WWF Colombia), Joaquin Carrizosa (WWF Colombia), Joao Paulo de Soares Cortes (UFOPA), Brian Crnobrna (RedCons-Ucayali), Carlos de la Torre (University of Florida), Filipe Machado França (Lancaster University), Clarissa Gandour (Climate Policy Initiative and PUC-Rio), Deborah Goldemberg (WWF Brazil), James Gordon (WWF United Kingdom), Tarsicio Granizo (WWF Ecuador), Pia Escobar Gutiérrez (WWF Colombia), Consuelo Hernández (Fundación Humedales), Gerbrand Koren (Wageningen University), Claudia Leal León (Universidad de las Andes), Juan Carlos Ledezma (Conservation International), Bette Loisette (University of Florida), Bruno Garcia Luize (Unicamp), Anastassia Makarieva (Petersburg Nuclear Physics Institute), Stephanie Mansourian (University of Geneva), Dean Muruven (WWF International), Luis German Naranjo (WWF Colombia), Miguel Pacheco (WWF Peru), Sandra Petrone (WWF Mexico), Nigel Pitman (Field Museum of Natural History), Silvy Benitez Ponce (The Nature Conservancy), Thomas Ratican (University of Florida), María Inés Rivadeneira (WWF Ecuador), Carlos Rodríguez (Tropenbos Colombia), Jordi Surkin (WWF Bolivia), TR (Tinde) van Andel (Wageningen University), Michiel van den Bergh (WWF Suriname), Analiz Vergara (WWF), Hermani Vieira (EPE), Daphne Willems (WWF International), Mark Wright (WWF United Kingdom)

**Entrevistas:** Kleber Abreu, Dirceu Barbano, Andreia Bavaresco, Nurit Bensusan, Marcello Brito, Antônio Britto, Thaís de Carvalho, Mariano Cenamo, Claudia Galvez Durand, Kleber Franchini, Ruth Salzar Gascon, Deborah Goldemberg, André Guimarães, Jorge Hoezl, Kate Horner, Camilo Jaramillo Hurtado, Simão Jatene, Carlos Koury, Fany Kuiru, Riikka Kaukonen Lindholm, Pablo Lloret, Mauricio López, Lars Lovold, Elcio (Toya) Manchineri, Carlos Eduardo Marinelli, Elio "Wayu" Matapi, João Meirelles, Antônio Mesquita, Denis Minev, Paola Minoia, Berta Lina Murillo, Jhusely Danesy Navarro Patiño, Carina Pimenta, Marcos da Ré, Carlos

Rezende, Jaír Rincón, Jaime Siqueira, Roberto Smeraldi, Bruna Stein, Izabella Teixeira, Eduardo Trigo, Daniela Trivella, Sineia Bezerra do Vale, Tuija Veintie, Roberto Waack, Luke Weiss

**Secretaría Técnico-Científica:** Melanie Argimon, Julia Arieira, Lauren Barredo, Giovanni Bruna, Paulo de Souza, Carolina Jaramillo, Isabella Leite Lucas, Kamsha Maharaj, Nathália Nascimento, Eraclito Neto, Camila Posada, Jessica Tomé, and Catherine Williams.

**Asesores senior de comunicación:** Pilar Calderon, Coimbra Sirica, Ilona Szabo

**Fotografías:** Amazônia Real and their talented contributors, on Flickr as Agência Amazônia Real; IBAMA; the Museu Paraense Emilio Goeldi; WWF, on Shutterstock as WWF images; and numerous independent photographers and photojournalists.

**Mapas:** Instituto Socioambiental, Cicero Augusto, Clayton Bittencourt, Alicia Rolla

**Diseño:** Lanatta Branding and Design

**Colaboradores adicionales:** Kate Halladay, Charo Lanao, Robert Muggah, Andrew Revkin, and Sly Wongchuig

**Socios**



## INTRODUCCIÓN

La cuenca del Amazonas alberga la selva tropical más extensa del mundo (~5,8 millones de km<sup>2</sup>), y el río más grande, que fluye cuatro mil kilómetros desde los Andes hasta el Atlántico, transportando más agua que cualquier otro río (~220.000 m<sup>3</sup>/s). Miles de millones de años de cambios geológicos y climáticos y millones de años de evolución biológica dieron como resultado una región altamente heterogénea que alberga una biodiversidad vasta e incomparable, pero aún en su mayor parte desconocida. La selva amazónica es un ecosistema vital para todo el planeta y parte del patrimonio insustituible de toda la humanidad. La cuenca del Amazonas es también el hogar de pueblos indígenas que co-evolucionaron con ecosistemas biodiversos durante más de diez mil años, impulsando el surgimiento de una gran diversidad biocultural.

No obstante, la Amazonía y sus habitantes han sido históricamente amenazados por un modelo de desarrollo basado en los recursos y con una visión monetaria-céntrica que provoca la destrucción de los ecosistemas manteniendo las desigualdades y la violencia. Este modelo se ha asociado con una enorme pérdida de bosques intactos y diversos y la degradación de los ecosistemas terrestres y acuáticos por la deforestación, los incendios no naturales, la tala, la explotación de los recursos naturales y la contaminación. Junto con el cambio climático global, estas actividades están empujando a la Amazonía hacia un punto de inflexión más allá del cual se encuentra la pérdida irreversible de la selva tropical y su biodiversidad, lo que compromete gravemente el bienestar humano. Detener la deforestación y la degradación de los ecosistemas y encontrar vías alternativas hacia el desarrollo sostenible de la Amazonía son una prioridad en este escenario crítico.

A pesar de la riqueza existente en el conocimiento científico y socioambiental sobre la Amazonía, todavía existen brechas significativas en nuestra comprensión; esto afecta nuestra capacidad para guiar las estrategias de conservación y apoyar los procesos de toma de decisiones basados en la ciencia, y exige grandes esfuerzos científicos y tecnológicos para superarlo. Por ejemplo, aunque los científicos han descrito miles de especies en el Amazonas, las dimensiones completas de la biodiversidad amazónica siguen estando muy subestimadas. Además, a pesar del gran esfuerzo de los científicos para cuantificar las emisiones de carbono y la productividad de los ecosistemas, los limitados datos sobre los posibles efectos de la fertilización del CO<sub>2</sub> en la fotosíntesis y el uso del agua por parte de los árboles restringen nuestra comprensión de la resiliencia de los bosques frente al cambio climático. Finalmente, a pesar de la enorme diversidad de sistemas de conocimiento relacionados con la diversidad cultural y biológica de la Amazonía, existen investigaciones limitadas sobre cómo estos sistemas generan, transmiten y utilizan dicho conocimiento.

Bajo los auspicios de la Red de Soluciones para el Desarrollo Sostenible de las Naciones Unidas (SDSN), más de 200 científicos de la Amazonía que estudian la Amazonía se han unido para formar el Panel Científico por la Amazonía (SPA) sin precedentes. Reunieron su conocimiento y experiencia para producir una Evaluación Científica del estado de los diversos ecosistemas, usos de la tierra y cambios ambientales en la Amazonía y sus implicaciones para la región y otras partes del mundo. El desafío no tenía precedentes: producir el primer informe científico integral realizado para toda la cuenca del Amazonas y sus diversos biomas, incluida la oportunidad de desarrollar un nuevo paradigma sostenible que asegure que el bosque vale mucho más en pie que talado, y que los recursos de agua dulce se gestionen de forma sostenible. De la conservación de la Amazonía depende el bienestar de quienes hoy habitamos el planeta y de las generaciones venideras.

Este Informe está dividido en tres partes principales, cada una de las cuales contiene cuatro Grupos de Trabajo y en total suman 34 capítulos:

- I - La Amazonia como Entidad Regional del Sistema de la Tierra
- II - Transformaciones Socio-Ecológicas: Cambios en la Amazonía
- III - El Espacio de Soluciones: Encontrar Vías Sostenibles para la Amazonía

Parte I aborda una cuenca amazónica no perturbada, o con muy poca perturbación inducida por el hombre, a través de la evolución geológica, climática y ecológica de los ecosistemas terrestres y acuáticos y la biodiversidad. Explora por qué la selva amazónica contribuye de manera importante a los ciclos biogeoquímicos regionales y globales, como el ciclo del carbono y los principales ciclos de nutrientes, y sintetiza los principales mecanismos que operan en el hidroclima físico de la Amazonía. Parte I termina explorando la presencia humana en la Amazonía, destacando el papel fundamental de los pueblos indígenas y las comunidades locales (IPLCs, por sus siglas en inglés) en el uso sostenible y la conservación de la biodiversidad amazónica y las consecuencias de la colonización europea para estas poblaciones.

Parte II se centra en los crecientes cambios antropogénicos en la Amazonía, principalmente desde la década de 1960 hasta la actualidad. A partir de la década de 1960, la Amazonía experimentó la transformación socioambiental más profunda de su historia. Parte II comienza revisando la situación actual de los diversos pueblos que viven, se mueven y trabajan en la región amazónica, contextualizando los cambios en las políticas globales y la profunda integración regional a la economía mundial. Tal integración llevó a la Amazonía a los niveles más altos en las exportaciones mundiales de carne de res, hierro, oro, madera, cacao y soya, lo que ocurrió en el contexto de sociedades altamente desiguales, que amenazan la selva tropical, los ecosistemas acuáticos y la supervivencia de los IPLCs. Las políticas nacionales de conservación se discuten como una fuerza contraria para proteger la biodiversidad, la diversidad cultural y los derechos territoriales de los IPLCs. A continuación, los capítulos analizan la realidad actual de una combinación altamente compleja y dinámica de actividades rurales y urbanas, incluidas las economías formales, informales y clandestinas que impulsan la deforestación. Esto incluye la expansión de prados y tierras de cultivo, y la degradación de los ecosistemas, como la contaminación y los incendios forestales. Los impactos acumulativos de múltiples impulsores de la pérdida de bosques y la degradación terrestre y acuática sobre la biodiversidad, el clima y el ciclo del carbono se describen desde la perspectiva local a la global, incluidos sus efectos en cascada sobre la agricultura, la generación de energía hidroeléctrica y la salud y el bienestar humanos. Por último, pero no menos importante, Parte II termina con una advertencia sobre el riesgo inminente de cruzar un punto de inflexión debido a la conversión de tierras y el cambio climático en curso; más allá de este punto, los bosques continuos ya no pueden existir y son reemplazados por ecosistemas altamente degradados.

Parte III del informe se centra en las soluciones, presentando recomendaciones basadas en el conocimiento científico y tradicional, guiadas por los principios y valores de la visión *Amazonía Viva*. Esta visión propone un modelo de desarrollo sostenible para la Amazonía que sea socialmente justo, inclusivo y ecológica y económicamente floreciente. Reconoce el papel de la Amazonía en el siglo XXI y la necesidad de economías que puedan sostener la integridad y diversidad ecológica, proteger los ecosistemas terrestres y acuáticos, restaurar y remediar los ecosistemas afectados, empoderar a los pueblos amazónicos, proteger los derechos humanos y los derechos de la naturaleza y promover el bienestar humano-naturaleza. Las soluciones propuestas se basan en tres pilares:

- 1) Conservación, restauración y remediación de sistemas terrestres y acuáticos
- 2) El desarrollo de una bioeconomía innovadora, saludable, de bosques en pie y ríos fluyentes; abordar políticas y marcos institucionales para el bienestar humano-ambiental y la protección de la biodiversidad; combinando ingeniosamente el conocimiento de los IPLCs y el conocimiento

científico; e invertir en investigación, mercadeo y producción de productos de la socio-biodiversidad amazónica

- 3) El fortalecimiento de la ciudadanía y gobernabilidad amazónica, que incluye la implementación de sistemas de gobernabilidad bio-regional y bio-diplomática (diplomacia ambiental) para promover una mejor gestión de los recursos naturales y fortalecer los derechos humanos y territoriales

Más que nunca, la Evaluación del SPA es una oportunidad puntual para mostrar la conexión entre el bienestar humano y la naturaleza a una amplia audiencia, incluidos los responsables de la toma de decisiones. El funcionamiento sostenible de los ecosistemas amazónicos garantiza la seguridad de las personas que viven en la Amazonía y sus alrededores, y apoya la salud del planeta. El Informe del SPA insta a los tomadores de decisiones y a todas las sociedades a actuar ahora para evitar una mayor devastación en la región. Los resultados clave de este informe científico sin precedentes son nuevas recomendaciones para una Amazonía sostenible, que pueden servir como modelo para todos los bosques tropicales. Dadas las rápidas transiciones experimentadas por la Amazonía y el mundo, existe una gran necesidad de una mejor comunicación entre los formuladores de políticas y la comunidad científica, incluido el consenso sobre varios temas clave. Si bien las amenazas y su administración recaen ante todo en las naciones amazónicas, la responsabilidad de salvar la Amazonía es global. Lo que sucede en la región amazónica de un país afecta a las regiones amazónicas de todos los países, y lo que sucede en la Amazonía afecta al mundo entero. Por lo tanto, son urgentes las acciones dentro de la propia Amazonía que convergen con acciones globales para detener las crisis amazónicas inducidas por el hombre.

Carlos Nobre  
*SPA Co-Presidente*

Mercedes Bustamante  
*SPA Comité Directivo Científico*

## **Capítulo 1**

# Historia Geológica y Geodiversidad de la Amazonía



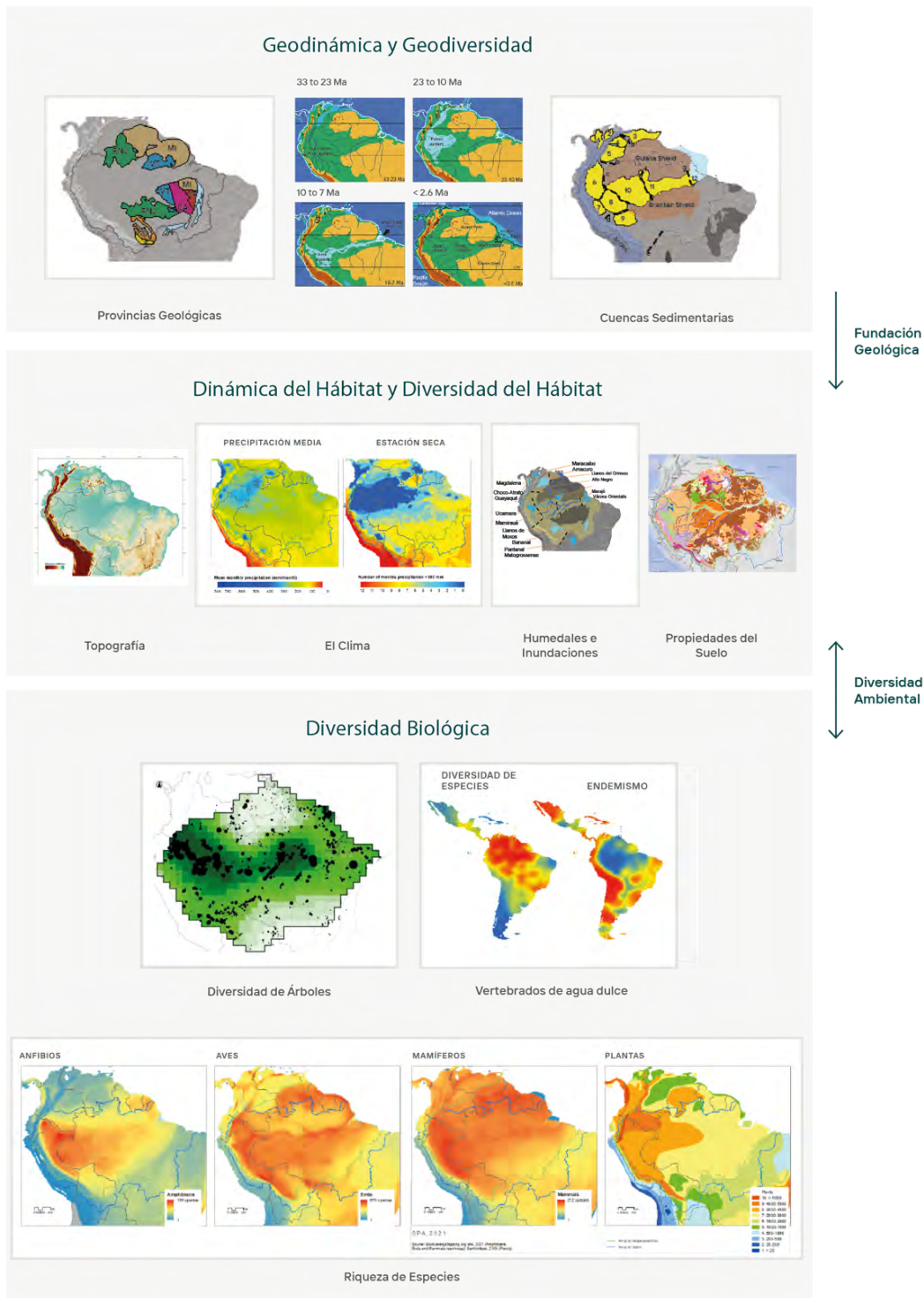
Vista aérea da Terra Indígena Yanomami (Foto: Bruno Kelly / Amazônia Real)



## ÍNDICE

<b>RESUMEN GRÁFICO .....</b>	<b>1.2</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>1.3</b>
<b>1.1 INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1.4</b>
<b>1.2 SÍNTESIS DE TRES MIL MILLONES DE AÑOS DE HISTORIA DE LA AMAZONÍA .....</b>	<b>1.6</b>
1.2.1 FORMACIÓN UN CONTINENTE: CRATONIZACIÓN .....	1.6
1.2.2 CONSTRUCCIÓN DEL SUSTRATO DE ROCA DE TIERRAS BAJAS: CUENCAS SEDIMENTARIAS.....	1.8
1.2.3 PREPARANDO EL ESCENARIO: LA SEPARACIÓN DE PANGEA Y EL NACIMIENTO DE LOS ANDES.....	1.8
<b>1.3 HACIA EL PAISAJE MODERNO .....</b>	<b>1.10</b>
1.3.1 MEDIO AMBIENTE PASADO QUE DEJÓ SU HUELLA EN EL PAISAJE AMAZÓNICO MODERNO .....	1.10
1.3.2 PAISAJES MODERNOS EN LA AMAZONÍA.....	1.15
<b>1.4 RIQUEZA DEL PAISAJE AMAZÓNICO: GEODIVERSIDAD Y SUELOS.....</b>	<b>1.18</b>
1.4.1 LA GEODIVERSIDAD HA DADO FORMA A LOS SUELOS AMAZÓNICOS .....	1.19
1.4.2 LA DIVERSIDAD DEL SUELO INFLUYE EN LA FUNCIÓN DEL ECOSISTEMA Y LA BIODIVERSIDAD .....	1.20
<b>1.5 HIDROLOGÍA AMAZÓNICA: RÍOS, HUMEDALES, AGUAS DEL SUELO Y AGUAS SUBTERRÁNEAS .....</b>	<b>1.21</b>
1.5.1 LA DIVERSIDAD GEOLÓGICA Y CLIMÁTICA DA FORMA A LA DIVERSIDAD HIDROLÓGICA EN LA AMAZONÍA.....	1.21
1.5.2 LA DIVERSIDAD HIDROLÓGICA DETERMINA LOS HÁBITATS TERRESTRES Y ACUÁTICOS Y LA DIVERSIDAD DE ECOSISTEMAS .....	1.24
<b>1.6. RIQUEZA MINERAL, HIDROCARBUROS Y ACUÍFEROS EN LA AMAZONÍA.....</b>	<b>1.26</b>
1.6.1 YACIMIENTOS MINERALES EN LA AMAZONÍA: UNA DIVERSIDAD DESDE EL ARCAICO HASTA EL FANEROZOICO ..	1.28
1.6.2 PETRÓLEO Y GAS .....	1.29
1.6.3 ACUÍFEROS .....	1.29
<b>1.7 PERSPECTIVA: EL FUTURO DE LA AMAZONÍA .....</b>	<b>1.31</b>
<b>1.8 CONCLUSIONES .....</b>	<b>1.34</b>
<b>1.9 RECOMENDACIONES.....</b>	<b>1.35</b>
<b>1.10 REFERENCIAS .....</b>	<b>1.35</b>

Resumen Gráfico



**Figura 1.A** Geodinámica y geodiversidad (panel superior) de la Amazonía, que forman la base geológica para la dinámica y diversidad del hábitat (panel central), y la heterogeneidad ambiental y los gradientes que impulsan la diversidad biológica (panel inferior). Fuentes de las imágenes: panel superior, de izquierda a derecha, provincias geológicas de Macambira *et al.* (2020), y los Andes ascendentes, las cuencas sedimentarias y los cratones estables de Fuck *et al.* (2008), paisaje y secuencia de evolución del drenaje a lo largo de los últimos 30 Ma de Hoorn *et al.* (2010b), Andes dinámicos y cuencas sedimentarias y cratones estables de Albert *et al.* (2018); panel central, de izquierda a derecha, topografía del Observatorio de la Tierra de la NASA, precipitación y estacionalidad de Restrepo-Coupe *et al.* (2013), humedales e inundaciones de Albert *et al.* (2018), suelo de Quesada *et al.* (2011); panel inferior, de izquierda a derecha, riqueza de especies de Plant-Talk.org (<https://www.plant-talk.org/ecuador-yasuni-biodiversity.htm>), diversidad de árboles de Hoorn *et al.* (2010b), vertebrados de agua dulce de Albert *et al.* (2020).

# Historia Geológica y Geodiversidad de la Amazonía

Pedro Val<sup>aa</sup>, Jorge Figueiredo<sup>b</sup>, Gustavo de Melo<sup>a</sup>, Suzette G.A. Flantua<sup>c</sup>, Carlos Alberto Quesada<sup>d</sup>, Ying Fan<sup>e</sup>, James S. Albert<sup>f</sup>, Juan M. Guayasamin<sup>g</sup>, Carina Hoorn<sup>h</sup>

## Mensajes clave

- Los paisajes amazónicos modernos solo pueden entenderse en el contexto de los procesos geológicos y climáticos que operan durante cientos de miles a miles de millones de años.
- La subdivisión de la Amazonía en cratones versus paisajes y suelos influenciados por los Andes es el resultado de una historia geológica única que fue determinada por la interacción de la tectónica de placas, el clima, la topografía dinámica y el cambio del nivel del mar. Juntos, estos factores crearon una geodiversidad excepcionalmente alta y un paisaje hidrológico diverso.
- La geodiversidad amazónica surge de la distribución heterogénea de litologías en el sustrato geológico y las condiciones edáficas (de suelo) a muchas escalas espaciales, bajo la influencia perenne de variados procesos hidrológicos y biológicos, en la superficie y el subsuelo.
- Le tomó cientos de millones de años a la Amazonía desarrollar el rico tapiz de accidentes geográficos, suelos y ecosistemas que vemos hoy, pero los seres humanos degradan estos ecosistemas únicos a un ritmo mucho mayor. Se deben tomar decisiones para evitar una mayor degradación y considerar el tiempo necesario para que la Amazonía se recupere, que, en todo caso, no será en una escala de tiempo relevante para los seres humanos.

## Resumen

La Amazonía alberga el bosque tropical más diverso de la Tierra. Pero por debajo, la Amazonía también comprende un paisaje excepcionalmente geodiverso, marcado por los imponentes Andes en el occidente, las mesetas de las tierras altas con espectaculares escarpes en el oriente y el río Amazonas que atraviesa la región como arteria principal. La geodiversidad y la biodiversidad excepcionales de la región se han moldeado mutuamente en el tiempo, a medida que las fuerzas geológicas crearon los diversos suelos, las biotas y los paisajes hidrológicos de la Amazonía moderna. En este capítulo exploramos la forma como estas características evolucionaron a lo largo de una historia de tres mil millones de años, y mostramos que los períodos de separación continental seguidos por la formación de montañas finalmente llevaron a la subdivisión característica de la Amazonía occidental y oriental, al tiempo que generaron una gran cantidad de yacimientos de minerales, reservas de petróleo y gas y acuíferos de agua dulce. El paisaje moderno se inició después de la separación supercontinental que dividió los continentes de América del Sur y África (hace unos 100 millones de años, o Ma), lo que condujo a la apertura del Océano Atlántico y el levantamiento gradual de la Cordillera de los Andes. Sin embargo, los Andes centrales y del norte solo

---

<sup>a</sup> Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, Minas Gerais, 35400-000, Brasil, pval@ufop.edu.br

<sup>b</sup> Departamento de Geologia, Universidade Federal Rio de Janeiro, Av. Athos da Silveira Ramos, 745/G04-49, 21.941-916 - Ilha do Fundão - Cidade Universitária, Rio de Janeiro, Brasil

<sup>c</sup> Department of Biological Sciences, University of Bergen, Postboks 7803, 5020 Bergen, Norway

<sup>d</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. André Araújo, 2936, Aleixo, CEP 69060-001 Manaus, Brasil

<sup>e</sup> Department of Earth & Planetary Sciences, Rutgers, The State University of New Jersey, Wright-Rieman Laboratories, 610 Taylor Road, Room 142, Piscataway, NJ 08854-8066, USA

<sup>f</sup> Department of Biology, University of Louisiana at Lafayette, 104 E University Ave, Lafayette 70503, Louisiana, USA

<sup>g</sup> Universidad San Francisco de Quito (USFQ), Instituto Biósfera-USFQ, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales COCIBA, Laboratorio de Biología Evolutiva, campus Cumbayá, Diego de Robles s/n, Quito 170901, Quito, Ecuador.

<sup>h</sup> Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED), University of Amsterdam, 1090 GE Amsterdam, The Netherlands, m.c.hoorn@uva.nl

alcanzaron su altitud actual después de un levantamiento acelerado durante el Neógeno (c. 20 Ma) debido a cambios en los movimientos de las placas del Pacífico. Junto con un aumento en las temperaturas globales y el nivel del mar durante el Mioceno medio (c. 17-15 Ma), el levantamiento de los Andes provocó cambios radicales en la paleogeografía, el paleoclima y los paleoambientes amazónicos, lo que resultó en la creación de un gran mega- humedal conocido como Sistema Pebas. El ascenso de los Andes provocó aún más una inclinación hacia el este en las cuencas sedimentarias que resultó en cambios de drenaje y la formación del río Amazonas transcontinental (c. 10–4.5 Ma). Estos cambios geológicos forman la base del actual gradiente de tendencia de occidente a oriente, que se refleja en la geomorfología, la litología y la geoquímica, y explica las tasas contrastantes de meteorización y la composición de nutrientes en la Amazonía. Por el contrario, los diversos regímenes hidrológicos y geoquímicos afectan la meteorización física y química, la erosión y la sedimentación, alimentando la subdivisión geológica de la Amazonía. El cambio climático global también influyó al modificar la geomorfología amazónica y los niveles de la base de los ríos. Períodos de calentamiento global y alto nivel del mar, como en el Mioceno medio, inundaron la Amazonía con agua marina, mientras que el enfriamiento global, en el Mioceno tardío (c. <11 Ma) y culminando en el Cuaternario (c. <2.6 Ma), condujo a la formación de glaciares en los Andes altos y la caída global del nivel del mar. Este último resultó en profundos valles incisos y patrones fluviales relictos similares a rías que aún son visibles en el paisaje amazónico en la actualidad. Durante los interglaciales, el derretimiento de los glaciares también afectó el paisaje amazónico a través de la sedimentación de megabanico en la interfaz entre los Andes y la Amazonía. Mirando hacia el futuro, y teniendo en mente el conocimiento profundo de la historia del tiempo, el efecto antropogénico del aumento de CO<sub>2</sub> atmosférico sobre el clima actual puede conducir a un mundo libre de hielo en el que es probable que se renueve el nivel del mar global y de rápido aumento, lo que daría lugar a una inundación de parte de la Amazonía, similar al escenario visto por última vez en el Mioceno medio. En resumen, la posición geográfica de la Amazonía, con su historia geológica y climática única, ha creado una geodiversidad sin igual, la base para la evolución de la vida y su biodiversidad inigualable en la actualidad. La velocidad de cambio inducida por la actividad antropogénica puede superar cualquier cosa vista en los registros geológicos y de vegetación y llevarnos a un futuro incierto.

*Palabras clave: Geodiversidad, cratón amazónico, acuíferos, levantamiento andino, megabanicos, suelos, hidrología, minerales, Andes, río Amazonas, megahumedal, Pebas*

### 1.1 Introducción

La Amazonía es una región única a nivel mundial de excepcional geodiversidad (Gray 2008; Bétard y Peulvast 2019), que surge de las variaciones en las rocas subyacentes y los recursos minerales, la topografía emergente y el relieve superficial, y las distribuciones heterogéneas de los flujos de agua superficiales y subterráneos (hidrología) y los tipos de suelo (condiciones edáficas) (Figura 1.1). A pesar de la falta de un consenso formal sobre la división geográfica de la Amazonía, optamos por separar la Amazonía en Amazonía oriental y occidental en función de sus expresiones de las superficies. La geología de estas regiones es distinta; la Amazonía oriental está dominado por escudos precámbricos con una cuenca sedimentaria paleozoica en

el medio y ocupa un área relativamente pequeña; la Amazonía occidental está dominado en gran medida por cuencas sedimentarias del Cenozoico, con escudos precámbricos restringidos espacialmente hacia los límites norte y sur. Estos paisajes reflejan bien la geología, con las áreas del escudo generalmente marcadas por mesetas (por encima de los 250 m de elevación), a las que nos referimos como las regiones altas tanto en el oriente como en el occidente de la Amazonía. En cambio, los paisajes a lo largo de las cuencas sedimentarias del Cenozoico generalmente están marcados por una topografía suave y baja (por debajo de los 250 m) que denominamos las tierras bajas de la Amazonía. El margen occidental de la Amazonía está marcado por la cordillera de los Andes y sus estribaciones, que en conjunto se elevan a una altura de 3 a 6 km.

### Cuadro 1.1 Tierra y tectónica de placas

El origen del Planeta Tierra está ligado al origen de nuestro sistema solar, comenzando hace alrededor de 4,5 Ga. Los geólogos dividen la historia de la Tierra en cuatro divisiones principales a las que llaman "EON" o "AEON", inspiradas en la palabra griega αἰών (aiwón), que significa eternidad. Los cuatro Eones son Hadeano, Arcaico, Proterozoico y Fanerozoico. El caparazón duro de la Tierra, conocido como "Litosfera", fue formado por dos procesos a lo largo del tiempo geológico. Inicialmente predominó la diferenciación magmática, o en palabras sencillas, la solidificación del magma. Posteriormente se iniciaron los procesos responsables de la tectónica de placas. Las rocas, que se formaron por diferenciación magmática, son los núcleos a los que se agregaron otros terrenos geológicos posteriores debido a la tectónica de placas para formar los cratones, supercratones, continentes y, finalmente, supercontinentes (Harrison 2009; Hasui 2012; Hazen 2012).

Aunque no existe consenso, muchos autores proponen que la tectónica de placas ya había comenzado en el Mesoarcaico (3,5-2,8 Ga), a pesar de ser diferente de los procesos actuales (Ernst 2009). Por ejemplo, durante este Eón, mucho de la superficie de la Tierra era roca sólida; por lo tanto, la tectónica de placas no tenía una escala global como la actual, sino que se localizaba cerca de los núcleos sólidos formados por la diferenciación magmática. Una vez inició el movimiento, también inició la formación continental y la congregación de cratones, supercratones, continentes y supercontinentes.

Como veremos en este capítulo, estas distintas regiones geográficas también condicionan los patrones continentales en la química y el contenido de nutrientes de las aguas superficiales, las aguas subterráneas y los suelos, lo que afecta la hidrología, la composición de los árboles, las tasas de crecimiento forestal y la biodiversidad (ter Steege *et al.* 2006; Hoorn *et al.* 2010a, b; Higgins *et al.* 2011; Quesada *et al.* 2011, 2012).

Los orígenes de estas diversas áreas y paisajes amazónicos deben remontarse a una larga y dinámica historia de evolución geológica regida por la tectónica de placas (Cuadro 1.1), el cambio climático y las fluctuaciones del nivel del mar, que se extienden de millones a miles de millones de años. Las rocas amazónicas más antiguas se formaron durante la era Meso a Neoarcaica (hace 3000-2500 millones de años [Ga]) (Macambira *et al.* 2020). Este núcleo arcaico fue reorganizado por la tectónica de placas a través de la fusión de varios terrenos desde c. 2,1 a 1,0 Ga, que dio origen al Cratón Amazónico (Macambira *et al.* 2020). Encima de este cratón, algunas cuencas sedimentarias intracratónicas registraron sedimentación desde el Ordovícico (c. 485 millones de años [Ma]) y algunas aún acumulan sedimentos en la actualidad. Otros dos eventos geológicos principales cambiaron fundamentalmente la región amazónica: la separación del puente final entre los continentes surameri-

cano y africano (c. 100 Ma) (Figueiredo *et al.* 2007) y la (re)conexión con América del Norte (c. 12-3,5 Ma) (Montes *et al.* 2015; O’Dea *et al.* 2016). Es importante enfatizar que el cambio de procesos dominados por cratones a procesos dominados por los Andes, luego de la apertura del Atlántico Sur y Ecuatorial durante el final del Cretácico Temprano (c. 120-100 Ma) es una parte fundamental de esta historia (Wanderley-Filho *et al.* 2010; Mora *et al.* 2010). Fue durante esta etapa posterior que los gradientes topográficos de occidente a oriente de hoy en día comenzaron a tomar forma.

La Amazonía también es rica en términos de sus numerosos recursos minerales e hidrocarburos, en particular minerales metálicos, petróleo y gas, y acuíferos de agua dulce. Las menas de metales como el hierro (Fe), el aluminio (Al), el oro (Au), el manganeso (Mn), el níquel (Ni) y el estaño (Sn) son comunes alrededor de los escudos precámbricos y representan importantes productos de exportación. La génesis de estos minerales está estrechamente relacionada con la historia geológica multimillonaria de la Amazonía (ver la Sección 1.2). Las reservas de hidrocarburos son abundantes en la cuenca del antepaís subandino de la Amazonía occidental, con orígenes en los últimos 100 Ma. Los acuíferos de agua dulce subyacen en gran parte de las tierras bajas de la Amazonía, siendo más intensamente explotados en la Formación Alter do Chão

en el oriente de la Amazonía. Estos recursos representan importantes fuentes potenciales de riqueza; sin embargo, los impactos ambientales y sociopolíticos de su explotación son muy polémicos (ver capítulos 10 a 15).

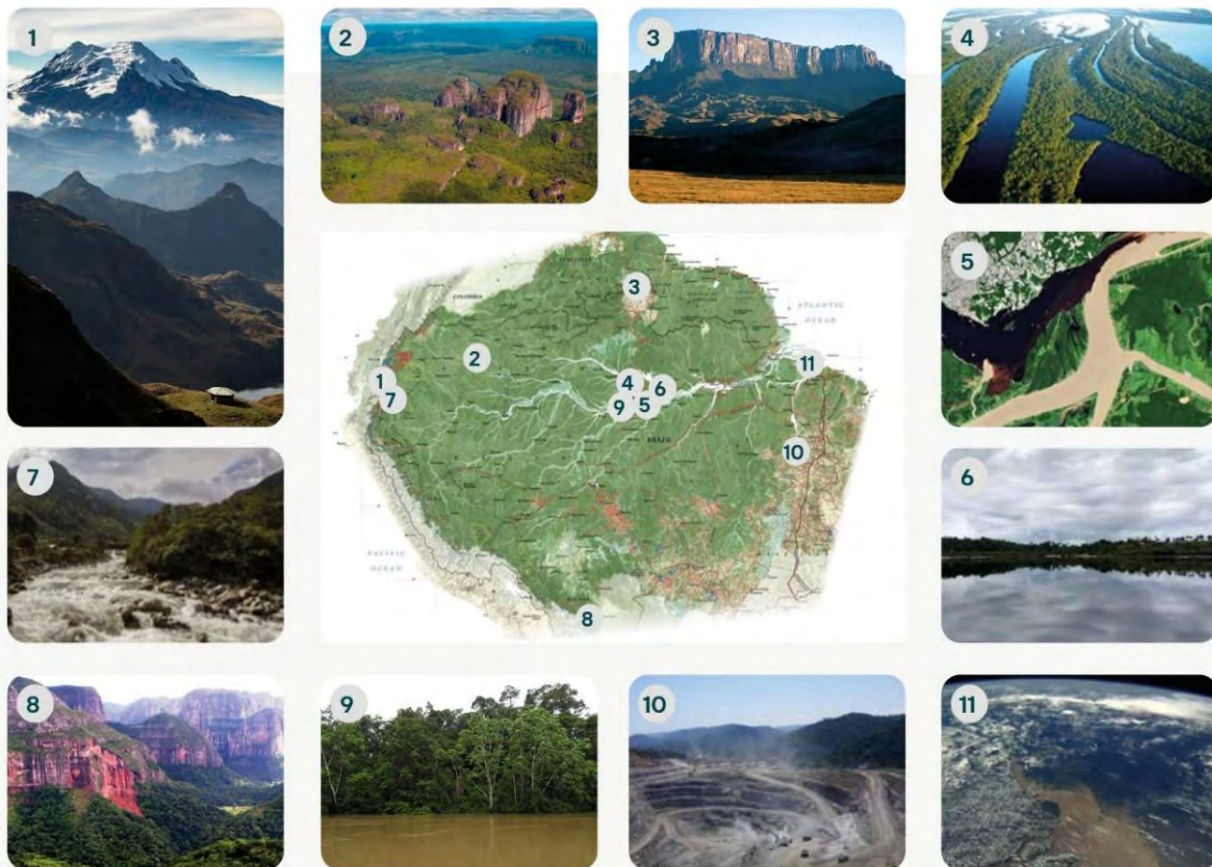
En este capítulo resumimos la historia geológica de la Amazonía, desde sus orígenes hasta la formación de los paisajes contemporáneos. Usamos esta narrativa geológica para explicar la génesis de sistemas de suelos y regímenes hidrológicos complejos, así como la distribución y abundancia de los recursos heterogéneos de la región. Un objetivo principal de este capítulo es explicar cómo los procesos

geológicos, climáticos e hidrológicos han conspirado a lo largo del tiempo geológico para generar los paisajes geodiversos de la Amazonía moderna, y cómo estos procesos y paisajes en última instancia establecen el escenario para la evolución de la biota más rica en especies en la Tierra.

## 1.2 Síntesis de tres mil millones de años de historia de la Amazonía

### 1.2.1 Formación un Continente: Cratonización

#### 1.2.1.1 El núcleo cratónico



**Figura 1.1** Panorama fotográfico de la geología y geodiversidad de la Amazonía 1. Los Andes en Ecuador (Esteban Suárez), 2. Chiriquete (© Steve Winter), 3. Monte Roraima (Paulo Fassina), 4. Anavilhanas (Marcio Isensee e Sá / (o)eco), 5. Cruce del río Negro-Solimões, contiene datos modificados de Copernicus Sentinel (2018) procesados por ESA, CC BY-SA 3.0 IGO (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/igo/>), 6. Río de las tierras bajas (Pedro Val), 7. Río Andino (Esteban Suárez), 8. Parque Nacional Amboró (Patrón), 9. Várzea cerca de Manaos (Hans Ter Steege), 10. Mina de Cobre Salobo en la Provincia de Carajás (Gustavo Melo), 11. Desembocadura del río Amazonas (*Foz do Amazonas*) (Agencia Espacial Europea <https://www.uu.nl/en/news/amazon-river-impacted-eutrophication-of-atlantic-ocean>).

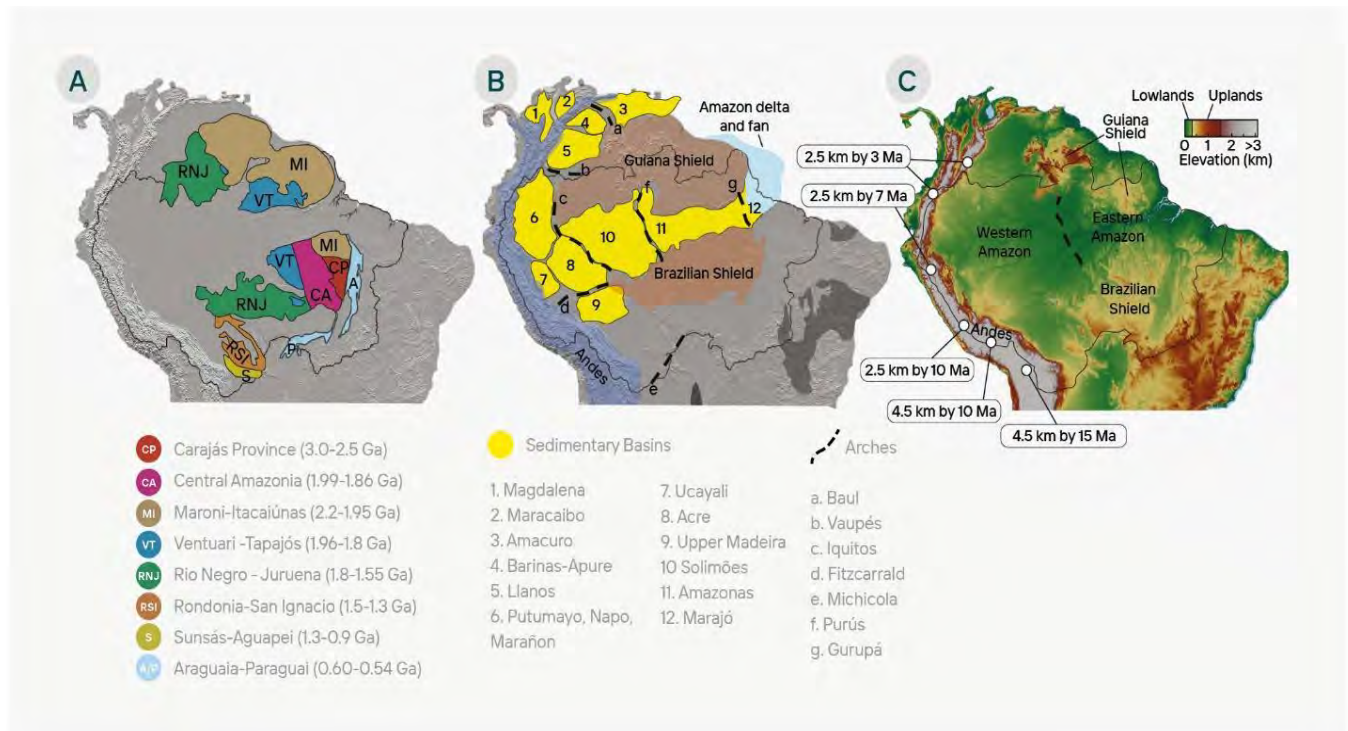
El núcleo más antiguo del escudo precámbrico de la Amazonía data de hace entre 3.000 y 2.500 millones de años (Ga) y corresponde a la provincia de Carajás (Macambira *et al.* 2020; Figura 1.2.). El área de este núcleo aflora mayormente en lo que hoy es la Amazonía oriental, y está rodeado por terrenos más jóvenes de la corteza, que se agregaron desde 2.1 a 1.0 Ga. La amalgama de terrenos del paleo al mesoproterozoico alrededor del antiguo núcleo arcaico de la provincia de Carajás consolidó el llamado cratón amazónico. Ocupa la mayor parte del occidente de Brasil, cubre casi la mitad del territorio brasileño, se extiende también a varios otros países sudamericanos y es más grande que la moderna cuenca de la Amazonía (Hasui 2012 y referencias allí citadas).

El Cratón Amazónico se subdivide en dos áreas expuestas, o 'escudos', el Escudo Guayanés en el norte y el Escudo Brasileño Central en el sur (Figura

1.2.). Estos escudos están separados por cuencas sedimentarias y cubren alrededor del 40% de la Amazonía. Junto a los Andes y las cuencas sedimentarias asociadas, los escudos representan el escenario geológico más importante del continente, sobre los cuales numerosos procesos geológicos, superficiales, biológicos y climáticos actuaron en paralelo para producir la magnífica diversidad ambiental que actualmente se encuentra en la Amazonía.

1.2.1.2 Fusión de terrenos

La historia de la consolidación del cratón amazónico está ligada a la formación de supercontinentes, particularmente con Rodinia y Columbia (Zhao *et al.* 2004; Nance *et al.* 2014), siendo este último diferente al país de 'Colombia'. Durante este tiempo, el cratón proto-amazónico (es decir, la provincia de Carajás) estaba ubicado en el margen sur de Co-



**Figura 1.2** (A). Mapa geocronológico del norte de América del Sur con las principales provincias del Cratón Amazónico (modificado de Macambira *et al.* 2020). El área que encierra la extensión conocida del basamento del Meso tardío al Neoproterozoico temprano en los Andes del Norte (terrenos marginales). (B) Cuencas sedimentarias principales del antepaís e intracratónicas de la Amazonía (según Albert *et al.* 2018). Se destaca la ubicación de las cuencas del antepaís norandino. (C) Mapa de elevación de la Amazonía, con prominentes tierras altas en el oriente de la Amazonía que se destacan en colores rojo/amarillo. Las edades indicadas de levantamiento de los Andes se basan en la literatura publicada (Mora *et al.* 2008; Garzzone *et al.* 2017; Sundell *et al.* 2019).

lombia, mientras que nuevos terrenos se acrecentaban a lo largo de sus márgenes. La Provincia Maroni-Itacaiúnas colisionó con el límite nororiental del Cratón proto-Amazónico, mientras que las provincias de la Amazonía Central, Ventuari-Tapajós y Río Negro-Juruena, crecieron hacia los márgenes del suroeste (Figura 1.2.A). Estos nuevos terrenos ampliaron la extensión del área del cratón, mejorando su riqueza mineral con metales raros como el oro. Para ese momento, al menos la mitad del sustrato geológico de la Amazonía ya se había formado (Tassinari y Macambira 2004; Santos *et al.* 2008).

Debido a su posición geográfica sobre una plataforma continental estable, las cuencas sedimentarias del Proterozoico dentro del Cratón Amazónico estaban protegidas contra posteriores colisiones continentales. Por lo tanto, su contenido sedimentario permaneció relativamente intacto durante un tiempo prolongado. Un ejemplo es la provincia geomorfológica de las estructuras de mesetas, conocidas como “pantepui” (Figura 1.2). Estas plataformas de arenisca, como el monte Roraima en el Escudo Guayanés, fueron formadas principalmente por ríos trenzados con algunos sedimentos costeros que se acumularon en una cuenca sedimentaria intracontinental que se extendía sobre partes del supercontinente de Columbia.

El supercontinente de Columbia se fragmentó en c. 1,9 Ga (Zhao *et al.* 2004), pero no se registró fragmentación en el proto-Cratón Amazónico. Un intento de separación resultó en la Gran Provincia Ígnea de Uatumã, una fase generalizada de magmatismo granítico a lo largo del cratón. La formación del supercontinente de Rodinia (c. 1.2–1.0 Ga) marcó el final y la estabilización del Cratón Amazónico con el crecimiento de las provincias de Rondoniano-San Ignacio y Sunsás al margen occidental actual del Cratón Amazónico. Fue durante este nuevo ciclo tectónico que el Cratón Amazónico asumió la configuración que conocemos hoy, comportándose a partir de entonces como una sola entidad tectónica (Figura 1.2.A). Mucho más tarde, durante la formación del supercontinente Gondwana al final del Neoproterozoico (c. 640 Ma), los cinturones de Paraguay y Araguaia se fusionaron en las porciones sureste y sur del Cratón Amazónico.

## 1.2.2 Construcción del sustrato de roca de tierras bajas: Cuencas sedimentarias

### 1.2.2.1 Cuencas Sedimentarias Amazónicas

Después de la separación de Rodinia (c. 1,0 Ga), el cratón de la Amazonía se incrustó en el supercontinente de Gondwana. Al comienzo de la Era Paleozoica, se desarrolló una grieta oriente-occidente en el medio del Cratón Amazónico, casi dividiéndolo en porciones norte y sur (Wanderley-Filho *et al.* 2010). Sin embargo, ese proceso de separación no persistió, sino que resultó en la formación de una depresión intracontinental que subdividió el cratón en núcleos de lo que se convertiría en los modernos escudos de Guayana y Brasil (Figura. 1,2). Esta depresión formó el basamento de las cuencas sedimentarias de Solimões y Amazonas. Estas cuencas sedimentarias que se extienden hacia el E-O en medio del cratón amazónico jugaron un papel crucial en la formación de los paisajes amazónicos actuales. Durante los últimos 400 millones de años, fue principalmente una depresión que formaba una vía marítima entre los océanos periféricos y los mares interiores (p. ej., el Proyecto Paleomap de C. Scotese; [www.scotese.com](http://www.scotese.com)). Esta depresión intracratónica ahora también forma el camino del río Amazonas, con sus afluentes en las tierras altas circundantes.

## 1.2.3 Preparando el escenario: La separación de Pangea y el nacimiento de los Andes

La separación tectónica de América del Sur y África provocó la apertura del Océano Atlántico Sur y Ecuatorial. Esta separación y el eventual levantamiento de los Andes a lo largo del margen occidental de América del Sur alteraron fundamentalmente las condiciones geológicas, geomorfológicas y climáticas de todo el continente y condujeron a la configuración geográfica actual (Figura. 1,3 y Fig. 1,4). La separación de Pangea finalmente transformó este supercontinente en múltiples continentes más pequeños, incluyendo América del Sur, África y el subcontinente indio, con la Antártida y Australia separándose de América del Sur alrededor de 45 Ma (Seton *et al.* 2012). Este reordenamiento paleogeográfico creó nuevos márgenes continentales y reajustes de drenaje a gran escala.



### 1.2.3.1 Creación de una salida oceánica para el río proto-Amazonas (c. 100 Ma)

El momento del inicio y la paleogeografía del río Amazonas es un tema de mucho debate. Caputo y Soares (2016) propusieron que la dirección principal del flujo de los ríos durante el Cretácico era hacia el occidente, alejándose del margen atlántico y a través de las cuencas intracratónicas de la Amazonía y del Solimões. Durante este tiempo, el margen occidental atravesó fases de margen activo y pasivo, y tenía pocas expresiones topográficas excepto por volcanes aislados (Ramos 2009; Martinod *et al.* 2020). En cambio, Figueiredo *et al.* (2009) proponen que el incipiente río Amazonas comenzó a fluir hacia el este poco después de la iniciación del Océano Atlántico Ecuatorial (c. 100 Ma). Según esta hipótesis, durante el Cretácico Superior (y después de 100 Ma) el sistema de drenaje de la Amazonía se dividió en dos cuencas. Una cuenca fue heredada de la época de Pangea y continuó fluyendo hacia el occidente hacia el Océano Pacífico. La otra cuenca de drenaje recién formada fluyó hacia el este, drenando la Amazonía oriental y entregando sedimentos cratónicos al Océano Atlántico Ecuatorial recién abierto. La división entre las dos cuencas habría sido un área elevada condicionada por la complejidad tectónica del basamento debajo de esta, es decir, el Cratón Amazónico. Esta hipótesis está respaldada por la ausencia de sedimentos de ríos andinos en el Océano Atlántico hasta c. 10 Ma (Figueiredo *et al.* 2009; Hoorn *et al.* 2017), y por el hundimiento progresivo del margen de la placa dividida (McKenzie 1978). En ese momento, el sistema de drenaje paleo-amazónico estaba bien desarrollado en la Amazonía oriental con una desembocadura en el Océano Atlántico. Para formar su configuración transcontinental actual, necesitaba superar una división continental y conectarse con la Amazonía occidental.

Sin embargo, esta conexión no podría formarse hasta que (i) el río paleo-Amazonas pudiera erosionar sus cabeceras más occidentales y (ii) los ríos pudieran evitar pasar por la Amazonía occidental. Estas piezas necesarias del rompecabezas encajaron cuando los Andes se convirtieron en una cordillera de ~4 km de altura y el antepaís subandino se inclinó hacia el este (Dobson *et al.* 2001; Figueiredo

*et al.* 2009; Shephard *et al.* 2010; Hoorn *et al.* 2010b; Sacek 2014).

### 1.2.3.2 Desplazamiento de América del Sur hacia el occidente y formación de los Andes: Forjando el límite más occidental de la Amazonía y su inclinación hacia el este

El levantamiento de los Andes fue fundamental para la formación de la Amazonía que vemos hoy, con todos los ingredientes fisiográficos y climáticos necesarios para construir su diversidad geológica y biológica. A continuación explicamos la formación de los Andes.

A medida que América del Sur se desplazó hacia el occidente durante la apertura del Océano Atlántico, el margen occidental de la placa sudamericana experimentó la convergencia de placas tectónicas, la fuerza impulsora de la formación de montañas. Sin embargo, América del Sur no tuvo montañas significativas a lo largo de su costa occidente durante la mayor parte de los últimos 100 Ma. A pesar de la larga historia de derivación hacia el occidente y convergencia tectónica en su borde occidental, no fue sino hasta los últimos  $40 \pm 10$  Ma que comenzaron a formarse las expresiones topográficas significativas de los Andes (Capitanio *et al.* 2011; Garziona *et al.* 2017). Esta formación tardía de montañas es desconcertante y sigue siendo un tema de debate (p. ej., Faccenna *et al.* 2017; Chen *et al.* 2019).

Los Andes se elevaron hasta 4 km en el sur de Perú para entre 10 y 15 Ma (Sundell *et al.* 2019). A medida que continuaba el levantamiento, los Andes también se ensancharon y hacia los 7 Ma alcanzaron una elevación de 4 a 5 km a unos 450 km de la costa del Pacífico en el sur de Perú y el norte de Bolivia (Garziona *et al.* 2017). Los Andes del sur del Perú se ensancharon, mientras que el norte de Perú, Ecuador y Colombia tenían una topografía mucho menos expresiva (Figura 1.2.C).

La evidencia diverge sobre las paleoelevaciones durante el Mioceno, pero parece que no fue sino hasta 4-5 Ma que los Andes de 3 km de altura flanquearon el noroeste de la Amazonía (Mora *et al.* 2008). Es importante señalar que, cuando los Andes al norte del Altiplano alcanzaron los 2,5 km o

más, la circulación atmosférica se bloqueó progresivamente, provocando fuertes precipitaciones orográficas en las estribaciones de los Andes y cambiando fundamentalmente el régimen climático de América del Sur (ver los Capítulos 5 y 7). Las estribaciones de los Andes se volvieron más húmedas y partes de la Amazonía oriental se volvieron más secas (Ehlers y Poulsen 2009).

En los últimos 20 Ma, el ascenso de los Andes deformó la corteza debajo de la Amazonía occidental, creando un gran terreno en forma de cuenco sobre el cual se podrían formar extensos humedales, con incursiones marinas ocasionales (Hoorn *et al.* 2010b; Sacek 2014; Ver Sección la 1.3.2). Grandes cargas sedimentarias fueron exportadas desde los Andes que se levantaban y se erosionaban hacia los megaabanicos aluviales, el interior y las cuencas del antepaís (Wilkinson *et al.* 2010; Horton 2018). Estos procesos también crearon las condiciones necesarias (es decir, un medio espeso y poroso) para formar los principales acuíferos subterráneos (ver la Sección 1.6.3) en la región.

La formación de montañas y el sobrellenado de humedales por las grandes cargas de sedimentos controlaron fuertemente los cambios en la red fluvial al empujar los ríos más hacia el este. Junto con el levantamiento de un oleaje de las tierras bajas (es decir, el Arco de Vaupés), fue suficiente para interrumpir el río Orinoco, anteriormente conectado con las tierras bajas de la Amazonía occidental hasta el sur de Perú, y comenzó a formarse una red de ríos en todo el continente (Mora *et al.* 2010). Al mismo tiempo, el sistema del río paleo-Amazonas en la Amazonía oriental estaba creciendo hacia el occidente por la erosión de las cabeceras, como lo sugieren Figueiredo *et al.* (2009). Con los Andes llenando continuamente las cuencas sedimentarias en la Amazonía occidental, la red fluvial comenzó a evitar su paso por las tierras bajas occidentales, lo que flexionó la litosfera bajo la Amazonía occidental y comenzó a formar una inclinación hacia el este (Sacek 2014). Desconectados en gran parte del sistema del Orinoco y potencialmente con un empuje adicional del manto debajo de América del Sur, los sistemas de ríos amazónicos occidental y oriental se conectaron y comenzaron a drenar hacia el este hacia el Océano Atlántico (Figueiredo *et*

*al.* 2009; Shephard *et al.* 2010; Hoorn *et al.* 2010b; Eakin *et al.* 2014; Sacek 2014) (ver la Sección 1.3).

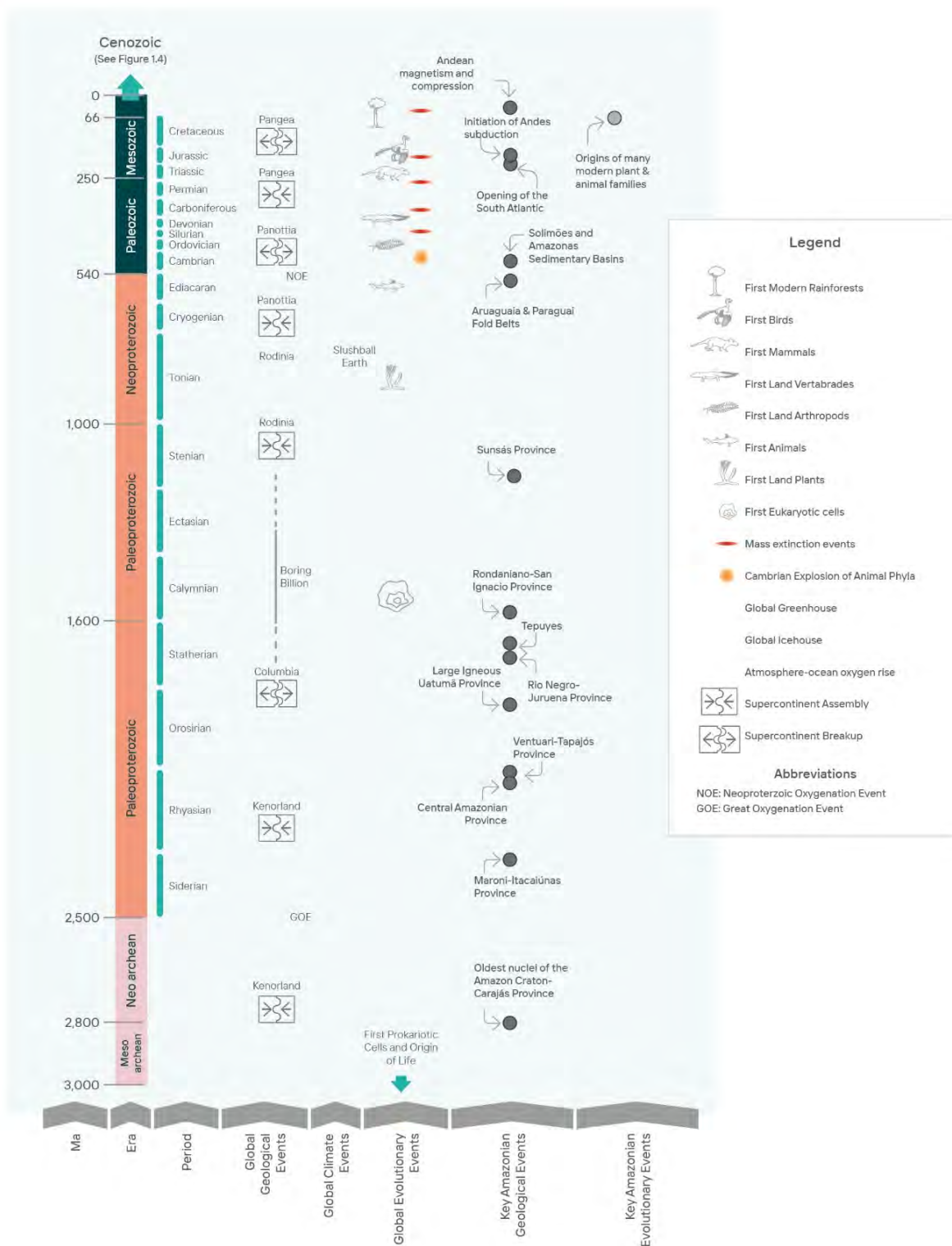
### 1.3 Hacia el paisaje moderno

#### 1.3.1 Medio ambiente pasado que dejó su huella en el paisaje amazónico moderno

##### 1.3.1.1 Transición de paisaje fluvial a gran humedal

La formación de los Andes remodeló dramáticamente la geografía del norte de América del Sur en el Neógeno (Garzzone *et al.* 2008, 2017), con la vía marítima a lo largo del margen occidental de la Amazonía secándose gradualmente, pasando a entornos deltaicos y lacustres (Hoorn *et al.* 2010b) (c. 66–23 Ma; Figura 1.4.D.a-b). Desde c.23 hasta hace 10 Ma gran parte de la Amazonía occidental estuvo cubierta por un inmenso mega humedal conocido como el Sistema Pebas (Wesselingh *et al.* 2001, 2006; Hoorn *et al.* 2010a, b) (Figura 1.4.D.c). Este sistema de humedales poco profundos dominado por lagos se extendió por 1 millón de km<sup>2</sup>, alcanzando un máximo de unos 1.500 km O-E desde las estribaciones andinas hasta el límite más oriental de la Amazonía occidental cerca de Manaus, Brasil. Estos humedales también se extendían 1.200 km al NS a lo largo del antepaís subandino desde el moderno río Ucayali en Perú hasta el moderno río Caquetá en el sur de Colombia (Figura 1.4.C.c). Asociado con el levantamiento andino, la interacción/manto de placas y los altos niveles globales (eustáticos) del mar, la Amazonía occidental enfrentó la subsidencia y el levantamiento de arcos estructurales (*p. ej.*, Fitzcarrald, Iquitos, Vaupés; ver Figura 1.2.B), que formaron los márgenes de las cuencas sedimentarias en la Amazonía occidental actual (Espurt *et al.* 2007; Shephard *et al.* 2010; Eakin *et al.* 2014; Sacek 2014; Jaramillo *et al.* 2017; Biscudo *et al.* 2019, 2020).

El registro sedimentario del megasistema de humedales de Pebas está archivado en las cuencas sedimentarias subandinas de Colombia, Ecuador y Perú, y en las cuencas sedimentarias de Solimões, Acre y la parte más occidental de las cuencas sedimentarias de la Amazonía en Brasil (Wesselingh *et al.* 2001; Mapes 2009; Hoorn *et al.* 2010a, b) (Figura 1.2.B). El hundimiento pronunciado a lo largo de



**Figure 1.3** Escala de tiempo geológico con los principales eventos geológicos, climáticos y evolutivos globales y amazónicos a lo largo del tiempo.

los Subandes y en la Amazonía occidental también facilitó las incursiones marinas en la región (Hoorn 1993; Hovikoski *et al.* 2010; Hoorn *et al.* 2010a, b; Jaramillo *et al.* 2017).

Se debate el alcance de la influencia marina (Latrubesse *et al.* 2010; Gross y Piller 2020), pero cada vez hay más pruebas de que el humedal de Pebas en ocasiones formó una ensenada estuarina con influencia de las mareas en la cuenca de los Llanos (Hovikoski *et al.* 2010; Boonstra *et al.* 2015; Jaramillo *et al.* 2017). Las unidades sedimentarias que representan el humedal de Pebas se denominan colectivamente la Formación de Pebas, Curaray o Solimões, en Perú, Ecuador y Brasil, respectivamente. En Perú, su superficie rica en nutrientes y los suelos asociados albergan una biota diversa y endémica (Hoorn *et al.* 2010b; Higgins *et al.* 2011; Tuomisto *et al.* 2019).

El Sistema Pebas se caracterizó por ambientes poco profundos dominados por lagos que depositaron sedimentos de grano fino en condiciones frecuentemente hipóxicas (poco oxígeno).

Tal sistema podría formarse y mantenerse durante más de 10 millones de años porque el hundimiento y la entrada de sedimentos se mantuvieron al mismo ritmo (Wesselingh *et al.* 2001; Hoorn *et al.* 2010a, b). Lo más destacable es la rica fauna endémica de moluscos y reptiles que habitaban sus costas, pero que se extinguieron tras la desaparición de este medio ambiente (Wesselingh *et al.* 2006, Riff *et al.* 2010) (ver el Capítulo 2). El sistema estuvo en su máxima extensión durante el Óptimo Climático del Mioceno Medio, desde c. 17–15 Ma, coincidiendo con el punto más alto del nivel del mar global (Miller *et al.* 2020; Westerhold *et al.* 2020; Methner *et al.* 2020) (Figura 1.4).

### 1.3.1.2 Del Humedal al Río Amazonas y los Megaabanicos

hizo la transición a megaabanicos aluviales y el sistema fluvial de Acre (Hoorn *et al.* 2010a, b). Este cambio en el régimen sedimentario fue causado por una mayor erosión y producción de sedimentos, posiblemente debido al levantamiento acelerado de los Andes, y al cambio climático desde finales del Mioceno en adelante (Figura 1.4.; Harris y Mix 2002). Juntos, estos procesos tuvieron un

efecto transcontinental, extendiéndose desde los Andes hasta el sistema de abanicos de aguas profundas en el margen del Atlántico. La evidencia de esto se puede encontrar tanto en las cuencas subandinas (por ejemplo, Parra *et al.* 2009) y en la desembocadura del río Amazonas (*Foz do Amazonas*) (Figura 1.4.D.d,e). Este último tiene un registro sedimentario que muestra un claro cambio en la geoquímica de los sedimentos, de cratónico a sedimento andino en c. 10 Ma (Figueiredo *et al.* 2009; Hoorn *et al.* 2017; van Soelen *et al.* 2017).

Otros modelos proponen un Plioceno (c. 4,5 Ma; Latrubesse *et al.* 2010; Ribas *et al.* 2012) o incluso Pleistoceno (<2,6 Ma; Rossetti *et al.* 2015) edad para el inicio del río Amazonas transcontinental. Los datos empíricos sobre las edades de las superficies de *terra firme* largo del río Amazonas en la Amazonía occidental muestran edades máximas de 250 ka (Pupim *et al.* 2019) lo que sugiere que las superficies más recientes son relativamente jóvenes (geológicamente hablando). Quizás estas diferentes interpretaciones surjan en parte debido a definiciones alternativas del río Amazonas, diferentes métodos de datación, la longevidad de las características geomórficas y los tipos de datos utilizados por diferentes estudios (ver revisión en Albert *et al.* 2018).

### 1.3.1.3 Cambios climáticos y paisajísticos del Cuaternario en la Amazonía

El Cuaternario cubre c. 2,6 millones de años de historia, durante los cuales el clima en todo el mundo y en la Amazonía cambió drásticamente debido al inicio de las fluctuaciones glaciales-interglaciales (Lisiecki y Raymo 2005, 2007) (ver el Cuadro 1.2). La dinámica climática del Cuaternario también afectó sustancialmente los paisajes bióticos y abióticos (por ejemplo, megaabanicos, depósitos sedimentarios) de la Amazonía (Cheng *et al.* 2013; Baker y Fritz 2015; Govin *et al.* 2014, Hoorn *et al.* 2017) (Figura 1.4.D.f).

En términos de precipitación, el ciclo hidrológico amazónico está estrechamente ligado a los movimientos estacionales de la zona de convergencia intertropical (ZCIT) sobre el Atlántico, que da forma al monzón suramericano (eg, Garreaud *et al.* 2009, Novello *et al.* 2019). El forzamiento de pre-

### Cuadro 1.2 Clima del Pleistoceno y fluctuaciones del nivel del mar

Las fluctuaciones climáticas globales durante el Pleistoceno (c. 2,6–0,01 Ma) han impulsado múltiples ciclos de cambios eustáticos (o mundiales) del nivel del mar, con varios de los ciclos más recientes que superan los 100 m de cambio vertical desde el mínimo hasta el máximo de la masa marina. Durante los períodos interglaciales cálidos, los niveles elevados del mar ralentizaron las descargas de los ríos al mar, lo que permitió que los sedimentos se asentaran y formaran llanuras aluviales. Durante los períodos glaciales fríos, la disminución del nivel del mar permitió que los ríos incidieran más profundamente en sus lechos de sedimentos a medida que se acercaban a sus desembocaduras, erosionando las llanuras aluviales y aumentando la pendiente del río. Esta formación y erosión repetidas de las llanuras de inundación de aguas bravas amazónicas (es decir, *várzeas*) durante los niveles altos y bajos del nivel del mar se conoce como el Ciclo Irion (Irion y Kalliola 2010).

La erosión durante los niveles bajos del mar excavó las partes bajas de los ríos en la Amazonía oriental, formando lagos de ría profundos cerca de las desembocaduras de grandes ríos de aguas claras como el Tocantins, Xingu y Tapajós. El aumento del nivel del mar después del LGM permitió que los sedimentos llenaran el cañón que se había formado en la parte inferior del río Amazonas-Solimões, de modo que el lecho de la Amazonía moderna es de 10 a 50 m más alto que el de los lagos de ría de sus afluentes adyacentes. Al reducir la línea de base topográfica de la erosión, los niveles bajos del mar también indujeron la formación de cascadas y rápidos en estos afluentes río arriba.

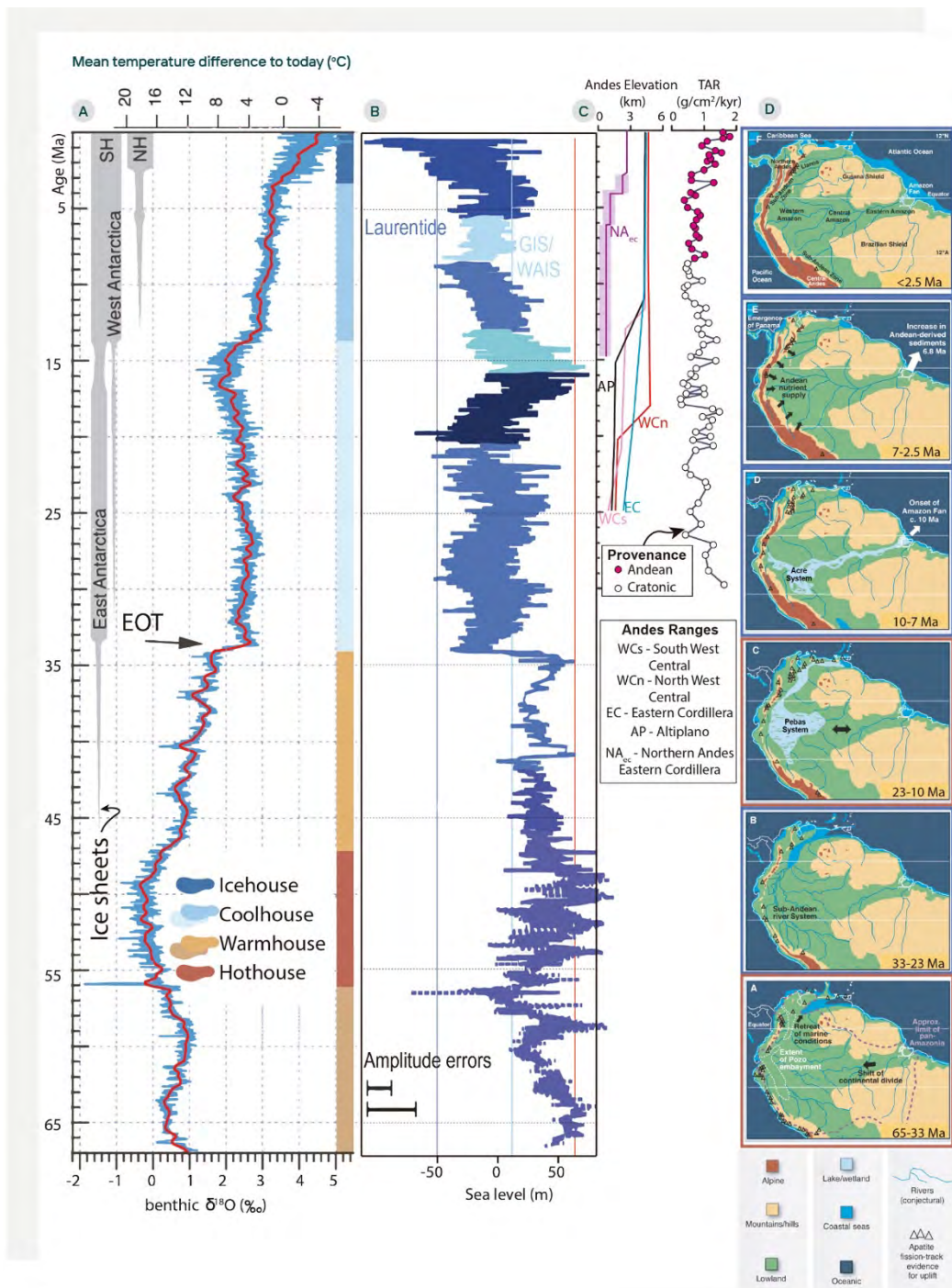
La precipitación adicional es causado por la transpiración sustancial de la selva tropical que juega un papel en el inicio del monzón (Wright *et al.* 2017) y contribuye grandes cantidades de vapor de agua y precipitación a la cuenca hidrográfica de la Amazonía (Langenbrunner *et al.* 2019). La transición de seco a húmedo también está influenciada por la cantidad significativa de evapotranspiración del paisaje del dosel del bosque amazónico (Wright *et al.* 2017).

Los cambios climáticos del cuaternario afectaron tanto la intensidad como la latitud media de la ZCIT, los sistemas convectivos atmosféricos y los vientos alisios. Los regímenes de precipitación sobre América del Sur cambiaron sustancialmente siguiendo los cambios en la intensidad del monzón suramericano,

El jet de bajo nivel de América del Sur, el alto de Bolivia y la Zona de Convergencia del Atlántico Sur (ver Capítulos 5 y 7). Nuestro conocimiento de los patrones de precipitación durante el Cuaternario se basa en archivos dispersos de núcleos de hielo y lagos en los Andes, registros marinos de la costa brasileña y cuevas en toda la Amazonía. Las últimas evaluaciones insinúan la compleja historia de los patrones cambiantes de variación hidrológica

en toda la región (por ejemplo, Thompson 1998; Sylvestre 2009; Govin *et al.* 2014; Novello *et al.* 2017, 2019; Hoorn *et al.* 2017; Wang *et al.* 2017).

La evidencia de los registros paleolíticos que cubren los dos últimos ciclos glaciales-interglaciales (c. 250 000 años) revela distintos perfiles climáticos en el oriente y el occidente de la Amazonía, el llamado dipolo de precipitación suramericano (Cheng *et al.* 2013). Este dipolo consiste en un patrón de precipitación diferencial sobre la Amazonía, donde las condiciones húmedas y secas variaron sustancialmente en la Amazonía oriental, mientras que la variabilidad de la precipitación fue mucho menor en la Amazonía occidental, incluyendo los Andes (Cheng *et al.* 2013; Baker y Fritz 2015, Wang *et al.* 2017). El efecto de este dipolo de precipitación en los paisajes bióticos es poco conocido, ya que las secuencias de polen fósil en las tierras bajas de la Amazonía a menudo carecen de series temporales de más de 50.000 años (Flantua *et al.* 2015). Sin embargo, los registros que cubren el último período glacial alrededor de c. 21 ka muestran una diferencia en la composición de especies y en las estructuras de bosques andinos y de tierras bajas en comparación con el presente (Mayle *et al.* 2009), sin que necesariamente muestren un cambio entre biomas (Häggi *et al.* 2017). Los registros



**Figura 1.4** A) Curva de temperatura global del Cenozoico (de Westerhold *et al.* 2020); B) Curva global del nivel del mar del Cenozoico (de Miller *et al.* 2020) (ver el Cuadro 1.2); C) Estimaciones de elevación pasada para los Andes centrales (según Sundell *et al.* 2019), y variaciones temporales en  $\epsilon Nd$  en el abanico submarino de la Amazonía (rojo, por Figueiredo *et al.* 2009; Hoorn *et al.* 2017), Ceará Rise (negro, por van Soelen *et al.* 2017) y Tasas de Acumulación Terrígena (TAR, por sus siglas en inglés) en la salida de la Amazonía cerca del Alto de Ceará; D) Mapas paleogeográficos que ilustran la transición del Cratón Amazónico a paisajes dominados por los Andes: (a) La Amazonía una vez se extendió sobre la mayor parte del norte de América del Sur. La separación de las placas del Pacífico cambió la geografía y los Andes comenzaron a elevarse. (b) Los Andes continuaron elevándose con el drenaje principal hacia el noroeste. (c) Formación de montañas en los Andes Centrales y del Norte (~30 Ma, especialmente a partir de 12 Ma) y progradación de humedales en la Amazonía occidental. El Óptimo Climático del Mioceno Medio y el alto nivel del mar provocaron intrusiones marinas y condiciones estuarinas en el corazón de la Amazonía. (d) El levantamiento de los Andes del Norte restringió la “pan-Amazonia” y facilitó la especiación y extirpación alopátrica [p. ej., (21)]. (e) Desapareció el megahumedal y se expandieron los bosques húmedos de *terra firme*; cierre del Istmo de Panamá e inicio del Gran Intercambio Biótico Americano (GABI). (f) Cuaternario. Tener en cuenta que América del Sur migró hacia el norte durante el curso del Paleógeno.

Paleo de las tierras altas, incluyendo las reconstrucciones de la línea de nieve de los glaciares y los registros de polen fósil (p. ej., Flantua *et al.* 2014, 2019), también indican la influencia persistente de las fluctuaciones climáticas del Cuaternario en la Amazonía andina.

Los rangos de temperatura durante un ciclo glacial-interglacial completo diferían entre la Amazonía; Las estimaciones actuales son de 2 a 5°C para las tierras bajas amazónicas y de 5 a 10°C en los Andes altos (por encima de los 2500 m) (p. ej., Klein *et al.* 1995; Mayle *et al.* 2004; Mark *et al.* 2005; Groot *et al.* 2011; Hooghiemstra y Flantua, 2019). Aunque las temperaturas fueron igualmente bajas durante los períodos glaciales en los Andes del norte, fueron sustancialmente más secas que en los Andes centrales (Torres *et al.* 2013), creando un dipolo de precipitación adicional de paleoclima dentro de la Amazonía pero al otro lado de los Andes. Las bajas temperaturas durante los períodos glaciales estuvieron acompañadas de grandes cambios en la disponibilidad de humedad relacionados con el sistema monzónico suramericano, lo que provocó avances sustanciales de los glaciares en los Andes (Palacios *et al.* 2020).

El aumento y la disminución de los ciclos glaciales e interglaciales influyeron en los paisajes amazónicos de muchas maneras. Se presume que la combinación del enfriamiento global del clima durante el Plioceno-Pleistoceno (últimos 4 Ma) y las alteraciones de los procesos glaciales han aumentado la erosión glacial a nivel mundial (Herman *et al.* 2013). El aumento de las precipitaciones aceleró la erosión y el transporte de sedimentos durante los períodos interglaciares, mientras que las extensas morrenas pavimentaron los valles hasta elevaciones tan bajas como 2500 m (Angel *et al.* 2017; Mark *et al.* 2005). Las tasas de erosión pueden haber sido más altas durante las transiciones hacia y desde condiciones glaciadas a libres de hielo (Herman y Champagnac 2016), y el flujo de sedimentos fue desproporcionadamente alto durante las oscilaciones climáticas de gran amplitud del último millón de años (Robl *et al.* 2020). La alta denudación de los Andes durante el Cuaternario contribuyó a la formación de pilas aluviales de megaabánico en porciones del antepaís subandino (Wilkinson *et al.* 2010).

### 1.3.2 Paisajes modernos en la Amazonía

Como se revisó en la Sección 1.3.1, la geodiversidad del paisaje moderno desde la escala continental hasta las terrazas de los márgenes de los ríos es una función acumulativa de procesos tectónicos, geomorfológicos y climáticos que operan durante millones de años.

Los paisajes amazónicos pueden ser clasificados por las principales características de su entorno geológico, que afectan todas las características de la superficie, desde suelos y ríos hasta especies y ecosistemas. Es importante destacar que casi todo lo que sabemos sobre la historia de los paisajes amazónicos proviene de materiales conservados en el registro geológico.

La morfología del paisaje es una descripción de la distribución espacial de las elevaciones, resultante del equilibrio entre levantamiento, erosión y sedimentación. Por lo tanto, la inclinación del terreno y las cargas de sedimentos en los ríos reflejan qué tan rápido se eleva un área (p. ej., Hack 1960; Ahnert 1970; Milliman y Syvitski 1992; Montgomery y Brandon 2002; Portenga y Bierman 2011).

La compresión tectónica eleva las cordilleras en los Andes, mientras que los ríos eliminan todo o parte de ese levantamiento con la misma rapidez, produciendo sedimentos y nutrientes que luego son transportados río abajo (p. ej., Wittmann *et al.* 2011; Garziona *et al.* 2017). Por lo tanto, las montañas de los Andes tienen amplitudes locales de elevación (es decir, rango de elevación en un radio dado, en adelante denominado *relieve*) de más de 3 km dentro de una ventana de 2,5 km. Estas áreas de alto relieve son un testimonio de las fuerzas que impulsan el levantamiento y producen altas tasas de erosión (c. 100–1,000 m/Ma) en los bordes más occidentales de la Amazonía, produciendo 300–600 Mt/año en el Bajo Río Solimões (Wittmann *et al.* 2011). Estas altas cargas de sedimentos provienen de áreas ricas en nutrientes dentro de la cuenca de drenaje de la Amazonía (consulte la Sección 1.4), lo que prepara el escenario para diferentes tipos de hábitats acuáticos y de llanuras aluviales (consulte la Sección 1.5). Es importante destacar que estas montañas bloquean las corrientes atmosféricas y

producen fuertes gradientes climáticos locales, llamados efectos orográficos, concentrando metros de lluvia en las laderas orientales de los Andes amazónicos (Bookhagen y Strecker 2008). Juntos, el alto relieve y la producción de sedimentos de los Andes y sus efectos locales sobre el clima y la vegetación han sido identificados como ingredientes clave para generar y mantener la biodiversidad (Antonelli *et al.* 2018).

En contraste, los paisajes de tierras bajas de la Amazonía occidental y oriental tienen un relieve bajo (<200 m), principalmente debido a las bajas tasas de elevación. En su mayoría, los ríos fluyen sobre rocas sedimentarias fácilmente erosionables de las cuencas sedimentarias que forman el sustrato de la mayor parte de las tierras bajas amazónicas occidentales y orientales. Aunque el bajo relieve y la topografía mayormente uniforme de los interfluvios sugieren que estos paisajes están en equilibrio con las tasas de levantamiento locales, las tierras bajas de la Amazonía occidental son altamente dinámicas. Aquí, las bajas pendientes allanan el camino para ríos serpenteantes de gran energía y dinamismo (es decir, Beni, Mamoré, Juruá, Purús, Madeira, Solimões), que migran de un lado a otro sobre sus llanuras aluviales a tasas de 10 m/año a >100 m/año, tallando paredes curvas de llanuras aluviales e incluso avulsionando en nue-

vos valles (por ejemplo, Mertes *et al.* 1996; Gautier *et al.* 2007). Los datos geocronológicos compilados a lo largo de la llanura aluvial de aguas bravas de la Amazonía sugieren que los depósitos activos de la llanura aluvial tienen como máximo 20 ka (Pupim *et al.* 2019), poniendo un límite en el tiempo para que los canales de los ríos atraviesen la llanura aluvial activa. *Las paleovárzeas* también se conservan en algunos lugares sobre las llanuras aluviales activas (p. ej., el lago Amanã), que persisten a través de más de un ciclo glacial de erosión y depósito de sedimentos de llanuras aluviales (Irion y Kalliola 2010). Estas dinámicas hidrogeomórficas complejas generan una gran heterogeneidad espaciotemporal en las tierras bajas amazónicas, lo que contribuye, por ejemplo, a una diversidad local de peces excepcionalmente alta (Saint-Paul *et al.* 2000; Correa *et al.* 2008; Goulding *et al.* 2019).

En contraste con las tierras bajas de la Amazonía occidental, los ríos de las tierras bajas de la Amazonía oriental fluyen principalmente sobre la Formación Alter-do-Chão (limolitas y areniscas moderadamente persistentes). Aquí, los ríos también son de bajo relieve (10–200 m), excepto donde afloran areniscas resistentes en el estado de Pará (Brasil), donde el relieve local puede alcanzar más de 400 m. A pesar de tener una distribución de relieve relativamente uniforme que podría indicar paisa-

### Cuadro 1.2 Clima del Pleistoceno y fluctuaciones del nivel del mar

Las fluctuaciones climáticas globales durante el Pleistoceno (c. 2,6–0,01 Ma) han impulsado múltiples ciclos de cambios eustáticos (o mundiales) del nivel del mar, con varios de los ciclos más recientes que superan los 100 m de cambio vertical desde el mínimo hasta el máximo de la masa marina. Durante los períodos interglaciales cálidos, los niveles elevados del mar ralentizaron las descargas de los ríos al mar, lo que permitió que los sedimentos se asentaran y formaran llanuras aluviales. Durante los períodos glaciales fríos, la disminución del nivel del mar permitió que los ríos incidieran más profundamente en sus lechos de sedimentos a medida que se acercaban a sus desembocaduras, erosionando las llanuras aluviales y aumentando la pendiente del río. Esta formación y erosión repetidas de las llanuras de inundación de aguas bravas amazónicas (es decir, *várzeas*) durante los niveles altos y bajos del nivel del mar se conoce como el Ciclo Irion (Irion y Kalliola 2010).

La erosión durante los niveles bajos del mar excavó las partes bajas de los ríos en la Amazonía oriental, formando **lagos de ría** profundos cerca de las desembocaduras de grandes ríos de aguas claras como el Tocantins, Xingu y Tapajós. El aumento del nivel del mar después del LGM permitió que los sedimentos llenaran el cañón que se había formado en la parte inferior del río Amazonas-Solimões, de modo que el lecho de la Amazonía moderna es de 10 a 50 m más alto que el de los lagos de ría de sus afluentes adyacentes. Al reducir la línea de base topográfica de la erosión, los niveles bajos del mar también indujeron la formación de cascadas y rápidos en estos afluentes río arriba.



jes en equilibrio, los afluentes norte y sur del río Amazonas entre la confluencia del río Negro y el río Solimões están plagados de rápidos y cascadas, especialmente cerca de los límites entre las tierras bajas y las tierras altas (es decir, Joao *et al.* 2013; Val *et al.* 2014; Val 2016). Adicionalmente, la estabilidad a largo plazo de los márgenes del río Amazonas ha permitido el desarrollo de costras lateríticas (por ejemplo, Balan *et al.* 2005; Horbe y da Costa 2005), que tienen fallas locales (Silva *et al.* 2007). Junto con la evidencia de incisiones fluviales y características y depósitos de paleocanales (p. ej., Hayakawa *et al.* 2010), es probable que estos paisajes no estén equilibrados, lo que ha llevado a los autores a argumentar que las fallas intracontinentales y el cambio del nivel del mar glacio-eustático son desencadenantes del cambio del paisaje (Irion y Kalliola 2010; Val *et al.* 2014; Rossetti *et al.* 2015). Si bien todas estas son interpretaciones plausibles, actualmente se desconoce el verdadero origen de los puntos clave (cascadas y rápidos) en el oriente de la Amazonía, pero puede ser clave para limitar el momento de los cambios en el paisaje donde los depósitos de los ríos están ausentes.

Donde los ríos fluyen por encima y fuera de áreas cratónicas (es decir, escudos), los cambios espaciales en el relieve son drásticos y probablemente duraderos. Extendiéndose sobre todos los bordes norte y sur de la cuenca de drenaje de la Amazonía, hay afloramientos de rocas cratónicas, que forman amplias mesetas en su mayoría con una elevación de 500 a 1000 m, pero que alcanzan los 2500 m en los tramos más septentrionales de la Amazonía en el sur de Venezuela y en la frontera entre Brasil y Guyana (Figura 1.2.c). Aquí, los llamados *tepuiforman* asombrosas mesetas que están sostenidas por rocas metamórficas altamente resistentes del cratón amazónico y se elevan por encima de las tierras bajas amazónicas (p. ej., Briceño y Schubert 1990; Rull *et al.* 2019, ver la Sección 1.2). Aquí es donde la evolución geológica de la Amazonía en el tiempo profundo se manifiesta más en el paisaje actual. Se desconoce si estas mesetas se están elevando y, de ser así, con qué rapidez, pero probablemente en órdenes de magnitud más bajos que en los Andes. No obstante, el levantamiento por flexión local debido al peso de las pilas sedimentarias e ígneas (es decir, *sills*) en la cuenca sedimentaria de la Amazonía, así como en el abanico de aguas profundas, podría

contribuir a mantener algunas de estas mesetas (Nunn y Aires 1988; Watts *et al.* 2009). Estas rocas altamente resistentes, de más de mil millones de años, impiden la erosión y el deterioro del paisaje. Las costras lateríticas de 5 a 60 Ma de edad todavía se conservan en el Escudo Guayanés oriental, lo que sugiere tasas de erosión de <5 m/Ma (Thévenaut y Freyssinet 2002; Balan *et al.* 2005; dos Santos Albuquerque *et al.* 2020). En escalas de tiempo milenarias, las áreas del escudo se erosionan a 10–40 m/Ma y aportan 9–20 Mt/año de sedimentos a través de los ríos Negro y Tapajós (Wittmann *et al.* 2011). Hasta el momento, las tasas de erosión son escasas pero muy importantes para determinar qué tan rápido se integraron las áreas de tierras altas con las cuencas de tierras bajas a lo largo del pasado geológico. Esta es una brecha importante en el conocimiento, ya que estas mesetas albergan muchas especies endémicas y de distribución restringida (Albert *et al.* 2011; Cracraft *et al.* 2020; ver también el Capítulo 2).

En resumen, los contrastes geológicos descritos anteriormente son 1) ríos profundamente atrincherados en los Andes en levantamiento con una mezcla de paisajes en equilibrio y no equilibrio; 2) paisajes de bajo relieve y cercanos al equilibrio en las tierras bajas de la Amazonía occidental sobre rocas sedimentarias relativamente blandas con ejemplos típicos de patrones fluviales dendríticos y serpenteantes; 3) formas topográficas complejas en los escudos con mesetas en bajorrelieve rodeadas de excavaciones fluviales intensificadas y configuraciones anómalas de la red fluvial debido a los contrastes litológicos. Es importante destacar que las divisiones de drenaje de bajo relieve existen en muchas partes en los bordes del río Amazonas, como su división con las cuencas de los ríos Orinoco, Essequibo y Paraná-Paraguay-Uruguay, e indican que la cuenca del río Amazonas aún está experimentando transitoriedad (por ejemplo, Albert *et al.* 2018; Stokes *et al.* 2018).

A pesar de la ausencia de un levantamiento tectónico activo conocido, los paisajes amazónicos centrales y orientales son propensos a procesos autógenos y también a perturbaciones externas del nivel de la base que, en última instancia, pueden conducir a cambios en la red fluvial. Estos procesos son 1) topografía dinámica, 2) fluctuaciones del ni-

vel de la base glacial-interglacial (Cuadro 1.2), 3) captura de ríos (Cuadro 1.3) y 4) avulsiones de ríos (Cuadro 1.3). Por último, las tasas de erosión en gran medida no tienen restricciones en la Amazonía y solo se restringen a los afluentes más grandes (Wittmann *et al.* 2011). Esencialmente, no hay datos publicados sobre la tasa de erosión a largo plazo en las tierras bajas de la Amazonía y muy pocas tasas están disponibles para las áreas del escudo y para las montañas de los Andes. Estas son las principales brechas en los datos. Restringir la producción de sedimentos de fondo no solo permitirá restringir lazos más profundos entre el paisaje y la evolución de las especies. También es de gran importancia evaluar los impactos de las actividades antropogénicas como la agricultura, así como los efectos de la deforestación y los incendios forestales en la

producción de sedimentos y la degradación del hábitat en un futuro de cambio climático.

#### 1.4 Riqueza del Paisaje Amazónico: Geodiversidad y Suelos

Los suelos se forman en la interfaz entre la geología, la biología y la hidrología, constituyen una parte integral del entorno físico de los ecosistemas continentales y cumplen cuatro funciones ecológicas principales. Los suelos facilitan (i) el almacenamiento, suministro y purificación del agua; (ii) el crecimiento de las plantas; (iii) las modificaciones atmosféricas; y (iv) los hábitats para organismos y microorganismos. Además, los suelos proporcionan recursos esenciales para la producción primaria (es decir, la fotosíntesis) a través de la disponi-

#### Cuadro 1.3 Modificación del drenaje a través de la captura y avulsión de ríos

La captura de ríos, a veces denominada piratería de arroyos, es el proceso mediante el cual los afluentes de una cuenca fluvial capturan una fracción de una red fluvial vecina. Las capturas de ríos a menudo surgen de un desequilibrio en las tasas de erosión entre los arroyos que comparten una división de drenaje. La transferencia de afluentes entre las cuencas de los ríos cambia la posición de la división de drenaje y, a menudo, se reconoce por los cambios abruptos en la vaguada o la línea del valle de los cursos de los ríos, como los característicos giros en forma de horquilla o en U. En regiones con sustratos rocosos, la captura del río da como resultado la formación de gargantas estrechas o brechas de viento, así como discontinuidades topográficas representadas como puntos de cruce en el perfil longitudinal del río. Tales nudos son a menudo la ubicación de rápidos o cascadas que se propagan río arriba por la erosión progresiva. El movimiento aguas arriba de los nudos es una consecuencia universal de la caída del nivel base, despojando al paisaje de sus capas superiores de suelo. La caída del nivel base que resulta de la captura del río o la disminución del nivel del mar es un mecanismo poco estudiado del cambio del paisaje en la Amazonía, pero es probable que haya sido muy importante. Dependiendo de varias variables, la transitoriedad del paisaje puede persistir durante millones de años en los paisajes del escudo tectónicamente estables. Las variables importantes que impulsan la captura de ríos y la migración de cuencas hidrográficas incluyen la magnitud de la elevación de las caídas del nivel base, las diferencias en los tamaños de las cuencas a ambos lados de una división de cuencas hidrográficas, las diferencias en la precipitación y la litología a ambos lados de una división de cuencas hidrográficas y la consiguiente potencia de erosión de la corriente impulsada por la pendiente.

Las avulsiones fluviales son cambios en la posición de los cauces fluviales activos que surgen de procesos hidrológicos y geomorfológicos. Las avulsiones suelen ser de naturaleza autogénica y abarcan escalas de tiempo de años a miles de años (Slingerland y Smith 2004). Cuando los ríos se precipitan hacia otro cauce, dejan atrás “cicatrices” fluviales, también llamadas escarpes fluviales, así como abanicos aluviales, que son depósitos sedimentarios en forma de abanico de un kilómetro de ancho. Los escarpes fluviales están muy extendidos en las tierras bajas de la Amazonía e indican que cientos de kilómetros de avulsión fluvial son una parte intrínseca de los ríos aluviales de las tierras bajas, con importantes implicaciones para la biogeografía y la biodiversidad (Albert *et al.* 2018; Tuomisto *et al.* 2019). Las avulsiones más grandes forman megaabanicos aluviales, y también están muy extendidas en la Amazonía con edades variables desde finales del Mioceno (Wilkinson *et al.* 2010).

bilidad de elementos minerales esenciales y agua que sustentan las redes alimentarias terrestres y acuáticas. Por lo tanto, las transformaciones del suelo a lo largo del tiempo controlan la disponibilidad de nutrientes e influyen profundamente en la química del agua tanto en los ecosistemas terrestres como acuáticos. La evolución, diversidad y distribución geográfica de los tipos de suelos afectan todas las funciones de los ecosistemas continentales. Aquí revisamos aspectos de la interacción entre los procesos geológicos, el tiempo y la evolución del suelo en la Amazonía, y cómo esta geodiversidad regional contribuye a las funciones del ecosistema.

### 1.4.1 La geodiversidad ha dado forma a los suelos amazónicos

Los procesos geológicos, como los descritos en las secciones 1.2 y 1.3, han moldeado la distribución geográfica y la cobertura fisiográfica de las condiciones edáficas en la Amazonía moderna. La formación y evolución del suelo ocurre a través de las interacciones de cinco factores principales (Jenny 1941): material original (p. ej., tipo de roca y minerales), geomorfología (relieve del paisaje local), clima (regímenes hidrológicos y de evaporación que gobiernan los flujos de agua a través de los sedimentos), interacciones con organismos (p. ej., microfauna y meiofauna asociadas con el suelo y las raíces) y el tiempo. Estos factores actúan juntos para crear las condiciones en las que se produce un determinado tipo de suelo. Los suelos son formaciones dinámicas que reflejan los aportes contribuyentes de muchos factores abióticos (litológicos, hidrológicos, climáticos) y bióticos, incluyendo las modificaciones químicas y físicas por bacterias, micorrizas, plantas (p. ej., raíces, hojarasca) y animales (p. ej., meiofauna, lombrices de tierra, artrópodos).

El tiempo cambia las características morfológicas y químicas de los suelos de manera predecible. Al comienzo del proceso de formación del suelo, la superficie plana desarrolla una capa delgada de material no consolidado sobre la roca a través del efecto físico del clima (p. ej., variaciones de temperatura y humedad) y la presión ejercida por las raíces de las plantas. Durante miles o millones de años, el suelo se profundizará y los efectos de la

meteorización (ver la Sección 1.4.2) transformarán la estructura de los minerales del suelo y su química hasta que se forme un suelo más estable, pobre en nutrientes y más profundo. Los suelos maduros son resistentes a cambios posteriores en ausencia de transformaciones pronunciadas a escala del paisaje. Si se desarrolla en una superficie inclinada, la erosión más rápida podría adelantar la formación del subsuelo, manteniendo el suelo joven y poco profundo, independientemente de cuánto tiempo haya estado expuesto. El clima húmedo y cálido continuo y la presencia generalizada de organismos del suelo en toda la Amazonía significan que el tiempo geológico, el material original y la geomorfología son los principales factores que controlan el desarrollo del suelo. Sin embargo, la influencia de estos factores varía con la escala espacial (Figura 1.5).

Las interacciones entre los factores geológicos y climáticos a través de las escalas han producido un mosaico complejo de tipos y condiciones de suelo en toda la Amazonía, cada uno con propiedades físicas, químicas y biológicas distintas. A nivel de toda la cuenca, los procesos descritos en las secciones 1.2 y 1.3 dieron como resultado grandes diferencias en la edad y las tasas de erosión del material original (es decir, el tiempo transcurrido desde que el sustrato estuvo expuesto a la meteorización), formando diferentes provincias geológicas (Figura 1.2A) con variación en el estado nutricional del suelo (Figura 1.5).

Alrededor del 60% de los suelos en la cuenca de la Amazonía son ferralsoles y acrisoles muy meteorizados y pobres en nutrientes, concentrados principalmente en el oriente de la Amazonía (Quesada *et al.* 2011). El material original de los escudos de Guayana y Brasil es de edad Proterozoica y está muy erosionado. Muchos suelos protectores se desarrollaron sobre rocas cristalinas en lugar de rocas sedimentarias o sedimentos no consolidados, que tienen tasas de erosión muy bajas (Sección 1.3.2). Su meteorización ocurre a un ritmo más lento y muchos suelos escudo tienen un estado de nutrientes algo más alto en comparación con los suelos comparativamente más jóvenes que se encuentran al este de la confluencia del río Negro-Solimões en la cuenca intracratónica. Durante el llenado de las cuencas sedimentarias de la Ama-

zonía, por ejemplo, los sedimentos del Paleozoico-Mesozoico que se originaron a partir de rocas proterozoicas meteorizadas resultaron en una menor fertilidad del suelo (Quesada *et al.* 2010) (Figura 1.5. A y B).

En contraste, los suelos en la Amazonía occidental generalmente son más ricos en nutrientes, porque se formaron en sedimentos recientes que se erosionaron en los Andes (Quesada *et al.* 2010, 2011; Quesada y Lloyd 2016). Gran parte de los sedimentos depositados en la Amazonía occidental durante el Mioceno estaban protegidos de la meteorización debido al anegamiento durante la fase de mega-humedal de Pebas (23–10 Ma, ver las Secciones 1.2 y 3). Por lo tanto, los procesos de formación de suelos en gran parte de la Amazonía occidental son significativos solo a partir del Plioceno (c. 5 Ma), y gran parte de la región tiene suelos que tienen menos de 2 millones de años (Quesada *et al.* 2011).

Aunque el tiempo geológico y las tasas de erosión explican las variaciones en el desarrollo y la fertilidad del suelo en toda la cuenca, las variaciones en el material de roca madre y la geomorfología son los principales factores que influyen en las variaciones locales del tipo de suelo. Los procesos asociados con la geomorfología, como la posición topográfica (meseta, pendiente y valle), el drenaje y la erosión local pueden influir fuertemente en la formación del suelo, dando como resultado que diferentes suelos ocurran en una escala de decenas de metros, a pesar de estar formados en la misma litología (Formación Catena, Fritsch *et al.* 2007). La interacción de estos factores da como resultado una divergencia excepcionalmente alta de suelos, con diversas propiedades físicas y químicas. Por ejemplo, al menos 19 de los 32 grupos de suelos de la Base de Referencia Mundial (WRB, por sus siglas en inglés) se encuentran en la Amazonía (Quesada *et al.* 2011), que solo carece de suelos asociados con ambientes secos o fríos.

### **1.4.2 La diversidad del suelo influye en la función del ecosistema y la biodiversidad**

El desarrollo del suelo se produce debido a la meteorización física y química de la roca madre y el regolito, y al enriquecimiento de nutrientes a partir del depósito alóctono de sedimentos y la descom-

posición orgánica autóctona. Los procesos de meteorización química (carbonatación, disolución, hidrólisis, oxidación-reducción) se aceleran en los climas cálidos y húmedos de las selvas bajas amazónicas, mientras que la meteorización física es más activa en los Andes altos. La meteorización física se produce a través de procesos geomórficos que rompen las partículas del suelo en tamaños más pequeños, mientras que la mayor parte de la meteorización química de los suelos amazónicos comprende reacciones con el agua.

La meteorización reduce las concentraciones de muchos elementos minerales esenciales para el crecimiento de las plantas, como fósforo, calcio, magnesio y potasio. La meteorización también altera la composición mineralógica y las características morfológicas del suelo (Quesada *et al.* 2010). En última instancia, esto da como resultado asociaciones entre los principales grupos de clasificación del suelo y la distribución de nutrientes (Figura 1.5.A). El fósforo del suelo sirve como un indicador importante del desarrollo del suelo, ya que el contenido total de fósforo disminuye durante la meteorización del suelo.

Debido a que la reserva de fósforo se transforma gradualmente en formas no disponibles, el fósforo es el principal nutriente que limita la productividad del ecosistema en los antiguos suelos amazónicos (Quesada *et al.* 2012; Quesada y Lloyd 2016). Por otro lado, el nitrógeno se suministra a los suelos principalmente a través de la sedimentación de nitrógeno atmosférico y la fijación de  $N_2$  microbiano, acumulándose así a lo largo del desarrollo del suelo. El nitrógeno no es limitante en los bosques maduros, pero la limitación de nitrógeno sí ocurre en bosques perturbados (p. ej., tala, incendios, eventos de mortalidad a gran escala) y bosques de arena blanca (Quesada y Lloyd 2016).

Los bosques no se ven afectados únicamente por los suelos a través de la disponibilidad de nutrientes. Los tipos de suelo más jóvenes que no han sufrido una meteorización extensa muestran casi invariablemente un menor grado de desarrollo vertical, siendo a menudo poco profundos y con horizontes subterráneos duros que restringen el crecimiento de las raíces (Figura 1.5.CD). Los tipos de suelo que han resultado de muchos millones de

años de meteorización suelen tener propiedades físicas favorables, como una estructura de suelo bien desarrollada, buen drenaje y una alta capacidad de almacenamiento de agua debido a su profundidad (Figura 1.5. E-F). Este equilibrio entre la calidad física y la disponibilidad de nutrientes contribuye en gran medida a la diversidad de ambientes en la Amazonía y causa efectos profundos en la forma como funciona el ecosistema.

Las propiedades físicas del suelo, como la poca profundidad, el drenaje deficiente y los impedimentos físicos para el crecimiento de las raíces, pueden ser una limitante importante para el crecimiento forestal, lo que influye directa o indirectamente en las tasas de recambio y mortalidad de los árboles (Quesada y Lloyd 2016). Las propiedades físicas del suelo cambian los patrones de la biomasa de la vegetación sobre la superficie de la tierra (Quesada *et al.* 2012), y cómo se almacena la biomasa en árboles individuales (Martins *et al.* 2015). Los suelos físicamente restringidos con altas tasas de mortalidad de los árboles tienden a estar dominados por muchos árboles pequeños, mientras que los bosques que crecen en condiciones físicas favorables y de baja perturbación del suelo permiten que los árboles vivan más tiempo y acumulen más biomasa. Las propiedades físicas del suelo también están relacionadas con la abundancia de palmas en la Amazonía (Emilio *et al.* 2014), y a la forma del árbol a través de sus efectos sobre la relación entre la altura y el diámetro del árbol (Feldpausch *et al.* 2011). De manera similar, las características físicas del suelo también influyen sobre la estructura demográfica del bosque (Cintra *et al.* 2013) y la cantidad de madera muerta (Martins *et al.* 2015). Por otro lado, la tasa de crecimiento forestal (producción de biomasa) está directamente influenciada por la disponibilidad de nutrientes del suelo. La evidencia directa de la limitación de nutrientes en la productividad forestal ha sido reportada por Quesada *et al.* (2012), quien demostró que las tasas de crecimiento de la biomasa estaban correlacionadas con las variaciones en las concentraciones totales de fósforo en el suelo en toda la Amazonía.

Existe una controversia sobre la importancia de los suelos para la riqueza de las especies de árboles en la Amazonía. Algunos estudios informan que la riqueza de especies tuvo generalmente una correla-

ción negativa con el estado de nutrientes del suelo, mientras que otros informan una correlación positiva (Faber-Langendoen y Gentry 1991; Phillips *et al.* 2003; Ruokolainen *et al.* 2007). En todo caso, las distribuciones de las especies arbóreas usualmente están asociadas con las propiedades del suelo. Se encontraron relaciones significativas entre la distribución de árboles y las concentraciones de nutrientes del suelo para al menos un tercio de las especies de árboles en los bosques de tierras bajas en Colombia, Ecuador y Panamá (John *et al.* 2007). Higgins *et al.* (2011) muestran que los patrones florísticos en los bosques amazónicos estaban asociados con variaciones del suelo en diferentes formaciones geológicas, lo que corresponde a un cambio de 15 veces en la fertilidad del suelo y un cambio casi total en la composición de especies de plantas, lo que sugiere que, en gran medida, los patrones florísticos pueden estar relacionados con patrones geológicos subyacentes (Quesada y Lloyd 2016).

### 1.5 Hidrología Amazónica: Ríos, humedales, aguas del suelo y aguas subterráneas

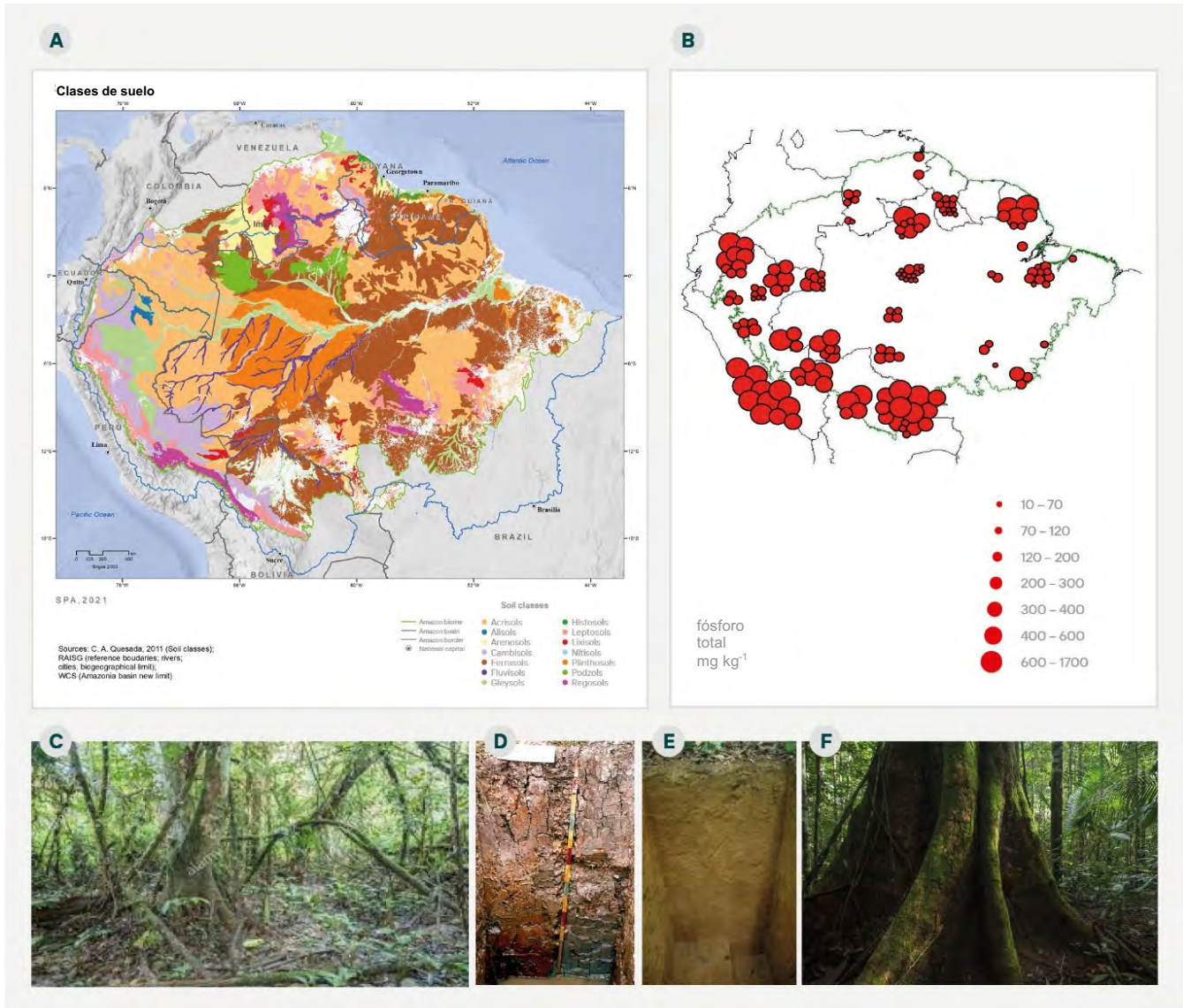
El agua sustenta la vida directamente e indirectamente modula muchos procesos esenciales para la vida. La variada distribución del agua en la Amazonía, en escalas de tiempo estacionales a geológicas, provee el telón de fondo fisiográfico para la vida tanto terrestre como acuática. A continuación examinamos el paisaje hidrológico amazónico moderno como producto de gradientes geológicos y climáticos, y destacamos las características más relevantes para comprender la biodiversidad amazónica.

#### 1.5.1 La diversidad geológica y climática da forma a la diversidad hidrológica en la Amazonía

Bajo un clima, una topografía, un sustrato y una cubierta vegetal dados, que podrían ser incluso más importantes que los sustratos geológicos, se controla la cantidad de lluvia que ingresa directamente a la red de drenaje superficial (escurrimiento superficial) y la cantidad que se infiltra en el subsuelo. Mientras que el flujo superficial moviliza sedimentos y nutrientes hacia los sistemas acuáticos, el material del subsuelo almacena el agua infiltrada, lo que promueve la meteorización

química y libera lentamente agua y solutos a los arroyos como flujo base. El almacenamiento subterráneo también es una fuente de agua del suelo de la zona de las raíces para las plantas durante los períodos de sequía. A lo largo de la Amazonía, las propiedades del sustrato que controlan esta partición superficie-subsuelo (p. ej., pendiente, perme-

meabilidad y espesor del regolito o del sedimento) varían drásticamente. Esto crea un mosaico espacial en el paisaje con pistas sobre dónde se vierte o recoge el agua. Donde existe una capacidad de almacenamiento sustancial en el subsuelo (suelos, regolito, rocas fracturadas), los suelos y los ríos no se secan rápidamente y los ecosistemas son más



**Figura 1.5** A) La complejidad de los suelos en la Amazonía; la mayoría están muy meteorizados, el resto varía desde perfiles de suelo bien desarrollados a jóvenes. El material de roca madre (sustrato geológico) y los suelos están directamente relacionados, pero no existe relación con la edad de las rocas. La depresión O-E del bajo río Amazonas tiene suelos muy pobres; las rocas cristalinas de la Amazonía oriental son intermedias; los sustratos 'derivados de los Andes' en la Amazonía occidental tienen suelos ricos (Quesada *et al.* 2011). B) El gradiente de fósforo en suelos amazónicos, con una clara tendencia de suelos ricos en fósforo en el occidente a suelos pobres en fósforo en el oriente (Quesada y Lloyd 2016). C-D) Gleysols, suelos no meteorizados y suelos pobres en biomasa en la Amazonía occidental; E-F) Ferralsoles, suelo erosionado y bosque rico en biomasa en la Amazonía oriental (créditos de las fotos: B. Quesada, João Rosa).

resistentes a los cambios rápidos de los fenómenos meteorológicos y las sequías estacionales (Hodnett *et al.* 1997; Cuartas 2008; Tomasella *et al.* 2008; Neu *et al.* 2011). La figura 1.6 ilustra los factores descritos anteriormente, que dan forma a la plomería hidrológica del sistema (caricatura en el centro).

La profundidad de la capa freática (mapa inferior, Figura 1.6) es un buen indicador de las condiciones hidrológicas en toda la Amazonía. La profundidad de la capa freática (WTD, por sus siglas en inglés), que va desde cero (en la superficie terrestre) hasta más de 80 m (ver la barra de color en la Figura 1.6), refleja tanto el clima (flujos verticales) como el terreno (flujos laterales por encima y por debajo del suelo). Las aguas subterráneas poco profundas sostienen el flujo de agua y la humedad del suelo en períodos de sequía. Los ecosistemas de tierras altas sobre una capa freática profunda son únicamente de secano y son vulnerables a las sequías meteorológicas, mientras que los ecosistemas de tierras bajas sobre capas freáticas poco profundas, sostenidos por la lluvia de las tierras altas a través del flujo cuesta abajo, gozan de un suministro de agua más estable. La WTD poco profunda también provoca anegamiento y condiciones anóxicas del suelo, excluyendo la vegetación de las tierras altas que no tolera el anegamiento y seleccionando especies de humedales bien adaptadas al anegamiento.

La estructura espacial de la WTD lleva una fuerte firma de la topografía, directamente porque la pendiente de la superficie controla el drenaje, e indirectamente a través de su influencia en el clima (orografía, tasa de gradiente), regolito (meteorización, erosión y sedimentación) y suelo (estabilidad del sustrato). Estas características del terreno sientan las bases fisiográficas de diversas características hidrológicas.

El fuerte gradiente climático a lo largo de la Amazonía, particularmente en la cantidad de lluvia y la estacionalidad, es otra fuerza que da forma a la diversidad hidrológica. La interacción del clima y la topografía da como resultado un rico patrón espacio-temporal de disponibilidad de agua en la Amazonía. Sin embargo, a excepción del flujo de la corriente, las variables hidrológicas críticas para los ecosistemas, como la humedad del suelo en la zona

de las raíces y la WTD, se observan escasamente en la vasta Amazonía, y aquí usamos un modelo (Miguez-Macho y Fan 2012ab) para ilustrar patrones estacionales y espaciales probables en variables hidrológicas clave.

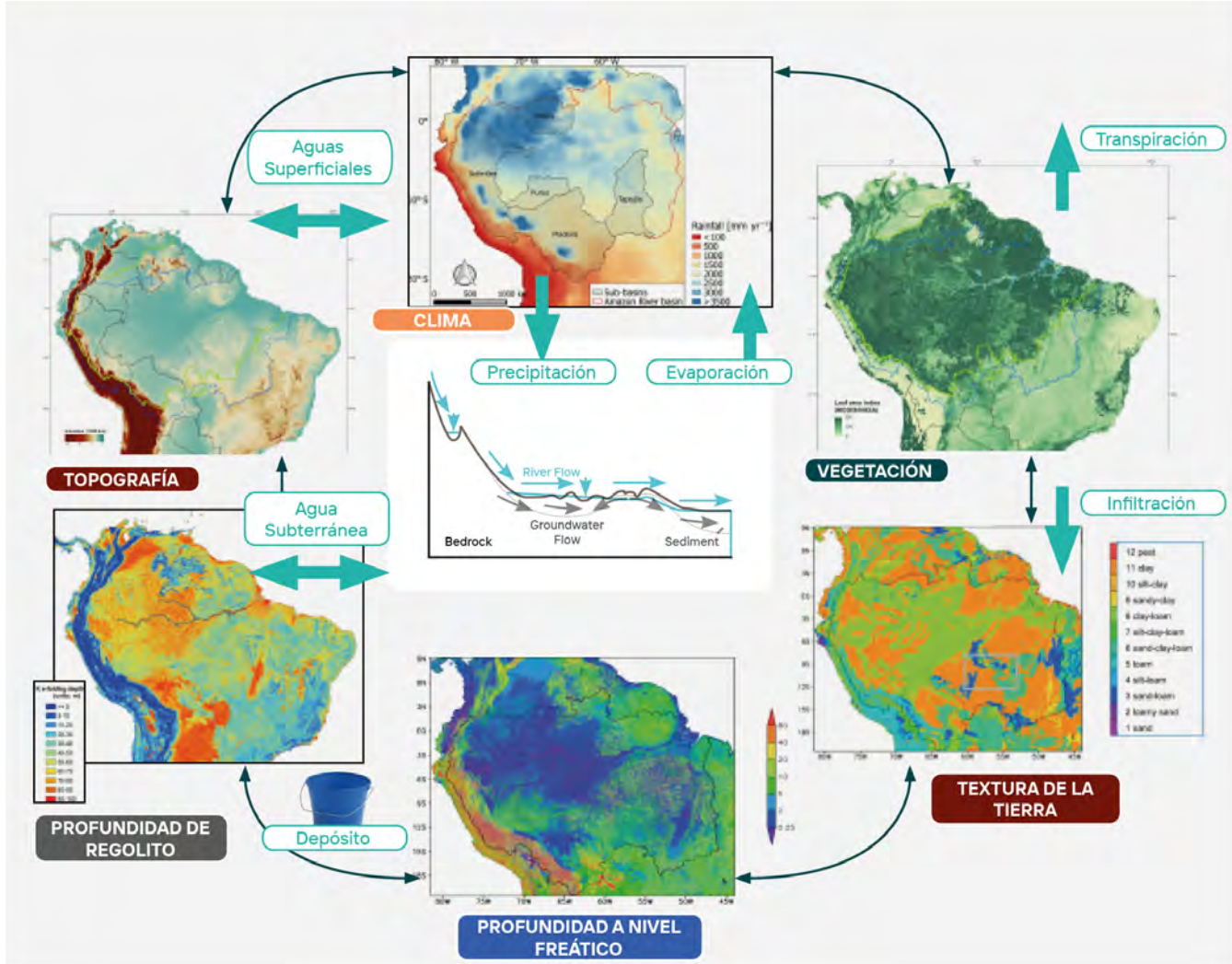
Figura 1.7. (A) muestra la variabilidad hidrológica de la Amazonía; (i) disponibilidad de agua del suelo para las plantas que refleja la lluvia estacional (arriba), (ii) WTD que muestra áreas de anegamiento (condiciones de humedales, morado) y agua subterránea accesible a las raíces (azul) (centro), y (iii) altura de inundación que muestra la extensión de las inundaciones y la naturaleza dinámica de la conectividad lateral entre los arroyos (abajo). Estos patrones inferidos nos permiten ver la gran variabilidad espacial y los contrastes estacionales en las condiciones hidrológicas de la Amazonía. La composición química de las aguas de la Amazonía refleja en gran medida los sustratos geológicos a través de los cuales fluye el agua. La geoquímica del agua del suelo, en particular los nutrientes del suelo para la vegetación, que dependen en gran medida del lecho rocoso (material de roca madre) y la edad geológica, se discuten en la Sección 1.4. Aquí destacamos las causas geológicas de los tipos de ríos ampliamente reconocidos en toda la Amazonía (Figura 1.7.B); (a) ríos de aguas negras que se originan en bosques de tierras bajas con suelos arenosos pobres en nutrientes y altamente ácidos (pH = 3.5–6.0), (b) ríos de aguas blancas que nacen en las cordilleras andinas geológicamente jóvenes, que son ricos en sedimentos y nutrientes y tener un pH casi neutro (6.8–7.0), y (c) ríos de aguas claras que drenan los antiguos escudos cratónicos, que son pobres en sedimentos y nutrientes y ligeramente ácidos (pH = 6.1–6.7). Cada uno de estos principales tipos de agua alberga especies de plantas y animales acuáticos diversas y especializadas (Stefanelli-Silva *et al.* 2019; Albert *et al.* 2020).

Algunos de los principales paisajes hidrológicos de la Amazonía son humedales periódicamente inundados como *igapó* (aguas negras y claras) y *várzea* (aguas bravas), que contrastan con la *terra firme* que nunca se inunda (Figura 1.7.B). Es probable que esta diversidad haya cambiado en el pasado geológico a medida que el sistema de drenaje de la Amazonía evolucionó a lo largo de millones de años (Sección 1.2 y 1.3).

**1.5.2 La diversidad hidrológica determina los hábitats terrestres y acuáticos y la diversidad de ecosistemas**

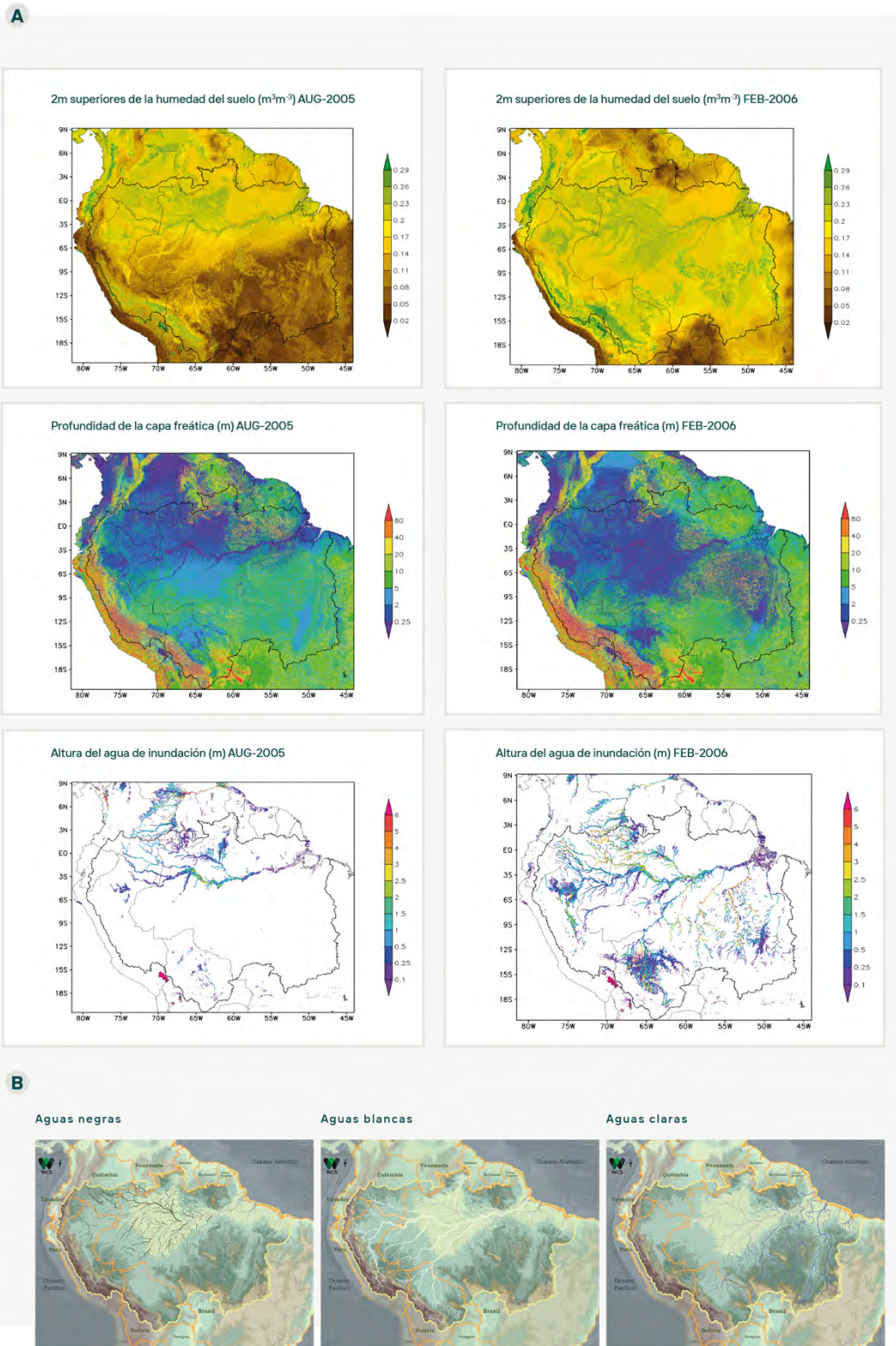
Las variables hidrológicas que más importan para

la vida incluyen la disponibilidad de agua, la calidad del agua, la estabilidad temporal y la conectividad espacial. La Figura 1.7.A muestra la alta diversidad espacial en la disponibilidad y estabilidad del agua.



**Figura 1.6** Impulsores de la hidrología amazónica moderna. Las flechas azules indican efectos hidrológicos. El clima (arriba) determina la oferta de precipitaciones y la demanda de evaporación (flujos verticales). La transpiración de las plantas devuelve una gran parte de la precipitación a la atmósfera a través de la transpiración (flujo vertical), lo que reduce efectivamente la cantidad de agua que se mueve lateralmente en la tierra. Los flujos laterales están controlados en gran medida por la topografía a través de la red fluvial en la superficie, y por el espesor y la permeabilidad del regolito dependiente del terreno a través del flujo de agua subterránea en el subsuelo. El regolito también controla la capacidad de almacenamiento (el balde) mediante la cual se almacenan los excedentes de la estación húmeda y se trasladan para subsidiar los déficits de la estación seca. Las propiedades físicas del suelo controlan la infiltración y, por lo tanto, el almacenamiento subterráneo. Todos los factores influyen directamente en el equilibrio hídrico de un lugar, pero también indirectamente mediante la modulación de otros factores (indicados por flechas negras dobles y delgadas). Fuentes: mapa climático de Maeda et al. (2017); mapa de índice de vegetación de la NASA ([earthobservatory.nasa.gov/global-maps](http://earthobservatory.nasa.gov/global-maps)); mapa topográfico de SRTM/NASA ([www2.jpl.nasa.gov/srtm](http://www2.jpl.nasa.gov/srtm)); mapa de profundidad del regolito de Fan *et al.* (2013); mapa de textura del suelo de Miguez-Macho y Fan (2012b); Mapa de profundidad hasta la capa freática de (Miguez-Macho y Fan 2012b).





**Figura 1.7** (A) Distribución espacial simulada por un modelo y contraste estacional en los 2 m superiores de la humedad del suelo ( $m^3m^{-1}$ ) disponible para la vegetación (superior); profundidad de la capa freática (centro), altura del agua de inundación y conectividad de llanuras aluviales (abajo) (Miguez-Macho y Fan 2012a) (B) Tipos de agua del río Amazonas: aguas negras, aguas blancas, aguas claras, según la química del agua y la carga de sedimentos, lo que refleja la naturaleza geoquímica de sus regiones de origen (<https://amazonwater.org/waters/rivers-types>).

La humedad del suelo disponible para la vegetación (fila superior) varía desde la saturación hasta el punto de marchitez en una estación. La profundidad de la capa freática (fila central) varía de 0 a >80 m con patrones contrastantes a lo largo de la temporada, lo que sugiere la distribución estacional de los humedales, el capilar de aguas subterráneas que alcanza la profundidad de las raíces de las plantas y el espesor y la capacidad de almacenamiento de agua de la zona vadosa que se va a llenar en la estación lluviosa. La altura del agua de inundación (fila inferior) es la característica más dinámica de la Amazonía, llenando y vaciando llanuras aluviales masivas y conectando estacionalmente los muchos canales, lo que permite la migración de la vida acuática pero dificulta la de la terrestre.

A nivel del paisaje, bajo el mismo clima y sobre una geología similar, las variaciones hidrológicas se alinean fuertemente con los gradientes de las laderas, con colinas mejor drenadas y valles mal drenados. Esta variación sistemática en el drenaje es la base de la noción de topo-secuencia o catena del suelo (ver la Sección 1.4). A lo largo de la catena se han documentado cambios sistemáticos en la distribución de especies, encapsulados en el concepto de nicho hidrológico (Silvertown *et al.* 1999, 2014).

La Figura 1.8 da cuatro ejemplos. En (a), que resume décadas de investigación en los ecosistemas de arena blanca en el drenaje del Río Negro, Terborgh *et al.* (1992) señala que las ligeras ondulaciones en la topografía, imperceptibles en el suelo, pueden influir dramáticamente en las estructuras de la vegetación, debido a la respuesta selectiva de la vegetación al estrés hídrico (colinas de arena excesivamente drenadas) y al anegamiento (capa freática poco profunda en los valles), formando zonas de elevación desde *igapó* hasta bosques de *terra firme* a lo largo de un gradiente de drenaje. En (b), el bosque de *várzea*, la riqueza de especies de árboles está fuertemente dividida en zonas a lo largo de gradientes de inundación (pocas especies toleran inundaciones prolongadas) en las llanuras aluviales de la parte baja del río Solimões (Wittmann *et al.* 2011). In (c), Schiatti *et al.* (2014) encontraron que el recambio de especies corresponde a la recambio en la profundidad de la capa freática, desde una profundidad uniforme debajo de las mesetas (10 %

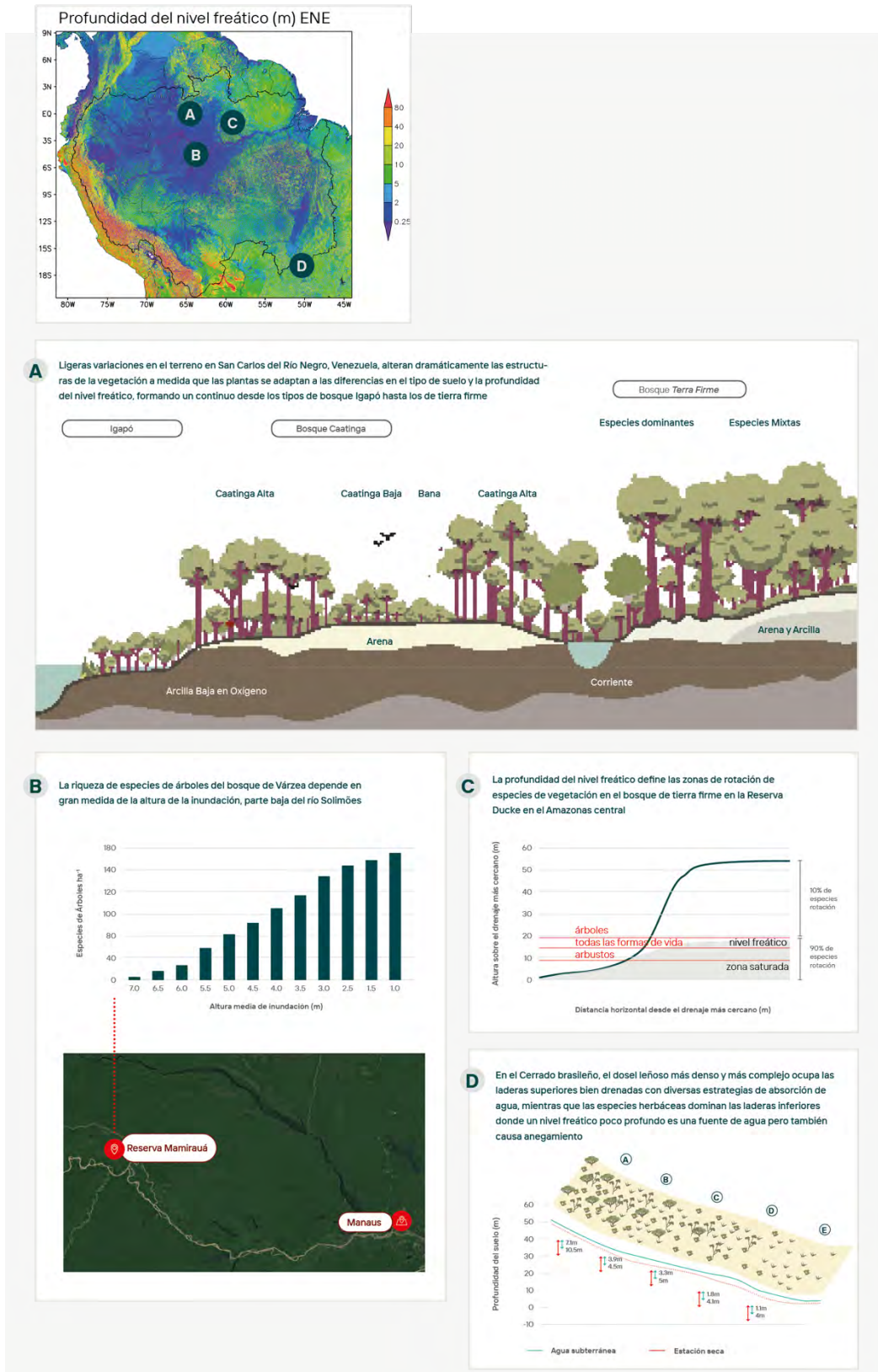
de recambio de especies) hasta variaciones y fluctuaciones cerca de los valles (90 % de recambio de especies). En (d), a lo largo de una ladera en el Cerrado brasileño, un dosel leñoso más denso y complejo ocupa las laderas superiores bien drenadas, y la capa freática poco profunda debajo de las laderas inferiores causa anegamiento y restringe la presencia de especies (Rossatto *et al.* 2012). La importancia del drenaje de las laderas es mayor en las partes de la Amazonía con una fuerte estación seca, cuando los valles permanecen húmedos y pueden sostener florísticamente diferentes ecosistemas de los valles.

### 1.6. Riqueza Mineral, Hidrocarburos y Acuíferos en la Amazonía

La Amazonía ha sido conocida durante mucho tiempo como un área de alto potencial para recursos minerales y representa una de las últimas fronteras de exploración de minerales en el mundo (Cordani y Juliani 2019). En las últimas décadas, la región ha sido escenario de intensas actividades mineras (Monteiro 2005; ver Capítulos 9 y 11), incluyendo los distritos de Carajás para Fe, Cu, Au, Mn y Ni; Pitinga para Sn, Nb y elementos de tierras raras (REE, por sus siglas en inglés); Serra do Navio para Mn; y Trombetas-Juruti para Al (Ver tabla en Figura 1.9). Durante mucho tiempo, la exploración minera de la Amazonía estuvo dominada por *garimpos* (es decir, operaciones de minería artesanal, normalmente no reguladas). A partir de la década de 1990, las grandes empresas mineras comenzaron a emplear tecnologías modernas, como las operaciones en la Provincia de Carajás (Fe, Cu y Mn) y Juruti-Trombetas (Al) (Monteiro 2005; Cordani y Juliani 2019).

Nuevas fronteras para la exploración minera abarcan el área central del Cratón Amazónico en el Escudo Brasileño, particularmente en las provincias de Ventuari-Tapajós y Río Negro-Juruena (Juliani *et al.* 2016)

La fiebre por los metales básicos y preciosos ha atraído a muchas empresas mineras internacionales a la Amazonía. Sin embargo, la geología del subsuelo y el potencial mineral siguen siendo poco conocidos en gran parte de las tierras bajas de la Amazonía y el Escudo Guayanés. Estas regiones



**Figura 1.8** Ejemplos de influencia hidrológica en la distribución de especies a escala de paisaje en la Amazonía. Fuente: (A) Terborgh *et al.* (1992); (B) Wittmann *et al.* (2010); (C) Schiatti *et al.* (2014); (D) Rossatto *et al.* (2012).

son de difícil acceso y han experimentado durante mucho tiempo complejos problemas políticos y sociales relacionados con el desarrollo industrial.

Las cuencas sedimentarias de la Amazonía contienen grandes formaciones con porosidad y permeabilidad significativas. Una síntesis reciente de múltiples fuentes de datos en la Amazonía occidental sugiere que el Sistema Acuífero Amazónico (SAA) es potencialmente uno de los sistemas acuíferos más grandes del mundo (Rosario et al. 2016) como se discutió en la Sección 1.6.3.

### 1.6.1 Yacimientos minerales en la Amazonía: Una diversidad desde el Arcaico hasta el Fanerozoico

Los yacimientos de minerales son concentraciones anómalas de un elemento de interés económico dentro de la corteza terrestre. Los yacimientos de minerales pueden formarse como resultado de (i) la interacción de la litosfera, la hidrosfera, la atmósfera y la biosfera; (ii) la disminución en la producción de calor global interna, y (iii) los cambios en la tectónica global (Robb 2005). La gran variedad de yacimientos de minerales amazónicos es consecuencia de la compleja y prolongada evolución geológica descrita en este capítulo.

La formación de minerales amazónicos comenzó en el Mesoarcaico (c. 3,0 Ga), con procesos geológicos durante el Fanerozoico que ampliaron el potencial mineral de la región. La mayoría de los yacimientos de minerales amazónicos conocidos se concentran en terrenos precámbricos, mientras que los recursos de hidrocarburos y acuíferos se concentran en cuencas sedimentarias fanerozoicas (Figura 1.9, Figura 1.2A y B). Una de las provincias mineras más prolíficas del mundo se encuentra dentro del núcleo más antiguo del Cratón Amazónico, en la Provincia Arcaica de Carajás. En la parte sur, en el Dominio Río María, la metalogénesis del terreno está marcada por la ocurrencia de algunos depósitos de oro dentro de los cinturones de piedra verde del Mesoarcaico (3,2–2,8 Ga) (Monteiro et al. 2014). Por el contrario, en la parte norte de la Provincia de Carajás, el Dominio de Carajás es una de las provincias mineras mejor dotadas del mundo con una amplia variedad de yacimientos (Monteiro et al. 2014). Los depósitos de hierro aso-

ciados con formaciones de hierro en bandas en Carajás son reconocidos mundialmente como las operaciones mineras más grandes del mundo. Los depósitos de manganeso, como en la mina Azul, también ocurren en Carajás. Además, en los últimos años, Carajás también se convirtió en un importante productor de cobre (con oro asociado) en Brasil (Juliani et al. 2016). Las rocas máficas o ultramáficas generalizadas albergan depósitos notables de Ni y PGE (Elementos del Grupo del Platino, por sus siglas en inglés; por ejemplo, Pt y Pd) también en la provincia mineral de Carajás. Durante la Orogenia Transamazónica (c. 2.05 Ga) se formaron depósitos sustanciales de Mn en la provincia de Maroni-Itacaiúnas, como el Buritirama y el Serra do Navio.

Es común encontrar una amplia variedad de yacimientos de minerales relacionados con el granito asociados con zonas de paleosubducción dentro de los terrenos paleoproterozoicos (2.1–1.6 Ga). La provincia minera de Tapajós y la provincia aurífera de Alta Floresta son las fronteras actuales de la exploración minera en Brasil (Juliani et al. 2016; Klein et al. 2018). En estos ambientes se encuentran rocas plutónicas y volcánicas que albergan diferentes estilos de depósitos de Au-Ag-Cu-Mo de edad Paleoproterozoica. Hacia la porción noroeste de la provincia de oro de Alta Floresta, la mina Aripuanã es un raro ejemplo de un depósito paleoproterozoico de Pb-Zn asociado con calderas volcánicas conservadas (Biondi et al. 2013).

En el sector norte de la Provincia de Ventuari-Tapajós, en el Escudo Guayanés, también se reportan yacimientos graníticos, entre ellos (i) el famoso yacimiento Pitinga, mina histórica de Sn con grandes contenidos de Nb, Ta, F y REE (Bettencourt et al. 2016); y (ii) el distrito de Surucucu, un terreno poco investigado con depósitos de Sn y Au (Klein et al. 2018). En la interfase de las provincias de Río Negro-Juruena y Rondoniana-San Inácio, en la porción suroeste del Cratón Amazónico, se descubrieron y explotaron notables depósitos de Sn en los últimos 50 años (Bettencourt et al. 2016). La intrusión de granitos entre 1,31 y 0,97 Ga dio origen a grandes depósitos de Sn, W y Nb (Bettencourt et al. 2016). El yacimiento de Seis Lagos representa una de las reservas de Nb y REE más importantes del mundo. Este yacimiento está contenido en una in-

trusión de carbonatita y forma parte del norte de la provincia de Río Negro-Juruena, con una edad de alrededor de 1,3 Ga (Rossoni *et al.* 2017).

Los depósitos de aluminio (minerales de bauxita) son bastante comunes en la Amazonía y abarcan grandes reservas. Los distritos de bauxita de Trombetas-Juruti y Parago-minas representan importantes fuentes de aluminio y se encuentran en mesetas de bajo relieve dentro de algunas de las cuencas sedimentarias del Fanerozoico (Costa 2016; Klein *et al.* 2018). Estos depósitos también son un buen ejemplo de yacimientos de minerales formados por meteorización extrema y lixiviación de elementos no deseados, que concentran metales en la matriz sedimentaria. La cubierta laterítica madura es una característica común en la Amazonía, que se formó por intensos procesos de meteorización debido a las condiciones climáticas. Se cree que estos procesos comenzaron en c. 80 Ma y permanecen activos hasta el presente (Monteiro *et al.* 2018). Es importante destacar que estos procesos también mejoran la calidad de los depósitos de Fe de Carajás, los depósitos de Mn en Buritirama y Serra do Navio, y los depósitos de Nb-REE en Seis Lagos.

### 1.6.2 Petróleo y gas

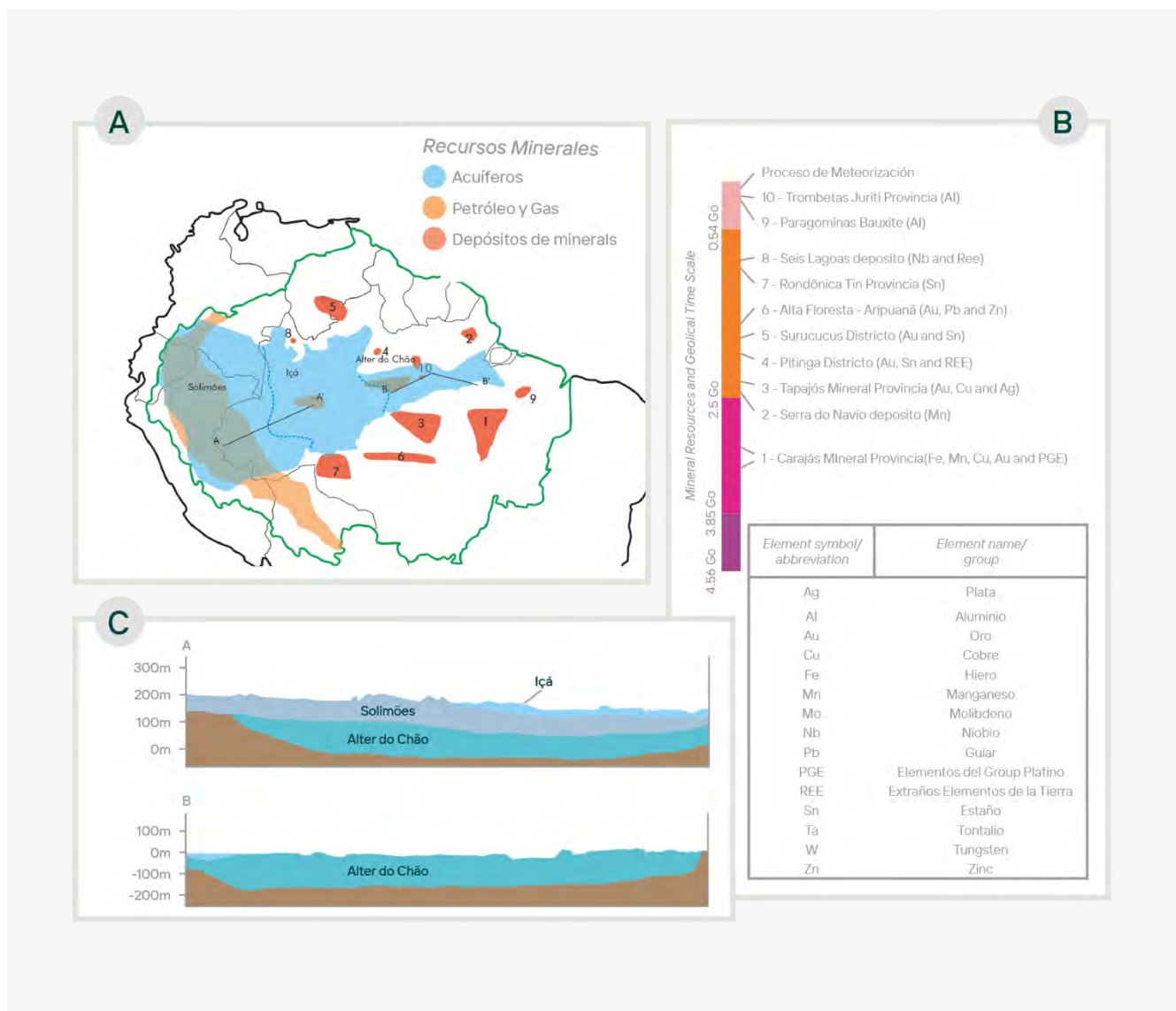
El petróleo y el gas se concentran principalmente en la región Subandina, a lo largo de los márgenes occidentales de la Amazonía, y en menor medida en la Amazonía occidental y oriental (Figura 1.9). En las cuencas sedimentarias subandinas, la búsqueda de petróleo y gas se inició durante la década de 1940; sin embargo, las primeras reservas de petróleo no se descubrieron hasta la década de 1980 en la región de los Llanos de Venezuela. Posteriormente, la exploración de hidrocarburos se expandió hacia el sur desde Colombia hacia Ecuador y Perú. Ahora se sabe que las mayores reservas probadas de hidrocarburos se encuentran en el extremo occidental de la Amazonía, en las estribaciones de los Andes (de Souza 1997).

En la Amazonía brasileña, la búsqueda de petróleo y gas comenzó durante la década de 1950 en las cuencas sedimentarias intracratónicas, un tipo de ambiente geológico y geográfico muy diferente.

Inicialmente, la actividad exploratoria estuvo enfocada en las márgenes de los principales ríos, como el Solimões-Amazonía, Tapajós y Madeira. Más tarde, la exploración se expandió hacia el bosque. En 1978, Petrobras (la empresa petrolera estatal brasileña) descubrió el campo de gas de Juruá. En los años siguientes se perforaron tres pozos de evaluación en el campo Juruá con el objetivo de evaluar su potencial, el cual se determinó como no comercial. Sin embargo, a principios de la década de 1980, Petrobras inició una nueva campaña exploratoria que finalmente condujo al descubrimiento del campo de petróleo y gas de Río Urucu en 1986, en el interior de la Amazonía occidental y en la cuenca sedimentaria de Solimões. Como este nuevo campo contenía petróleo además de gas, Petrobras reorientó sus esfuerzos exploratorios para esta nueva área, dejando el desarrollo del campo de gas Juruá para demandas futuras, pero condicionado al potencial de nuevos descubrimientos y la demanda comercial de gas seco. Después del descubrimiento de Río Urucu, se descubrió un campo de petróleo y gas aún más grande llamado campo Leste de Urucu. Otros campos de petróleo y gas más pequeños que rodean la provincia de petróleo y gas de Urucu fueron descubiertos durante la década de 1990 (Souza, 1997). Hoy, una empresa privada tiene el monopolio de la exploración y explotación de petróleo y gas en la Amazonía brasileña.

### 1.6.3 Acuíferos

La Figura 1.9 muestra los principales sistemas acuíferos de la Amazonía brasileña. Los más grandes se encuentran en cuencas sedimentarias a lo largo del cauce principal del río Amazonas, que comprenden la cuenca sedimentaria Amazonas al este y la cuenca sedimentaria Solimões al occidente. Aquí, gruesas secuencias de depósitos de arena y arcilla formadas durante el Mesozoico y el Cenozoico permiten la acumulación de grandes sistemas acuíferos continuos (alternancia de acuíferos y unidades de confinamiento) (Figura 1.9). Viéndolo en el mapa (A), de este a occidente son los sistemas acuíferos Alter do Chão, Içá y Solimões (Rosário *et al.* 2016; Hu *et al.* 2017). La vista transversal (B) ilustra los tipos de acuíferos, donde los acuíferos superficiales expuestos (no confinados)



**Figura 1.9** (A) Mapa tectónico-cronológico simplificado del norte de América del Sur con la distribución de los principales yacimientos minerales y campos de petróleo y gas (Modificado de Marini *et al.* 2016, and Klein *et al.* 2018). (B) Depósitos de minerales de la Amazonía y su ubicación a lo largo de la escala de tiempo geológico. También se muestran en (A) los principales sistemas acuíferos con secciones transversales que se muestran en (C) (modificado de Rosário *et al.* 2016; Hu *et al.* 2017).

se recargan activamente por precipitación y se descargan en la red de drenaje del río, pero los acuíferos enterrados (confinados, si están enterrados bajo estratos de baja permeabilidad) están aislado de las aguas superficiales. Fuera del eje central de las cuencas sedimentarias, a lo largo del cauce principal del río Amazonas, se encuentran los pequeños acuíferos de Boa Vista y Parecis (no se muestran) en areniscas/limolitas fracturadas

del Paleozoico (Hirata y Suhogusoff 2019), que tienen una capacidad limitada de almacenamiento de aguas subterráneas.

Mientras que el acuífero Alter do Chão es principalmente libre en el oriente de la Amazonía brasileña (Sección B-B', Figura 1.9.B), se vuelve semiconfinado en el occidente de Brasil bajo los acuíferos de Içá y Solimões (Sección A-A'). Los acuíferos de So-

limões en la Amazonía occidental no están confinados, intercambiando agua con la red fluvial (Rosário *et al.* 2016). A través de una síntesis de múltiples fuentes de datos, Rosário *et al.* (2016) también identificaron el sistema acuífero confinado de Tikuna, una gran unidad continua de arenisca del Cretácico en la cuenca del Solimões (ver la Figura 10). La Formación Alter do Chão está expuesta en la Amazonía oriental y continúa hacia el occidente desde las cuencas sedimentarias de Amazonas a Solimões, donde se le han asignado dos nombres de acuíferos: Alter do Chão (cuenca sedimentaria de Amazonas) al este donde está expuesta, y Tikuna (cuenca sedimentaria de Solimões) al occidente, donde está enterrada. Tres acuíferos se apilan verticalmente: Iça, Solimões y Tikuna (o Alter do Chão). Juntos, estos grandes acuíferos sedimentarios conforman el Sistema Acuifero Amazónico, uno de los sistemas acuíferos más grandes del mundo (Rosário *et al.* 2016).

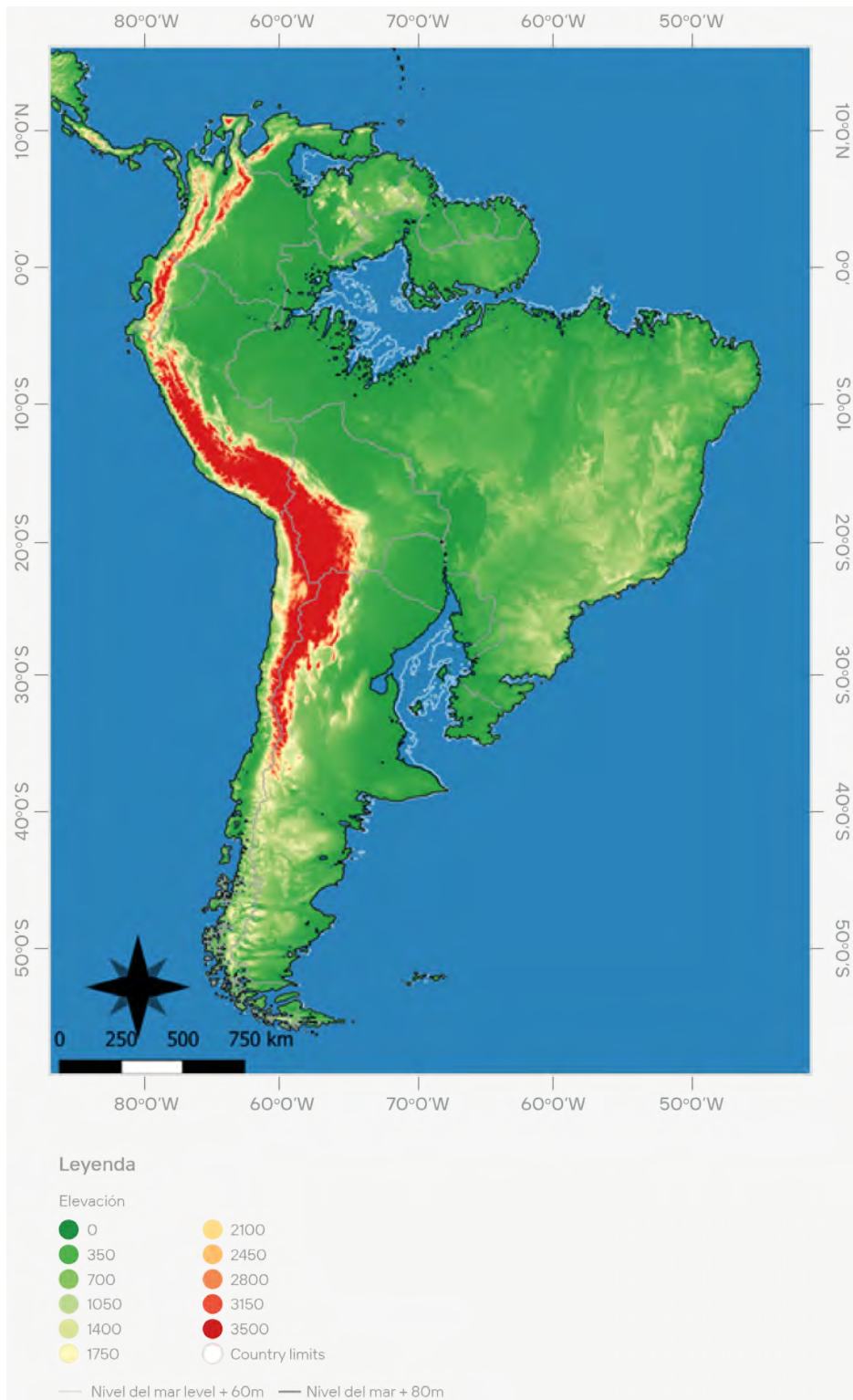
### 1.7 Perspectiva: El futuro de la Amazonía

La geodiversidad amazónica enfrenta amenazas graves e inminentes de una amplia gama de actividades humanas. Estas amenazas van desde la deforestación debido a la construcción de represas y carreteras, la extracción de minerales y los cambios asociados en el uso de la tierra, hasta el cambio climático global y el aumento del nivel del mar. Según los modelos de emisiones de carbono “sin cambios” (*business as usual*), se pronostica que las temperaturas globales aumentarán 6°C para el 2100 (IPCC 2021), pero los cambios regionales en la temperatura y las respuestas de los ecosistemas relacionados pueden diferir espacialmente, especialmente en áreas topográficamente ricas como los Andes. (IPCC 2021). El calentamiento global antropogénico ya está teniendo consecuencias ambientales dramáticas para la Amazonía, con los mayores impactos futuros resultantes del aumento del nivel del mar y de cambios pronunciados en los patrones e intensidades de lluvia. Actualmente, la atmósfera de la Tierra tiene un promedio de 416 ppm de CO<sub>2</sub>, una concentración 150 % superior a la cantidad máxima medida durante los ciclos del Pleistoceno (Glacial - Interglacial) de los últimos 2,6 millones de años, y que representa un nivel no

visto desde principios del Mioceno c. Hace 23 millones de años (Cui *et al.* 2020).

Los datos paleoclimáticos y los modelos climáticos indican que las altas temperaturas superficiales medias globales ocurrieron anteriormente en épocas geológicas anteriores (p. ej., Inglis *et al.* 2020). Por ejemplo, el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (PETM, por sus siglas in inglés; aproximadamente 56 Ma) es un excelente análogo para nuestro mundo posindustrial de calentamiento rápido (McInerney y Wing, 2011; Jones *et al.* 2019). De manera similar, el Óptimo Climático del Eoceno Temprano (EECO c. 53–51 Ma) también representa un análogo histórico útil para escenarios futuros, debido a concentraciones igualmente altas de CO<sub>2</sub> atmosférico (Inglis *et al.* 2020). Modelos climáticos recientes de Inglis *et al.* (2020) sugieren que durante el PETM y el EECO, las temperaturas superficiales medias globales de la Tierra fueron respectivamente de 31,6°C y 27°C. Al asumir una temperatura preindustrial de c. 14°C, esto hace que el PETM y el EECO respectivamente fueran c. 17,6°C y 13°C más calientes que los niveles preindustriales.

Si las emisiones de carbono continúan sin disminuir, los climas amazónicos se verán drásticamente alterados para el año 2100 (Sorribas *et al.* 2016). El derretimiento de los casquetes polares contribuirá a un aumento global del nivel del mar de más de 13 m (c. 43 pies) para el año 2500 (DeConto y Pollard 2016), y se prevé la pérdida total de los casquetes polares de la Tierra en los próximos 400 a 700 años (Winkelmann *et al.* 2015; Foster *et al.* 2017). En un mundo sin hielo, los niveles globales del mar serán c. 60 a 80 m (c. 200 a 260 pies) por encima del nivel actual (Winkelmann *et al.* 2015), más altos de lo que han sido por c. 56 millones de años (Foster *et al.* 2017; Tierney *et al.* 2020). Estas proyecciones implican que las aguas marinas se adentrarían profundamente en la Amazonía central, alterando drásticamente las costas, los hábitats, los microclimas y los patrones regionales de lluvia (Figura 1.10). Tal incursión marina convertiría más de un millón de km<sup>2</sup> de hábitats estuarinos y marinos de la selva tropical amazónica de las tierras bajas, inundando el rango geográfico com-



**Figura 1.10** Costa proyectada de América del Sur después de que los casquetes polares de la Tierra se hayan derretido (c. 2400 a 2700 EC) con costas que se anticipan a 60 y 80 m (216 y 262 pies) de elevación. Imagen cortesía del Dr. João Marcelo Abreu, Universidade Federal do Maranhão, Brasil.



pleto de al menos 1,030 especies de plantas que están completamente confinadas en las tierras bajas y el este de la Amazonía, y posiblemente llevando a la mayoría, si no a todas, estas especies a la extinción (Zizka *et al.* 2018).

Durante el Óptimo Climático del Mioceno Medio (MMCO; c. 17-15 Ma), se estimó que las temperaturas superficiales medias globales habían sido de 18,6°C, que es c. 3°C más alto que el actual (You *et al.* 2009). Esto convierte al MMCO en un análogo realista de las temperaturas globales y los niveles del mar del próximo siglo. Durante la MMCO, gran parte de la Amazonía occidental estaba cubierta por el megasistema de humedales de Pebas, con condiciones estuarinas causadas por incursiones marinas relacionadas con el alto nivel del mar predominante (Hoorn *et al.* 2010b; Jaramillo *et al.* 2017 Fig. 1.4.C.). Aunque la dinámica de la cuenca en la Amazonía occidental fue diferente durante la MMCO, en general, el pasado geológico puede darles a los científicos modernos una idea de cómo se podrían desarrollar los paisajes futuros bajo escenarios climáticos de calentamiento global.

La comunidad científica actualmente no puede predecir con precisión y en detalle la forma como los paisajes amazónicos y los paisajes fluviales responderán a todos estos desafíos simultáneos. Simplemente no tenemos los datos para pronosticar todos los efectos de la invasión de las costas, el aumento de las inundaciones y lluvias extremas, las sequías severas y la reducción de la vegetación. No obstante, podemos esperar una erosión intensificada de los suelos desnudos, un aumento de los escombros en los ríos y la erosión de los márgenes de los ríos. Los ríos serán aún más propensos a las inundaciones repentinas. Los incendios aumentarán estos efectos en un ciclo de retroalimentación positiva, lo que llevará a una mayor probabilidad de incendios debido a la disminución de la cubierta vegetal promovida por la erosión del suelo y la aridificación regional, particularmente en las cabecezas de los principales afluentes del sureste (por ejemplo, Tapajós, Xingu, Tocantins) (Flores *et al.* 2019; Brando *et al.* 2020a, b). Los cambios de régimen en la cobertura vegetal del paisaje ya se están observando en otras partes del mundo luego de una serie de devastadoras temporadas de incen-

dios, como las de Australia (Filkov *et al.* 2020), California (Wahl *et al.* 2019) y el Mediterráneo (Camarero *et al.* 2019), entre muchos otros.

Al enfrentar tantas crisis ambientales a la vez, la Amazonía se encuentra precipitadamente al borde de un cambio de régimen climático evolutivamente único, un cambio irreversible de paisajes mayormente boscosos a paisajes agrícolas, marginales y abandonados mayormente abiertos y ambientalmente degradados (Munroe *et al.* 2013; Xu *et al.* 2020). Los futuros paisajes amazónicos pueden verse muy diferentes de las vastas selvas tropicales que han cubierto la mayor parte de la región durante los últimos 100 millones de años. La deforestación antropogénica y la degradación del hábitat en otras partes del mundo ya han transformado grandes bloques de bosques antiguos en paisajes agrícolas y marginales en las últimas décadas y siglos. Esta deforestación dio como resultado la erosión generalizada del suelo, la aridificación y la pérdida de biodiversidad, por ejemplo, en los valles de los ríos Mississippi y Yangtze. Se requieren inversiones inmediatas y sostenidas para apoyar las políticas de mitigación climática y conservación del paisaje, con acciones coordinadas a nivel local, nacional e internacional (Albert *et al.* 2020).

En resumen, existe un amplio consenso dentro de las comunidades de geociencias y ciencias climáticas de que mantener los casquetes polares de la Tierra es fundamental para la persistencia de climas y costas relativamente estables que sustentan los ecosistemas modernos y la civilización humana (Sigmond *et al.* 2018; Voudoukas *et al.* 2018; Westerhold *et al.* 2020, Lear *et al.* 2021). En términos más crudos, corremos el riesgo de elevar la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera de la Tierra por encima de 450 ppm bajo nuestro propio riesgo (Sherwood *et al.* 2020). Los estudios sobre la dinámica de la geodiversidad amazónica aún están en sus fases tempranas, y se requerirá una atención cuantitativa sobre la dinámica de los sistemas terrestres amazónicos para gestionar de manera efectiva los paisajes amazónicos durante las peligrosas décadas y siglos venideros. Los terribles impactos proyectados del cambio climático aquí descritos pueden estar subestimados, ya que no tenemos una comprensión sólida de las interrelaciones

y los efectos en cascada que el aumento de las temperaturas globales tendría sobre el medio ambiente.

### 1.8 Conclusiones

En este capítulo exploramos los orígenes de la geodiversidad de la Amazonía, con el objetivo de desentrañar los vínculos entre la historia geológica, el clima, la geomorfología, los suelos, la hidrología y la biodiversidad. Encontramos conexiones profundas entre estos componentes aparentemente independientes en la región.

El punto más importante que transmitimos a través de este estudio multidisciplinario es que la historia amazónica se desarrolló a lo largo de 3 mil millones de años. Durante este tiempo, el sustrato geológico de la región amazónica formó parte de diferentes continentes, y la configuración actual solo se formó en los últimos 100 millones de años. Las características geográficas clave, como las montañas de los Andes en el margen occidental de la Amazonía, y la conexión entre América del Sur y América Central, solo se completaron en los últimos 20 millones de años. Por el contrario, los bloques de construcción de la Amazonía oriental fueron configurados hace entre 3 mil y mil millones de años. El momento de estas configuraciones (occidente y oriente) y sus efectos heredados, como la estabilidad de la Amazonía oriental y la formación de montañas en la Amazonía occidental, fueron dictados en gran medida por el movimiento de las placas tectónicas. La interconexión entre estas regiones 'viejas' y 'jóvenes' de la corteza es lo que hace única a la Amazonía. Por ejemplo, el gradiente oriente-occidente de las edades de las provincias geológicas se refleja en los tipos de suelo, lo que a su vez crea gradientes en los nutrientes del suelo y, por lo tanto, en los ecosistemas. La distribución general de la lluvia en la Amazonía está determinada directamente por los Andes que, junto con los tipos de suelo, se interconectan para afectar las condiciones hidrológicas en las tierras bajas. El clima, los suelos, la hidrología, la riqueza de minerales e hidrocarburos y la biodiversidad se derivan o se

superponen a este diverso tapiz geológico elaborado por el tiempo geológico.

La rica historia geológica de la Amazonía se puede deducir en parte de los registros profundos en sus cuencas sedimentarias intracontinentales y depósitos en alta mar. Estos registros brindan una imagen consistente, aunque incompleta, de cómo era el medio ambiente hace millones a decenas de millones de años, cuando los niveles del mar y el clima global eran drásticamente diferentes. Estos registros demuestran que, si bien parte del rico tapiz geológico se estableció durante miles de millones de años, los cambios ambientales, climáticos y paisajísticos en esta región fueron dinámicos y generalizados durante decenas de millones de años. Si bien estos datos nos ayudan a comprender los cambios ambientales y climáticos durante la escala de tiempo de un millón de años en la Amazonía, las retroalimentaciones entre los procesos geológicos y climáticos que dan forma dinámica al medio ambiente requieren resoluciones temporales de al menos decenas de miles de años. Los registros sedimentológicos y paleoclimáticos con alta resolución temporal son escasos y están restringidos a cuevas, lagos y núcleos glaciares en lo alto de los Andes. Su desafortunada escasez se combina con la abundante necesidad de más datos. Los registros de alta resolución son cruciales para comprender la respuesta de la Amazonía a las fluctuaciones climáticas extremas.

Solo mediante la comprensión de conexiones complejas como las que se resumen aquí podemos brindar una base para futuros planes de gestión y conservación. Sin embargo, como se demuestra en este Capítulo, esta no es una tarea trivial. Los archivos históricos de un pasado dinámico constituyen también nuestras pautas de futuro y son, por tanto, primordiales para trazar estrategias de manejo. Los cambios pasados en el clima y el nivel del mar nos ayudan a visualizar el futuro, si los escenarios trazados por el IPCC se hacen realidad. Sin embargo, para muchos factores, como las tasas de degradación del suelo y de los bosques, no existen análogos y podríamos experimentar cambios en el

paisaje que no son fácilmente reparados.

Las mejores estrategias para reducir el impacto humano sobre el ambiente natural se basan indudablemente en información científica. Nuestras recomendaciones son, por lo tanto, lanzar una amplia red científica para producir una comprensión más profunda del sistema amazónico.

### 1.9 Recomendaciones

La comunidad mundial debe trabajar de manera estrecha y rápida con los gobiernos amazónicos para desarrollar y promulgar las siguientes prioridades científicas.

- Inversiones financieras a nivel de década y apoyo político para la investigación geocientífica en la Amazonía, priorizando la investigación y la educación en instituciones que permitan el estudio de la geodiversidad amazónica en múltiples escalas espaciales y temporales y más allá de las fronteras sociales; esto incluye capacitar a la próxima generación de geocientíficos amazónicos.
- Estudios interdisciplinarios de los sistemas terrestres amazónicos, enfocados en las interacciones entre el paisaje, el clima y los procesos biológicos, y cómo los circuitos de retroalimentación complejos entre estos sistemas se ven afectados por las influencias antropogénicas en curso.
- Integrar “big data” de todas las ciencias ambientales (p. ej., geociencia, clima, biología), con herramientas emergentes y conocimiento experto para desarrollar nuevas tecnologías para la caracterización ambiental, incluyendo especialmente la geoquímica del suelo y acuática (superficial y subterránea).
- Establecer una red de Observatorios de Zonas Críticas (*sensu* Brantley *et al.* 2017) en la Amazonía para avanzar en el estudio de los procesos de evolución del paisaje, las tasas de erosión y la producción de sedimentos, en escalas de tiempo históricas y geológicas, cruciales para predecir futuras respuestas geomórficas al cambio ambiental acelerado y la infraestructura construida por el hombre.

### 1.10 Referencias

- Ahnert F. 1970. Functional relationships between denudation, relief, and uplift in large, mid-latitude drainage basins. *Am J Sci* 268: 243–63.
- Albert JS, Val P, and Hoorn C. 2018. The changing course of the Amazon River in the Neogene: center stage for Neotropical diversification. *Neotrop Ichthyol* 16.
- Albert JS, Petry P, and Reis RE. 2011. Major biogeographic and phylogenetic patterns. *Hist Biogeogr Neotrop Freshw fishes* 1: 21–57.
- Albert JS, Tagliacollo VA, and Dagosta F. 2020. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 51: 27–53.
- Angel I, Guzmán O, and Carcaillet J. 2017. Pleistocene Glaciations in the Northern Tropical Andes, South America (Venezuela, Colombia and Ecuador). *Cuad Investig Geográfica* 43: 571–90.
- Antonelli A, Kissling WD, Flantua SGA, *et al.* 2018. Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nat Geosci* 11: 718–25.
- Baker PA and Fritz SC. 2015. Nature and causes of Quaternary climate variation of tropical South America. *Quat Sci Rev* 124: 31–47.
- Balan E, Allard T, Fritsch E, *et al.* 2005. Formation and evolution of lateritic profiles in the middle Amazon basin: Insights from radiation-induced defects in kaolinite. *Geochim Cosmochim Acta* 69: 2193–204.
- Bétard F and Peulvast J-P. 2019. Geodiversity Hotspots: Concept, Method and Cartographic Application for Geoconservation Purposes at a Regional Scale. *Environ Manage* 63: 822–34.
- Bettencourt JS, Juliani C, Xavier RP, *et al.* 2016. Metallogenic systems associated with granitoid magmatism in the Amazonian Craton: An overview of the present level of understanding and exploration significance. *J South Am Earth Sci* 68: 22–49.
- Bicudo TC, Sacek V, and Almeida RP de. 2020. Reappraisal of the relative importance of dynamic topography and Andean orogeny on Amazon landscape evolution. *Earth Planet Sci Lett* 546: 116423.
- Bicudo TC, Sacek V, Almeida RP de, *et al.* 2019. Andean tectonics and Mantle Dynamics as a Pervasive Influence on Amazonian ecosystem. *Sci Rep* 9: 1–11.
- Biondi JC, Santos RV, and Cury LF. 2013. The paleoproterozoic aripuanã Zn-Pb-Ag (Au, Cu) volcanogenic massive sulfide deposit, Mato Grosso, Brazil: Geology, geochemistry of alteration, carbon and oxygen isotope modeling, and implications for genesis. *Econ Geol* 108: 781–811.
- Bookhagen B and Strecker MR. 2008. Orographic barriers, high-resolution TRMM rainfall, and relief variations along the eastern Andes. *Geophys Res Lett* 35: L06403.
- Boonstra M, Ramos MIF, Lammertsma EI, *et al.* 2015. Marine connections of Amazonia: Evidence from foraminifera and dinoflagellate cysts (early to middle Miocene, Colombia/Peru). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 417: 176–94.
- Brando PM, Soares-Filho B, Rodrigues L, *et al.* 2020. The gathering firestorm in southern Amazonia. *Sci Adv* 6: eaay1632.

- Brando P, Macedo M, Silvério D, *et al.* 2020. Amazon wildfires: Scenes from a foreseeable disaster. *Flora* 268: 151609.
- Brantley SL, McDowell WH, Dietrich WE, *et al.* 2017. Designing a network of critical zone observatories to explore the living skin of the terrestrial Earth. *Earth Surf Dyn* 5: 841–60.
- Briceño HO and Schubert C. 1990. Geomorphology of the Gran Sabana, Guayana Shield, southeastern Venezuela. *Geomorphology* 3: 125–41.
- Camarero JJ, Sangüesa-Barreda G, Pérez-Díaz S, *et al.* 2019. Abrupt regime shifts in post-fire resilience of Mediterranean mountain pinewoods are fuelled by land use. *Int J Wildl Fire* 28: 329.
- Capitani FA, Faccenna C, Zlotnik S, and Stegman DR. 2011. Subduction dynamics and the origin of Andean orogeny and the Bolivian orocline. *Nature* 480: 83–6.
- Caputo MV and Soares EAA. 2016. Eustatic and tectonic change effects in the reversion of the transcontinental Amazon River drainage system. *Brazilian J Geol* 46: 301–28.
- Chen Y, Wu J and Suppe J. 2019. Southward propagation of Nazca subduction along the Andes. *Nature* 565(7740): 331–338.
- Cheng H, Sinha A, Cruz FW, *et al.* 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nat Commun* 4: 1411.
- Cintra BBL, Schiatti J, Emilio T, *et al.* 2013. Soil physical restrictions and hydrology regulate stand age and wood biomass turnover rates of Purus--Madeira interfluvial wetlands in Amazonia. *Biogeosciences* 10: 7759–74.
- Cordani U and Juliani C. 2019. Potencial mineral da Amazônia: problemas e desafios. *Rev Estud Bras* 6: 91–108.
- Correa SB, Crampton WGR, Chapman LJ, and Albert JS. 2008. A comparison of flooded forest and floating meadow fish assemblages in an upper Amazon floodplain. *J Fish Biol* 72: 629–44.
- Costa M. 2016. Alumínio e bauxita no Brasil. In: Melfi AJ, Misi A, Diogenes C, Cordani UG (Eds). Potencial Mineral do Brasil, Capítulo I.
- Cracraft J, Ribas CC, D'Horta FM, *et al.* 2020. The Origin and Evolution of Amazonian Species Diversity. In: Neotropical Diversification: Patterns and Processes, Fascinating Life Sciences.
- Cuarteras LA. 2008. Estudo observacional e de modelagem hidrologica de uma micro-bacia em floresta não perturbada na Amazonia central.
- Cui Y, Schubert BA, and Jahren AH. 2020. A 23 m.y. record of low atmospheric CO<sub>2</sub>. *Geology* 48: 888–92.
- DeConto RM and Pollard D. 2016. Contribution of Antarctica to past and future sea-level rise. *Nature* 531: 591–7.
- Dobson DM, Dickens GR, and Rea DK. 2001. Terrigenous sediment on Ceara Rise: a Cenozoic record of South American orogeny and erosion. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 165: 215–29.
- Eakin CM, Lithgow-Bertelloni C, and Dávila FM. 2014. Influence of Peruvian flat-subduction dynamics on the evolution of western Amazonia. *Earth Planet Sci Lett* 404: 250–60.
- Ehlers TA and Poulsen CJ. 2009. Influence of Andean uplift on climate and paleoaltimetry estimates. *Earth Planet Sci Lett* 281: 238–48.
- Emilio T, Quesada CA, Costa FRC, *et al.* 2014. Soil physical conditions limit palm and tree basal area in Amazonian forests. *Plant Ecol & Divers* 7: 215–29.
- Ernst WG. 2009. Archean plate tectonics, rise of Proterozoic supercontinentality and onset of regional, episodic stagnant-lid behavior. *Gondwana Res* 15: 243–53.
- Espurt N, Baby P, Brusset S, *et al.* 2007. How does the Nazca Ridge subduction influence the modern Amazonian foreland basin?: Reply. *Geology* 35: 515–8.
- Faber-Langendoen D and Gentry AH. 1991. The Structure and Diversity of Rain Forests at Bajo Calima, Choco Region, Western Colombia. *Biotropica* 23: 2.
- Faccenna C, Oncken O, Holt AF, Becker TW. 2017. Initiation of the Andean orogeny by lower mantle subduction. *Earth and Planetary Science Letters* 463: 189–201.
- Fan Y, Li H, and Miguez-Macho G. 2013. Global patterns of groundwater table depth. *Science* 339: 940–3.
- Feldpausch TR, Banin L, Phillips OL, *et al.* 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8: 1081–106.
- Figueiredo J de JP, Zalán PV, and Soares EF. 2007. Bacia da Foz do Amazonas. *B Geociencia Petrobras* 15: 299–309.
- Figueiredo J, Hoorn C, Ven P van der, and Soares E. 2009. Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do Amazonas Basin. *Geology* 37: 619–22.
- Filkov AI, Ngo T, Matthews S, *et al.* 2020. Impact of Australia's catastrophic 2019/20 bushfire season on communities and environment. Retrospective analysis and current trends. *J Saf Sci Resil* 1: 44–56.
- Flantua SGA, Hooghiemstra H, Boxel JH Van, *et al.* 2014. Connectivity dynamics since the Last Glacial Maximum in the northern Andes; a pollen-driven framework to assess potential migration. *Paleobotany Biogeogr A Festschrift Alan Graham His 80th Year Missouri Bot Gard St Louis*: 98–123.
- Flantua SGA, O'dea A, Onstein RE, *et al.* 2019. The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *J Biogeogr* 46: 1808–25.
- Flantua SGA, Hooghiemstra H, Grimm EC, *et al.* 2015. Updated site compilation of the Latin American Pollen Database. *Rev Palaeobot Palynol* 223: 104–15.
- Flores BM, Staal A, Jakovac CC, *et al.* 2019. Soil erosion as a resilience drain in disturbed tropical forests. *Plant Soil*.
- Foster GL, Royer DL, and Lunt DJ. 2017. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nat Commun* 8: 14845.
- Fritsch E, Herbillon AJ, Nascimento NR Do, *et al.* 2007. From Plinthic Acrisols to Plinthosols and Gleysols: iron and groundwater dynamics in the tertiary sediments of the upper Amazon basin. *Eur J Soil Sci* 58: 989–1006.
- Fuck RA, Brito Neves BB, and Schobbenhaus C. 2008. Rodinia descendants in South America. *Precambrian Res* 160: 108–26.
- Garreaud RD, Vuille M, Compagnucci R, Marengo J. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 281, 180–195
- Garzzone CN, Hoke GD, Libarkin JC, *et al.* 2008. Rise of the Andes. *Science* 320: 1304–7.

- Garziona CN, McQuarrie N, Perez ND, *et al.* 2017. Tectonic evolution of the Central Andean plateau and implications for the growth of plateaus. *Annu Rev Earth Planet Sci* 45: 529–59.
- Gautier E, Brunstein D, Vauchel P, *et al.* 2007. Temporal relations between meander deformation, water discharge and sediment fluxes in the floodplain of the Rio Beni (Bolivian Amazonia). *Earth Surf Process Landforms* 32: 230–48.
- Geological Survey of Brazil (CPRM). 2018. Atlas of mineral deposits and selected mineral occurrences of continental Brazil.
- Goulding M, Venticinque E, Ribeiro ML de B, *et al.* 2019. Ecosystem-based management of Amazon fisheries and wetlands. *Fish Fish* 20: 138–58.
- Govin A, Chiessi, CM, Zabel, M, Sawakuchi, AO, *et al.* 2014. Tertiary input off northern South America driven by changes in Amazonian climate and the North Brazil Current retroflexion during the last 250 ka. *Clim Past* 10: 843–862.
- Gray M. 2008. Geodiversity: developing the paradigm. *Proc Geol Assoc* 119: 287–98.
- Groot MHM, Bogotá RG, Lourend, LJ, *et al.* 2011. Ultra-high resolution pollen record from the northern Andes reveals rapid shifts in montane climates within the last two glacial cycles. *Clim Past* 7, 299–316.
- Gross M and Piller WE. 2020. Saline Waters in Miocene Western Amazonia--An Alternative View. *Front Earth Sci* 8: 116.
- Hack JT. 1960. Interpretation of erosional topography in humid temperate regions. Bobbs-Merrill.
- Häggi C, Chiessi CM, Merkel U, *et al.* 2017. Response of the Amazon rainforest to late Pleistocene climate variability. *Earth and Planetary Science Letters* 479, 50–59.
- Harris SE and Mix AC. 2002. Climate and tectonic influences on continental erosion of tropical South America, 0–13 Ma. *Geology* 30: 447.
- Harrison TM. 2009. The Hadean Crust: Evidence from >4 Ga Zircons. *Annu Rev Earth Planet Sci* 37: 479–505.
- Hasui Y. 2012. Evolução dos continentes. *Hasui Y, Carneiro CDR, Almeida FFM de, Bartorelli A(eds):* 98–111.
- Hayakawa EH, Rossetti DF, and Valeriano MM. 2010. Applying DEM-SRTM for reconstructing a late Quaternary paleodrainage in Amazonia. *Earth Planet Sci Lett* 297: 262–70.
- Hazen RM, Golden J, Downs RT, *et al.* 2012. Mercury (Hg) mineral evolution: A mineralogical record of supercontinent assembly, changing ocean geochemistry, and the emerging terrestrial biosphere. *Am Mineral* 97: 1013–42.
- Herman F and Champagnac J-D. 2016. Plio-Pleistocene increase of erosion rates in mountain belts in response to climate change. *Terra Nov* 28: 2–10.
- Herman F, Seward D, Valla PG, *et al.* 2013. Worldwide acceleration of mountain erosion under a cooling climate. *Nature* 504: 423–6.
- Higgins MA, Ruokolainen K, Tuomisto H, *et al.* 2011. Geological control of floristic composition in Amazonian forests. *J Biogeogr* 38: 2136–49.
- Hirata R and Suhogusoff AV. 2019. How much do we know about the groundwater quality and its impact on Brazilian society today? *Acta Limnol Bras* 31.
- Hodnett MG, Vendrame I, O. Marques Filho A De, *et al.* 1997. Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia: I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. *Hydrol Earth Syst Sci* 1: 265–77.
- Hooghiemstra H and Flantua SGA. Colombia in the Quaternary: An overview of environmental and climatic change. 2019. In: Gómez J and Pinilla-Pachon AO (editors), The Geology of Colombia, Volume 4 Quaternary. Servicio Geológico Colombiano, *Publicaciones Geológicas Especiales* 38, 43–95. Bogotá
- Hoorn C, Wesselingh FP, Steege H ter, *et al.* 2010a. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927–31.
- Hoorn C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 105: 267–309.
- Hoorn C, Bogotá-A GR, Romero-Baez M, *et al.* 2017. The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Glob Planet Change* 153: 51–65.
- Hoorn C, Wesselingh FPP, Steege H ter, *et al.* 2010b. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–31.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Hovikoski J, and Guerrero J. 2010. The Development of the Amazonian Mega-Wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). In: Amazonia: Landscape and Species Evolution. Oxford, UK: Wiley-Blackwell Publishing Ltd.
- Horbe AMC and Costa ML da. 2005. Lateritic crusts and related soils in eastern Brazilian Amazonia. *Geoderma* 126: 225–39.
- Horton BK. 2018. Sedimentary record of Andean mountain building. *Earth-Science Rev* 178: 279–309.
- Hovikoski J, Wesselingh FP, Räsänen M, *et al.* 2010. Marine influence in Amazonia: evidence from the geological record. *Amaz Landsc species Evol a look into past* 143: 161.
- Hu K, Awange JL, Forootan E, *et al.* 2017. Hydrogeological characterisation of groundwater over Brazil using remotely sensed and model products. *Sci Total Environ* 599: 372–86.
- Inglis GN, Bragg F, Burls NJ, *et al.* 2020. Global mean surface temperature and climate sensitivity of the early Eocene Climatic Optimum (EECO), Paleocene–Eocene Thermal Maximum (PETM), and latest Paleocene. *Clim Past* 16: 1953–68.
- IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.
- Irion G and Kalliola R. 2009. Long-term landscape development processes in Amazonia. *Amaz Landsc Species Evol A look into past:* 185–97.
- Jaramillo C, Romero I, D’Apolito C, *et al.* 2017. Miocene flooding events of western Amazonia. *Sci Adv* 3: e1601693.

- Jenny H. 1941. Factors of soil formation. McGraw-Hill, New York. McGraw-Hill, New York.
- João X da SJ, Teixeira SG, and Fonseca DDF. 2013. Geodiversidade do estado do Pará.
- John R, Dalling JW, Harms KE, *et al.* 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc Natl Acad Sci* 104: 864–9.
- Jones MT, Percival LME, Stokke EW, *et al.* 2019. Mercury anomalies across the Palaeocene–Eocene Thermal Maximum. *Clim Past* 15: 217–36.
- Juliani C, Monteiro LV., and Fernandes CM. 2016. Potencial mineral. In: Melfi AJ, Misi, Arnoldo, Campos D de A, Cordani UG (Eds). Potencial Mineral do Brasil, Capítulo I. Rio de Janeiro.
- Klein AG, Isacks BL, Bloom AL. 1995. Modern and Last Glacial Maximum snowline in Peru and Bolivia: Implications for regional climatic change. *Bull Inst Fre Estudos Andines* 24, 607–617.
- Klein EL, Matos DR, Santos dos, *et al.* 2018. Atlas of mineral deposits and selected mineral occurrences of continental Brazil. Servico Geologico do Brasil.
- Langenbrunner B, Pritchard MS, Kooperman GJ, and Rander-son JT. 2019. Why does Amazon precipitation decrease when tropical forests respond to increasing CO<sub>2</sub>? *Earth's Futur* 7: 450–68.
- Latrubesse EM, Cozzuol M, Silva-Caminha SAF da, *et al.* 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Rev* 99: 99–124.
- Lear CH, Anand P, Blenkinsop T, *et al.* 2021. Geological Society of London Scientific Statement: what the geological record tells us about our present and future climate. *J Geol Soc London* 178: jgs2020-239.
- Lisiecki LE and Raymo ME. 2007. Plio–Pleistocene climate evolution: trends and transitions in glacial cycle dynamics. *Quat Sci Rev* 26: 56–69.
- Lisiecki LE and Raymo ME. 2005. A Pliocene–Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records. *Paleoceanography* 20: n/a–n/a.
- Macambira M, Teixeira W, and Vasquez M. 2020. O Cráton Amazônico e suas províncias geocronológicas: o legado de Umberto Cordani. In: Bartorelli A, Teixeira W, Neves BB de B (Eds). Geocronologia e Evolução Tectônica do Continente Sul-Americano : a contribuição de Umberto Giuseppe Cordani. São Paulo, Brasil: Solaris.
- Maeda EE, Ma X, Wagner FH, *et al.* 2017. Evapotranspiration seasonality across the Amazon Basin. *Earth Syst Dyn* 8: 439–54.
- Mapes RW. 2009. Past and present provenance of the Amazon River.
- Marini O. 2016. Potencial mineral do Brasil. *Recur Minerais no Bras Probl e desafios* Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. p. 18–31. URL: <http://www.abc.org.br/IMG/pdf/doc-7006.pdf>.
- Mark BG, Harrison SP, Spessa A, *et al.* 2005. Tropical snowline changes at the last glacial maximum: A global assessment. *Quat Int* 138–139: 168–201.
- Martinod J, Gérault M, Husson L, and Regard V. 2020. Widening of the Andes: An interplay between subduction dynamics and crustal wedge tectonics. *Earth-Science Rev* 204: 103170.
- Martins DL, Schiatti J, Feldpausch TR, *et al.* 2015. Soil-induced impacts on forest structure drive coarse woody debris stocks across central Amazonia. *Plant Ecol Divers* 8: 229–41.
- Mayle FE, Beerling DJ, Gosling WD, Bush MB. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Phil Trans R Soc Lond B* 359, 499–514.
- Mayle FE, Burn MJ, Power M, and Urrego DH. 2009. Vegetation and fire at the Last Glacial Maximum in tropical South America. In: Past climate variability in South America and surrounding regions. Springer.
- McInerney FA and Wing SL. 2011. The Paleocene–Eocene Thermal Maximum: A Perturbation of Carbon Cycle, Climate, and Biosphere with Implications for the Future. *Annu Rev Earth Planet Sci* 39: 489–516.
- McKenzie D. 1978. Some remarks on the development of sedimentary basins. *Earth Planet Sci Lett* 40: 25–32.
- Mertes LAK, Dunne T, and Martinelli LA. 1996. Channel-floodplain geomorphology along the Solimões–Amazon River, Brazil. *Geol Soc Am Bull* 108: 1089–107.
- Methner K, Campani M, Fiebig J, *et al.* 2020. Middle Miocene long-term continental temperature change in and out of pace with marine climate records. *Sci Rep* 10: 7989.
- Miguez-Macho G and Fan Y. 2012b. The role of groundwater in the Amazon water cycle: 2. Influence on seasonal soil moisture and evapotranspiration. *J Geophys Res Atmos* 117: 1–27
- Miguez-Macho G and Fan Y. 2012a. The role of groundwater in the Amazon water cycle: 1. Influence on seasonal streamflow, flooding and wetlands. *J Geophys Res Atmos* 117: 1–30.
- Miller KG, Browning J V, Schmelz WJ, *et al.* 2020. Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Sci Adv* 6: eaaz1346.
- Milliman JD and Syvitski JPM. 1992. Geomorphic/tectonic control of sediment discharge to the ocean: the importance of small mountainous rivers. *J Geol* 100: 525–44.
- Monteiro HS, Vasconcelos PMP, Farley KA, and Lopes CAM. 2018. Age and evolution of diachronous erosion surfaces in the Amazon: combining (U-Th)/He and cosmogenic <sup>3</sup>He records. *Geochim Cosmochim Acta* 229: 162–83.
- Monteiro LVS, Xavier RP, Souza Filho CR, and Moreto CPN. 2014. Metalogenia da Província Carajás. *Met das Províncias Tectônicas Bras*: 43–84.
- Monteiro M de A. 2005. Meio século de mineração industrial na Amazônia e suas implicações para o desenvolvimento regional. *Estud avançados* 19: 187–207.
- Montes C, Cardona A, Jaramillo C, *et al.* 2015. Middle Miocene closure of the Central American seaway. *Science* 348: 226–9.
- Montgomery DR and Brandon MT. 2002. Topographic controls on erosion rates in tectonically active mountain ranges. *Earth Planet Sci Lett* 201: 481–9.
- Mora A, Parra M, Strecker MR, *et al.* 2008. Climatic forcing of asymmetric orogenic evolution in the Eastern Cordillera of Colombia. *Geol Soc Am Bull* 120: 930–49.

- Mora A, Baby P, Roddaz M, *et al.* 2010. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. *Amaz Landsc species Evol a look into past*: 38–60.
- Munroe DK, Berkel DB van, Verburg PH, and Olson JL. 2013. Alternative trajectories of land abandonment: causes, consequences and research challenges. *Curr Opin Environ Sustain* 5: 471–6.
- Nance RD, Murphy JB, and Santosh M. 2014. The supercontinent cycle: A retrospective essay. *Gondwana Res* 25: 4–29.
- Neu V, Neill C, and Krusche A V. 2011. Gaseous and fluvial carbon export from an Amazon forest watershed. *Biogeochemistry* 105: 133–47.
- Novello VF, Cruz FW, McGlue MM, *et al.* 2019. Vegetation and environmental changes in tropical South America from the last glacial to the Holocene documented by multiple cave sediment proxies. *Earth Planet Sci Lett* 524: 115717.
- Novello VF, Cruz FW, Vuille M, *et al.* 2017. A high-resolution history of the South American Monsoon from Last Glacial Maximum to the Holocene. *Sci Rep* 7: 44267.
- Nunn JA and Aires JR. 1988. Gravity anomalies and flexure of the lithosphere at the Middle Amazon Basin, Brazil. *J Geophys Res Solid Earth* 93: 415–28.
- O’Dea A, Lessios HA, Coates AG, *et al.* 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Sci Adv* 2: e1600883.
- Palacios D, Stokes CR, Phillips FM, *et al.* 2020. The deglaciation of the Americas during the Last Glacial Termination. *Earth-Science Reviews* 203, 103113.
- Parra M, Mora A, Sobel ER, *et al.* 2009. Episodic orogenic front migration in the northern Andes: Constraints from low-temperature thermochronology in the Eastern Cordillera, Colombia. *Tectonics* 28.
- Phillips OL, Vargas PN, Monteagudo AL, *et al.* 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *J Ecol* 91: 757–75.
- Portenga EW and Bierman PR. 2011. Understanding Earth’s eroding surface with <sup>10</sup>Be. *GSA Today* 21: 4–10.
- Pupim FN, Sawakuchi AO, Almeida RP de, *et al.* 2019. Chronology of Terra Firme formation in Amazonian lowlands reveals a dynamic Quaternary landscape. *Quat Sci Rev* 210: 154–63.
- Quesada CA, Lloyd J, Anderson LO, *et al.* 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences* 8: 1415–40.
- Quesada CA and Lloyd J. 2016. Soil–Vegetation Interactions in Amazonia. In: Nagy L, Artaxo P, Forsberg BR (Eds). *Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin*. Springer.
- Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, *et al.* 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7: 1515–41.
- Quesada CA, 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.
- Ramos VA. 2009. Anatomy and global context of the Andes: Main geologic features and the Andean orogenic cycle. In: *Backbone of the Americas: Shallow Subduction, Plateau Uplift, and Ridge and Terrane Collision*. Geological Society of America.
- Restrepo-Coupe N, Rocha HR da, Hutyrá LR, *et al.* 2013. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. *Agric For Meteorol* 182: 128–44.
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, *et al.* 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc R Soc B Biol Sci* 279: 681–9.
- Riff D, R. Romano PS, Oliveira GR, and Aguilera OA. 2010. Neogene Crocodile and Turtle Fauna in Northern South America. In: *Amazonia: Landscape and Species Evolution*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell Publishing Ltd Oxford.
- Robb L. 2005. *Introduction to ore-forming processes*. Malden, MA: Blackwell Publishing Inc.
- Robl J, Hergarten S, and Prasicek G. 2020. Glacial erosion promotes high mountains on thin crust. *Earth Planet Sci Lett* 538: 116196.
- Rosário FF, Custodio E, and Silva GC da. 2016. Hydrogeology of the Western Amazon Aquifer System (WAAS). *J South Am Earth Sci* 72: 375–86.
- Rossatto DR, Silva L de CR, Villalobos-Vega R, *et al.* 2012. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. *Environ Exp Bot* 77: 259–66.
- Rossetti DF, Cohen MCL, Tatumi SH, *et al.* 2015. Mid-Late Pleistocene OSL chronology in western Amazonia and implications for the transcontinental Amazon pathway. *Sediment Geol* 330: 1–15.
- Rossoni MB, Neto ACB, Souza VS, *et al.* 2017. U-Pb zircon geochronological investigation on the Morro dos Seis Lagos Carbonatite Complex and associated Nb deposit (Amazonas, Brazil). *J South Am Earth Sci* 80: 1–17.
- Rull V, Vegas-Vilarrubia T, Huber O, Señaris C. 2019. *Biodiversity of the Pantepui*. Academic Press/Elsevier, 452 pp.
- Ruokolainen K, Tuomisto H, Macia MJ, *et al.* 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *J Trop Ecol*: 13–25.
- Sacek V. 2014. Drainage reversal of the Amazon River due to the coupling of surface and lithospheric processes. *Earth Planet Sci Lett* 401: 301–12.
- Saint-Paul U, Zuanon J, Correa MAV, *et al.* 2000. Fish Communities in Central Amazonian White- and Blackwater Floodplains. *Environ Biol Fishes* 57: 235–50.
- Santos Albuquerque MF, Horbe AMC, and Danišik M. 2020. Episodic weathering in Southwestern Amazonia based on (U Th)/He dating of Fe and Mn lateritic duricrust. *Chem Geol* 553: 119792.
- Santos JOS, Rizzotto GJ, Potter PE, *et al.* 2008. Age and autochthonous evolution of the Sunsás Orogen in West Amazon Craton based on mapping and U–Pb geochronology. *Precambrian Res* 165: 120–52.
- Schiatti J, Emilio T, Rennó CD, *et al.* 2014. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecol & Divers* 7: 241–53.

- Seton M, Müller RD, Zahirovic S, *et al.* 2012. Global continental and ocean basin reconstructions since 200Ma. *Earth-Science Rev* 113: 212–70.
- Shephard GE, Müller RD, Liu L, and Gurnis M. 2010. Miocene drainage reversal of the Amazon River driven by plate--mantle interaction. *Nat Geosci* 3: 870–5.
- Sherwood SC, Webb MJ, Annan JD, *et al.* 2020. An Assessment of Earth's Climate Sensitivity Using Multiple Lines of Evidence. *Rev Geophys* 58.
- Sigmond M, Fyfe JC, and Swart NC. 2018. Ice-free Arctic projections under the Paris Agreement. *Nat Clim Chang* 8: 404–8.
- Silva CL, Morales N, Crósta AP, *et al.* 2007. Analysis of tectonic-controlled fluvial morphology and sedimentary processes of the western Amazon Basin: an approach using satellite images and digital elevation model. *An Acad Bras Cienc* 79: 693–711.
- Silvertown J, Araya Y, and Gowing D. 2015. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review (W Cornwell, Ed). *J Ecol* 103: 93–108.
- Silvertown J, Dodd ME, Gowing DJG, and Mountford JO. 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature* 400: 61–3.
- Slingerland R and Smith ND. 2004. River avulsions and their deposits. *Annu Rev Earth Planet Sci* 32: 257–85.
- Sorribas MV, Paiva RCD, Melack JM, *et al.* 2016. Projections of climate change effects on discharge and inundation in the Amazon basin. *Clim Change* 136: 555–70.
- Souza RG. 1997. Petróleo: Histórias das descobertas e o Potencial Brasileiro. Muiraquitã. 272p.
- Stefanelli-Silva G, Zuanon J, and Pires T. 2019. Revisiting Amazonian water types: experimental evidence highlights the importance of forest stream hydrochemistry in shaping adaptation in a fish species. *Hydrobiologia* 830: 151–60.
- Stokes MF, Goldberg SL, and Perron JT. 2018. Ongoing River Capture in the Amazon. *Geophys Res Lett* 45: 5545–52.
- Sundell KE, Saylor JE, Lapen TJ, and Horton BK. 2019. Implications of variable late Cenozoic surface uplift across the Peruvian central Andes. *Sci Rep* 9: 1–12.
- Sylvestre F. 2009. Moisture Pattern During the Last Glacial Maximum in South America
- Tassinari CCG and Macambira MJB. 2004. A evolução tectônica do Cráton Amazônico. In: Geologia do continente sul-americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida. Beca.
- Terborgh J and others. 1992. Diversity and the tropical rain forest. Scientific American Library., 61: 972:981.
- Théveniaut H and Freyssinet PH. 2002. Timing of lateritization on the Guiana Shield: synthesis of paleomagnetic results from French Guiana and Suriname. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 178: 91–117.
- Thompson LG. 1998. A 25,000-Year Tropical Climate History from Bolivian Ice Cores. *Science* 282: 1858–64.
- Tierney JE, Poulsen CJ, Montañez IP, *et al.* 2020. Past climates inform our future. *Science* 370: eaay3701.
- Tomasella J, Hodnett MG, Cuartas LA, *et al.* 2008. The water balance of an Amazonian micro-catchment: the effect of interannual variability of rainfall on hydrological behaviour. *Hydrol Process* 22: 2133–47.
- Torres V, Hooghiemstra H, Lourens L, and Tzedakis PC. 2013. Astronomical tuning of long pollen records reveals the dynamic history of montane biomes and lake levels in the tropical high Andes during the Quaternary. *Quat Sci Rev* 63: 59–72.
- Tuomisto H, Doninck J Van, Ruokolainen K, *et al.* 2019. Discovering floristic and geoeological gradients across Amazonia. *J Biogeogr* 46: 1734–48.
- Val P. 2016. The pace and timing of changing landscapes as viewed through cosmogenic radionuclides: Synthetic and real examples from the Central Andes and Amazonia. Dissertations – ALL. 596. <https://surface.syr.edu/etd/596>.
- Val P, Silva C, Harbor D, *et al.* 2014. Erosion of an active fault scarp leads to drainage capture in the Amazon region, Brazil. *Earth Surf Process Landforms* 39: 1062–74.
- Van-Soelen EE, Kim J-H, Santos RV, *et al.* 2017. A 30 Ma history of the Amazon River inferred from terrigenous sediments and organic matter on the Ceará Rise. *Earth Planet Sci Lett* 474: 40–8.
- Vousdoukas MI, Mentaschi L, Voukouvalas E, *et al.* 2018. Global probabilistic projections of extreme sea levels show intensification of coastal flood hazard. *Nat Commun* 9: 1–12.
- Wahl ER, Zorita E, Trouet V, and Taylor AH. 2019. Jet stream dynamics, hydroclimate, and fire in California from 1600 CE to present. *Proc Natl Acad Sci* 116: 5393–8.
- Wanderley-Filho JR, Eiras JF, Cruz Cunha PR da, and Ven PH van der. 2010. The Paleozoic Solimões and Amazonas basins and the Acre foreland basin of Brazil. In: Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell Publishing Ltd Oxford.
- Wang X, Lawrence Edwards R, Auler AG, *et al.* 2017. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature* 541, 204-207.
- Watts AB, Rodger M, Peirce C, *et al.* 2009. Seismic structure, gravity anomalies, and flexure of the Amazon continental margin, NE Brazil. *J Geophys Res* 114: B07103.
- Wesselingh FP, Anderson LC, and Kadolsky D. 2006. Molluscs from the Miocene Pebas Formation of Peruvian and Colombian Amazonia. *Scr Geol* 133: 19–290.
- Wesselingh FP, Räsänen ME, Irion G, *et al.* 2001. Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Res* 1: 35–68.
- Westerhold T, Marwan N, Drury AJ, *et al.* 2020. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science* 369: 1383–7.
- Wilkinson MJ, Marshall LG, Lundberg JG, and Kreslavsky MH. 2010. Megafan environments in northern South America and their impact on Amazon Neogene aquatic ecosystems. *Amaz Landsc species Evol a look into past*: 162–84.
- Winkelmann R, Levermann A, Ridgwell A, and Caldeira K. 2015. Combustion of available fossil fuel resources sufficient to eliminate the Antarctic Ice Sheet. *Sci Adv* 1: e1500589.



- Wittmann F, Schöngart J, and Junk WJ. 2010. Phytogeography, Species Diversity, Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. In: Amazonian Floodplain Forests. Springer, Dordrecht.
- Wittmann H, Blanckenburg F von, Maurice L, *et al.* 2011. Sediment production and delivery in the Amazon River basin quantified by in situ--produced cosmogenic nuclides and recent river loads. *Bulletin* 123: 934–50.
- Wright JS, Fu R, Worden JR, *et al.* 2017. Rainforest-initiated wet season onset over the southern Amazon. *Proc Natl Acad Sci* 114: 8481–6.
- 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.
- You Y, Huber M, Müller RD, *et al.* 2009. Simulation of the middle Miocene climate optimum. *Geophys Res Lett* 36.
- Zhao G, Sun M, Wilde SA, and Li S. 2004. A Paleo-Mesoproterozoic supercontinent: assembly, growth and breakup. *Earth-Science Rev* 67: 91–123.
- Zizka A, Steege H ter, Pessoa M do CR, and Antonelli A. 2018. Finding needles in the haystack: where to look for rare species in the American tropics. *Ecography (Cop)* 41: 321–30.

## **Capítulo 2**

### **Evolución de la biodiversidad amazónica**



Dentro da Reserva de desenvolvimento Sustentável (RDS) Vitória de Souza 2017 (Foto: Lilo Claretto/Amazônia Real)

## INDEX

<b>RESUMEN GRÁFICO</b> .....	<b>2.2</b>
<b>MENSAJES CLAVE</b> .....	<b>2.3</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>2.4</b>
<b>2.1 LA CUENCA DEL RÍO AMAZONAS</b> .....	<b>2.4</b>
<b>2.2 LA BIODIVERSIDAD AMAZÓNICA ES INMENSA Y MUY SUBESTIMADA</b> .....	<b>2.5</b>
<b>2.3 EVOLUCIÓN DE LOS BOSQUES AMAZÓNICOS</b> .....	<b>2.9</b>
<b>2.4 FORMACIÓN DE LA MEGADIVERSA BIOTA AMAZÓNICA</b> .....	<b>2.12</b>
2.4.1 DINÁMICAS DE DIVERSIFICACIÓN .....	2.12
2.4.2 CONECTIVIDAD GEOGRÁFICA A TRAVÉS DEL TIEMPO .....	2.14
2.4.3 DIVERSIFICACIÓN MEDIADA POR RASGOS EN UNA AMAZONÍA HETEROGÉNEA.....	2.20
<b>2.5 PÉRDIDA Y RECAMBIO DE ESPECIES EN LA AMAZONÍA: LECCIONES DEL REGISTRO FÓSIL</b> .....	<b>2.24</b>
<b>2.6 CONSERVACIÓN DE PROCESOS ECOLÓGICOS Y EVOLUTIVOS</b> .....	<b>2.30</b>
<b>2.7 CONCLUSIONES</b> .....	<b>2.34</b>
<b>2.8 RECOMENDACIONES</b> .....	<b>2.35</b>
<b>2.9 REFERENCIAS</b> .....	<b>2.36</b>

Resumen Gráfico

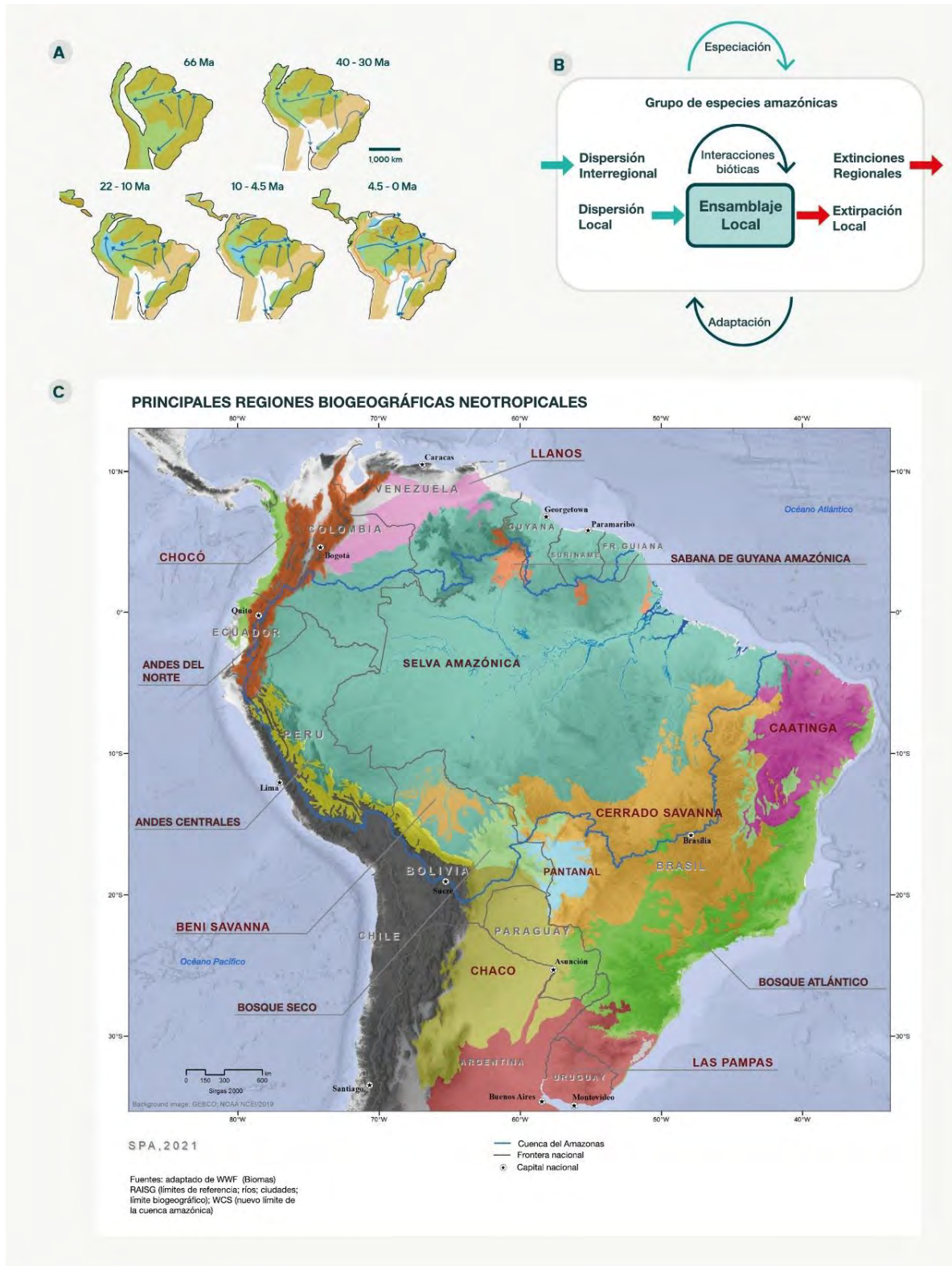


Figura 2.A Resumen gráfico.

## Evolución de la biodiversidad amazónica

Juan M. Guayasamin<sup>aa</sup>, Camila C. Ribas<sup>b</sup>, Ana Carolina Carnaval<sup>c</sup>, Juan D. Carrillo<sup>d</sup>, Carina Hoorn<sup>e</sup>, Lúcia G. Lohmann<sup>f</sup>, Douglas Riff<sup>g</sup>, Carmen Ulloa Ulloa<sup>h</sup>, James S. Albert<sup>i</sup>

### Mensajes clave

- La biodiversidad amazónica es enorme, con la densidad de especies más alta de la Tierra, pero sigue siendo poco conocida en muchos niveles.
- La biodiversidad amazónica está heterogéneamente distribuida, con muchos ecosistemas y ambientes distintos que albergan procesos ecológicos y evolutivos únicos. Muchos patrones de biodiversidad (ej., riqueza, endemidad) son exclusivos de ciertos grupos taxonómicos y no pueden generalizarse.
- La biodiversidad amazónica se acumuló incrementalmente durante decenas de millones de años, por la acción de procesos naturales que operan a lo largo de la vasta escala espacial de todo el continente sudamericano. En este sentido, la biodiversidad amazónica es irremplazable.
- El origen de nuevas especies está influenciado por la variación histórica y actual en la geografía, el clima y las interacciones bióticas. El tiempo de especiación varía ampliamente entre los grupos taxonómicos.
- A diferencia de otras regiones de la Tierra, las especies y los ecosistemas amazónicos escaparon a la deforestación y defaunación a escala regional de las edades de hielo del Pleistoceno. Las biotas amazónicas están relativamente intactas en comparación con sus contrapartes de latitudes altas en América del Norte y Eurasia, o en las regiones más naturalmente áridas de África tropical y el sur de Asia. La América del Sur tropical es única por haber conservado hasta la era moderna el conjunto más diverso de ecosistemas terrestres de la Tierra.
- Las interacciones de las especies amazónicas son extraordinariamente complejas y están cada vez más en peligro ante los inmensos y acelerados impactos ambientales antropogénicos.
- La biodiversidad amazónica es el resultado de una historia larga y dinámica de cambios ambientales e interacciones biológicas que operaron durante millones de años. Mantener los procesos evolutivos y ecológicos que resultan en la diversificación y adaptación biológica es fundamental para la supervivencia de este ecosistema y sus funciones ecológicas y económicas críticas, tanto a nivel regional como global.

---

<sup>a</sup> Universidad San Francisco de Quito (USFQ), Instituto Biósfera-USFQ, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales COCIBA, Laboratorio de Biología Evolutiva, campus Cumbayá, Diego de Robles s/n, Quito 170901, Quito, Ecuador, jmguyasamin@usfq.edu.ec

<sup>b</sup> Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, Manaus AM 69067-375, Brazil

<sup>c</sup> Departamento de Biología, City College of New York, 160 Convent Ave, New York, NY 10031, EE. UU.; Programa de Doctorado en Biología, Centro de Posgrados, CUNY, 365 5th Ave, Nueva York NY 10016, EE. UU.

<sup>d</sup> CR2P, Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, Sorbonne Université, 57 Rue Cuvier, 75005 Paris, France

<sup>e</sup> Instituto para la Biodiversidad y la Dinámica de los Ecosistemas (IBED), Universidad de Ámsterdam, Spui 21, 1012, WX Ámsterdam, Países Bajos

<sup>f</sup> Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, R. da Reitoria, 374, Cidade Universitária, Butantã, São Paulo SP 05508-220, Brazil

<sup>g</sup> Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia, Laboratório de Paleontologia, Av. João Naves de Ávila 2121, Santa Mônica, Uberlândia, MG 38408-100, Brazil

<sup>h</sup> Jardín Botánico de Missouri, 4344 Shaw Blvd, St. Louis MO 63110, EE. UU.

<sup>i</sup> Departamento de Biología, Universidad de Luisiana en Lafayette, 104 E University Ave, Lafayette LA 70504, EE. UU.

## Resumen

La Amazonía constituye la mayor concentración de biodiversidad en la Tierra, con más del 10 % de las especies descritas del mundo en solo alrededor del 0,5 % de la superficie total de la Tierra. Esta inmensa diversidad de formas de vida ofrece recursos genéticos únicos, adaptaciones y funciones ecológicas que contribuyen a los servicios de los ecosistemas a nivel mundial. La biota de la Amazonía se ha producido durante millones de años, a través de una combinación dinámica de procesos geológicos, climáticos y evolutivos. Su singular historia produjo paisajes heterogéneos en múltiples escalas geográficas, generó hábitats diversos, alteró las conexiones geográficas y genéticas entre las poblaciones e impactó las tasas de adaptación, especiación y extinción. Su biota ecológicamente diversa, a su vez, promovió una mayor diversificación, la coexistencia de especies y la coevolución, aumentando la biodiversidad con el tiempo. Los eventos importantes en la historia amazónica incluyen (i) los orígenes en el Cretácico tardío y Paleógeno temprano de los principales grupos de plantas y animales del bosque tropical (ca. 100-30 Ma); (ii) un evento de enfriamiento global hace ca. 30 Ma, en los que los bosques tropicales se contrajeron a latitudes tropicales, durante el cual los bosques amazónicos y atlánticos se separaron por primera vez; (iii) el levantamiento de los Andes del Norte (especialmente en los últimos ca. 20 Ma), que separó los bosques tropicales chocoanos y amazónicos y creó nuevas condiciones ambientales para la colonización y la especiación, formó megasistemas de humedales en la Amazonía occidental y contribuyó al origen del moderno río Amazonas transcontinental; (iv) el cierre de la conexión marítima centroamericana y la formación del istmo de Panamá durante las épocas del Mioceno y Plioceno (ca. 15-3,5 Ma), que facilitó el Gran Intercambio Biótico Americano; y (v) las oscilaciones climáticas de las glaciaciones del Pleistoceno (2,6-0,01 Ma), seguidas de la colonización humana y las extinciones de megafauna. Las actividades humanas han impactado los ecosistemas amazónicos durante más de 20.000 años, acelerándose en los últimos 400 años y especialmente en los últimos 40 años, y ahora representan amenazas existenciales para los ecosistemas amazónicos. La conservación amazónica requiere documentar su diversa biota, monitorear las distribuciones biogeográficas de sus especies, la abundancia de especies, la diversidad filogenética, los rasgos de las especies, las interacciones de las especies y las funciones del ecosistema. Se requieren inversiones a escala de décadas en la documentación y el monitoreo de la biodiversidad para aprovechar la capacidad científica existente. Esta información es clave para desarrollar planes estratégicos de conservación del hábitat que permitirán la continuidad de los procesos evolutivos y ecológicos que tienen lugar en la cuenca amazónica, ahora y en el futuro.

*Palabras clave: adaptación, biodiversidad, biogeografía, coevolución, conservación, ecología, extinción, Neotrópico, especiación, América del Sur.*

### 2.1 La cuenca del río Amazonas

El Capítulo 1 provee una síntesis de los procesos geológicos y las escalas de tiempo en las que se formó la región amazónica, ilustrando cómo se formaron los paisajes amazónicos a causa de procesos geológicos y climáticos que operaron durante millones de años. La moderna cuenca transcontinental

del río Amazonas se formó durante los últimos 10 millones de años, drenando un área delimitada por los Andes al oeste y los escudos de Guayana y Brasil al norte y al sur, respectivamente. Esta cuenca de drenaje es la más grande de la Tierra, incluyendo la cuenca Tocantins-Araguaia y las cuencas costeras adyacentes del norte de Brasil. Cubre un área total de alrededor de siete millones de km<sup>2</sup> o alrededor

del 40% de América del Sur, y descarga alrededor del 16-20% del agua dulce total de la Tierra al mar, dependiendo del año (Richey *et al.* 1989). La mayor parte de la cuenca amazónica está cubierta por selvas tropicales húmedas de tierras bajas, que representan el área contigua de selva tropical más grande en el mundo. El ecosistema de la selva amazónica, incluyendo las áreas adyacentes del Escudo Guayaqués, también cubre un total de unos siete millones de km<sup>2</sup> (Figura 2.1).

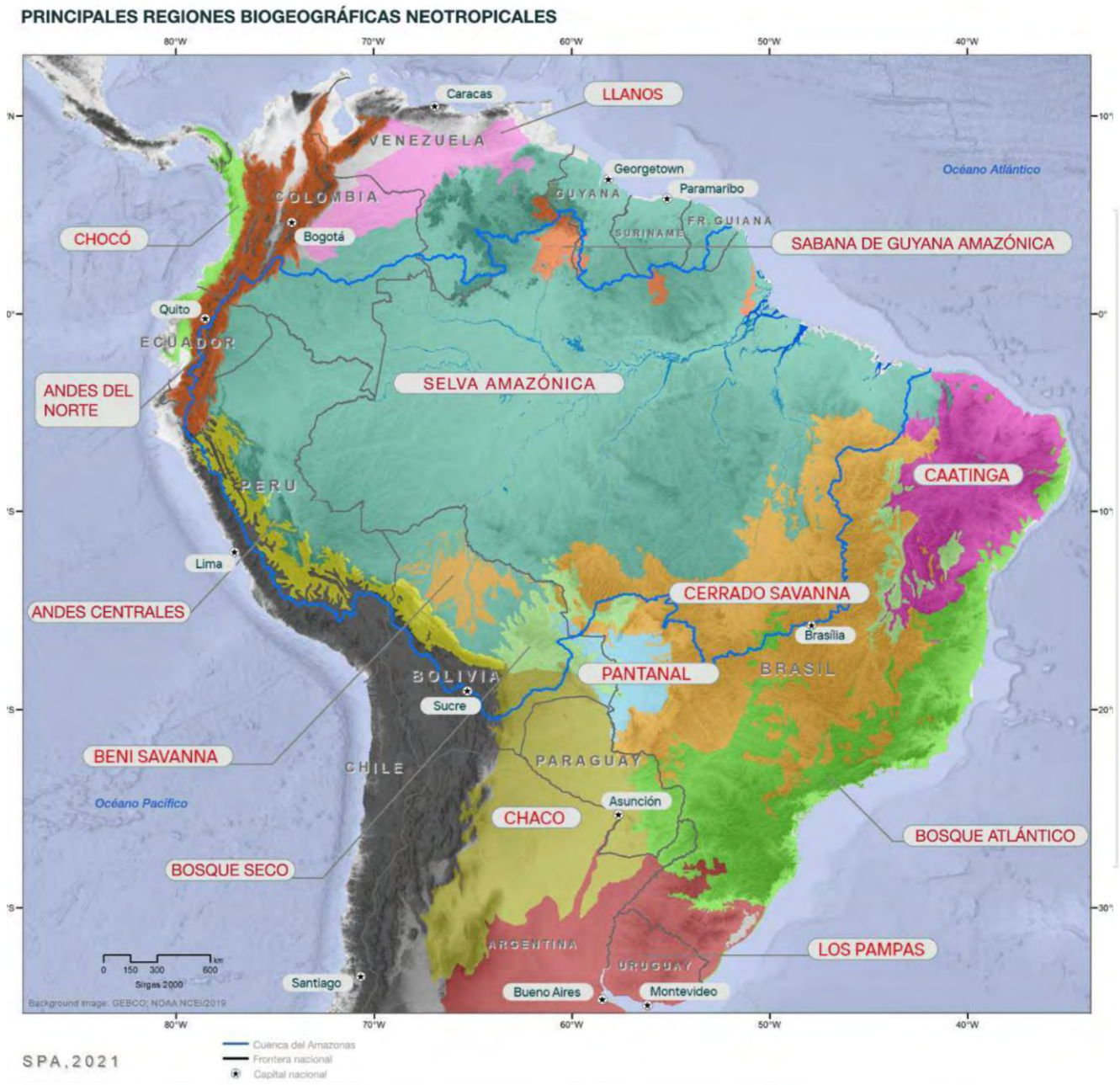
### 2.2 La biodiversidad amazónica es inmensa y muy subestimada

La diversidad de organismos de la cuenca amazónica se encuentra entre las más altas de la Tierra (Bass *et al.* 2010). Aproximadamente el 10% de las especies de plantas y vertebrados del mundo están comprimidas en un área que corresponde a ca. 0,5% de la superficie total de la Tierra (Jetz *et al.* 2012; Tedesco *et al.* 2017; Ter Steege *et al.* 2020) (Figura 2.2). La diversidad amazónica también representa una gama desconcertante de formas de vida, funciones ecológicas, compuestos químicos y recursos genéticos (Darst *et al.* 2006; Asner *et al.* 2014; Albert *et al.* 2020a, Figura 2.3). Estos ecosistemas amazónicos altamente diversos constituyen el núcleo del reino Neotropical, que alberga ca. 30% de todas las especies de plantas vasculares (Raven *et al.* 2020), vertebrados (Jenkins *et al.* 2013; Reis *et al.* 2016) y artrópodos (Stork 2018) de la Tierra (los datos detallados sobre la riqueza de especies amazónicas se encuentran en el Capítulo 3).

A pesar de décadas de estudios intensivos, las dimensiones completas de la diversidad amazónica siguen estando muy subestimadas (da Silva *et al.* 2005; Barrowclough *et al.* 2016; García-Robledo *et al.* 2020). Esta subestimación resulta del número extremadamente alto de especies en la región (Magurran y McGill 2011; Raven *et al.* 2020), las numerosas especies aún no reconocidas debido a sutiles

diferencias fenotípicas (Angulo e Icochea 2010; Benzaquem *et al.* 2015; Draper *et al.* 2020), las dificultades logísticas del muestreo en regiones remotas (Cardoso *et al.* 2017; Ter Steege *et al.* 2020), los esfuerzos de recolección sesgados hacia localidades accesibles (Nelson *et al.* 1990; Hopkins 2007; Loiseille *et al.* 2008), y un número desproporcionado de estudios de organismos conspicuos (Ritter *et al.* 2020) y especies ampliamente distribuidas (Ruokolainen *et al.* 2002). Como resultado, muchas especies amazónicas nunca han sido recolectadas, nombradas o estudiadas; a menudo, un grupo completo de especies estrechamente relacionadas (es decir, un clado) se trata erróneamente como una sola especie (Albert *et al.* 2020b).

Para llenar este vacío, los estudios integrados de taxones amazónicos realizados durante las últimas dos décadas han empleado una combinación de herramientas moleculares y morfológicas que permitieron el reconocimiento de numerosas especies crípticas de plantas (Damasco *et al.* 2019; Carvalho Francisco y Lohmann 2020), aves (Ribas *et al.* 2012; Whitney y Haft 2013; Thom y Aleixo 2015; Schultz *et al.* 2017, 2019), anfibios (Gehara *et al.* 2014; Jaramillo *et al.* 2020; Vacher *et al.* 2020), peces (Melo *et al.* 2016; Craig *et al.* 2017; García-Melo *et al.* 2019), y primates (Lynch Alfaro *et al.* 2015). Solo entre 1999 y 2015, se describieron muchas especies nuevas de plantas (1155 spp.), peces (468 spp.), anfibios (321 spp.), reptiles (112 spp.), aves (79 spp.) y mamíferos (65 spp.) en toda la cuenca amazónica (WWF 2016). Se siguen describiendo especies amazónicas espectaculares. Incluyendo, por ejemplo, un nuevo monití en peligro crítico (*Plecturocebus grovesi*; Byrne *et al.* 2016), 15 nuevas especies de aves amazónicas descritas en una sola publicación (Whitney y Haft 2013); 44 nuevas especies de salamandras sin pulmones *Bolitoglossa* que están a la espera de descripciones formales (Jaramillo *et al.* 2020), una nueva orquídea de vainilla distintiva y en Peligro Crítico (*Vanilla denshikoiria*; Flanagan *et al.* 2018), y una



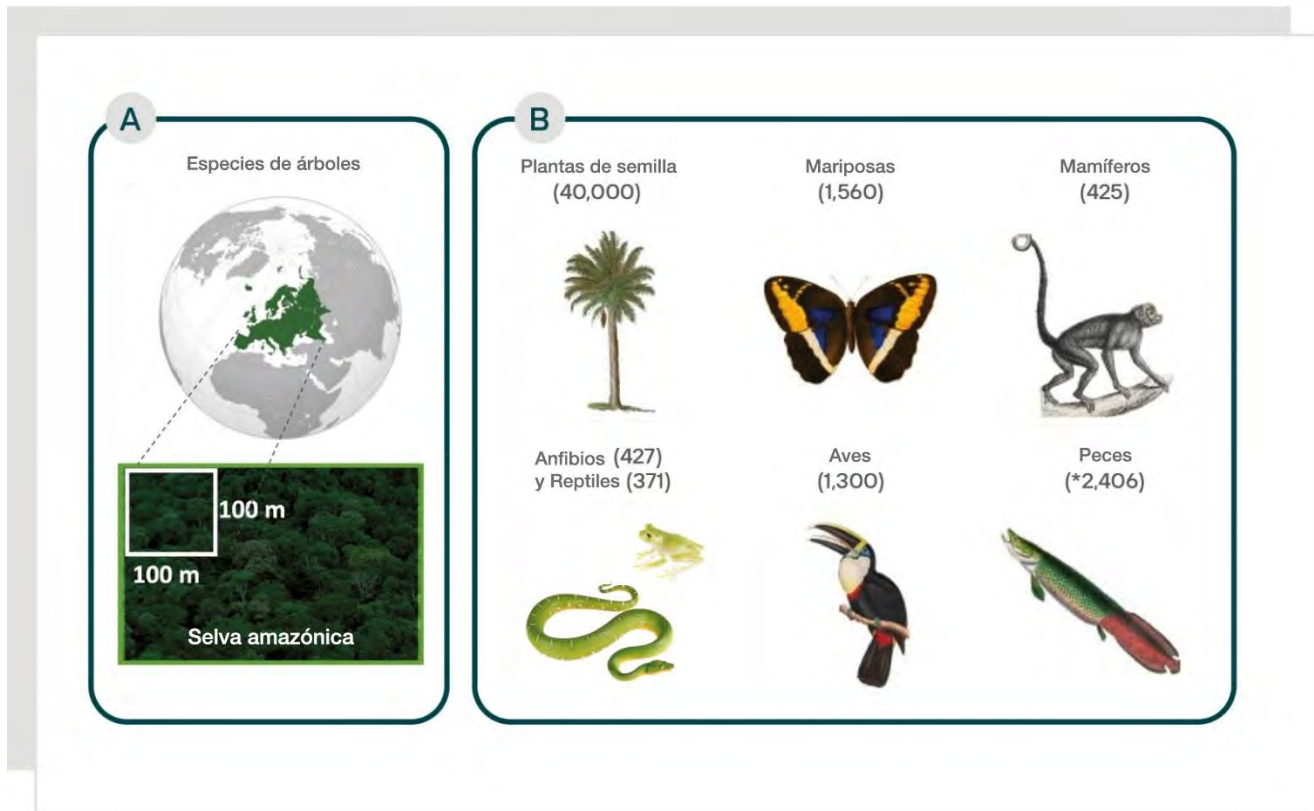
**Figura 2.1** La cuenca de drenaje del río Amazonas (polígono azul delgado) y la distribución original de las principales regiones biogeográficas neotropicales. Nótese que la región de la Diagonal Estacionalmente Seca (compuesta por la Caatinga, el Cerrado y el Gran Chaco) separa las selvas amazónicas y atlánticas, mientras que los Andes del Norte separan las selvas amazónicas y chocoanas.



nueva especie de pez en forma de gusano (*Tarumania walkerae*) que habita en la hojarasca húmeda en lo profundo de la selva tropical, y que representa una familia completamente nueva, los Tarumaniidae (de Pinna *et al.* 2018).

El conocimiento integral de las especies que habitan los ecosistemas amazónicos hiperdiversos es fundamental para comprender mejor sus funciones ecosistémicas (Malhi *et al.* 2008) y las propiedades emergentes que surgen de las interacciones no lineales entre las especies amazónicas y sus ambientes abióticos. Por ejemplo, si bien está claro que los

ciclos hidrológicos de la Amazonía dependen de la transpiración del bosque, y que tienen un impacto en el clima a escala continental, queda por comprender la influencia de las especies locales y sus características sobre los patrones de precipitación y clima (Chambers *et al.* 2007). Los enfoques a gran escala destinados a cuantificar la biodiversidad desconocida, como la metagenómica, también están contribuyendo a una comprensión más profunda de las formas de vida poco estudiadas (por ejemplo, bacterias, hongos, microorganismos) y los procesos bioquímicos a nivel de ecosistema en los suelos amazónicos (Ritter *et al.* 2020) y los ríos (Ghai *et al.*



**Figura 2.2.** Las tierras bajas amazónicas en números (estimaciones mínimas basadas en el conocimiento actual). A. Hay más especies de árboles en un área de 10.000 m<sup>2</sup> de selva amazónica que en toda Europa (Ter Steege *et al.* 2006). B. Números estimados de especies de linajes amazónicos seleccionados, incluyendo las plantas vasculares (Hubbell *et al.* 2008; Mittermeier *et al.* 2003; imagen de Roberts 1839), mariposas (Vieira y Höfer 2021; imagen de Hewitson 1856), mamíferos (Mittermeier *et al.* 2003; imagen de Jardine *et al.* 1840), anfibios y reptiles (Mittermeier *et al.* 2003; imagen de Jose Vieira / Tropical Herping), aves (Mittermeier *et al.* 2003; imagen de Gould 1852), y peces (Oberdorff *et al.* 2019, Jézéquel *et al.* 2020; imagen de Castelnau 1855). Nótese que el número de especies de peces corresponde a toda la cuenca, pero la mayoría (>95%) son de la cuenca baja (Albert *et al.* 2011, 2020; Dagosta y de Pinna 2020).

2011; Santos *et al.* 2019). Si bien aún están subutilizados, estos enfoques están revolucionando nuestra comprensión de los patrones de la biodiversidad amazónica y los procesos que contribuyen a ellos, guiando los enfoques de priorización de la conservación y los planes de manejo para la cuenca.

El conocimiento de la biodiversidad amazónica es crucial para comprender la historia de la diversificación de la biota amazónica, especialmente los eventos de especiación más recientes (Rull 2011). Hasta hace poco, un conocimiento fragmentario de la biodiversidad amazónica en niveles taxonómicos más finos llevó a los científicos a utilizar categorías taxonómicas más inclusivas (p. ej., géneros, familias)

para comprender los patrones de diversificación en esta región (Antonelli *et al.* 2009). Si bien estas categorías brindan información importante sobre los patrones generales de diversidad (Terborgh y Andresen 1998), no pueden definirse objetivamente ni compararse entre taxones, lo que dificulta las generalizaciones (Cracraft *et al.* 2020). Enfoques integradores que combinan el muestreo de campo estandarizado, los códigos de barras de ADN (García-Melo *et al.* 2019; Vacher *et al.* 2020), la filogenómica comparativa (Alda *et al.* 2019; Santos *et al.* 2019), y la inteligencia artificial (Draper *et al.* 2020) han acelerado la documentación a escala fina de la biodiversidad amazónica (Ritter *et al.* 2020; Vacher *et al.* 2020). Estos enfoques implican nuevos esfuerzos de muestreo,



**Figura 2.3** Una pequeña muestra de la biodiversidad amazónica. Primera columna: Saltarín de cola de alambre (*Pipra flicauda*), papamoscas real amazónico (*Onychorhynchus coronatus*). Segunda columna: Pez volador amazónico (*Thoracocharax stellatus*), Piraña de vientre rojo (*Pygocentrus cariba*), Killifish de mancha roja (*Trigonectes rubromarginatus*). Tercera columna: Rana de cristal andina (*Hyalinobatrachium pellucidum*), Mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*), Culebra sombra de La Salle (*Synopsis lasallei*). Cuarta columna: *Columellia oblonga*, Quinina (*Cinchona officinalis*), Flor de la pasión roja (*Pasiflora manicata*). Fotos de Camila Ribas y Tomaz Melo (primera columna), James Albert (segunda columna), Herping Tropical (tercera columna) y Carmen Ulloa Ulloa (cuarta columna).

mientras que también se basan en especímenes de museo, que apalancan significativamente el trabajo taxonómico (por ejemplo, Thom *et al.* 2020; Vacher *et al.* 2020). Desafortunadamente, las colecciones de los museos amazónicos aún están subvaloradas a pesar de ofrecer una rica fuente de información (Escobar 2018); Las instituciones locales necesitan apoyo para contratar expertos en la materia y para mantener y expandir sus colecciones biológicas (Fontaine *et al.* 2012; Funk 2018). Los recursos humanos y el apoyo de infraestructura también son cruciales para el mantenimiento de las grandes bases de datos de especies amazónicas compiladas hasta la fecha; si bien son importantes y útiles, deben examinarse y actualizarse constantemente para abordar las brechas en el conocimiento y las identificaciones erróneas.

### 2.3 Evolución de los bosques amazónicos

Las plantas con flores constituyen la principal estructura física de las selvas amazónicas. Exhiben una amplia variedad de formas de crecimiento, incluyendo árboles leñosos, arbustos y lianas, así como epífitas, juncos herbáceos, pastos y bambúes coloniales (Rowe y Speck 2005). Los estudios de ADN sugieren que este grupo de plantas se diversificó por primera vez en el Cretácico Inferior (ca. 145–100 Ma) (Magallón *et al.* 2015), pero los datos fósiles sugieren que las plantas con flores no dominaron los ecosistemas neotropicales hasta el Cretácico Superior (ca. 100–66 Ma; Hoorn *et al.* 1995; Dino *et al.* 1999; Mejía-Velasquez *et al.* 2012; Carvalho *et al.* 2021).

Si bien algunos organismos amazónicos tienen orígenes antiguos que se remontan a principios del Cenozoico o Cretácico (Cracraft *et al.* 2020), la mayoría de las especies que actualmente habitan la Amazonía se originaron en los últimos millones de años (Da Silva *et al.* 2005; Rull 2008, 2011, 2020; Santos *et al.* 2019). La amplia distribución de las edades evolutivas

de las especies amazónicas sugiere que la formación de su biodiversidad moderna tuvo lugar durante un lapso de tiempo inmenso (Cracraft *et al.* 2020), siendo influenciado por los muchos cambios en el paisaje físico durante este período (Antonelli *et al.* 2009).

La Amazonía fue modificada sustancialmente por una repentina extinción masiva provocada por el impacto de un gran asteroide o cometa hace unos 66 millones de años en el límite Cretácico-Paleógeno [K-Pg] (De La Parra *et al.* 2008; Carvalho *et al.* 2021; Jacobs y Currano 2021). Muchos grupos de aves neotropicales (Claramunt y Cracraft 2015; Oliveros *et al.* 2019), mariposas (Espeland *et al.* 2015, 2018; Seraphim *et al.* 2018), y peces (Friedman 2010; Hughes *et al.* 2018) se diversificaron rápidamente después de este evento. Comunidades de plantas similares a las que se ven en las selvas tropicales neotropicales actuales, aunque con menos especies, evolucionaron en el Paleoceno (ca. 66–56 Ma) (Wing *et al.* 2009; Jaramillo *et al.* 2010a), con muchos linajes de plantas diversificándose en el Eoceno (ca. 56–34 Ma) (Lohmann *et al.* 2013). De hecho, las plantas de la selva tropical neotropical parecen haber alcanzado un pináculo de diversidad durante el Eoceno (ca. 56 Ma), cuando aún predominaban los climas húmedos del Mesozoico. Se cree que los bosques del Eoceno fueron muy ricos en especies (Burnham y Graham 1999; Jaramillo *et al.* 2006, 2010a, b). Los elementos conspicuos de los bosques neotropicales del Paleoceno incluyen miembros de familias de plantas clave como palmeras, hierbas (p. ej., Araceae, Zingiberaceae), arbustos (p. ej., Malvaceae), lianas (p. ej., Menispermaceae) y árboles (p. ej., Lauraceae) (Burnham y Johnson 2004; Wing *et al.* 2009; Carvalho *et al.* 2011).

Las estaciones más secas y los climas más fríos del Oligoceno temprano (ca. 30 Ma) contribuyeron a cambios extensos en la vegetación a lo largo de América del Sur. Los bosques húmedos sudameri-

canos, una vez distribuidos de manera continua y amplia, se dividieron en dos, los bosques amazónicos y atlánticos, debido a la expansión de los bosques subtropicales abiertos en el centro de América del Sur y al establecimiento de la Diagonal Seca Estacional (Bigarella 1975; Costa 2003; Orme 2007; Fouquet *et al.* 2012; Sobral-Souza *et al.* 2015; Thode *et al.* 2019). Estos cambios en la vegetación coincidieron con el comienzo del levantamiento de las Montañas Mantiqueira del este de Brasil y los Andes del Norte, lo que provocó cambios sustanciales en las corrientes de aire de América del Sur (ver el Capítulo 1). Los climas cada vez más secos y la expansión de los tipos de vegetación de sabana abierta estuvieron acompañados de cambios sustanciales en la composición de especies (ej., palmas), el origen de los pastos C4 (Vicentini *et al.* 2008; Urban *et al.* 2010; Bouchenak-Khelladi *et al.* 2014), y la expansión de pastizales y bosques abiertos a expensas de hábitats boscosos de dosel cerrado (Edwards y Smith 2010; Edwards *et al.* 2010; Kirschner y Hoorn 2020).

En el Mioceno, el levantamiento de los Andes del Norte condujo a una profunda reorganización de la red fluvial y a la formación del mega humedal de Pebas, (Hoorn *et al.* 1995, 2010, 2017; Albert *et al.* 2018), un sistema de vastos ambientes lacustres y pantanosos en la Amazonía occidental (Hoorn 1993; Wesselingh y Salo 2006). El levantamiento progresivo de los Andes del Norte también afectó el clima regional, lo que provocó un aumento en las precipitaciones debido a la orografía (Poulsen *et al.* 2010). Luego se establecieron vastas áreas de bosques inundables, compuestos por palmas (ej., Grimsdalea), helechos y Poaceae, entre otros (Hoorn 1994; Jaramillo *et al.* 2017; Hoorn *et al.* 2017; Kirschner y Hoorn 2020). Además, las incursiones marinas en la Amazonía occidental permitieron que los taxones estuarinos colonizaran las costas de Pebas (Hoorn 1993; Boonstra *et al.* 2015; Jaramillo *et al.* 2017).

En el Mioceno tardío y el Plioceno, tuvo lugar una remodelación importante del paisaje, causada por el sobrellenado de cuencas sedimentarias en la Amazonía occidental con sedimentos derivados de los Andes. Esto condujo a una reorganización del drenaje y al inicio del moderno río Amazonas transcontinental (ver el Capítulo 1). Las superficies de los antiguos humedales de Pebas fueron colonizadas por muchos linajes diferentes (Antonelli *et al.* 2009; Roncal *et al.* 2013), en un proceso de expansión de los bosques hacia tierras altas que se sugiere que continuó hasta el Pleistoceno tardío (Pupim *et al.* 2019). Los cambios en el paisaje también condujeron a una mayor diversificación de numerosos linajes de plantas, como los géneros de plantas con flores Inga (Legumes; Richardson *et al.* 2001) y Guatteria (Annonaceae; Erkens *et al.* 2007). Aproximadamente al mismo tiempo, las laderas andinas fueron colonizadas por muchos linajes de plantas, incluyendo especies de Malvaceae (Hoorn *et al.* 2019), Arecaceae (es decir, palmas; Bacon *et al.* 2018), y las familias Chloranthaceae (ej., Hedyosmum; Martínez *et al.* 2013). Desde el Mioceno Tardío hasta el Plioceno (ca. 11-4 Ma), el ascenso de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos completó el aislamiento del cis-andino (Orinoco-Amazonia) de las cuencas transandinas (vertiente del Pacífico, Magdalena y Maracaibo), resultando en el aislamiento de sus biotas acuáticas. La evidencia sugiere que existieron altos niveles de diversidad de especies de plantas durante el Mioceno gracias a una combinación de baja estacionalidad, alta precipitación y sustrato edáfico heterogéneo (Jaramillo *et al.* 2010a).

El levantamiento neógeno de los Andes del Norte (ca. 23-2,6 Ma; ver el Capítulo 1) tuvo efectos profundos en los paisajes amazónicos, impactando la diversificación de los linajes tanto de las tierras bajas como de las tierras altas (Hoorn *et al.* 2010; Albert *et al.* 2011b; Givnish *et al.* 2016; Rahbek *et al.* 2019;

Montes *et al.* 2021). Sin embargo, a pesar de su importancia para la biogeografía, el papel específico de las cordilleras como barrera de dispersión entre los linajes de plantas de las tierras bajas de América del Sur y América Central aún no se conoce bien (Pérez-Escobar *et al.* 2017). Se han detectado diferentes patrones de diversificación dentro y entre los grupos de tierras altas y bajas, con una mayor riqueza de especies en las tierras bajas y un mayor endemismo de especies en las tierras altas. El levantamiento de los Andes del norte y su historia climática dinámica asociada fueron impulsores clave de la rápida radiación de las plantas centradas en los Andes (Gentry 1982; Jost 2004; Madriñán *et al.* 2013; Luebert y Weigend 2014; Lagomarsino *et al.* 2016; Vargas *et al.* 2017) y animales (Albert *et al.* 2018; Rahbek *et al.* 2019; Perrigo *et al.* 2020). Cerca de las cimas de las montañas, las plantas del ecosistema del páramo experimentaron una de las tasas de especiación más altas jamás registradas (Madriñán *et al.* 2013; Padilla-González *et al.* 2017; Pouchon *et al.* 2018).

Durante el Cuaternario (últimos 2,6 Ma), el enfriamiento climático global en combinación con procesos geomorfológicos alteró fuertemente el paisaje amazónico occidental. Los mega-abanicos aluviales (grandes plataformas de sedimentos >10-000 km<sup>2</sup>) se extendían desde los Andes hasta la Amazonía (ej., Räsänen *et al.* 1990, 1992; Wilkinson *et al.* 2010), y las llanuras aluviales variaron en tamaño de acuerdo a los cambios en los patrones de precipitación (Pupim *et al.* 2019). Aún no se comprende completamente el efecto de estos cambios climáticos cíclicos en la composición del paisaje y la vegetación. Los estudios directos de los registros sedimentarios y fósiles (Jaramillo *et al.* 2017; Hoorn *et al.* 2017; Mason *et al.* 2019), así los como modelos climáticos (Arruda *et al.* 2017; Costa *et al.* 2017; Häggi *et al.* 2017), sugieren que los patrones generales de la cubierta vegetal regional (ej., bosque, sabana) fueron relativamente más estables en la región tropical de América del Sur que en otras regiones del mundo

durante los últimos 100.000 años, pero variaron espacialmente y con el tiempo bajo la influencia de cambios tanto geológicos como climáticos (Hoorn *et al.* 2010; Antoine *et al.* 2016; Wang *et al.* 2017). La naturaleza dinámica de la cubierta vegetal amazónica durante el Cuaternario puede no haber sido extremadamente drástica (ej., reemplazo rápido del bosque de dosel cerrado por sabana), pero sí suficiente para cambiar la cubierta forestal y afectar la distribución de especies especializadas (Arruda *et al.* 2017; Wang *et al.* 2017; Silva *et al.* 2019; pero ver Sato *et al.* 2021).

Los datos actuales no apoyan una de las hipótesis más conocidas sobre la diversificación amazónica, la hipótesis de los refugios del Pleistoceno, propuesta originalmente por Haffer (1969). La hipótesis de Refugios propuso que las oscilaciones climáticas del Pleistoceno condujeron al reemplazo cíclico de paisajes cubiertos de bosques y sabanas, resultando en un aislamiento y en la fusión recurrente de poblaciones, produciendo a una mayor tasa de formación de nuevas especies. Numerosos datos de múltiples fuentes ahora indican que los ecosistemas de sabanas y pastizales abiertos nunca se han expandido en la Amazonía (Liu y Colinvaux 1985; Colinvaux *et al.* 2000; Bush y Oliveira 2006), aunque la Amazonía oriental probablemente experimentó cambios sustanciales en la estructura de la vegetación, con posibles episodios de expansión de la vegetación abierta (Cowling *et al.* 2001; Arruda *et al.* 2017, Sato *et al.* 2021). Además, los estudios de ADN de muchos grupos de plantas y animales muestran tasas de diversificación relativamente constantes durante muchos millones de años, sin aumentos abruptos en la especiación durante el Pleistoceno (Rangel *et al.* 2018; Rull y Carnaval 2020). Además, la evidencia directa del registro fósil indica que muchos géneros de plantas y animales amazónicos se originaron mucho antes del Pleistoceno (Jaramillo *et al.* 2010a; López-Fernández y Albert 2011; LaPolla *et al.* 2013), y que muchas paleobiotas amazónicas

fósiles estaban compuestas de géneros modernos del Mioceno (c. 22-5 Ma), incluyendo pastos (Kirschner y Hoorn 2020), tortugas y cocodrilos (Riff *et al.* 2010), y peces (Lundberg *et al.* 2009). Sin embargo, aún no se comprenden por completo los efectos de las oscilaciones climáticas del Pleistoceno en la diversificación de las biotas amazónicas, y los estudios sobre la historia evolutiva de la vegetación amazónica son cruciales para mejorar los modelos que pronostican los efectos del futuro cambio climático antropogénico (Brown *et al.* 2016).

### 2.4 Formación de la megadiversa biota amazónica

#### 2.4.1 Dinámicas de diversificación

La biodiversidad amazónica fue formada a través de una combinación única e irrepetible de procesos que entremezclan factores geológicos, climáticos y biológicos en amplias escalas espaciales y temporales, involucrando taxones distribuidos en todo el continente sudamericano y evolucionando durante un período de decenas de millones de años (Figura 2.4). Desde una perspectiva macroevolutiva, el número de especies en una región geográfica puede modelarse como un equilibrio entre las tasas de especiación e inmigración que aumentan el número total de especies y la extinción que disminuye la riqueza de especies (Voelker *et al.* 2013; Castroviejo-Fisher *et al.* 2014; Roxo *et al.* 2014). Una región que acumula una gran riqueza de especies debido a las elevadas tasas de especiación se ha denominado una "cuna evolutiva" de diversidad, es decir, un lugar de gran origen de especies (Gross 2019). Por el contrario, una región donde las especies tienden a acumularse a través de bajas tasas de extinción puede llamarse un "museo evolutivo" de diversidad (Stebbins 1974; Stenseth 1984). Aunque es un concepto útil en algunos contextos, este modelo no se ajusta bien a la biodiversidad amazónica. Las especies amazónicas y los taxones superiores exhiben una amplia gama de edades evolutivas, de modo que

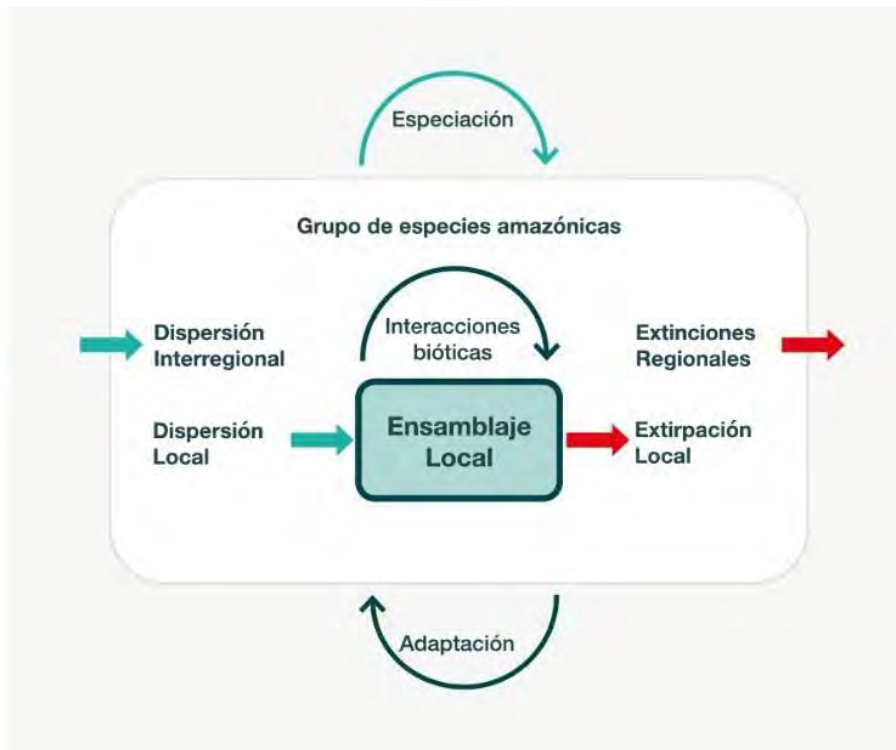
la Amazonía sirve simultáneamente como cuna y museo evolutivo. Aún así, los grupos con diferentes edades filogenéticas promedio tienden a habitar diferentes porciones geográficas de la cuenca amazónica. Los conjuntos de especies en las tierras altas de las Guayanas y los escudos brasileños (>250 a 300 m de elevación) a menudo incluyen una mezcla de linajes más antiguos y más jóvenes, mientras que las cuencas sedimentarias de las tierras bajas a menudo albergan linajes más jóvenes. Este patrón se observa en muchos grupos taxonómicos (p. ej., plantas, Ulloa Ulloa y Neill 2006; ranas cohete amazónicas *Allobates*, ver la Figura 2.6, Réjaud *et al.* 2020; peces, Albert *et al.* 2020a), aunque también existen excepciones (Castroviejo-Fisher *et al.* 2014; Bonaccorso y Guayasamin 2013). Se observan patrones contrastantes de núcleo y periferia similares en muchos taxones neotropicales, incluyendo aves, mamíferos, serpientes, ranas y plantas (Antonelli *et al.* 2018; Azevedo *et al.* 2020; Vasconcelos *et al.* 2020). La diversificación en respuesta a las barreras geográficas es uno de los procesos más extendidos que facilita la especiación. En la Amazonía, se cree que este proceso jugó un papel importante en la evolución de la biota local. Las barreras geográficas pueden aislar individuos que una vez pertenecieron a una población continua de una especie dada en dos (o más) conjuntos de poblaciones que no se superponen (Coyne y Orr 2004). Cuando esta separación geográfica se mantiene durante largos períodos de tiempo, se pueden formar nuevas especies a través de un proceso llamado especiación alopátrica (Figuras 2.5, 2.6, 2.7). Por ejemplo, el levantamiento de los Andes separó taxones de tierras bajas previamente conectados, impidiendo la dispersión y estableciendo nuevos hábitats que han fomentado la evolución de linajes nuevos e independientes (Albert *et al.* 2006; Hutter *et al.* 2013; Canal *et al.* 2019). Este evento fragmentó la fauna acuática del noroeste de América del Sur, dejando una clara señal sobre todos los principales taxones (Albert *et al.* 2006). Entre las familias de peces de agua dulce, la

diversidad de especies está significativamente correlacionada con un número mínimo de clados cis-/trasandinos, lo que indica que la diversidad relativa de especies y las distribuciones biogeográficas de los peces amazónicos eran efectivamente modernas para el Mioceno tardío (Albert *et al.* 2006).

Los cambios en las redes de drenaje de los ríos también han afectado fuertemente la dispersión, el flujo de genes y la diversificación biótica dentro de la Amazonía (Figura 2.7). Los grandes ríos amazónicos de tierras bajas representan barreras geográficas importantes para grupos de primates (p. ej., Wallace 1852; Ayres y Clutton-Brock 1992), aves (Ribas *et al.* 2012; Silva *et al.* 2019), peces (Albert *et al.* 2011a),

mariposas (Brower 1996; Rosser *et al.* 2021), avispas (Menezes *et al.* 2020), y plantas (Nazareno *et al.* 2017, 2019a, b, 2021). De manera similar, se cree que el cambios climáticos en el pasado han cambiado cíclicamente la distribución de los hábitats amazónicos, como los bosques de dosel cerrado, los bosques abiertos, la vegetación no forestal y los bosques adaptados al frío, lo que a menudo provoca la fragmentación de la población y la especiación (Cheng *et al.* 2013; Arruda *et al.* 2017; Wang *et al.* 2017; Silva *et al.* 2019).

Aparte de la importancia del aislamiento geográfico pasado y la especiación debido a la discontinuidad del hábitat, la adaptación a hábitats específicos



**Figura 2.4** Procesos regionales y locales que subyacen a la formación de la biota amazónica. El grupo de especies regionales (cuadro azul claro exterior) se define como la suma de todas las asociaciones de especies locales (cuadro azul oscuro interior). Las flechas azules indican procesos que aumentan la riqueza de especies, las flechas rojas resaltan aquellos que reducen la riqueza de especies, las flechas verdes representan procesos que modifican o filtran rasgos de especies. La especiación y la dispersión aportan nuevas especies al conjunto regional, mientras que la extinción elimina especies. La filtración, la capacidad de dispersión y la facilitación del hábitat afectan la riqueza de los conjuntos locales al limitar o mejorar el establecimiento de especies preadaptadas a las condiciones locales. La extinción local puede surgir de interacciones bióticas (como depredación y competencia) o factores abióticos (p. ej., tectónica o cambio climático). Adaptado de Ricklefs y Schluter (1993), Vellend y Orrock (2009) y Antonelli *et al.* (2018).

también ha contribuido significativamente a la diversificación de especies en esta región. La gran extensión geográfica de la Amazonía, ligada a sus diversos tipos de suelos, brindó múltiples oportunidades para la especialización ecológica (Cuadro 2.1; Fine *et al.* 2005; Tuomisto *et al.* 2019). Esta heterogeneidad de suelos refleja la compleja historia geológica del norte de Sudamérica (ver el Capítulo 1, sección 1.4.1).

Mientras que la erosión de los escudos de Guayana y Brasil produjo los suelos de la Amazonía oriental, los sedimentos más jóvenes que son productos de la orogenia andina han desarrollado suelos en la Amazonía occidental que tienden a ser más fértiles. Este gradiente de este a oeste en la fertilidad del suelo es paralelo a un gradiente en la composición de especies, la densidad de la madera, la masa de semillas y la productividad de la madera (pero no en la biomasa forestal, ver Ter Steege *et al.* 2006; Tuomisto *et al.* 2014). Asimismo, los diferentes niveles de inundación del bosque durante el ciclo anual de inundaciones han contribuido a la formación de diversos tipos de hábitat y especializaciones en grupos de aves y peces (Albert *et al.* 2011a; Wittmann *et al.* 2013; Luize *et al.* 2018; Thom *et al.* 2020; ver también el Capítulo 1, sección 1.5.1).

La heterogeneidad del hábitat ha jugado un papel importante en la formación de la biodiversidad amazónica, con cambios geológicos que también impactan las condiciones ecológicas disponibles para la biota amazónica. El levantamiento andino, por ejemplo, ha tenido un efecto importante en el clima neotropical; creó heterogeneidad tanto en el hábitat como en el clima, al tiempo que condujo a la humidificación de las tierras bajas amazónicas y a la aridificación de la Patagonia (Blisniuk *et al.* 2005; Rohrmann *et al.* 2016). Los Andes, con una elevación promedio de 4.000 m, exhiben un inmenso gradiente de humedad y temperatura. Esto ha brindado

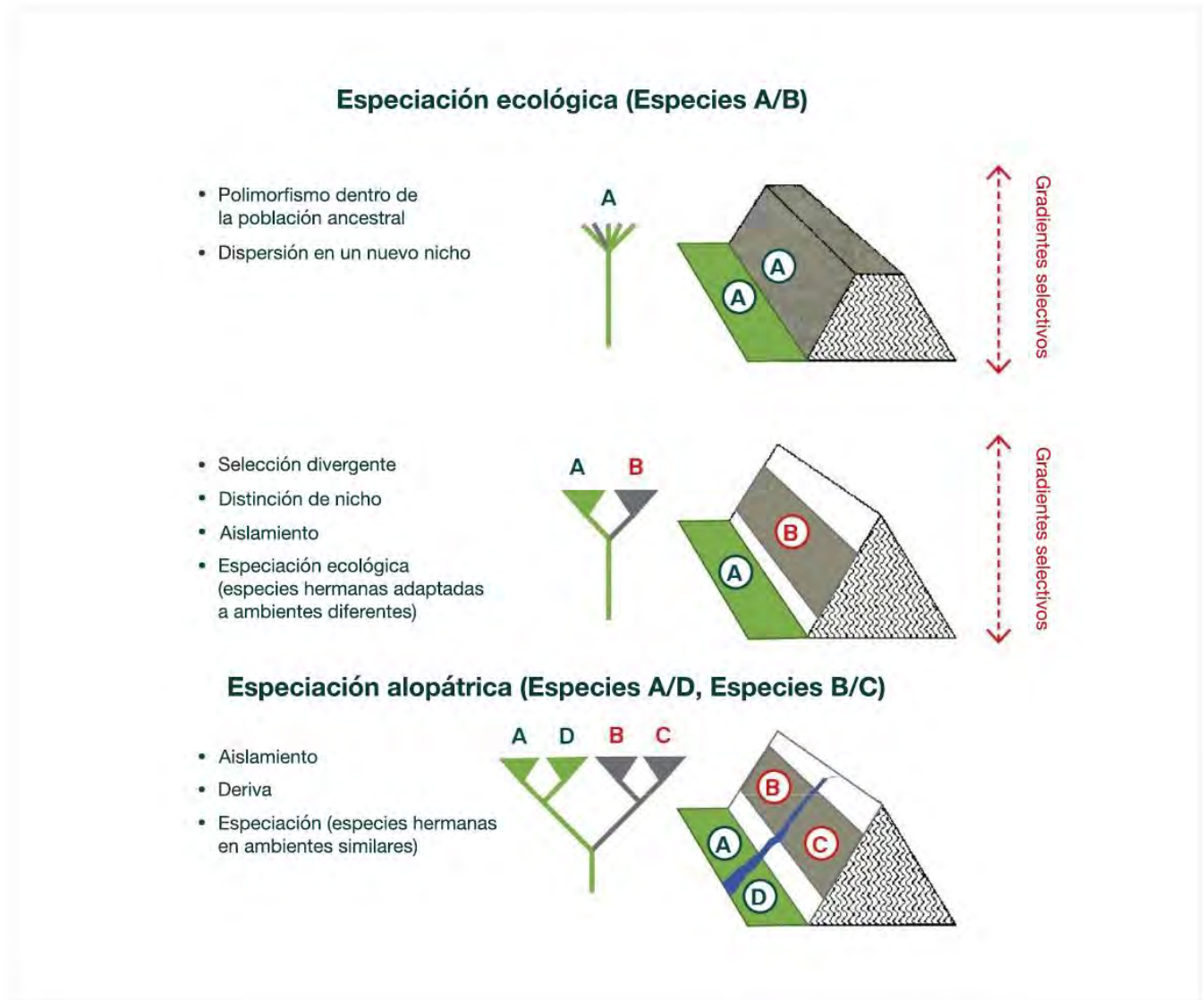
numerosas oportunidades para eventos de colonización, adaptación y especiación en especies de tierras bajas, como ranas, aves y plantas, en diferentes momentos (Ribas *et al.* 2007; Hutter *et al.* 2013; Hoorn *et al.* 2019; Cadena *et al.* 2020a).

Como consecuencia, los Andes son desproporcionadamente más biodiversos en relación con su superficie (p. ej., Testo *et al.* 2019); Se sabe que esta interacción dinámica entre las tierras bajas y las montañas adyacentes genera diversidad en todo el mundo (Quintero y Jetz 2018; Rahbek *et al.* 2019). Los ciclos repetidos de conectividad ecológica y aislamiento espacial en los Andes altos (como se observa en los páramos de hoy) pueden haber actuado como una "bomba de especies" y aumentaron significativamente las tasas de especiación en los taxones andinos de altura debido a la acción conjunta de la alopatria, la selección natural, y adaptación (Madrinán *et al.* 2013; Rangel *et al.* 2018; Pouchon *et al.* 2018).

### 2.4.2 Conectividad geográfica a través del tiempo

La cuenca amazónica es un conjunto altamente heterogéneo de paisajes y fluviales que forman un mosaico de tipos de hábitat, a menudo caracterizados por distintas floras y faunas (ej., Duellman 1999; Cardoso *et al.* 2017; Tuomisto *et al.* 2019; Albert *et al.* 2020a). Los cambios abióticos y los cambios en las distribuciones y conexiones entre estos diferentes hábitats a través del espacio y el tiempo impulsaron la acumulación de la impresionante cantidad de especies amazónicas (Dambros *et al.* 2020). Debido a que los organismos difieren tanto en sus características (como su capacidad de dispersión y tolerancias fisiológicas), las mismas condiciones del paisaje que permiten conexiones demográficas y genéticas en algunos grupos pueden reducir las conexiones en otros. Por ejemplo, mientras que los grandes ríos de tierras bajas como el Amazonas y el Negro consti-





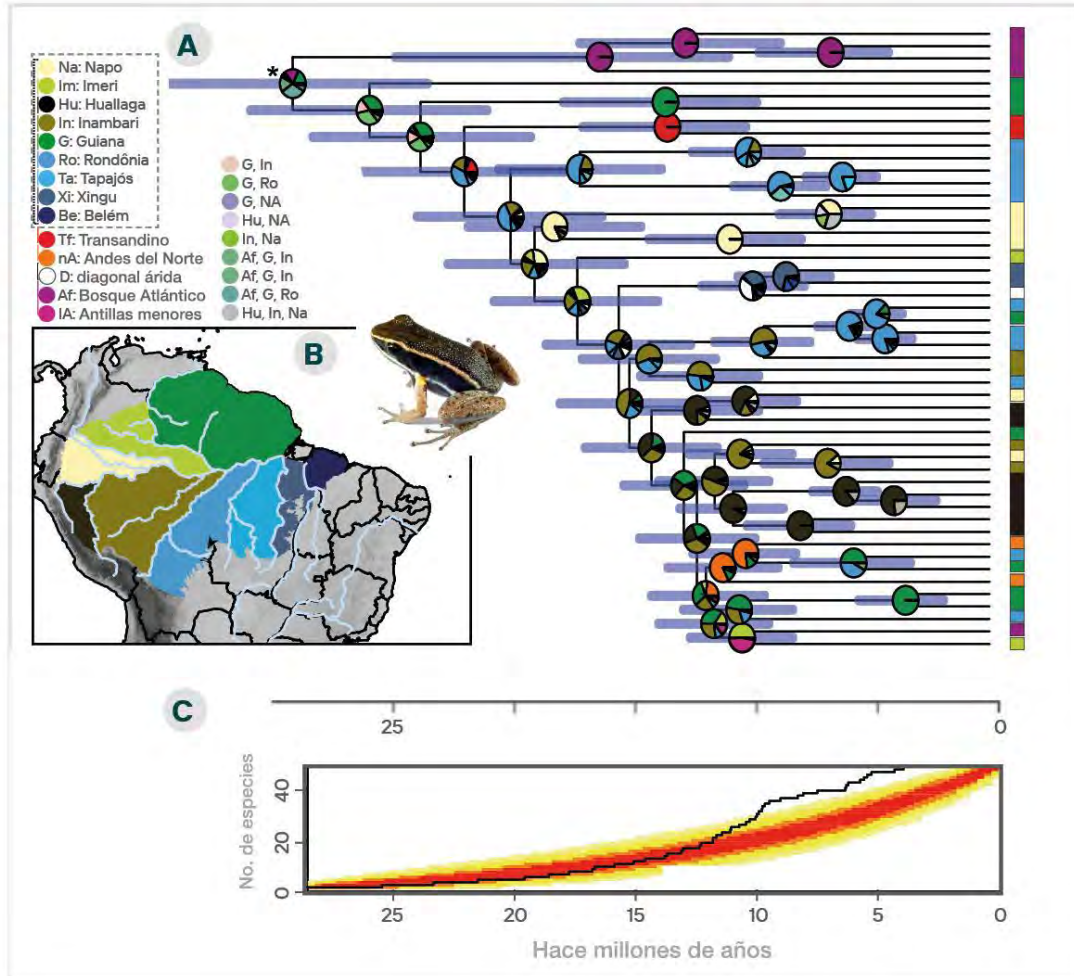
**Figura 2.5** Mecanismos comunes de especiación en la Amazonía y en otros lugares. Especiación ecológica: el proceso por el cual se forman nuevas especies como consecuencia de la selección a lo largo de gradientes climáticos o ecológicos, como los que se encuentran en los Andes. Tener en cuenta que las especies resultantes ocupan entornos distintos. Especiación alopátrica: cuando las poblaciones de la misma especie quedan aisladas debido a barreras geográficas, como ríos o cordilleras; tener en cuenta que las especies hermanas resultantes ocupan el mismo entorno. Modificado de Guayasamin *et al.* (2020).

### Cuadro 2.1 Adaptaciones en especies amazónicas

Las plantas amazónicas han desarrollado múltiples adaptaciones a las condiciones locales. Las especies de la familia Burseraceae (en los géneros *Protium*, *Crepidospermum* y *Tetragastris*) brindan ejemplos clásicos de especialización para los diferentes tipos de suelo que se encuentran en toda la terra firme (suelos de arena blanca, arcilla y terrazas) (Figura B2.1.1). En un tramo de 2000 km en la Amazonía occidental, 26 de las 35 especies de plantas están asociadas a solo uno de los tres tipos de suelo disponibles; ninguna especie está asociada con los tres hábitats. Cuando se analiza este patrón de especialización junto con la historia evolutiva del grupo, inferida a través de análisis de ADN, se hace evidente que una asociación con los suelos de terraza fue probablemente ancestral en este grupo. La adaptación posterior permitió que algunas de estas plantas ocuparan suelos arcillosos y de arena blanca. Estas reconstrucciones evolutivas también indican que múltiples transiciones a suelos arcillosos coinciden en el tiempo con la aparición de amplios parches de suelos arcillosos causados por el levantamiento andino en el Mioceno (Fine *et al.* 2005). En un ejemplo contrastante, las especies de aves amazónicas que se encuentran exclusivamente en parches de vegetación de arena blanca a menudo están relacionadas con especies de hábitats abiertos fuera de la Amazonía, como el Cerrado y los tepuyes (Capurucho *et al.* 2020; Ritter *et al.* 2020), y no tienen parientes cercanos ocupando el bosque húmedo adyacente. Este resultado sugiere que las adaptaciones necesarias para ocupar estos hábitats de vegetación abierta pueden no ser comunes dentro de los grupos especializados en bosques.



**Figura B2.1.1.** Las especies de plantas y aves se adaptan a hábitats con diferentes suelos. (A) Bosque de suelo arcilloso. (B) Bosque de suelo de terraza. (C) Vegetación de arena blanca. Fotos de Camila Ribas.



**Figura 2.6** Diversificación y endemismo en ranas cohete amazónicas (*Allobates* spp.). Las especies estrechamente relacionadas muestran un patrón de distribución alopátrico, coincidiendo con los interfluvios delimitados por los ríos amazónicos modernos. (A) Relaciones evolutivas, representadas como un árbol filogenético. El tiempo se presenta en el eje horizontal; las barras azules indican los intervalos de confianza en torno al tiempo de especiación inferido; Los gráficos circulares indican cuán probables son las áreas ancestrales estimadas de cada clado, los cuadrados de colores representan la distribución actual de cada especie. (B) Áreas amazónicas de endemismo. (C) Número inferido de linajes acumulados a través del tiempo. Modificado de Réjaud *et al.* (2020).

tuyen barreras efectivas para la dispersión de las especies de monos y aves de las tierras altas (que representan los límites entre especies estrechamente relacionadas de esos grupos; Cracraft 1985), estas mismas vías fluviales sirven como corredores de dispersión para especies de peces, aves, mamíferos y plantas ribereñas y de llanuras aluviales con semillas dispersadas por peces o tortugas (ej., Albert *et al.* 2011b; Parolin *et al.* 2013).

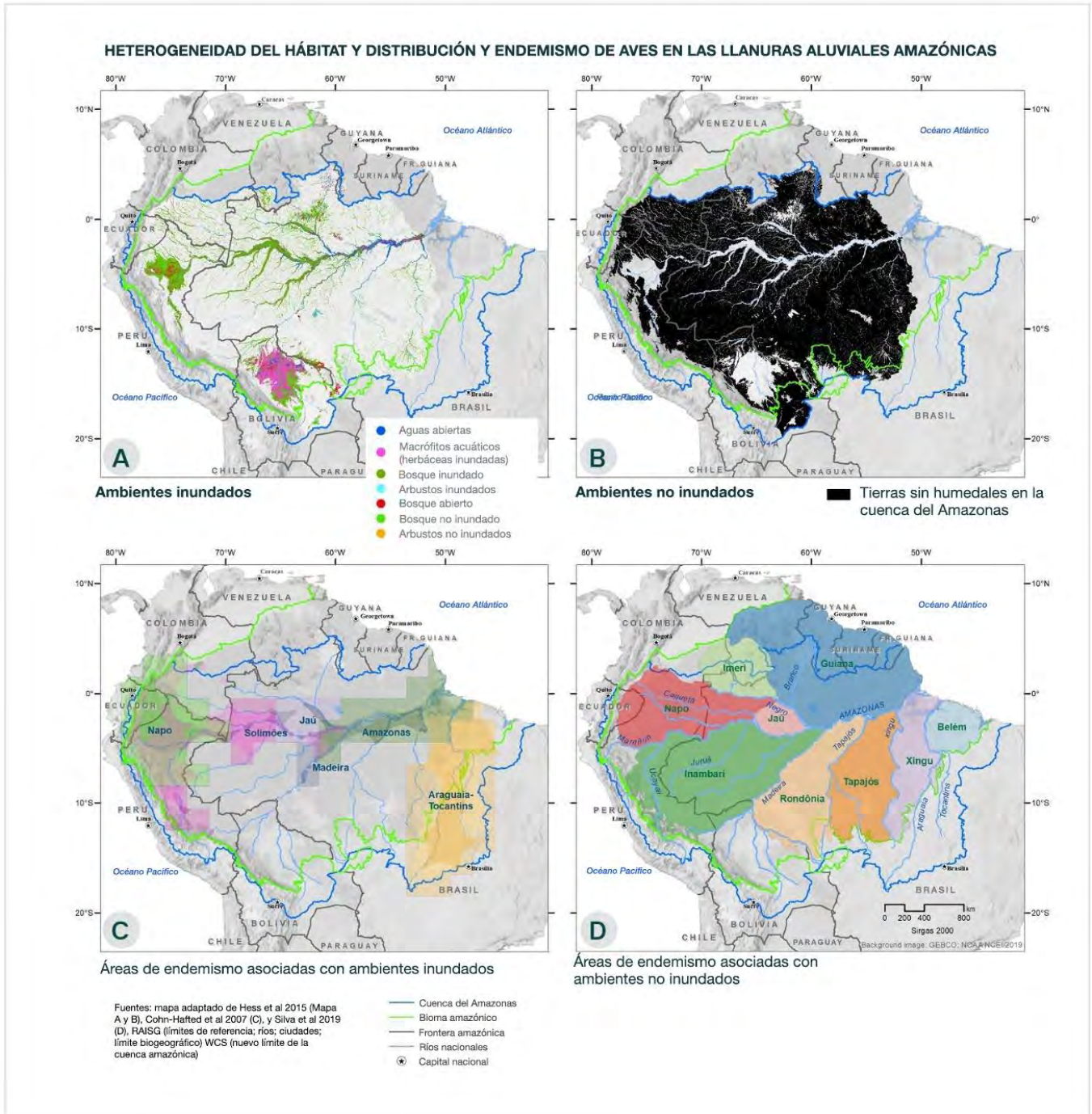
Esta heterogeneidad de hábitat puede ser una de las razones por las que los cambios en el paisaje del pasado que promovieron la diversificación de linajes coexistentes en la Amazonía dieron como resultado diferentes patrones geográficos de distribución de especies entre grupos y diferentes tiempos de especiación (Da Silva *et al.* 2005; Naka y Brumfield 2018; Silva *et al.* 2019). En este paisaje heterogéneo y dinámico, la eficacia de una barrera de aislamiento

depende de las características biológicas de las especies individuales, como su afinidad por el hábitat, su capacidad para moverse por el paisaje, su tolerancia a las temperaturas y precipitaciones extremas, su tiempo de generación, tamaño de nidada y patrones de abundancia, entre otros factores (Paz *et al.* 2015; Papadopoulou y Knowles 2016; Capurucho *et al.* 2020). La baja capacidad de dispersión, por ejemplo, facilita el aislamiento geográfico y la diferenciación genética, que tienden a aumentar las tasas de especiación (por ejemplo, insectos tropicales, Polato *et al.* 2018), pero también aumenta el riesgo de extinción local (Cooper *et al.* 2008). Las tolerancias térmicas, por otro lado, median los impactos del clima en el mantenimiento de la diversidad y las tasas de especiación (Janzen 1967); Debido a que las especies tropicales experimentan temperaturas ambientales relativamente estables a lo largo de su ciclo anual, han desarrollado tolerancias térmicas más estrechas y capacidades de dispersión reducidas en relación con las especies templadas (Janzen 1967; Shah *et al.* 2017), lo que promueve la especiación. Las especies tropicales de tierras bajas también viven en condiciones de temperatura cercanas a su máximo térmico, lo que las pone en riesgo ante el aumento del calentamiento global (Colwell *et al.* 2008; Campos *et al.* 2018; Diele-Viegas *et al.* 2018, 2019).

Debido a que las especies amazónicas tienen trayectorias evolutivas únicas y requisitos ambientales variables, se han visto afectadas de manera diferente por eventos geológicos y climáticos pasados. Los patrones de conectividad histórica entre las poblaciones que habitan los hábitats de los bosques lluviosos de las tierras altas se han visto profundamente influenciados por los cursos cambiantes de los principales ríos de las tierras bajas y sus llanuras aluviales asociadas durante millones de años, y también por discontinuidades topográficas y de hábitat prominentes, como parches de terreno accidentado, vege-

tación de sabana abierta y suelos arenosos (Capurucho *et al.* 2020; Cracraft *et al.* 2020). A modo de ejemplo, mientras que el río Branco, relativamente estrecho y joven, delimita la distribución de algunas especies de primates (Boubli *et al.* 2015), este río ha tenido un doble papel en la evolución de algunas aves (Naka y Brumfield 2018), plantas (Nazareno *et al.* 2019a, b, 2021), y algunos peces pequeños (Dagosta y Pinna 2017), sirviendo como una barrera efectiva para algunas especies pero no para otras. Por lo tanto, los rasgos ecológicos son importantes no solo para definir la distribución y el grado de conectividad de las poblaciones existentes, sino que también han influido en su historia evolutiva a lo largo del tiempo.

Los hábitats amazónicos, tanto terrestres como acuáticos, se han visto profundamente afectados por el cambio climático, especialmente por los cambios en los patrones de precipitación y los niveles del mar durante millones de años. Muchos estudios han discutido la influencia de climas pasados sobre los paisajes amazónicos mientras se enfocan en los cambios de la cubierta relativa de bosque y sabana (Bush y Oliveira 2006). Sin embargo, cambios más sutiles en la estructura del bosque también pueden afectar la distribución de especies y la conectividad del paisaje (Cowling *et al.* 2001; Arruda *et al.* 2017). Comprender cómo mantener la conectividad de la población es clave para proteger la biodiversidad amazónica. Por ejemplo, se cree que la resiliencia de los taxones de los bosques amazónicos de las tierras altas se ha basado en las dimensiones históricamente grandes del hábitat adecuado que les permitió rastrear las condiciones climáticas apropiadas, lo que posiblemente explique por qué tantas especies de los bosques de las tierras altas muestran signos de cambios relativamente recientes en el tamaño de la población. (Silva *et al.* 2019). Estas dinámicas históricas sientan las bases para las predicciones de la forma como el cambio climático futuro afectará a los



**Figura 2.7** Heterogeneidad del hábitat y distribución y endemismo de aves en las llanuras aluviales amazónicas. Distribución de (A) ambientes inundados (~14% del área total) y (B) ambientes no inundados (modificado de Hess *et al.* 2015). Áreas de endemismo para aves asociadas con (C) ambientes inundados (Cohn-Halt *et al.*, 2007) y (D) no inundados (Silva *et al.* 2019).

parches de bosques húmedos, que se están fragmentando cada vez más debido a la deforestación y otras actividades humanas de uso del suelo.

### 2.4.3 Diversificación mediada por rasgos en una Amazonía heterogénea

Los estudios que consideran las afinidades de hábitat de las especies amazónicas muestran que la historia de cada taxón y su resiliencia a través del tiempo está profundamente vinculada a los tipos de ambientes que ocupa. Esta visión está transformando la forma en que los científicos y el público en general ven la Amazonía. Debido a que se ha subestimado la heterogeneidad de los hábitats amazónicos de las tierras bajas y a que la región se ha percibido (erróneamente) como un ecosistema grande y homogéneo, muchos taxones han sido equivocadamente considerados generalistas y, en consecuencia, resilientes al cambio del paisaje (Bates y Demos 2001). En las aves, uno de los grupos mejor estudiados en la Amazonía, se ha demostrado que las especies del bosque no inundable de tierras altas tiene diferentes asociaciones ecológicas e historias evolutivas en relación con las especies que habitan en las llanuras aluviales y aquellas en áreas de vegetación abierta (Figura 2.8). En consecuencia, la distribución geográfica de la diversidad biológica difiere entre esos tres grupos, al igual que su resiliencia a cambios ambientales futuros (Capurucho *et al.* 2020; Cracraft *et al.* 2020; Thom *et al.* 2020). Las aves asociadas con bosques no inundables de tierras altas son las más diversas (actualmente comprenden alrededor de 1000 especies; Billerman *et al.* 2020). En estos grupos, las especies distintas, aunque estrechamente relacionadas, se encuentran en cada interfluvio amazónico principal (Figura 2.7; Silva *et al.* 2019). También se han descrito patrones similares para otros grupos de organismos amazónicos distribuidos principalmente en los bosques de tierras altas (ej., Craig *et al.* 2017; Godinho y da Silva 2018).

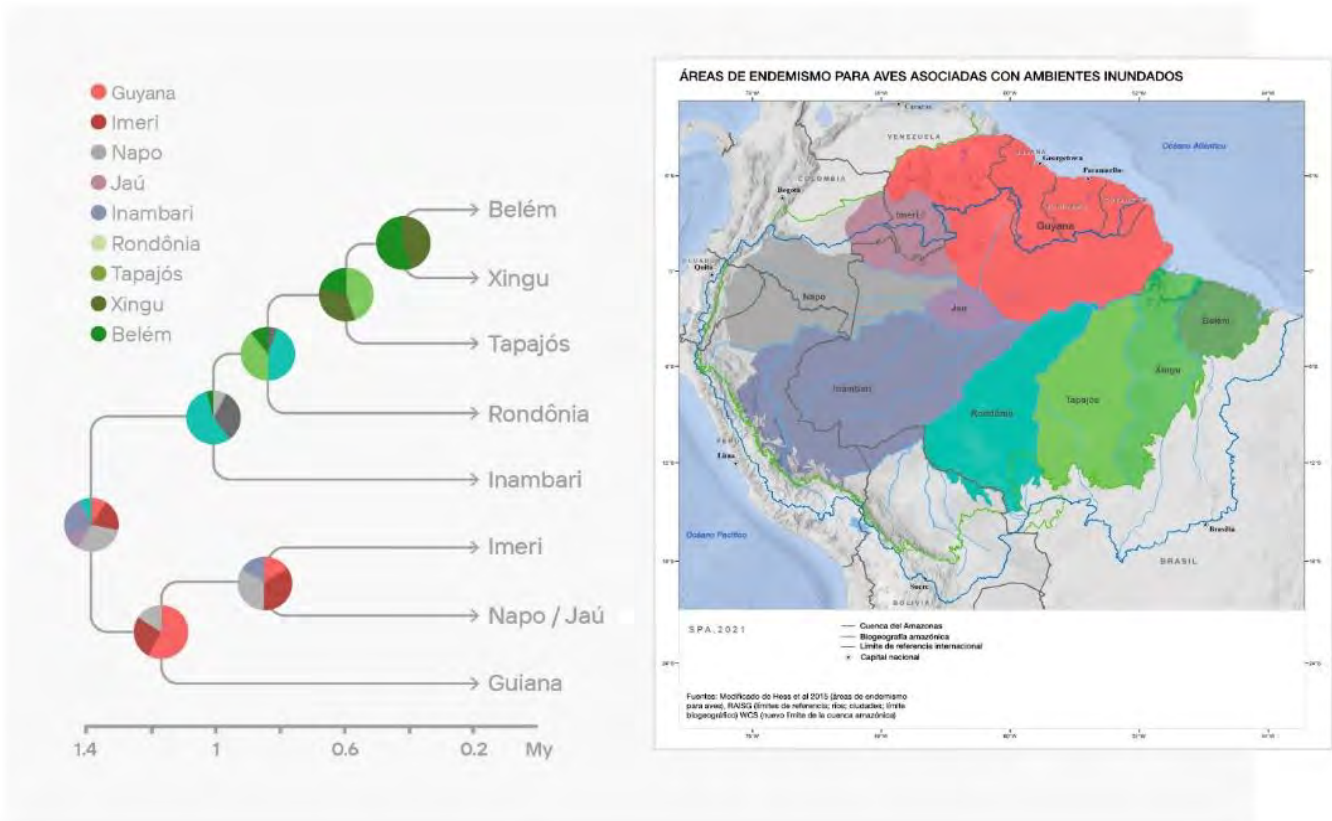
Por el contrario, las poblaciones asociadas con ambientes estacionalmente inundados, cuyos hábitats disponibles se distribuyen actualmente a lo largo de los principales ríos amazónicos, han sido impactadas por cambios drásticos de hábitat debido a cambios en el sistema de drenaje durante los últimos 5 Ma (Bicudo *et al.* 2019), incluyendo cambios significativos incluso en los últimos 45 ka (Pupim *et al.* 2019). Si bien los ríos grandes son barreras para la dispersión de aves de sotobosque de cuerpo pequeño en bosques húmedos no inundables, la vegetación inundada estacionalmente que crece a lo largo de estos ríos promueve conexiones entre las poblaciones de especies asociadas a las llanuras aluviales adaptadas al ciclo de inundación anual de las llanuras aluviales de los ríos. A diferencia de las aves de bosques no inundables de tierras altas, las especies de llanuras aluviales tienen poca diversidad intraespecífica, pero representan linajes más antiguos que se originaron durante el Mioceno medio a tardío (5–11 Ma; Thom *et al.* 2020). Las mayores diferencias genéticas dentro de estas especies extendidas de llanuras aluviales se observan entre las poblaciones de las cuencas sedimentarias occidentales y las poblaciones de los escudos orientales (Thom *et al.* 2018, 2020). Estas distintas trayectorias evolutivas han ayudado a dar forma a la historia de las llanuras aluviales amazónicas (Bicudo *et al.* 2019). Los datos de aves y peces adaptados a las llanuras aluviales, por ejemplo, indican poblaciones históricamente más grandes y más conectadas en la Amazonía occidental (Santos *et al.* 2007; Thom *et al.* 2020), y ciclos de conectividad y aislamiento entre especies que ocupan hábitats estacionalmente inundados en la Amazonía oriental vs. occidental. Los organismos adaptados a paisajes inundados estacionalmente son particularmente vulnerables a las interrupciones de la conectividad causadas por cambios históricos en el paisaje o por impactos antropogénicos como represas y vías fluviales (Latrubesse *et al.* 2017; Anderson *et al.* 2018).

Las especies asociadas con la vegetación abierta que crece en suelos arenosos tienen aún un tercer patrón de distribución de diversidad en la Amazonía. En plantas y aves, por ejemplo, las poblaciones de la misma especie se distribuyen en parches de hábitat abierto separados por tierras altas y bosques inundados y ubicados a miles de kilómetros de distancia, abarcando todos los interfluvios principales (Capurro *et al.* 2020). A pesar de tener una distribución naturalmente fragmentada en la actualidad, estas especies estaban menos aisladas en el pasado, lo que sugiere que, aunque presente en la Amazonía durante millones de años, la distribución de la vegetación abierta ha variado a lo largo del tiempo (Adey *et al.* 2016).

Juntos, estos patrones contrastantes indican que el paisaje amazónico y sus diferentes hábitats han sido espacialmente dinámicos durante millones de años, y que la distribución actual de hábitats y especies representa un instante en el tiempo.

#### 2.4.4 Cómo la biodiversidad genera y mantiene la biodiversidad

No hay duda que diversas biotas con muchos organismos funcionalmente distintos, ambientes bióticos complejos y múltiples interacciones y oportunidades ecológicas facilitan la coexistencia de especies y elevan los valores regionales de densidad y riqueza de las especies. En este sentido, se puede



**Figura 2.8** Resumen de patrones de diversificación para 21 clados taxonómicos de aves amazónicas restringidas al sotobosque del bosque alto (terra firme). Izquierda: Relaciones entre nueve áreas de endemismo, deducidas de datos genéticos; los gráficos circulares denotan probabilidades de áreas ancestrales. Derecha: Áreas de endemismo actualmente reconocidas para aves de bosques de tierras altas. Observe cómo la historia de diversificación de este grupo coincide con la ubicación de los ríos amazónicos que delimitan áreas de endemismo (por ejemplo, el río Tocantins entre las áreas de endemismo de Belém y Xingu). También es evidente una diferenciación inicial entre los clados al norte del río Amazonas (representados por las áreas Guayana, Imeri, Napo/Jaú) y los del sur (Inambari, Rondonia, Tapajós, Belém, Xingu). Modificado de Silva *et al.* (2019).

entender que la diversidad biológica es autocatalítica: la riqueza de especies en sí misma es una característica clave en el origen de los ecosistemas amazónicos hiperdiversos (Sombroek 2000; Albert *et al.* 2011b; Dáttilo y Dyer 2014).

La noción de que las interacciones bióticas ayudan a impulsar la diversificación de organismos no es nueva. En un artículo famoso, el paleontólogo Leigh Van Valen (1973) observó que el rango de duración de las especies, como lo muestra el registro fósil, era aproximadamente constante. Tomando de una línea en A través del espejo de Lewis Carroll, donde la Reina Roja le dice a Alicia que "Se necesita correr todo lo que puedas hacer para mantenerte en el mismo lugar", propuso la Hipótesis de la Reina Roja como una metáfora para expresar la idea de que los linajes no aumentan su capacidad de supervivencia a través del tiempo geológico (Van Valen, 1973). En la teoría evolutiva moderna, la dinámica de la Reina Roja se refiere a la evolución fenotípica en respuesta a las interacciones bióticas, como la coevolución de los parásitos y sus hospederos, las presas y sus depredadores, y las interacciones entre los polinizadores y las especies de plantas que visitan. En todas estas interacciones bióticas, los cambios adaptativos en una especie pueden ser seguidos por adaptaciones en otra especie, lo que estimula una carrera evolutiva que puede dar como resultado la coevolución, la extinción, o ambas.

Otros ejemplos de dinámicas potenciales de la Reina Roja incluyen organismos que afectan el ambiente físico que experimentan otras especies, como plantas que constituyen un hábitat estructural (ej., bromelias que brindan un hábitat de reproducción para especies de ranas e invertebrados), u organismos que modifican el ambiente físico y químico utilizado por varios otros taxones (ej., hongos y lombrices de tierra que modifican la química del suelo y el agua). Las interacciones entre organismos, como aquellas

que benefician al menos a un miembro de un conjunto de especies locales, se conocen como facilitación biótica. A continuación se presentan varios ejemplos de cómo las interacciones bióticas han facilitado la evolución de la diversidad amazónica.

**Interacciones parásito-hospedero** Debido a que la composición de especies de muchos grupos de parásitos a menudo sigue la de sus hospederos, es posible estimar un número mínimo de especies de parásitos en comparación con la diversidad de sus taxones hospederos. Dado que muchos peces parásitos exhiben una fuerte especificidad de hospedero, se cree que la diversidad real de los parásitos podría rivalizar con la inmensa diversidad de sus peces hospederos (Salgado-Maldonado *et al.* 2016). En la actualidad, solo se han descrito alrededor de 300 especies de platelmintos monogenoides neotropicales, todos ectoparásitos de las branquias y la superficie externa del cuerpo de los peces; sin embargo, estos números están aumentando rápidamente debido a la investigación taxonómica en curso; ver Vianna y Boeger (2019). Además, se han establecido asociaciones estrechas entre helmintos (gusanos planos y gusanos redondos) y hemosporidios (*Plasmodium*) y especies hospederas en muchos grupos de vertebrados amazónicos, incluyendo peces (Thatcher 2006), anfibios y reptiles (McAllister *et al.* 2010) y aves (Fecchio *et al.* 2018). La diversidad de parásitos protozoarios de hospederos vertebrados en la Amazonía es presumiblemente mucho mayor aún, según lo que se sabe de las faunas mejor estudiadas (Dobson *et al.* 2008). Se sabe aún menos sobre la diversidad de parásitos de insectos y plantas amazónicos, pero estudios recientes que utilizan genómica ambiental indican la existencia de una extraordinaria diversidad genética y funcional de parásitos metazoarios y protozoarios en la Amazonía (Mahé *et al.* 2017; Puckett 2018).

**Construcción de nicho** La diversidad biológica tam-



bién contribuye a la evolución de una mayor diversidad a través de las muchas formas en que los organismos modifican sus entornos externos. El proceso por el cual los comportamientos de los organismos alteran sus ambientes locales se denomina construcción de nicho, que también afecta las condiciones ecológicas de todos los organismos en un conjunto local (Odling-Smee *et al.* 2013). Los comportamientos de los organismos afectan fuertemente e incluso crean muchos hábitats importantes en la Amazonía. Estas actividades incluyen la construcción de nidos y madrigueras y la dispersión de polen de semillas de frutas por parte de los animales, la formación de la estructura de la vegetación y la sombra de las plantas, y el papel de las plantas, los hongos y los microbios del suelo o el agua en el ciclo de nutrientes y energía, la química del suelo y el agua, y los regímenes de incendios (Mueller *et al.* 2016; Santos-Júnior *et al.* 2017). Las lombrices de tierra (Clitellata, Annelida) representan un ejemplo clásico de cómo la construcción de nichos eleva la heterogeneidad del hábitat y la biodiversidad en la Amazonía. Las lombrices de tierra son importantes ingenieros de ecosistemas, cuyas actividades ayudan a mineralizar la materia orgánica del suelo, construir y mantener la estructura del suelo, estimular el crecimiento de las plantas y protegerlas de las plagas (Marichal *et al.* 2017). Varios otros taxones amazónicos también son importantes ingenieros de los ecosistemas terrestres, incluyendo los hongos (Palin *et al.* 2011), termitas (Duran-Bautista *et al.* 2020) y hormigas (Folgarait 1998).

**Especies fundamentales** El alto número de especies de peces en los ecosistemas acuáticos amazónicos puede afectar fuertemente el ciclo de nutrientes y energía (Winemiller y Jepsen 1998; Arruda *et al.* 2017). Un ejemplo llamativo es el papel ecológico del “coporo” o “sábalo” (*Prochilodus mariae*), un pez caraciforme detritívoro y migratorio que es funcionalmente importante en los arroyos del piedemonte andino de las cuencas de la Amazonía occidental y

del Orinoco. La exclusión selectiva de esta única especie cambia cualitativamente la estructura de las comunidades acuáticas locales, según lo medido por la acumulación de sedimentos y la composición de los conjuntos de algas e invertebrados (Flecker 1996). Otro ejemplo lo presentan los peces eléctricos planctívoros (Gymnotiformes) que constituyen la base de las redes tróficas acuáticas en las cuencas de la Amazonía y el Orinoco (Lundberg *et al.* 1987; Fernandes *et al.* 2004). Debido a que estas redes tróficas son esenciales para sustentar las pesquerías regionales de las que dependen millones de personas de la Amazonía como fuente primaria de proteína animal (Goulding *et al.* 2019), los peces planctívoros son una especie fundamental para los paisajes amazónicos dominados por humanos.

**Interacciones depredador-presa y la evolución de la diversidad química** La dinámica depredador-presa es una de las fuerzas evolutivas más poderosas de la naturaleza, lo que da como resultado una miríada de estrategias y armas para cazar o evitar la depredación. Algunas interacciones de larga evolución entre especies amazónicas son responsables de la generación y acumulación de productos naturales susceptibles de bioprospección. Se sabe que las ranas venenosas amazónicas (familia Dendrobatidae), por ejemplo, secuestran las defensas químicas de las presas artrópodas de las que se alimentan. Estos alcaloides (Cuadro 2.2) son utilizados por pueblos indígenas y explorados por la comunidad médica y la industria farmacéutica (Daly *et al.* 2000; Cordell *et al.* 2001; Philippe y Angenot 2005). Ácaros, hormigas, escarabajos y ciempies han sido señalados como fuentes de alcaloides para las ranas venenosas en todo el mundo (Saporito *et al.* 2009; McGugan *et al.* 2016), y varias especies de ranas pueden modificarlos químicamente aún más, dando lugar a otros alcaloides (Daly *et al.* 2003, 2009). Además, aunque hay más investigaciones pendientes, algunos alcaloides de las ranas venenosas parecen derivarse de las plantas. Esto refleja las complejas interacciones

tróficas entre las plantas, los artrópodos que se alimentan de ellas y las ranas que se alimentan de esos artrópodos (Tokuyama y Daly 1983).

El potencial de las plantas para la bioeconomía amazónica es enorme. Por ejemplo, los pueblos amazónicos han conocido los efectos de los alcaloides de las plantas como medicina durante siglos. Los alcaloides de las plantas evolucionaron como un mecanismo de defensa contra la herbivoría (Gauld *et al.* 1992) y se sintetizan en las raíces, tallos (ej., banisterina), hojas (ej., cafeína), flores, frutos, semillas (ej., estricnina) y corteza (ej., quinina). Algunos de los alcaloides vegetales más comunes incluyen la quinina antipalúdica, venenos de caza (barbasco, curare), estimulantes (guayusa, nicotina, coca) y hierbas rituales (ayahuasca, escopolamina). Muchos de estos compuestos son precursores de la medicina moderna; sin embargo, debido a sus estructuras químicas complejas, solo una fracción entra en producción comercial (Reis *et al.* 2019). Además, los aloquímicos de algunas plantas amazónicas podrían resultar útiles como fuentes de pesticidas biodegradables; el Piquiá (*Caryocar*), por ejemplo, produce un compuesto que parece ser tóxico para la temida hormiga cortadora de hojas (*Atta*), que cada año causa grandes pérdidas financieras a la agricultura sudamericana (Plotkin 1988). Hoy en día, empresas enteras se dedican a examinar compuestos químicos en plantas, insectos y ranas, en busca de posibles fármacos. Los productos naturales y sus derivados han sido, y continúan siendo, una fuente principal en el campo del descubrimiento de fármacos (Lopes *et al.* 2019).

### 2.5 Pérdida y recambio de especies en la Amazonía: Lecciones del registro fósil

Extinciones han ocurrido muchas veces a lo largo de la historia de la Tierra, representando un proceso elemental que contribuye a la diversificación evolutiva. Se ha estimado que más del 99% de todas las

especies que alguna vez vivieron en la Tierra ahora están extintas (Raup 1986). El registro fósil ofrece evidencia única para estudiar las extinciones; los paleontólogos han identificado 18 intervalos de tiempo con tasas de extinción elevadas durante los últimos 540 millones de años, cinco de los cuales están clasificados como eventos de extinción masiva (Bambach 2006). Los modelos basados en análisis de ADN y el registro fósil, especialmente de mamíferos e invertebrados marinos, muestran que las tasas de extinción de fondo a lo largo del tiempo geológico han oscilado entre 0,02 y 0,14 extinciones por millón de especies por año. A su vez, se estima que las tasas de especiación son aproximadamente el doble de este valor, con un rango de 0,05 a 0,20 eventos de especiación por millón de especies por año (Jablonski 2005; De Vos *et al.* 2015). El registro fósil también muestra cambios en la biodiversidad a lo largo del tiempo geológico con eventos ocasionales de extinción masiva catastrófica, cuando las tasas de extinción aumentaron miles de veces, eliminando grandes clados con genes y planes corporales distintivos (Bambach 2006; Ceballos *et al.* 2015).

Esta comprensión del pasado nos permite poner en perspectiva la ola de extinciones que enfrenta la biota moderna, que se estima entre 1.000 y 10.000 veces mayor que el registro histórico y, por lo tanto, similar en alcance a la de los eventos de extinción masiva del pasado (Ceballos *et al.* 2015). Si bien sus causas son múltiples, el aumento de la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera y la acidificación de los océanos provocada por la acción humana, coinciden con los grandes cambios ambientales naturales que desencadenaron eventos de extinción masiva en el pasado remoto.

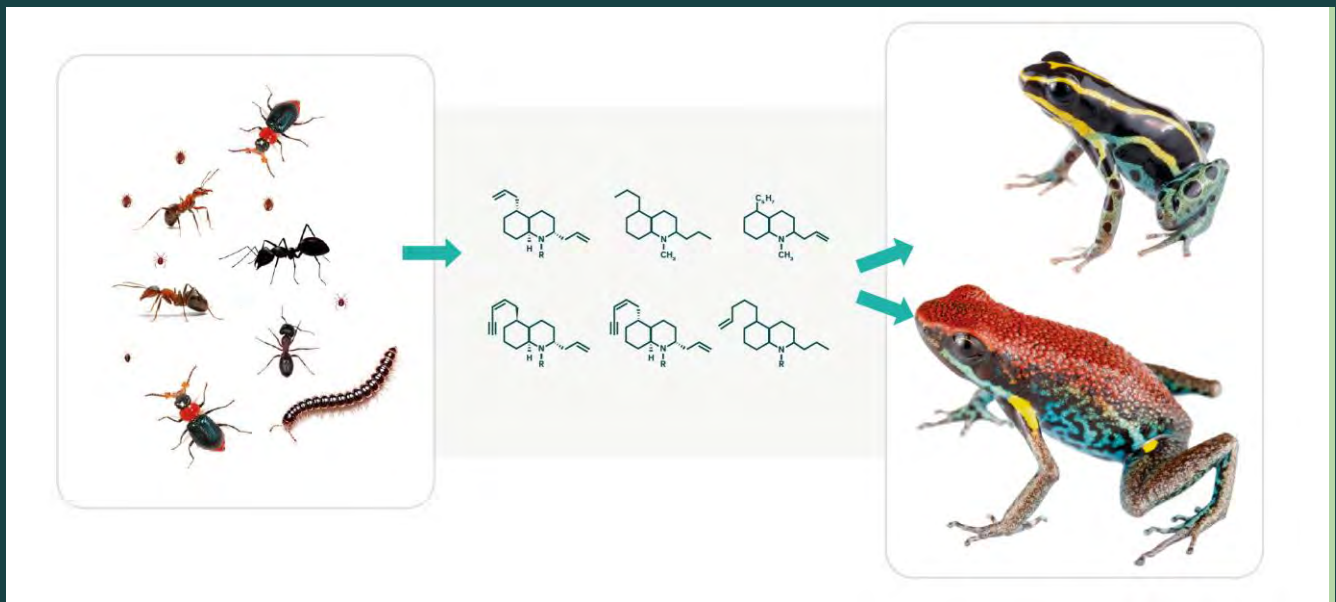
A lo largo de su larga historia geológica, la Pan-Amazónica ha sufrido grandes cambios ambientales, impulsados principalmente por fuerzas tectónicas regionales y climáticas globales. La Pan-Amazónica una vez se extendió sobre la mayor parte del norte

de América del Sur, con tierras bajas caracterizadas por alternancia de condiciones fluviales y lacustres y ensenadas marinas marginales. Los linajes modernos de organismos amazónicos han sobrevivido y se han adaptado a cinco grandes reordenamientos de accidentes geográficos y hábitats durante el Cenozoico (66–0 Ma), de la siguiente manera:

- (i) El levantamiento durante el Paleógeno de los Andes centrales, causado por la subducción de placas a lo largo del margen del Pacífico y la ruptura de la placa del Pacífico (ca. 23 Ma; ver el Capítulo 1), resultó en el establecimiento de una cuenca fluvial subandina que drena al norte hacia un gran ensenada del Mar Caribe.

### CUADRO 2.2: La evolución de las Farmacias Salterinas: Defensas químicas de las ranas

La diversidad biológica es mucho más que el número de especies que viven en una región. También abarca todos los servicios ecosistémicos que brindan las especies. Las ranas amazónicas, por ejemplo, pueden ser particularmente importantes para la industria farmacéutica, suministrando alcaloides potentes. En la piel de las ranas venenosas neotropicales (familia: Dendrobatidae), se han reportado más de 500 alcaloides diferentes (Saporito *et al.* 2011). Los impulsores de la diversidad de alcaloides son particularmente relevantes para la bioprospección, ya que reflejan tanto la identidad de las especies de ranas como las condiciones ambientales locales, incluyendo la comunidad local de presas y las condiciones abióticas (Daly *et al.* 1992; Saporito *et al.* 2011; McGugan *et al.* 2016). Estos alcaloides parecen ofrecer defensas químicas contra depredadores, hongos y quizás ectoparásitos (ej., Brodie y Tumbarello 1978; Fritz *et al.* 1981; Macfoy *et al.* 2005; Weldon *et al.* 2006). El secuestro y la modificación de alcaloides son tanto el resultado de las interacciones bióticas entre las ranas amazónicas y sus presas invertebradas, como un mediador de las interacciones entre esas mismas ranas y sus depredadores. Además, debido a que algunas especies de ranas no tóxicas han desarrollado formas de imitar los patrones de coloración de las ranas tóxicas, esta interacción depredador-presa a menudo se expande para afectar la supervivencia de otros anfibios locales (Darst *et al.* 2006).



**Figura B2.2.1** Las ranas dardo venenosas están protegidas por alcaloides que secuestran de sus presas, incluyendo hormigas, ácaros, ciempies y escarabajos melíridos (ver Saporito *et al.* 2011 y referencias en el mismo).

La cuenca se extendía sobre el área que ahora ocupan los Llanos de Colombia y Venezuela.

- (ii) La formación de montañas en los Andes centrales y del norte redujo la influencia del Caribe y condujo al origen y movimiento de mega humedales en la Amazonía occidental ca. 22–10 Ma. El megasistema de humedales de Pebas resultó de esta expansión, alcanzando más de 1 millón de km<sup>2</sup> (ver el Capítulo 1).
- (iii) La intensa formación de montañas andinas desde finales del Mioceno medio (últimos 10 Ma), que coincidió con las fluctuaciones globales del nivel del mar, impidió nuevas influencias marinas en la Amazonía occidental y a lo largo de la cuenca andina. Esto retuvo gran parte de los drenajes que fluían hacia el Pacífico y el Caribe, y formó la amplia llanura aluvial denominada el Sistema Acre.
- (iv) Desde finales del Mioceno (ca. 7 Ma) en adelante, un mayor levantamiento andino obligó al mega-humedal a drenarse por completo. Esto condujo al desarrollo de extensos sistemas de terrazas fluviales con selvas tropicales de terra firme expandidas.
- (v) El cierre de la vía marítima centroamericana y el surgimiento del istmo de Panamá (ca. 15–3,5 Ma) brindaron oportunidades para migraciones extensas de linajes norteamericanos tanto a la Amazonía como a nuevos hábitats montañosos en los Andes.

Las respuestas bióticas a estos inmensos cambios ambientales incluyeron la dispersión y los cambios de hábitat a nivel de organismo, la adaptación y los cambios de rango geográfico a nivel de población, y la especiación y extinción a nivel de especie (Cuadro 2.3).

Si bien el registro geológico no brinda evidencia de eventos de extinción masiva repentina durante el Cenozoico en la Amazonía, algunos grupos de animales que alguna vez fueron abundantes tanto en

ambientes terrestres como acuáticos fueron extirpados por uno o más de los eventos antes mencionados, incluyendo las especies que se espera que brinden una variedad de funciones ecológicas. El registro fósil evidencia pulsos de extinciones entre cada una de las etapas anteriores.

Las extinciones más importantes fueron las que afectaron a la rica y endémica fauna lacustre, en particular los moluscos bivalvos (Wesselingh y Ramos, 2010) y los reptiles cocodrilianos (Riff *et al.* 2010; Scheyer *et al.* 2013; Salas-Gismondi *et al.* 2015). Estas extinciones ocurrieron en la transición del megasistema de humedales lacustre-fluvial de Pebas al fluvio-lacustre de Acre, en asociación con el origen del moderno río Amazonas transcontinental, ca. 9–4,5 Ma (Albert *et al.* 2018).

Los moluscos y los cocodrilos se encuentran entre los clados mejor representados en el registro fósil de la Amazonía. Ejemplifican la diversificación y subsecuente extinción de la fauna acuática en asociación con la evolución de los mega humedales durante el Neógeno. Se documentaron alrededor de 85 especies de moluscos de las últimas etapas del Sistema Pebas (Mioceno medio a superior). Esta fauna estuvo dominada por los bivalvos Pachydontinae, que se originaron en las aguas marinas costeras del Pacífico y el Caribe. Moluscos marinos colonizaron la Amazonía occidental durante los pulsos de ingresos marinos ca. 23–15 Ma, junto con otros grupos de animales acuáticos como rayas de agua dulce, anchoas, peces aguja, delfines, manatíes y varios linajes de parásitos (Lovejoy *et al.* 1998). Los pequeños cocodrilos de hocico romo desarrollaron una dentición aplastante que les permitió alimentarse de organismos de caparazón duro y depredar la malacofauna del Pebas (Salas-Gismondi *et al.* 2015). La fauna de cocodrilos del sistema Pebas también incluía especies que se especializaban en comer pescado (gaviales de hocico largo), presas grandes a gigantes (Purussaurus), que engullían presas pequeñas

**CUADRO 2.3: Diversidad y Paisajes Amazónicos Pasados**

Los principales registros sobre el inicio de la selva amazónica actual son los fósiles de plantas y animales del período Paleoceno (~58 Ma) encontrados en la Formación Cerrejón en el norte de Colombia (Wing *et al.* 2009). Los fósiles indican una gran diversidad de linajes característicos de plantas tropicales (ej., palmeras y leguminosas), insectos herbívoros (Wing *et al.* 2009) y una fauna única de serpientes gigantes, cocodrilos y tortugas (Head *et al.* 2009). En el pasado, la Amazonia ocupaba una superficie mayor que la actual. La Pan-Amazonia incluía el área de las actuales cuencas de la Amazonía, Magdalena y Orinoco. Las faunas fósiles de La Venta (13–11 Ma) en el valle del Magdalena en Colombia (Kay *et al.* 1997), y de Acre en Brasil y Urumaco en el noroeste de Venezuela (~11–6 Ma) evidencian la diversidad pasada y el cambio del paisaje en la Amazonía a través del tiempo (Sanchez-Villagra *et al.* 2010). La fauna de La Venta registra una alta variedad de mamíferos característicos del bosque tropical, como primates y murciélagos, así como cocodrilos y tortugas gigantes y numerosos peces de agua dulce (Kay *et al.* 1997). De manera similar, la fauna de Acre en Brasil y Urumaco en Venezuela incluye una gran diversidad de mamíferos, cocodrilos, tortugas y peces (Sanchez-Villagra *et al.* 2010). El registro fósil de vertebrados acuáticos, como cocodrilos, tortugas y peces de La Venta y Urumaco, muestra claramente que estas regiones estaban conectadas con la actual Amazonía, cuando existía el mega humedal de Pebas (ej., Cadena *et al.* 2020b).



**Figura B2.3.1** Diversidad pasada en la Amazonía y el paisaje de mega humedales. Izquierda: La diversidad cambia a través del tiempo, como lo muestra el registro fósil. Tener en cuenta que la diversidad floral se ha mantenido alta desde el Paleógeno (ca. 60 Ma), y los cocodrilos y moluscos se diversificaron con la aparición de los megahumedales y disminuyeron con su desaparición (modificado de Hoorn *et al.* 2010). Derecha: Reconstrucción del paisaje amazónico durante el Mioceno medio a tardío (16–7 Ma) destacando al caimán gigante *Purussaurus brasiliensis* depredando un toxodonte (*Trigodon*). Ilustración de Orlando Grillo, en Hoorn and Wesselingh (2010).

(Mourasuchus) y presas pequeñas generalizadas (Caiman y Paleosuchus). En tierra, los últimos representantes de un grupo extinto de crocodiliformes terrestres, los Sebecidae, compitieron con los mamíferos como depredadores principales. Este grupo incluía al depredador terrestre más grande de la Amazonía durante el Mioceno Medio, *Barinasuchus arveloi*, de la Formación Parangula en Venezuela, que alcanzaba hasta 6 metros de longitud (Paolillo y Linares 2007). Debido a que los depredadores superiores son muy susceptibles a los cambios ambientales drásticos, es probable (aunque aún no se ha confirmado) que los cambios en el mega humedal hayan afectado la supervivencia de estos organismos (Salas-Gismondi *et al.* 2015).

Con el final del Sistema Pebas, la mayor parte de la fauna de moluscos asociada se extinguió. En consecuencia, la diversidad de moluscos amazónicos modernos es notablemente pobre y está dominada por grupos cosmopolitas de agua dulce, como mejillones, almejas y caracoles de agua dulce (Wesselingh y Ramos 2010). La desaparición de los moluscos endémicos de Pebas afectó negativamente a los cocodrilos pan-amazónicos, quienes luego sufrieron su primer evento de extinción a gran escala (Salas-Gismondi *et al.* 2015, Souza-Filho *et al.* 2019).

Aún así, la mayoría de los linajes de cocodrilianos sobrevivieron hasta la formación del Sistema Acre hace ca. 10–7 millones de años. En los extensos humedales del sistema de Acre floreció una notable diversidad de alrededor de 30 especies que muestran una variación morfológica mayor que cualquier otra fauna de cocodrilianos, existente o extinta (Riff *et al.* 2010; Cidade *et al.* 2019). De igual manera, el período fue testigo de una gran diversidad de tortugas, incluyendo una de las tortugas más grandes que jamás haya existido en la Tierra, con más de 2,5 m de largo y con una masa corporal estimada de ca. 1.000 kg (Cadena *et al.* 2020b). Más allá de algunos géneros generalistas que han estado presentes en la

Amazonía desde el Mioceno Medio hasta la actualidad (ej., Caiman, Melanosuchus, y Paleosuchus), la disponibilidad de presas de gran tamaño y la competencia con otros depredadores acuáticos probablemente desencadenaron la evolución de los depredadores gigantes. Los ejemplos incluyen a *Purussaurus brasiliensis*, con su cuerpo de 12 metros de largo (Aureliano *et al.* 2015), formas altamente especializadas como las especies extrañas del género *Mourasuchus*, conocido por su cráneo largo, ancho, dorsoventralmente plano y dentición diminuta (Cidade *et al.* 2019), y los gaviales de hocico largo, algunos también de tamaño gigante (Riff *et al.* 2010).

Sin embargo, la transición del Sistema Acre a los modernos ambientes amazónicos fluviales y de tierra firme, a partir de alrededor de 7 Ma, condujo a un gran evento de extinción que afectó a la fauna de cocodrilianos. Todas las formas especializadas, desde pequeñas hasta gigantes, desaparecieron. Los cocodrilos sudamericanos existentes son ahora una pequeña fracción de su antigua diversidad. Los tipos de cuerpos enteros y los roles ecológicos entre la fauna acuática desaparecieron después del fin de los mega humedales del Mioceno amazónico.

En marcado contraste con la extinción de moluscos y cocodrilos, la fauna de peces de la Amazonía moderna se ha mantenido prácticamente sin cambios a nivel de género y rangos taxonómicos superiores. La evidencia directa del registro fósil indica que todos los géneros fósiles conocidos del Mioceno, excepto uno, aún viven (Lundberg *et al.* 1998). Además, las filogenias moleculares de la mayoría de los géneros de peces amazónicos, incluyendo más de 1000 de las 3000 especies conocidas (van der Sleen y Albert 2017). En combinación, estos conjuntos de datos indican que la mayoría de los géneros que componen la rica fauna de peces amazónicos de hoy estaban presentes en el Mioceno medio (ca. 15-10 Ma). Los orígenes evolutivos de la mayoría de las

formas de peces amazónicos y sus roles ecológicos son anteriores a la formación geológica de las cuencas modernas de la Amazonía y el Orinoco durante el Mioceno tardío y el Plioceno (ca. 9-4,5 Ma; Albert *et al.* 2011b).

La tectónica que elevó los Andes y provocó los grandes cambios ambientales mencionados anteriormente también creó la ruta terrestre que terminó con un largo aislamiento de América del Sur de otros continentes durante la mayor parte del Cenozoico (Croft 2016). Este aislamiento, que llevó a América del Sur a albergar una peculiar y endémica megafauna de mamíferos (Defler 2019), cesó cuando la formación del Istmo de Panamá facilitó el intercambio biótico entre América del Norte y América del Sur, a través del evento conocido como el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, por sus siglas en inglés; Stehli y Webb 1985). Esta conexión tuvo grandes implicaciones para la formación histórica de la fauna y flora amazónica. Las plantas, que tienen una mayor capacidad de dispersión, se dispersaron antes que los animales, incluso antes de que se estableciera completamente un puente terrestre entre los continentes (Cody *et al.* 2010). El registro fósil de mamíferos terrestres, que es abundante en ambos continentes y, por lo tanto, ilustra la dinámica de dispersión, muestra que el intercambio fue inicialmente simétrico, pero seguido de un dominio creciente de mamíferos de origen norteamericano en América del Sur durante el Pleistoceno (Marshall *et al.* 1982). Debido a que el registro fósil refleja principalmente patrones de las regiones templadas (Carrillo *et al.* 2015), también se han empleado filogenias moleculares para comprender el GABI; muestran que la dispersión de América del Sur a América del Norte ocurrió probablemente entre las regiones tropicales de los dos continentes (Bacon *et al.* 2015). De hecho, muchos grupos de mamíferos que se encuentran hoy en los bosques tropicales de América Central se originaron en la Amazonía, y la muchos de los mamíferos placentarios neotropicales,

como félidos, cánidos, pecaríes, venados, nutrias, ardillas, camélidos, así como los extintos proboscidos y caballos, son descendientes de migrantes norteamericanos (Webb 1991; Antonelli *et al.* 2018).

La extinción a escala global de la megafauna afectó a la Amazonía al final del Pleistoceno. Redujo la diversidad de megafauna en todo el mundo en dos tercios ca. Hace 50.000–10.000 años (Barnosky *et al.* 2004). La caza por humanos fue una causa importante de extinciones, en algunas regiones en sinergia con el cambio climático (Barnosky *et al.* 2004; Barnosky y Lindsey, 2010). América del Sur perdió ca. 83% de su megafauna durante este evento de extinción, más que cualquier otro continente (Barnosky y Lindsey 2010; Prado *et al.* 2015). Esta pérdida afectó algunos procesos importantes del ecosistema. Debido a que los animales grandes juegan un papel importante en el movimiento espacial de nutrientes desde áreas de alta a baja concentración de nutrientes, las extinciones de megafauna resultaron en flujos de nutrientes reducidos (Doughty *et al.* 2016a). Las extinciones probablemente redujeron el tamaño de la población de especies de árboles de semillas grandes que dependían de grandes herbívoros para su dispersión. En la cuenca amazónica, el rango de tamaño de los árboles con semillas grandes disminuyó entre un 26% y un 31% (Doughty *et al.* 2016b). Además, debido a que el tamaño del fruto se correlaciona con la densidad de la madera, se cree que la reducción de árboles de semillas grandes dispersados por animales redujo el contenido de carbono en la Amazonía en ~1,5% después de la extinción de la megafauna (Doughty *et al.* 2016b).

El registro fósil global nos muestra que las especies con dietas especializadas, tamaños corporales más grandes, distribuciones geográficas más amplias, mayor longevidad, reproducción más lenta y menos descendencia, son más susceptibles a cambios y tienen un mayor riesgo de extinción (McKinney 1997; Purvis *et al.* 2000). Por otro lado, las especies

de vida corta con rápido crecimiento poblacional, dietas más generalistas y con alta plasticidad fenotípica son más adecuadas para adaptarse y hacer frente a los cambios ambientales (Chichorro *et al.* 2019). El registro fósil amazónico de cocodrilos y mamíferos del Cenozoico ilustra el mismo patrón, con formas grandes, con dietas especializadas, y que ocupan grandes áreas, fueron fuertemente impactadas por el cambio ambiental. Ante las presiones ambientales que actualmente enfrenta la Amazonía, como la deforestación, las represas hidroeléctricas y otras perturbaciones antropogénicas, es posible que las especies con dietas más especializadas (Bodmer *et al.* 1997; Benchimol y Peres 2015) puedan enfrentar un mayor riesgo de extinción (Shahabuddin y Ponte 2005).

Los seres humanos pueden haber ocupado las Américas mucho antes de lo que se pensaba, con registros que datan de hace 33.000 a 31.000 años en México (Ardelean *et al.* 2020) y hace 13.000 años en los trópicos (Roosevelt *et al.* 2013). Como tal, el impacto humano en los ecosistemas locales, incluyendo la Amazonía, tiene una larga historia (Levis *et al.* 2017; Watling *et al.* 2017). Los estudios de múltiples disciplinas sugieren que los asentamientos humanos precolombinos en la cuenca amazónica eran complejos y culturalmente diversos, y que influyeron en los patrones actuales de la biodiversidad amazónica (Heckenberger y Neves 2009; Shepard y Ramirez 2011).

Aunque la influencia humana en la cuenca amazónica ha cambiado a lo largo del tiempo (ver los Capítulos 8–11), uno de los legados más destacados de estas interacciones durante muchos milenios es la abundancia y distribución generalizada de especies de plantas comúnmente utilizadas por los pueblos indígenas. Estos árboles, ahora identificados como “hiperdominantes”, incluyen la nuez de Brasil (*Bertholettia excelsa*), varias especies de palmeras (por ejemplo, *Astrocaryum murumuru*, *Oenocarpus*

*bacaba*), el cacao (*Theobroma cacao*) y el caimito (*Pouteria caimito*) (Shepard y Ramirez 2011; Levis *et al.* 2017). Estas especies domesticadas han sido vitales para el sustento de los pueblos amazónicos, quienes han manejado el bosque durante muchos siglos (Levis *et al.* 2017; Montoya *et al.* 2020).

La evidencia acumulada demuestra que los amerindios precolombinos, social y culturalmente complejos, modificaron las áreas ribereñas, de terra firme y de humedales de la Amazonía, impactando directamente la distribución de los conjuntos de especies locales (Heckenberger 2005; Montoya *et al.* 2020). Los ejemplos incluyen suelos antropogénicos (terra preta) y movimientos de tierra artificiales como estanques de peces, zanjas anulares, montículos habitacionales y campos elevados (Heckenberger y Neves 2009; Prestes-Carneiro *et al.* 2016). La magnitud de estos cambios varió considerablemente. En áreas como el Llano de Moxos (Bolivia), los nativos crearon un paisaje que comprendía aproximadamente 4.700 islas de bosques artificiales dentro de una sabana inundada estacionalmente (Lombardo *et al.* 2020). Esta región ha sido confirmada como un punto de acceso para el cultivo de plantas tempranas, incluyendo la calabaza (*Cucurbitasp.*), en aproximadamente 10,250 años calibrados antes del presente (año cal. bp), mandioca (*Manihot sp.*) en aproximadamente 10.350 años cal. pb, y un centro de mejoramiento secundario para el maíz parcialmente domesticado (*Zea mays*), a unos 6.850 años cal. pb (Kistler *et al.* 2018; Lombardo *et al.* 2020).

### 2.6 Conservación de procesos ecológicos y evolutivos

Un objetivo clave de la biología de la conservación es brindar principios y herramientas eficaces para preservar la biodiversidad (Soulé 1985), especialmente en ecosistemas complejos y amenazados. Falta información crítica para la planeación de la conservación en la Amazonía en todas las dimensiones principales de la



biodiversidad, incluyendo la diversidad taxonómica, las distribuciones geográficas, la abundancia de especies, las relaciones filogenéticas, los rasgos de las especies y las interacciones de las especies.

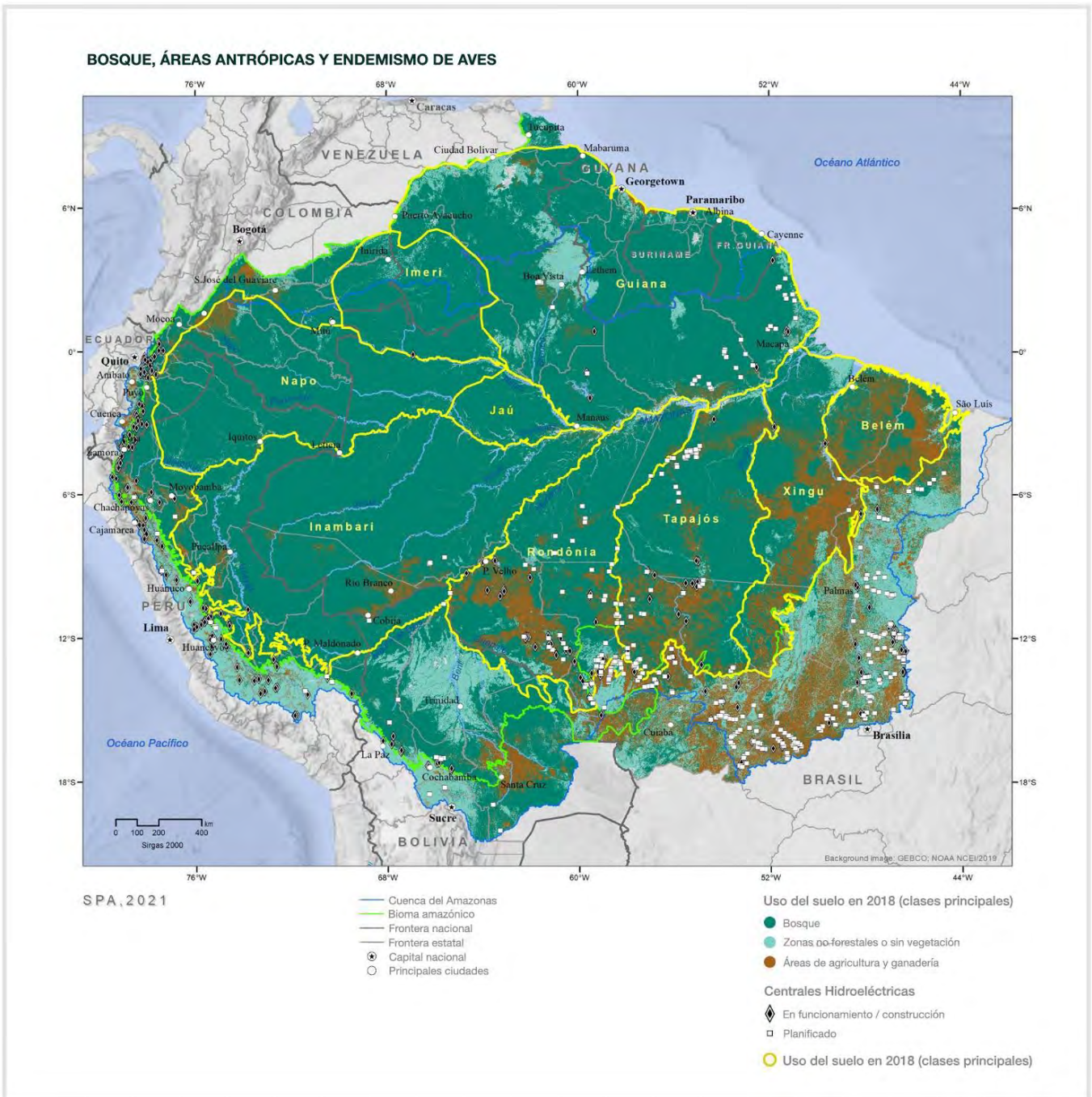
Las principales amenazas a la diversidad amazónica se encuentran heterogéneamente distribuidas, al igual que sus ecosistemas y paisajes (RAISG, 2020; Figura 2.9). Como tal, una estrategia única no funcionará en la región. Las estrategias de conservación efectivas deben considerar los procesos evolutivos y ecológicos que generan y mantienen la diversidad de especies locales en las muchas comunidades biológicas únicas presentes en esta área grande y ecológicamente relevante. Sin embargo, la estructura legal para la conservación de la biodiversidad en la Amazonía (y globalmente) se basa principalmente en especies individuales. Tanto las iniciativas gubernamentales (ej., la Ley de Especies en Peligro de Extinción) como las políticas no gubernamentales (ej., la Lista Roja de la UICN) se organizan en torno a las ideas y acciones del estado de conservación de las especies y las categorías de amenazas. De manera similar, las medidas de deforestación y los impactos del desarrollo de infraestructura, como carreteras, represas y vías fluviales, a menudo ignoran la compartimentación de la diversidad amazónica y las características únicas de cada región y tipo de hábitat (Da Silva *et al.* 2005; Latrubesse *et al.* 2017). Si bien las iniciativas actuales son cruciales, es importante no perder de vista los procesos que mantienen vivas a estas especies y los que generan nueva diversidad.

Por ejemplo, cuando las prioridades de conservación se ven desde un punto de vista evolutivo, las áreas que albergan el mismo número de especies pueden no compartir la misma relevancia para la conservación. En cambio, la preservación de áreas que contienen cantidades distintas, únicas y/o mayores de linajes evolutivos debe recibir una mayor prioridad de conservación (Forest *et al.* 2007). Al

priorizar regiones que albergan linajes ampliamente divergentes, niveles más altos de singularidad filogenética y un espectro más amplio de la genealogía de la vida (Meffe y Carroll 1994; Figura 2.10), los científicos pueden maximizar las opciones futuras, tanto para la evolución continua de la vida en la Tierra como para en beneficio de la sociedad (Forest *et al.* 2007). Los niveles máximos de diversidad filogenética global conducen a servicios ecosistémicos más altos a nivel mundial y servicios de plantas más altos en general para la humanidad (Molina-Venegas *et al.* 2021). Las prioridades de conservación basadas en una comprensión profunda de cómo han surgido los patrones de biodiversidad nos permiten preservar un potencial para la evolución y adaptación futuras (Erwin 1991; Brooks *et al.* 1992). Al priorizar clados que se están especiando y adaptando rápidamente, podríamos, por ejemplo, preservar linajes con mayor potencial para resistir futuros cambios climáticos y ecológicos. Del mismo modo, al aumentar la diversidad evolutiva, es probable que aumentemos la diversidad de rasgos y le brindemos una mayor resiliencia a las selvas amazónicas (Sakschewski *et al.* 2016).

Otra forma de incorporar el pensamiento evolutivo en la conservación es enfocarse en los atributos del paisaje que generan una variación única o mantienen la conectividad entre las poblaciones. Las barreras geográficas, por ejemplo, restringen el rango de especies y conducen a la diversificación alopatrica (Figura 2.5). En la Amazonía, los ríos han impuesto límites a la distribución de especies estrechamente relacionadas (Ribas *et al.* 2012). Por otro lado, los ríos también pueden ser corredores de conectividad para especies asociadas a hábitats de llanuras aluviales.

Los ríos que fluyen libremente son, por lo tanto, fundamentales no solo para las especies que sostienen, sino también para los procesos evolutivos que impulsan. De manera similar, la conservación de re-



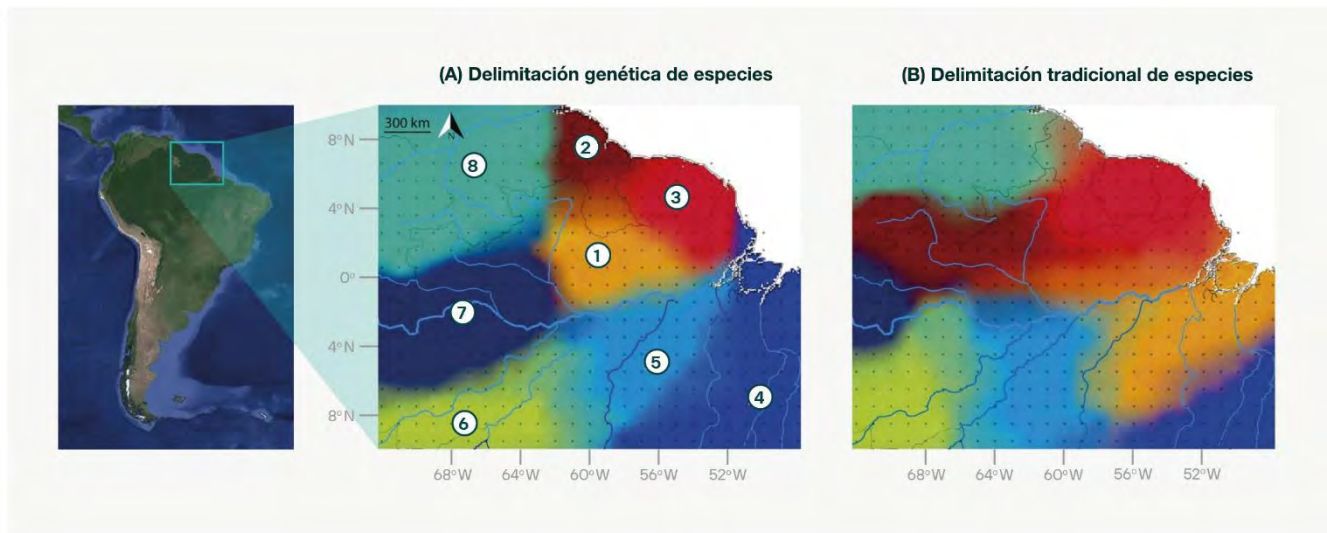
**Figura 2.9** Áreas de endemismo deforestadas (rojo), boscosas (verde), represas (rombos negros) y aves (polígonos amarillos) en la Amazonía. Tener en cuenta que las mayores amenazas inmediatas para la biodiversidad amazónica se encuentran a lo largo de la frontera agrícola en el sureste de la Amazonía, afectando especialmente las áreas de endemismo del sureste. Nótese la gran cantidad de represas en los Andes y en el Escudo Brasileño.

giones con fuertes gradientes ambientales, que se espera que promuevan la especiación ecológica (Figura 2.5), es relevante desde un punto de vista evolutivo. En la Amazonía, por ejemplo, los tipos de suelo adyacentes pero distintos están íntimamente asociados con la especialización y diferenciación de las plantas (Fine *et al.* 2005). Por lo tanto, es importante promover la conservación de estos gradientes y los diversos hábitats asociados con distintos tipos de suelo a corto y largo plazo.

La singular diversidad de organismos amazónicos se generó durante un período de millones de años y representa una gran parte de la diversidad conocida y desconocida de la Tierra. Debido a que la Amazonía ha estado funcionando como una fuente primaria de biodiversidad para todos los demás biomas neotropicales (Antonelli *et al.* 2018), la destrucción de bosques y la pérdida de especies tienen impactos directos en la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas en todas las demás regiones de América del Sur y Central. La disminución actual de la biodiversidad amazónica (WWF 2016) amenaza los procesos evolutivos que rigen el origen y el

mantenimiento de la diversidad de especies en todas estas áreas. Se necesita con urgencia una sólida red regional de colecciones biológicas combinada con un seguimiento a largo plazo de las poblaciones amazónicas, como las realizadas por la red RAINFOR, ForestGeo, PELD y los programas PPBio (PPBio 2005), para mejorar nuestra comprensión de la biodiversidad, la ecología y la conservación de la evolución, la biogeografía y demografía de la Amazonía (Stouffer *et al.* 2021).

Además de tener en cuenta los procesos evolutivos, los esfuerzos de conservación en la Amazonía también deben incluir los aspectos ecológicos únicos de su biota en la planeación. Los hábitos y comportamientos de los organismos son un ejemplo importante. Las migraciones anuales de peces (piracema), aves e insectos, así como las floraciones de árboles frutales, constituyen importantes recursos bióticos para los agroecosistemas humanos y otros ecosistemas amazónicos naturales. Estos comportamientos son la base de importantes fenómenos ecológicos y ciclos de vida anuales, que incluyen el florecimiento del mástil, los patrones fenológicos, los auges



**Figura 2.10** Biorregionalización basada en datos de ocurrencia de especies de ranas en la Amazonía oriental. A. Datos de la delimitación de especies basada en el ADN. B. Datos de taxonomía basada en la morfología. Los colores representan afiliaciones de células a biorregiones. Tener en cuenta que tanto los límites de la biorregión como el número de especies endémicas son sensibles al conjunto de datos utilizado. Imágenes modificadas de Vacher *et al.* (2020).

reproductivos y los regímenes naturales de inundación. Tales aspectos deben ser considerados en la planeación regional y durante los esfuerzos de conservación de la selva tropical. El establecimiento de embalses en los ríos, por ejemplo, interrumpe los regímenes naturales de inundación y perturba los corredores de migración que son críticos para la supervivencia de los organismos de agua dulce amazónicos (Winemiller *et al.* 2016; Latrubesse *et al.* 2017; Barthem *et al.* 2017; Albert *et al.* 2020b).

### 2.7 Conclusiones

La biodiversidad amazónica, aunque profundamente subestimada, se encuentra entre las más altas de la Tierra y constituye el núcleo del reino Neotropical. Esta desconcertante biodiversidad surgió de la diversificación evolutiva en paisajes altamente heterogéneos y largos períodos de tiempo en los que las tasas de especiación excedieron las de extinción.

Los factores geológicos y climáticos que operaron en escalas de tiempo evolutivas (de miles a millones de años) restringieron los procesos del paisaje y fluviales que generaron perfiles heterogéneos de la química del suelo y el agua y otros factores, que a su vez afectaron las conexiones geográficas, demográficas y genéticas entre las poblaciones. Estos factores abióticos afectaron fuertemente las tasas de adaptación, especiación y extinción, lo que facilitó la diversificación de organismos en los principales tipos de hábitat. Sin embargo, la biodiversidad en sí también contribuye a un aumento constante en la riqueza de especies amazónicas, a través de mecanismos de retroalimentación autocatalíticos dentro de los ecosistemas amazónicos hiperdiversos. Estas interacciones bióticas conducen a la evolución de nuevos rasgos y al aumento de la heterogeneidad estructural y las dimensiones funcionales de los hábitats, al tiempo que mejoran la diversidad genética y fenotípica de los ecosistemas amazónicos. Las interacciones de estos factores abióticos y bióticos permiten que

las especies coexistan dentro de los mismos hábitats o regiones y, por lo tanto, reducen sus riesgos de extinción.

Las actividades humanas han impactado la biodiversidad amazónica durante al menos 20 Ka. Los principales efectos de los pueblos indígenas se observan en la domesticación de plantas, las prácticas agrícolas y la caza, lo cual alteró la estructura de la vegetación local y la abundancia de especies. Los cambios en los ecosistemas amazónicos se aceleraron en los últimos 500 años con la colonización portuguesa y española, y se aceleraron mucho nuevamente con la transición a actividades socioeconómicas modernas durante los últimos 40 años, alcanzando niveles insostenibles. Los rápidos cambios en el uso de la tierra para la agricultura y otras actividades humanas (ej., tala, minería, caza, pesca, represas, caminos) están afectando profundamente la riqueza de especies y los procesos evolutivos al alterar la distribución, abundancia, conectividad y ecología de las especies amazónicas.

El tamaño de las poblaciones de muchas especies amazónicas ha disminuido rápidamente en los últimos años, poniendo en peligro a muchas especies y degradando el bioma forestal en su conjunto (Escobar 2019). Las estrategias más efectivas de conservación son dinámicas y pluralistas, equilibrando la representatividad y la vulnerabilidad de las especies y los ecosistemas (Jézéquel *et al.* 2020). La planeación eficaz de la conservación debe mantener la conectividad, la dispersión y el flujo de genes de la población, y garantizar la preservación de los gradientes ambientales, lo cual facilita los procesos evolutivos y ecológicos en curso (Anderson *et al.* 2018; Castro *et al.* 2020). Se requieren atención y recursos especiales en áreas de rápido desarrollo económico y de infraestructura (ej., construcción de caminos y represas), o donde los cambios antropogénicos importantes en el hábitat han fragmentado las poblaciones naturales a través de la deforestación

y la degradación para la agricultura, la ganadería y la minería (Benítez-López *et al.* 2019; Stabile *et al.* 2020).

## 2.8 Recomendaciones

La comunidad global debe trabajar de manera estrecha y rápida con los gobiernos nacionales cuya soberanía incluye el territorio amazónico, para desarrollar y promulgar las siguientes prioridades científicas.

### *Prioridades científicas:*

- Inversiones financieras a niveles de décadas y apoyo político para la investigación en biociencias en la Amazonía, priorizando la investigación y la educación en instituciones que permitan el estudio de la biodiversidad amazónica en múltiples escalas espaciales y temporales, y capacitar a la próxima generación de científicos amazónicos.
  - Investigación y descubrimiento de la biodiversidad, con apoyo para el desarrollo de capacidades, inventarios de campo y encuestas para validar y verificar datos reales de teledetección. Se debe dar prioridad a las universidades, las instituciones de investigación y las instalaciones de recolección que permitan el archivo a largo plazo de material biológico, el estudio de los ecosistemas amazónicos en múltiples escalas geográficas, biológicas y temporales, y la capacitación de la próxima generación de biólogos amazónicos integradores.
  - Integrar "big data" de las ciencias biológicas y ambientales (ej., geociencias, ciencias del clima), combinar bioinformática, genómica, morfología digital de tomografías computarizadas, descripciones climáticas y de hábitats, paleoclimatología, tectónica y otras herramientas emergentes, con conocimiento técnico de los límites de especies, genealogías, descripciones ambientales actuales y pasadas, interacciones de especies y diversidad funcional.
- Nuevas tecnologías y desarrollo de capacidades para la caracterización genética y ambiental de especies crípticas y poco conocidas, incluyendo especialmente hongos y microbios del suelo y acuáticos.
- ### *Prioridades de conservación:*
- Conservar, preservar y (cuando sea necesario) restaurar la calidad y la conectividad de los hábitats terrestres y acuáticos (corredores de hábitat).
  - Mantener procesos naturales como la dispersión y el flujo de genes, los gradientes ambientales y la heterogeneidad ambiental.
  - Prestar atención específica a los procesos ecológicos y evolutivos y su conservación, reconociendo que diferirán entre los ambientes y ecosistemas amazónicos.
  - Establecer y mantener asociaciones a largo plazo con comunidades locales indígenas y no indígenas, para intercambiar información crítica sobre biodiversidad entre las bases de conocimiento académicas y locales.
  - Priorizar las acciones de conservación en áreas donde se maximizan las amenazas antropogénicas (ej., áreas endémicas en el sureste de Brasil; Figura 2.9).
  - Desarrollar planes a nivel de ecosistema para infraestructura, especialmente embalses de agua (ej., represas) y vías.

## 2.9 Referencias

- Adeney JM, Christensen NL, Vicentini A, y Cohn-Haft M. 2016. Ecosistemas de arena blanca en la Amazonía. *Biotropica* 48: 7-23.
- Albert JS, Carvalho TP, Petry P, *et al.* 2011b. Biodiversidad acuática en la Amazonía: la especialización del hábitat y el aislamiento geográfico promueven la riqueza de especies. *Animals* 1: 205-41.
- Albert JS, Destouni G, Duke-Sylvester SM, *et al.* 2020b. Advertencia de los científicos a la humanidad sobre la crisis de la biodiversidad de agua dulce. *Ambio* 50: 85-94.
- Albert JS, Lovejoy NR, y Crampton WGR. 2006. El tectonismo del Mioceno y la separación de las cuencas de los ríos cis y trasandino: Evidencia de peces neotropicales. *J South Am Earth Sci* 21: 14-27.
- Albert JS, Petry P, y Reis RE. 2011a. Principales patrones biogeográficos y filogenéticos. En: *Biogeografía histórica de peces neotropicales de agua dulce*. University of California Press.
- Albert JS, Tagliacollo VA, y Dagosta F. 2020a. Diversificación de Peces Neotropicales de Agua Dulce. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 51: 27-53.
- Albert JS, Val P, y Hoorn C. 2018. El curso cambiante del río Amazonas en el Neógeno: Escenario central para la diversificación neotropical. *Neotrop Ichthyol* 16.
- Alda F, Tagliacollo VA, Bernt MJ, *et al.* 2019. Resolución de nodos profundos en una radiación antigua de peces neotropicales en presencia de señales contradictorias de clasificación incompleta de linaje. *Syst Biol* 68: 573-93.
- Anderson EP, Jenkins CN, Heilpern S, *et al.* 2018. Fragmentación de la conectividad de los Andes a la Amazonía por represas hidroeléctricas. *Sci Adv* 4: eaao1642.
- Angulo A e Icochea J. 2010. Complejos de especies crípticas, especies extendidas y conservación: lecciones de las ranas amazónicas del grupo *Leptodactylus marmoratus* (Anura: Leptodactylidos). *Syst Biodivers* 8: 357-70.
- Antoine P-O, Abello MA, Adnet S, *et al.* 2016. Una historia cenozoica de 60 millones de años de los ecosistemas amazónicos occidentales en Contamana, este de Perú. *Gondwana Res* 31: 30-59.
- Antonelli A, Nylander JAA, Persson C, y Sanmartín I. 2009. Rastreado el impacto del levantamiento andino en la evolución de las plantas neotropicales. *Proc Natl Acad Sci* 106: 9749-54.
- Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, *et al.* 2018. La Amazonía es la principal fuente de biodiversidad neotropical. *Proc Natl Acad Sci* 115: 6034-9.
- Ardelean CF, Becerra-Valdivia L, Pedersen MW, *et al.* 2020. Evidencia de ocupación humana en México alrededor del Último Máximo Glacial. *Nature* 584: 87-92.
- Arruda DM, Schaefer CEGR, Fonseca RS, *et al.* 2017. Cobertura vegetal de Brasil en los últimos 21 ka: nuevos conocimientos sobre los refugios amazónicos y las hipótesis del arco pleistoceno. *Glob Ecol Biogeogr* 27: 47-56.
- Asner GP, Martin RE, Tupayachi R, *et al.* 2014. Diversidad funcional amazónica a partir de la formación química del dosel forestal. *Proc Natl Acad Sci* 111: 5604-9.
- Aureliano T, Ghilardi AM, Guilherme E, *et al.* 2015. Morfometría, fuerza de mordida y paleobiología del Mioceno tardío *Caiman Purussaurus brasiliensis*. *PLoS One* 10: e0117944.
- Ayres JM y Clutton-Brock TH. 1992. Límites de los ríos y tamaño del rango de especies en primates amazónicos. *Am Nat* 140: 531-7.
- Azevedo JAR, Guedes TB, Nogueira C de C, *et al.* 2020. Los museos y las cunas de diversidad coinciden geográficamente para las serpientes neotropicales de distribución estrecha. *Ecography (Cop)* 43: 328-39.
- Bacon CD, Silvestro D, Jaramillo C, *et al.* 2015. La evidencia biológica apoya un surgimiento temprano y complejo del Istmo de Panamá. *Proc Natl Acad Sci* 112: 6110-5.
- Bacon CD, Velásquez-Puentes FJ, Hoorn C, y Antonelli A. 2018. Las palmas *Iriartea* rastrearon el levantamiento de las Cordilleras Andinas. *J Biogeogr* 45: 1653-63.
- Bambach RK. 2006. Extinciones masivas de la biodiversidad fanerozoica. *Annu Rev Earth Planet Sci* 34: 127-55.
- Barnosky AD y Lindsey EL. 2010. Momento de la extinción de la megafauna del Cuaternario en América del Sur en relación con la llegada del hombre y el cambio climático. *Quat Int* 217: 10-29.
- Barnosky AD, Koch PL, Feranec RS, *et al.* 2004. Evaluación de las causas de las extinciones del Pleistoceno tardío en los continentes. *Science* 306: 70-5.
- Barnosky AD. 2004. Evaluación de las causas de las extinciones del Pleistoceno tardío en los continentes. *Science* 306: 70-5.
- Barrowclough GF, Cracraft J, Klicka J, y Zink RM. 2016. ¿Cuántos tipos de pájaros hay y por qué es importante? *PLoS One* 11: e0166307.
- Barthem RB, Goulding M, Leite RG, *et al.* 2017. El desove del bagre Goliat en el extremo occidental de la Amazonía confirmado por la distribución de adultos maduros, larvas a la deriva y juveniles migratorios. *Sci Rep* 7: 1-13.
- Bass MS, Finer M, Jenkins CN, *et al.* 2010. Importancia global para la conservación del Parque Nacional Yasuní de Ecuador. *PLoS One* 5: e8767.
- Bates JM y Demos TC. 2001. ¿Necesitamos devaluar la Amazonía y otros grandes bosques tropicales? *Divers Distrib* 7: 249-55.
- Benchimol M y Peres CA. 2015. Predicción de extinciones locales de vertebrados amazónicos en islas forestales creadas por una mega represa. *Biol Conserv* 187: 61-72.
- Benítez-López A, Santini L, Schipper AM, *et al.* 2019. ¿Bosques intactos pero vacíos? Patrones de defaunación de mamíferos inducida por la caza en los trópicos. *PLoS Biol* 17: e3000247.

- Benton MJ. 2009. La Reina Roja y el Bufón de la Corte: diversidad de especies y el papel de los factores bióticos y abióticos a través del tiempo. *Science* 323: 728-32.
- Benzaquem DC, Oliveira C, Silva Batista J da, *et al.* 2015. Código de barras de ADN en peces lápiz (Lebiasinidae: Nannostomus) revela una diversidad críptica en la Amazonía brasileña. *PLoS One* 10: e0112217.
- Bicudo TC, Sacek V, Almeida RP de, *et al.* 2019. La tectónica andina y la dinámica del manto como una influencia generalizada en el ecosistema amazónico. *Sci Rep* 9: 1-11.
- Bigarella JJ. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *An Acad Bras Cienc* 47: 411-64.
- Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, y Schulenberg TS. 2020. Aves del Mundo. Ithaca, New York Cornell Lab de Ornitología.
- Blisniuk PM, Stern LA, Chamberlain CP, *et al.* 2005. Cambios climáticos y ecológicos durante el levantamiento de la superficie del Mioceno en los Andes Patagónicos del Sur. *Earth Planet Sci Lett* 230: 125-42.
- Bodmer RE, Eisenberg JF, y Redford KH. 1997. La caza y la probabilidad de extinción de los mamíferos amazónicos: Caza y Probabilidad de Extinción de Mamíferos Amazónicos. *Conserv Biol* 11: 460-6.
- Bonaccorso E y Guayasamin JM. 2013. Sobre el origen de las biotas montanas de Pantepui: una perspectiva a partir de la filogenia de los tucanets *Aulacorhynchus*. *PLoS One* 8: e67321.
- Boonstra M, Ramos MIF, Lammertsma EI, *et al.* 2015. Conexiones marinas de la Amazonía: Evidencia de foraminíferos y quistes de dinoflagelados (Mioceno temprano a medio, Colombia/Perú). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 417: 176-94.
- Boubli JP, Ribas C, Lynch Alfaro JW, *et al.* 2015. Patrones espaciales y temporales de diversificación en la Amazonía: Una prueba de la hipótesis ribereña para todos los primates diurnos de Río Negro y Río Branco en Brasil. *Mol Phylogenet Evol* 82: 400-12.
- Bouchenak-Khelladi Y, Slingsby JA, Verboom GA, y Bond WJ. 2014. La diversificación de las gramíneas C4 (Poaceae) no coincide con su dominancia ecológica. *Am J Bot* 101: 300-7.
- Brooks DR, Mayden RL, y McLennan DA. 1992. Filogenia y biodiversidad: Conservando nuestro legado evolutivo. *Trends Ecol Evol* 7: 55-9.
- Brodie ED Jr y Tumbarello MS. 1978. Las funciones antidepredadoras de la secreción cutánea de *Dendrobates auratus* (Amphibia, Anura, Dendrobatidae) con respecto a una serpiente depredadora (*Thamnophis*). *J Herpetol* 12: 264-265.
- Brower AVZ. 1996. Formación de razas paralelas y evolución del mimetismo en mariposas *Heliconius*: una hipótesis filogenética a partir de secuencias de ADN mitocondrial. *Evolution* (N Y) 50: 195-221.
- Brown D. 2009. *Biogeography*. Sinauer Associates.
- Burnham RJ y Graham A. 1999. La historia de la vegetación neotropical: nuevos desarrollos y estado. *Ann Missouri Bot Gard*: 546-89.
- Burnham RJ y Johnson KR. 2004. La paleobotánica sudamericana y los orígenes de las selvas tropicales neotropicales. *Philos Trans R Soc London Ser B Biol Sci* 359: 1595-610.
- Bush MB y Oliveira PE de. 2006. El auge y la caída de la hipótesis del refugio de la especiación amazónica: una perspectiva paleoecológica. *Biota Neotrop* 6: 0.
- Byrne H, Rylands AB, Carneiro JC, *et al.* 2016. Relaciones filogenéticas de los monos titi del Nuevo Mundo (*Callicebus*): Primera evaluación de taxonomía basada en evidencia molecular. *Front Zool* 13: 1-26.
- Cadena CD, Cuervo AM, Céspedes LN, *et al.* 2020a. Sistemática, biogeografía y diversificación de *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), una enigmática radiación de aves montanas neotropicales. *Auk* 137: ukz077.
- Cadena E-A, Scheyer TM, Carrillo-Briceño JD, *et al.* 2020b. La anatomía, paleobiología y relaciones evolutivas de la tortuga de cuello lateral extinta más grande. *Sci Adv* 6: eaay4593.
- Campos DF, Val AL, y Almeida-Val VMF. 2018. La influencia del estilo de vida y el comportamiento de natación en la tasa metabólica y la tolerancia térmica de doce especies de peces de arroyos de la selva amazónica. *J Therm Biol* 72: 148-54.
- Canal D, Köster N, Celis M, *et al.* 2019. Fuera de la Amazonia y de vuelta otra vez: Biogeografía histórica del género *Neotropical* rico en especies *Philodendron* (Araceae) 1. *Ann Missouri Bot Gard* 104: 49-68.
- Capurucho JMG, Borges SH, Cornelius C, *et al.* 2020. Patrones y procesos de diversificación en ecosistemas de arena blanca amazónica: percepciones de aves y plantas. En: *Diversificación Neotropical: Patrones y Procesos*. Springer.
- Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, *et al.* 2017. Diversidad de plantas amazónicas revelada por una lista de especies verificadas taxonómicamente. *Proc Natl Acad Sci* 114: 10695-700.
- Carrillo JD, Forasiepi A, Jaramillo C, y Sánchez-Villagra MR. 2015. Diversidad de mamíferos neotropicales y el Gran Intercambio Biótico Americano: Variación espacial y temporal en el registro fósil de América del Sur. *Front Genet* 5: 451.
- Carvalho Francisco JN y Lohmann LG. 2020. Filogenia y Biogeografía de los *Pachyptera* Amazónicos (Bignoniaceae). *Syst Bot* 45: 361-74.
- Carvalho MR, Herrera FA, Jaramillo CA, *et al.* 2011. Paleoceno Malvaceae del norte de Sudamérica y sus implicaciones biogeográficas. *Am J Bot* 98: 1337-55.

- Carvalho MR, Jaramillo C, la Parra F de, *et al.* 2021. Extinción a finales del Cretácico y origen de las selvas tropicales neotropicales modernas. *Science* 372: 63-8.
- Castelnau F Comte de. 1855. Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de L'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para. Tome Second. FR: Chez P. Bertrand.
- Castro RB, Pereira JLG, Albernaz ALKM, y Zanin M. 2020. Conectividad, estructura espacial e identificación de áreas prioritarias para la conservación del área de endemismo de Belén, Amazonía. *An Acad Bras Cienc* 92.
- Castroviejo-Fisher S, Guayasamin JM, Gonzalez-Voyer A, y Vilà C. 2014. Diversificación neotropical vista a través de las ranas de cristal. *J Biogeogr* 41: 66-80.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, *et al.* 2015. Pérdidas aceleradas de especies inducidas por humanos modernos: Entrando en la sexta extinción masiva. *Sci Adv* 1: e1400253.
- Chambers JQ, Asner GP, Morton DC, *et al.* 2007. Estructura y función de los ecosistemas regionales: percepciones ecológicas de la teledetección de los bosques tropicales. *Trends Ecol & Evol* 22: 414-23.
- Cheng H, Sinha A, Cruz FW, *et al.* 2013. Patrones de cambio climático en la Amazonía y biodiversidad. *Nat Commun* 4: 1411.
- Chichorro F, Juslén A, y Cardoso P. 2019. Una revisión de la relación entre los rasgos de las especies y el riesgo de extinción. *Biol Conserv* 237: 220-9.
- Cidade GM, Fortier D, y Hsiou AS. 2019. La fauna de crocodylomorfos del Cenozoico de América del Sur y su historia evolutiva: Una revisión. *J South Am Earth Sci* 90: 392-411.
- Claramunt S y Cracraft J. 2015. Un nuevo árbol del tiempo revela la huella de la historia de la Tierra en la evolución de las aves modernas. *Sci Adv* 1: e1501005.
- Cody S, Richardson JE, Rull V, *et al.* 2010. El gran intercambio biótico americano revisitado. *Ecography (Cop)* 33: 326-32.
- Colinvaux PA, Oliveira PE De, y Bush MB. 2000. Comunidades de plantas amazónicas y neotropicales en escalas de tiempo glaciales: El fracaso de las hipótesis de la aridez y el refugio. *Quat Sci Rev* 19: 141-69.
- Colwell RK, Brehm G, Cardelús CL, *et al.* 2008. Calentamiento global, cambios en el rango de altitud y desgaste biótico de las tierras bajas en los trópicos húmedos. *Science* 322: 258-61.
- Cooper N, Bielby J, Thomas GH, y Purvis A. 2008. Correlatos de macroecología y riesgo de extinción de ranas. *Glob Ecol Biogeogr* 17: 211-21.
- Cordell GA, Quinn-Beattie M Lou, y Farnsworth NR. 2001. El potencial de los alcaloides en el descubrimiento de fármacos. *Phyther Res An Int J Devoted to Pharmacol Toxicol Eval Nat Prod Deriv* 15: 183-205.
- Costa GC, Hampe A, Ledru M-P, *et al.* 2017. Estabilidad del bioma en América del Sur durante los últimos 30 ka: Inferencias de la dinámica de la vegetación a largo plazo y el modelado del hábitat. *Glob Ecol Biogeogr* 27: 285-97.
- Costa LP. 2003. El puente histórico entre la Amazonía y la Selva Atlántica de Brasil: Un estudio de filogeografía molecular con pequeños mamíferos. *J Biogeogr* 30: 71-86.
- Cowling SA, Maslin MA, y Sykes MT. 2001. Simulaciones de paleovegetación de tierras bajas amazónicas e implicaciones para la alopatría y especiación neotropical. *Quat Res* 55: 140-9.
- Coyne JA y Orr HA. *Speciation*. Sinauer Associates, Inc.
- Cracraft J, Ribas CC, d'Horta FM, *et al.* 2020. El Origen y Evolución de la Diversidad de Especies Amazónicas. En: *Diversificación Neotropical: Patrones y Procesos*. Springer.
- Cracraft J. 1985. Biogeografía histórica y patrones de diferenciación dentro de la avifauna sudamericana: Zonas de endemismo. *Ornithol Monogr*: 49-84.
- Craig JM, Crampton WGR, y Albert JS. 2017. Revisión del pez eléctrico politépico *Gymnotus carapo* (Gymnotiformes, Teleostei), con descripciones de siete subespecies. *Zootaxa* 4318: 401-38.
- Croft DA. 2016. *Armadillos Cornudos y monos balseros: Los fascinantes mamíferos fósiles de América del Sur*. Indiana University Press.
- Dagosta FCP y de Pinna M. 2017. Biogeografía de los peces amazónicos: Deconstruyendo las cuencas fluviales como unidades biogeográficas. *Neotrop Ichthyol* 15.
- Daly JW, Secunda SI, Garraffo HM, *et al.* 1992. Variabilidad en los perfiles de alcaloides en ranas venenosas neotropicales (Dendrobatidae): Determinantes genéticos versus ambientales. *Toxicon* 30: 887-898.
- Daly JW, Garraffo HM, Spande TF, *et al.* 2003. Evidencia de una pumiliotoxina 7-hidroxilasa enantioselectiva en ranas venenosas dendrobátidas del género *Dendrobates*. *Proc Natl Acad Sci* 100: 11092-7.
- Daly JW, Martin Garraffo H, Spande TF, *et al.* 2000. Alcaloides de la piel de la rana: El descubrimiento de la epibatidina y el potencial para desarrollar nuevos analgésicos no opioides. *Nat Prod Rep* 17: 131-5.
- Daly JW, Ware N, Saporito RA, *et al.* 2009. N-metildecahidroquinolinas: una clase inesperada de alcaloides de las ranas venenosas amazónicas (Dendrobatidae). *J Nat Prod* 72: 1110-4.
- Damasco G, Daly DC, Vicentini A, y Fine PVA. 2019. Restablecimiento de *Protium cordatum* (Burseraceae) basado en taxonomía integrativa. *Taxon* 68: 34-46.
- Dambros C, Zuquim G, Moulatlet GM, *et al.* 2020. El papel del filtrado ambiental, la distancia geográfica y las barreras de dispersión en la configuración de la rotación de especies de plantas y animales en la Amazonía. *Biodivers Conserv* 29: 3609-34.



- Darst CR, Cummings ME, y Cannatella DC. 2006. Un mecanismo para la diversidad en las señales de alerta: Visibilidad versus toxicidad en ranas venenosas. *Proc Natl Acad Sci* 103: 5852-7.
- Dáttilo W y Dyer L. 2014. La apertura del dosel mejora la diversidad de interacciones entre hormigas y plantas en la selva amazónica brasileña. *Biotropica* 46: 712-9.
- Defler T. 2019. Historia de los Mamíferos Terrestres en América del Sur. Cham: Springer International Publishing.
- Diele-Viegas LM, Vitt LJ, Sinervo B, *et al.* 2018. Fisiología térmica de los lagartos amazónicos (Reptilia: escamata). *PLoS One* 13: e0192834.
- Diele-Viegas LM, Werneck FP, y Rocha CFD. 2019. Efectos del cambio climático en la dinámica poblacional de tres especies de lagartijas amazónicas. *Comp Biochem Physiol Part A Mol & Integr Physiol* 236: 110530.
- Dino R, Pocknall DT, y Dettmann ME. 1999. Morfología y ultraestructura del polen que contiene eláster del Albiano al Cenomaniano de Brasil y Ecuador: Implicaciones para la afinidad botánica. *Rev Palaeobot Palynol* 105: 201-35.
- Dobson A, Lafferty KD, Kuris AM, *et al.* 2008. Homenaje a Linneo: ¿cuántos parásitos? ¿Cuántos huéspedes? *Proc Natl Acad Sci* 105: 11482-9.
- Doughty CE, Roman J, Faurby S, *et al.* 2016. Transporte global de nutrientes en un mundo de gigantes. *Proc Natl Acad Sci* 113: 868-73.
- Doughty CE, Wolf A, Morueta-Holme N, *et al.* 2016. Extinción de megafauna, reducción del rango de especies de árboles y almacenamiento de carbono en los bosques amazónicos. *Ecography (Cop)* 39: 194-203.
- Draper FC, Baker TR, Baraloto C, *et al.* 2020. La cuantificación de la diversidad de plantas tropicales requiere un enfoque tecnológico integrado. *Trends Ecol & Evol*.
- Duellman WE. 1999. Patrones de Distribución de Anfibios: Una Perspectiva Global. JHU Press.
- Duran-Bautista EH, Armbrecht I, Acioli ANS, *et al.* 2020. Las termitas como indicadoras de los servicios ecosistémicos del suelo en paisajes amazónicos transformados. *Ecol Indic* 117: 106550.
- Edwards EJ y Smith SA. 2010. Los análisis filogenéticos revelan la sombría historia de los pastos C4. *Proc Natl Acad Sci* 107: 2532-7.
- Edwards EJ, Osborne CP, Strömberg CAE, *et al.* 2010. Los orígenes de los pastizales C4: integrando la ciencia evolutiva y ecosistémica. *Science* 328: 587-91.
- Erkens RHJ, Chatrou LW, Maas JW, *et al.* 2007. Una rápida diversificación de los árboles de la selva tropical (Guttaria; Annonaceae) luego de la dispersión desde América Central hacia América del Sur. *Mol Phylogenet Evol* 44: 399-411.
- Erwin TL. 1991. Una base evolutiva para las estrategias de conservación. *Science* 253: 750-2.
- Escobar H. 2019. Los incendios de la Amazonía están claramente relacionados con la deforestación, dicen los científicos. *Science* 365: 853 LP – 853.
- Espeland M, Breinholt J, Willmott KR, *et al.* 2018. Un análisis filogenómico completo y fechado de las mariposas. *Curr Biol* 28: 770-778.e5.
- Espeland M, Hall JPW, DeVries PJ, *et al.* 2015. Origen neotropical antiguo y recolonización reciente: Filogenia, biogeografía y diversificación de los Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Mol Phylogenet Evol* 93: 296-306.
- Fecchio A, Pinheiro R, Felix G, *et al.* 2018. La similitud y la geografía de la comunidad huésped dan forma a la diversidad y distribución de los parásitos hemospóricos en las aves amazónicas. *Ecography (Cop)* 41: 505-15.
- Fernandes CC, Podos J, y Lundberg JG. 2004. Ecología amazónica: Los afluentes mejoran la diversidad de peces eléctricos. *Science* 305: 1960-2.
- Fine PA, Daly DC, y Cameron KM. 2005. La contribución de la heterogeneidad edáfica a la evolución y diversidad de árboles de burseracear en la Amazonía occidental. *Evolution (N Y)* 59: 1464-78.
- Flanagan NS, Ospina-Calderón NH, Agapito LTG, *et al.* 2018. Una nueva especie de vainilla (Orchidaceae) del noroeste amazónico de Colombia. *Phytotaxa* 364: 250-8.
- Flecker AS. 1996. Ingeniería de ecosistemas por un detritívoro dominante en una corriente tropical diversa. *Ecology* 77: 1845-54.
- Folgarait PJ. 1998. Biodiversidad de hormigas y su relación con el funcionamiento de los ecosistemas: Una revisión. *Biodivers & Conserv* 7: 1221-44.
- Fontaine B, Achterberg K van, Alonso-Zarazaga MA, *et al.* 2012. Nuevas especies en el Viejo Mundo: Europa como frontera en la exploración de la biodiversidad: Un banco de pruebas para la taxonomía del siglo XXI (B Schierwater, Ed). *PLoS One* 7: e36881.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, *et al.* 2007. Preservar el potencial evolutivo de las floras en hotspots de biodiversidad. *Nature* 445: 757-60.
- Fouquet A, Recoder R, Teixeira Jr M, *et al.* 2012. La filogenia molecular y los análisis morfométricos revelan una profunda divergencia entre las especies de *Dendrophryniscus* de la Amazonia y del Bosque Atlántico. *Mol Phylogenet Evol* 62: 826-38.
- Friedman M. 2010. Diversificación morfológica explosiva de peces teleosteos de aletas espinosas después de la extinción del Cretácico final. *Proc R Soc B Biol Sci* 277: 1675-83.
- Fritz G, Rand AS, y de Pamphilis CW. 1981. La rana de color aposemático, *Dendrobates pumilio*, es desagradable para la gran hormiga depredadora, *Paraponera clavata*. *Biotropica* 13: 158-159.
- Funk VA. 2018. La ciencia basada en colecciones en el siglo XXI. *J Syst Evol* 56: 175-93.

- García-Melo JE, Oliveira C, Costa Silva GJ Da, *et al.* 2019. Delimitación de especies de caracinos neotropicales (Stevardiinae): Implicaciones para la taxonomía de grupos complejos (Z Peng, Ed). PLoS One 14: e0216786.
- García-Robledo C, Kuprewicz EK, Baer CS, *et al.* 2020. La ecuación de Erwin de la biodiversidad: De pequeños pasos a saltos cuánticos en el descubrimiento de la diversidad de insectos tropicales. Biotropica 52: 590-7.
- Gauld ID, Gaston KJ, y Janzen DH. 1992. Aleloquímicos vegetales, interacciones tritróficas y la diversidad anómala de parasitoides tropicales: La hipótesis del huesped "desagradable". Oikos: 353-7.
- Gehara M, Crawford AJ, Orrico VGD, *et al.* 2014. Altos niveles de diversidad descubiertos en un taxón nominal generalizado: filogeografía continental de la rana arborícola neotropical *Dendropsophus minutus*. PLoS One 9: e103958.
- Gentry AH. 1982. Diversidad florística neotropical: ¿conexiones fitogeográficas entre América Central y del Sur, fluctuaciones climáticas del Pleistoceno o un accidente de la orografía andina? Ann Missouri Bot Gard 69: 557-93.
- Ghai R, Rodríguez-Valera F, McMahon KD, *et al.* 2011. Metagenómica de la columna de agua en el curso alto pristino del río Amazonas. PLoS One 6: e23785.
- Givnish TJ, Spalink D, Ames M, *et al.* 2016. Biogeografía histórica de las orquídeas, diversificación, Antártida y la paradoja de la dispersión de las orquídeas. J Biogeogr 43: 1905-16.
- Godinho MB de C y Silva FR da. 2018. La influencia de las barreras fluviales, el clima y la topografía en la regionalización biogeográfica de los anuros amazónicos. Sci Rep 8: 3427.
- Gould J, Gould E, Hart WM, *et al.* 1852. Una monografía de los Ramphastidae, o familia de tucanes. Londres: Publicado por el autor, 20, Broad Street, Golden Square.
- Goulding M, Venticinque E, Ribeiro ML de B, *et al.* 2019. Manejo basado en ecosistemas de pesquerías y humedales amazónicos. Fish Fish 20: 138-58.
- Gross M. 2019. Buscando las cunas de la evolución. Curr Biol 29: R71-3.
- Guayasamin JM, Cisneros-Heredia DF, McDiarmid RW, *et al.* 2020. Ranas de cristal del Ecuador: diversidad, evolución y conservación. Diversity 12: 222.
- Haffer J. 1969. Especiación en aves de la selva amazónica. Science 165: 131-7.
- Hägg C, Chiessi CM, Merkel U, *et al.* 2017. Respuesta de la selva amazónica a la variabilidad climática del Pleistoceno tardío. Earth Planet Sci Lett 479: 50-9.
- Head JJ, Bloch JI, Hastings AK, *et al.* 2009. Serpiente de cuerpo gigante del neotrópico del Paleoceno revela temperaturas ecuatoriales pasadas más calientes. Nature 457: 715-7.
- Heckenberger M y Neves EG. 2009. Arqueología amazónica. Annu Rev Anthropol 38: 251-66.
- Heckenberger M. 2005. La ecología del poder: Cultura, lugar y personalidad en el sur de la Amazonía, 1000-2000 d.C. Psychology Press.
- Hess LL, Melack JM, Affonso AG, *et al.* 2015. Humedales de la cuenca baja de la Amazonía: Extensión, cubierta vegetal y área inundada en dos estaciones según el mapa del radar de apertura sintética JERS-1. Wetlands 35: 745-56.
- Hewitson WC, Saunders WW, y Schaus W. 1856. Ilustraciones de nuevas especies de mariposas exóticas: seleccionadas principalmente de las colecciones de W. Wilson Saunders y William C. Hewitson / por William C. Hewitson. Londres: John Van Voorst,.
- Hoorn C, Bogotá-A GR, Romero-Baez M, *et al.* 2017. La Amazonía en el mar: Inicio y etapas del río Amazonas a partir de un registro marino, con especial referencia a la renovación de las plantas Neógenas en la cuenca de drenaje. Glob Planet Change 153: 51-65.
- Hoorn C, Guerrero J, Sarmiento GA, y Lorente MA. 1995. La tectónica andina como causa de cambios en los patrones de drenaje en el norte de América del Sur del Mioceno. Geology 23: 237-40.
- Hoorn C, Ham R van der, la Parra F de, *et al.* 2019. Hacia el norte y el sur: La historia biogeográfica de dos Malvaceas a raíz del levantamiento andino neógeno y la conectividad entre las Américas. Rev Palaeobot Palynol 264: 90-109.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Steege H ter, *et al.* 2010. La Amazonia a través del tiempo: Levantamiento andino, cambio climático, evolución del paisaje y biodiversidad. Science 330: 927-31.
- Hoorn C. 1993. Las incursiones marinas y la influencia de la tectónica andina en la historia deposicional del Mioceno en el noroeste de la Amazonia: resultados de un estudio palinoestratigráfico. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 105: 267-309.
- Hoorn C. 1994. Una reconstrucción ambiental del sistema fluvial paleo-amazónico (Mioceno Medio--Tardío, NO de la Amazonía). Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 112: 187-238.
- Hopkins MJG. 2007. Modelado de la biodiversidad vegetal conocida y desconocida de la cuenca amazónica. J Biogeogr 34: 1400-11.
- Hubbell SP, He F, Condit R, *et al.* 2008. ¿Cuántas especies de árboles hay en la Amazonía y cuántas de ellas se extinguirán? Proc Natl Acad Sci 105: 11498 LP - 11504.
- Hughes LC, Ortí G, Huang Y, *et al.* 2018. Filogenia integral de peces con aletas radiadas (Actinopterygii) basada en datos transcriptómicos y genómicos. Proc Natl Acad Sci 115: 6249-54.
- Hutter CR, Guayasamin JM, y Wiens JJ. 2013. Explicando la megadiversidad andina: las causas evolutivas y ecológicas de los patrones de riqueza altitudinal de las ranas de cristal. Ecol Lett 16: 1135-44.
- Jacobs BF y Currano ED. 2021. El impactante origen de las selvas tropicales neotropicales. Science 372: 28 LP - 29.
- Janzen DH. 1967. Por qué los pasos de montaña son más altos en los trópicos. Am Nat 101: 233-49.

- Jaramillo AF, La Riva I De, Guayasamin JM, *et al.* 2020. Gran subestimación de la riqueza de especies de las salamandras amazónicas (Plethodontidae: Bolitoglossa) e implicaciones sobre la diversificación pletozóica. *Mol Phylogenet Evol* 149: 106841.
- Jaramillo C, Hoorn C, Silva SAF, *et al.* 2010a. El origen de la selva amazónica moderna: implicaciones del registro palinológico y paleobotánico. *Amaz Landsc species Evol* 317: 334.
- Jaramillo C, Ochoa D, Contreras L, *et al.* 2010b. Efectos del rápido calentamiento global en el límite Paleoceno-Eoceno sobre la vegetación neotropical. *Science* 330: 957-61.
- Jaramillo C, Romero I, D'Apolito C, *et al.* 2017. Eventos de inundación del Mioceno en la Amazonia occidental. *Sci Adv* 3: e1601693.
- Jaramillo C, Rueda MJ, y Mora G. 2006. Diversidad vegetal cenozoica en el Neotrópico. *Science* 311: 1893-6.
- Jardine W y Courier P-L. 1840. *Monkeys*. Londres: Chatto & Windus.
- Jenkins CN, Pimm SL, y Joppa LN. 2013. Patrones globales de diversidad y conservación de vertebrados terrestres. *Proc Natl Acad Sci* 110: E2602--E2610.
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, *et al.* 2012. La diversidad global de aves en el espacio y el tiempo. *Nature* 491: 444-8.
- Jézéquel C, Tedesco PA, Darwall W, *et al.* 2020. Puntos críticos de diversidad de peces de agua dulce para las prioridades de conservación en la cuenca amazónica. *Conserv Biol* 34: 956-65.
- Jost L. 2004. Radiación local explosiva del género *Teagueia* (Orchidaceae) en la cuenca del Alto Pastaza del Ecuador. *Lyonia* 7: 41-7.
- Kay R, Madden R, Cifelli RL, y Flynn J. 1997. Paleontología de vertebrados en el Neotrópico. La fauna del Mioceno de La Venta. D.C., E.E. U.U.: Smithsonian Institution Press.
- Kirschner JA y Hoorn C. 2020. El inicio de los pastos en la cuenca de drenaje de la Amazonía, evidencia del registro fósil. *Front Biogeogr* 12.
- Kistler L, Yoshi Maezumi S, Souza JG De, *et al.* 2018. La evidencia multiproxy destaca un legado evolutivo complejo del maíz en América del Sur. *Science* 362: 1309-13.
- Lagomarsino LP, Condamine FL, Antonelli A, *et al.* 2016. Los impulsores abióticos y bióticos de la rápida diversificación en campanillas andinas (Campanulaceae). *New Phytol* 210: 1430-42.
- LaPolla JS, Dlussky GM, y Perrichot V. 2013. Las hormigas y el registro fósil. *Annu Rev Entomol* 58: 609-30.
- Latrubesse EM, Arima EY, Dunne T, *et al.* 2017. Represamiento de los ríos de la cuenca amazónica. *Nature* 546: 363-9.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, *et al.* 2017. Efectos persistentes de la domesticación de plantas precolombinas en la composición de los bosques amazónicos. *Science* 355: 925-31.
- Liu K y Colinvaux PA. 1985. Cambios en los bosques de la cuenca amazónica durante el último máximo glacial. *Nature* 318: 556-7.
- Lohmann LG, Bell CD, Calió MF, y Winkworth RC. 2013. Patrón y tiempo de la historia biogeográfica en la tribu Neotropical Bignonieae. *Bot J Linn Soc* 171: 154-70.
- Loiselle BA, Jørgensen PM, Consiglio T, *et al.* 2008. Predicción de distribuciones de especies a partir de colecciones de herbario: ¿el sesgo climático en el muestreo de colecciones influye en los resultados del modelo? *J Biogeogr* 35: 105-16.
- Lombardo U, Iriarte J, Hilbert L, *et al.* 2020. Siempre de cultivos y modificación del paisaje del Holoceno temprano en la Amazonía. *Nature* 581: 190-3.
- Lopes AA, Chioca B, Musquiari B, *et al.* 2019. Biosíntesis de alcaloides de oxindoles espirocíclicos no naturales en *Uncaria guianensis*. *Sci Rep* 9: 1-8.
- López-Fernández H y Albert JS. 2011. Seis. Radiaciones paleógenas. En: *Biogeografía histórica de peces neotropicales de agua dulce*. University of California Press.
- Lovejoy NR, Bermingham E, y Martin AP. 1998. Incurción marina en América del Sur. *Nature* 396: 421-2.
- Luebert F y Weigend M. 2014. Conocimientos filogenéticos sobre la diversificación de plantas andinas. *Front Ecol Evol* 2: 27.
- Luize BG, Magalhães JLL, Queiroz H, *et al.* 2018. El conjunto de especies de árboles de los bosques de humedales amazónicos: ¿Qué especies pueden reunirse en hábitats periódicamente inundados? *PLoS One* 13: e0198130.
- Lundberg JG, Lewis WM, Saunders JF, y Mago-Leccia F. 1987. Un componente importante de la red alimentaria en el canal del río Orinoco: evidencia de peces eléctricos planctívoros. *Science* 237: 81-3.
- Lundberg JG, Marshall LG, Guerrero J, *et al.* 1998. El escenario de la diversificación de peces neotropicales: una historia de los ríos tropicales de América del Sur. *Phylogeny Classif Neotrop fishes* 27: 13-48.
- Lundberg JG, Sabaj Pérez MH, Dahdul WM, y Aguilera OA. 2009. La fauna de peces neógenos amazónicos. *Amaz Landsc Species Evol A look into past*: 281-301.
- Lynch Alfaro JW, Boubli JP, Paim FP, *et al.* 2015. Biogeografía de los monos ardilla (género *Saimiri*): Origen del centro-sur de la Amazonía y rápida diversificación pan-amazónica de un primate de tierras bajas. *Mol Phylogenet Evol* 82: 436-54.
- Macfay C, Danosus D, Sandit R, *et al.* 2005. Alcaloides de la piel de anuro: ¿Función antimicrobiana? *Zeitschrift fuer Naturforschung* 60: 932-937.
- Madriñán S, Cortés AJ, y Richardson JE. 2013. Páramo es el hotspot de biodiversidad más fresco y de más rápida evolución del mundo. *Front Genet* 4: 192.
- Magallón S, Gómez-Acevedo S, Sánchez-Reyes LL, y Hernández-Hernández T. 2015. Un árbol del tiempo metacalibrado documenta el surgimiento temprano de la diversidad filogenética de las plantas con flores. *New Phytol* 207: 437-53.
- Magurran AE y McGill BJ. 2011. *Diversidad biológica: fronteras en la medición y evaluación*. Oxford University Press.

- Mahé F, Vargas C de, Bass D, *et al.* 2017. Los parásitos dominan las comunidades hiperdiversas de protistas del suelo en las selvas tropicales neotropicales. *Nat Ecol & Evol* 1: 1-8.
- Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, *et al.* 2008. Cambio climático, deforestación y el destino de la Amazonía. *Science* 319: 169-72.
- Marichal R, Praxedes C, Decaëns T, *et al.* 2017. Características funcionales de las lombrices, degradación del paisaje y servicios ecosistémicos en el arco de deforestación de la Amazonía brasileña. *Eur J Soil Biol* 83: 43-51.
- Marshall LG, Webb SD, Sepkoski JJ, y Raup DM. 1982. La evolución de los mamíferos y el gran intercambio americano. *Science* 215: 1351-7.
- Martínez C, Madriñán S, Zavada M, y Alberto Jaramillo C. 2013. Rastreando el registro de polen fósil de Hedyosmum (Chloranthaceae), un linaje antiguo con diversificación neotropical reciente. *Grana* 52: 161-80.
- Mason CC, Romans BW, Stockli DF, *et al.* 2019. Los circones detríticos revelan los controles del nivel del mar y del hidrocliclima en el río Amazonas para la transferencia de sedimentos en abanico de aguas profundas. *Geology* 47: 563-7.
- McAllister CT, Bursey CR, y Freed PS. 2010. Helmintos parásitos de anfibios y reptiles de la región Ucayali, Perú. *J Parasitol* 96: 444-7.
- McGugan JR, Byrd GD, Roland AB, *et al.* 2016. La diversidad de hormigas y ácaros impulsa la variación de toxinas en la rana venenosa Little Devil. *J Chem Ecol* 42: 537-51.
- McKinney ML. 1997. Vulnerabilidad de extinción y selectividad: Combinando puntos de vista ecológicos y paleontológicos. *Annu Rev Ecol Syst* 28: 495-516.
- Meffe GK y Carroll CR. 1994. Principios de la Biología de la Conservación (S Associates, Ed). Massachusetts, Estados Unidos: Sinauer Associates.
- Mejia-Velasquez PJ, Dilcher DL, Jaramillo CA, *et al.* 2012. Composición palinológica de una secuencia tropical sudamericana del Cretácico Inferior: implicaciones climáticas y comparaciones de diversidad con otras latitudes. *Am J Bot* 99: 1819-27.
- Melo BF, Ochoa LE, Vari RP, y Oliveira C. 2016. Especies crípticas del género de peces neotropicales Curimatopsis (Teleostei, Characiformes). *Zool Scr* 45: 650-8.
- Menezes RST, Lloyd MW, y Brady SG. 2020. La filogenómica indica que la Amazonía es la principal fuente de diversidad de avispas sociales fundadoras de enjambres neotropicales. *Proc R Soc B* 287: 20200480.
- Mittermeier RA, Mittermeier CG, Brooks TM, *et al.* 2003. Conservación de la naturaleza y la biodiversidad. *Proc Natl Acad Sci* 100: 10309-13.
- Molina-Venegas R, Rodríguez MÁ, Pardo-de-Santayana M, *et al.* 2021. Los niveles máximos de diversidad filogenética global capturan de manera eficiente los servicios de las plantas para la humanidad. *Nat Ecol Evol*.
- Montes C, Silva CA, Bayona GA, *et al.* 2021. Un Portal Trasandino del Mioceno Medio a Tardío: Registro Geológico en el Desierto de la Tatacoa. *Front Earth Sci* 8: 643.
- Montoya E, Lombardo U, Levis C, *et al.* 2020. Contribución Humana a la Diversidad Vegetal Amazónica: Legado del Uso del Suelo Precolombino en las Comunidades Vegetales Modernas.
- Mueller RC, Rodrigues JLM, Nüsslein K y Bohannan BJM. 2016. El cambio de uso de suelo en la selva amazónica favorece a los hongos generalistas. *Funct Ecol* 30: 1845-53.
- Naka LN y Brumfield RT. 2018. El doble papel de los ríos amazónicos en la generación y mantenimiento de la diversidad aviar. *Sci Adv* 4: eaar8575.
- Nazareno AG, Dick CW, y Lohmann LG. 2017. Amplio pero no impermeable: Probando la hipótesis de la barrera fluvial para una especie de planta amazónica. *Mol Ecol* 26: 3636-48.
- Nazareno AG, Dick CW, y Lohmann LG. 2019. Una prueba de barrera biogeográfica revela una fuerte estructura genética para una especie de árbol amazónico emergente del dosel. *Sci Rep* 9: 1-11.
- Nazareno AG, Dick CW, y Lohmann LG. 2019. Bancos enredados: Una evaluación genómica del paisaje de la hipótesis de la barrera ribereña de Wallace para tres especies de plantas amazónicas. *Mol Ecol* 28: 980-97.
- Nazareno AG, Knowles LL, Dick CW, y Lohmann LG. 2021. Por Animal, Agua o Viento: ¿Puede el modo de dispersión predecir la conectividad genética en especies de plantas ribereñas? *Front Plant Sci* 12: 626405.
- Nelson BW, Ferreira CAC, Silva MF da, y Kawasaki ML. 1990. Centros de endemismo, refugios y densidad de colecciones botánicas en la Amazonia brasileña. *Nature* 345: 714-6.
- Oberdorff T, Dias MS, Jézéquel C, *et al.* 2019. Gradientes inesperados de diversidad de peces en la cuenca amazónica. *Sci Adv* 5.
- Odling-Smee FJ, Laland KN, y Feldman MW. 2013. Construcción de nichos: el proceso olvidado en la evolución (MPB-37). Princeton university press.
- Oliveros CH, Field DJ, Ksepka DT, *et al.* 2019. La historia de la Tierra y la superradiación de los paseriformes. *Proc Natl Acad Sci* 116: 7916-25.
- Orme AR. 2007. Tectonismo, cambio climático y paisaje. *Phys Geogr South Am*: 23-44.
- Padilla-González GF, Diazgranados M, y Costa FB Da. 2017. La biogeografía dio forma al metaboloma del género Espeletia: Una perspectiva fitoquímica sobre una radiación adaptativa andina. *Sci Rep* 7: 1-11.
- Palin OF, Eggleton P, Malhi Y, *et al.* 2011. Diversidad de termitas a lo largo de un gradiente de elevación Amazonia-Andes, Perú. *Biotropica* 43: 100-7.
- Paolillo A y Linares OJ. 2007. Nuevos cocodrilos sebecosuchia del Cenozoico suramericano (Mesosuchia: crocodilia). *Paleobiol Neotrop* 3: 1-25.

- Papadopoulou A y Knowles LL. 2016. Hacia un cambio de paradigma en filogeografía comparada impulsado por hipótesis basadas en rasgos. *Proc Natl Acad Sci* 113: 8018-24.
- Parolin P, Wittmann F, Ferreira L V, *et al.* 2013. Dispersión de frutos y semillas en los árboles de las llanuras aluviales amazónicas: una revisión. *Ecotropica* 19: 15-32.
- Parra G De La, Jaramillo C, y Dilcher D. 2008. Cambios paleoecológicos de plantas productoras de esporas a lo largo del límite Cretácico-Paleoceno en Colombia. En: *Palynology*. Amer Assoc Stratigraphic Palynologists Foundation c/o vaughn m Bryant, Jr, palnology laboratory.
- Paz A, Ibáñez R, Lips KR, y Crawford AJ. 2015. Probando el papel de la ecología y la historia de vida en la estructuración de la variación genética en un paisaje: Un enfoque filogeográfico basado en rasgos. *Mol Ecol* 24: 3723-37.
- Pérez-Escobar OA, Gottschling M, Chomicki G, *et al.* 2017. La formación de montañas andinas no impidió la dispersión de orquídeas epífitas de tierras bajas en el Neotrópico. *Sci Rep* 7: 1-10.
- Perrigo A, Hoorn C, y Antonelli A. 2020. Por qué las montañas son importantes para la biodiversidad. *J Biogeogr* 47: 315-25.
- Philippe G y Angenot L. 2005. Desarrollos recientes en el campo de los venenos para flechas y dardos. *J Ethnopharmacol* 100: 85-91.
- Pinna M, Zuanon J, Rapp Py-Daniel L, y Petry P. 2018. Una nueva familia de peces neotropicales de agua dulce del hábitat fosorial profundo de la Amazonía, con una reevaluación de la filogenia caraciforme morfológica (Teleostei: Ostariifis). *Zool J Linn Soc* 182: 76-106.
- Plotkin MJ. 1988. Las perspectivas de nuevos productos agrícolas e industriales de los trópicos. National Academy Press, Washington, DC.
- Polato NR, Gill BA, Shah AA, *et al.* 2018. La estrecha tolerancia térmica y la baja dispersión impulsan una mayor especiación en las montañas tropicales. *Proc Natl Acad Sci* 115: 12471-6.
- Pouchon C, Fernández A, Nassar JM, *et al.* 2018. Análisis filogenómico de la radiación adaptativa explosiva del complejo Espeletia(Asteraceae) en los Andes tropicales. *Syst Biol* 67: 1041-60.
- Poulsen CJ, Ehlers TA, e Insel N. 2010. Inicio de la lluvia convectiva durante el ascenso gradual del Mioceno tardío de los Andes centrales. *Science* 328: 490-3.
- PPBio. 2005. Programa de pesquisa em biodiversidade <https://ppbio.inpa.gov.br/en/home>.
- Prado JL, Martínez-Maza C, y Alberdi MT. 2015. Extinción de megafauna en América del Sur: Una nueva cronología para la pampa argentina. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 425: 41-9.
- Prestes-Carneiro G, Béarez P, Bailon S, *et al.* 2016. Pesca de subsistencia en Hatahara (750–1230 CE), un pueblo precolombino de la Amazonía central. *J Archaeol Sci Reports* 8: 454-62.
- Puckett DO. 2018. Un estudio de la diversidad fúngica asociada a las hormigas en las bromelias del dosel de la Amazonía ecuatoriana.
- Pupim FN, Sawakuchi AO, Almeida RP de, *et al.* 2019. La cronología de la formación de Terra Firme en las tierras bajas amazónicas revela un paisaje Cuaternario dinámico. *Quat Sci Rev* 210: 154–63.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlshaw G, y Mace GM. 2000. Predicción del riesgo de extinción en especies en declive. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci* 267: 1947-52.
- Quintero I y Jetz W. 2018. Diversidad altitudinal global y diversificación de aves. *Nature* 555: 246-50.
- Rahbek C, Borregaard MK, Antonelli A, *et al.* 2019. Construyendo la biodiversidad de las montañas: Procesos geológicos y evolutivos. *Science* 365: 1114-9.
- RAISG. 2020. Red Amazónica de Información Socioambiental Georreferenciada <https://www.amazoniasocioambiental.org/es/>. Visto
- Rangel TF, Edwards NR, Holden PB, *et al.* 2018. Modelización de la ecología y evolución de la biodiversidad: Cunas biogeográficas, museos y tumbas. *Science* 361.
- Räsänen M, Neller R, Salo J, y Jungner H. 1992. Sistemas de deposición fluvial recientes y antiguos en la cuenca del antepaís amazónico, Perú. *Geol Mag* 129: 293-306.
- Räsänen ME, Salo JS, Jungner H, y Pittman LR. 1990. Evolución del relieve de las tierras bajas amazónicas occidentales: impacto de la dinámica del antepaís andino. *Terra Nov* 2: 320-32.
- Raup DM. 1986. La extinción biológica en la historia de la tierra. *Science* 231: 1528-33.
- Raven PH, Gereau RE, Phillipson PB, *et al.* 2020. La distribución de la riqueza de la biodiversidad en los trópicos. *Sci Adv* 6: eabc6228.
- Reis A, Magne K, Massot S, *et al.* 2019. Alcaloides de Amaryllidaceae: identificación y caracterización parcial de la producción montañina en la planta *Rhodophiala bifida*. *Sci Rep* 9: 1-11.
- Reis RE, Albert JS, Dario F Di, *et al.* 2016. Biodiversidad y conservación de peces en América del Sur. *J Fish Biol* 89: 12-47.
- Réjaud A, Rodrigues MT, Crawford AJ, *et al.* 2020. La biogeografía histórica identifica un posible papel de los humedales del Mioceno en la diversificación de las ranas cohete amazónicas (Aromobatidae: Allobates). *J Biogeogr* 47: 2472-82.
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, *et al.* 2012. Un modelo paleobiogeográfico para la diversificación biótica dentro de la Amazonía durante los últimos tres millones de años. *Proc R Soc B Biol Sci* 279: 681-9.
- Ribas CC, Moyle RG, Miyaki CY, y Cracraft J. 2007. La formación de biotas montañas: vinculando la tectónica andina y las oscilaciones climáticas con regímenes independientes de diversificación en loros Pionus. *Proc R Soc B Biol Sci* 274: 2399-408.

- Richardson JE, Pennington RT, Pennington TD, y Hollingsworth PM. 2001. Rápida diversificación de un género rico en especies de árboles de la selva tropical neotropical. *Science* 293: 2242-5.
- Richey JE, Nobre C, y Deser C. 1989. Descarga del río Amazonas y variabilidad climática: 1903 a 1985. *Science* 246: 101-3.
- Ricklefs RE y Schluter D. 1993. Diversidad de especies en comunidades ecológicas: Perspectivas Históricas y Geográficas. University of Chicago Press Chicago.
- Riff D, R. Romano PS, Oliveira GR, y Aguilera OA. 2010. Fauna de cocodrilos y tortugas neógenas en el norte de América del Sur. En: Hoorn C, Wesselingh FP, eds. *Amazonía, Paisaje y Evolución de las Especies: Una mirada al pasado*. Nueva York: Blackwell Publishing, 259–280. ISBN: 978-1-4051-8113-6.
- Ritter CD, Dunthorn M, Anslan S, *et al.* 2020. Avances en las evaluaciones de la biodiversidad con ADN ambiental: Las tecnologías de lectura prolongada ayudan a revelar los impulsores de la diversidad de hongos amazónicos. *Ecol Evol* 10: 7509-24.
- Roberts M. 1839. Bosquejos de las producciones animales y vegetales de América. Londres,; J.W. Parker,.
- Rohrman A, Sachse D, Mulch A, *et al.* 2016. El levantamiento orográfico del Mioceno fuerza un cambio hidrológico rápido en los Andes centrales del sur. *Sci Rep* 6: 1-7.
- Roncal J, Kahn F, Millan B, *et al.* 2013. Colonización cenozoica y patrones de diversificación de palmeras tropicales americanas: evidencia de *Astrocaryum* (Arecaceae). *Bot J Linn Soc* 171: 120-39.
- Roosevelt AC. 2013. La Amazonía y el Antropoceno: 13.000 años de influencia humana en una selva tropical. *Anthropocene* 4: 69-87.
- Rosser N, Shirai LT, Dasmahapatra KK, *et al.* 2021. El río Amazonas es una zona de la sutura para un grupo polifilético de mariposas heliconiinas co-miméticas. *Ecography (Cop)* 44: 177-87.
- Rowe N y Speck T. 2005. Formas de crecimiento de las plantas: una perspectiva ecológica y evolutiva. *New Phytol* 166: 61-72.
- Roxo FF, Albert JS, Silva GSC, *et al.* 2014. Filogenia molecular e historia biogeográfica de las subfamilias de bagres acorazados neotropicales Hypoptopomatinae, Neoplecostominae y Otothyrinae (Siluriformes: Loricariidae). *PLoS One* 9: e105564.
- Rull V. 2008. El momento de la especiación y la biodiversidad neotropical: el debate Terciario-Cuaternario a la luz de la evidencia filogenética molecular. *Mol Ecol* 17: 2722-9.
- Rull V. 2011. Orígenes de la Biodiversidad. *Science* 331: 398-9.
- Rull V. 2020. Diversificación Neotropical: Resumen histórico y conocimientos conceptuales BT - Diversificación neotropical: Patrones y Procesos. En: Rull V, Carnaval AC (Eds). *Cham: Springer International Publishing*.
- Rull V. 2020. Diversificación neotropical: panorama histórico y puntos de vista conceptuales. *Neotrop Diversif patterns Process*: 13-49.
- Ruokolainen K, Tuomisto H, Vormisto J, y Pitman N. 2002. Dos sesgos en la estimación de los tamaños de rango de las especies de plantas amazónicas. *J Trop Ecol* 18: 935-42.
- Sakschewski B, Bloh W Von, Boit A, *et al.* 2016. La resiliencia de los bosques amazónicos surge de la diversidad de rasgos de las plantas. *Nat Clim Chang* 6: 1032-6.
- Salas-Gismondi R, Flynn JJ, Baby P, *et al.* 2015. Una comunidad hiperdiversa de cocodrilidos del Mioceno revela dinámicas tróficas peculiares en mega-humedales proto-amazónicos. *Proc R Soc B Biol Sci* 282: 20142490.
- Salgado-Maldonado G, Novelo-Turcotte MT, Caspeta-Mandujano JM, *et al.* 2016. Especificidad del huésped y estructura de comunidades de peces parásitos helmintos en un río Neotropical en México. *Parasite* 23.
- Sanchez-Villagra MR, Aguilera O, y Carlini A. 2010. Urumaco y la paleontología venezolana. *El Registro Fósil del Neotrópico Norte*. Bloomington e Indianápolis, EE. UU.: Indiana University Press.
- Santos CD, Sarmiento H, Miranda FP de, *et al.* 2019. Descubriendo la maquinaria genética del microbioma del río Amazonas para degradar la materia orgánica de la selva tropical. *bioRxiv*: 585562.
- Santos M da CF, Ruffino ML, y Farias IP. 2007. Altos niveles de variabilidad genética y panmixia del Tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) en el cauce principal del río Amazonas. *J Fish Biol* 71: 33-44.
- Santos-Júnior CD, Kishi LT, Toyama D, *et al.* 2017. Secuenciación del metagenoma de microbiota procariótica recolectada de ríos en la cuenca alta de la Amazonía. *Genome Announc* 5.
- Saporito RA, Spande TF, Garraffo HM, y Donnelly MA. 2009. Alcaloides de artrópodos en ranas venenosas: una revisión de la hipótesis dietética. *Heterocycles* 79: 277-97.
- Saporito RA, Donnelly MA, Spande TF, Garraffo HM. 2011. Una revisión de la ecología química en ranas venenosas. *Chemoecol* 21: 1-10.
- Sato H, Kelley DI, Mayor SJ, Calvo MM, Cowling SA, Prentice IC. 2021. Corredores secos abiertos por fuego y bajo CO2 en selva amazónica durante el Último Máximo Glacial. *Nature Geoscience* 14: 578-585.
- Scheyer TM, Aguilera OA, Delfino M, *et al.* 2013. Pico de diversidad de cocodrilidos y extinción a finales del Cenozoico del norte del Neotrópico. *Nat Commun* 4: 1907.
- Schultz ED, Burney CW, Brumfield RT, *et al.* 2017. Sistemática y biogeografía del complejo *Automolus infuscatus* (Aves; Furnariidae): La diversidad críptica revela a la Amazonía occidental como el origen de una radiación transcontinental. *Mol Phylogenet Evol* 107: 503-15.
- Schultz ED, Pérez-Emán J, Aleixo A, *et al.* 2019. Historia de la diversificación en el complejo *Dendrocincla fuliginosa* (Aves:

- Dendrocolaptidae): conocimientos de un amplio muestreo geográfico. *Mol Phylogenet Evol* 140: 106581.
- Seraphim N, Kaminski LA, Devries PJ, *et al.* 2018. Filogenia molecular y sistemática superior de las mariposas metalmark (Lepidoptera: Riodinidae). *Syst Entomol* 43: 407-25.
- Shah AA, Gill BA, Encalada AC, *et al.* 2017. La variabilidad climática predice los límites térmicos de los insectos acuáticos a lo largo de la elevación y la latitud. *Funct Ecol* 31: 2118-27.
- Shahabuddin G y Ponte CA. 2005. Especies de mariposas frugívoras en fragmentos de bosques tropicales: correlatos de vulnerabilidad a la extinción. *Biodivers & Conserv* 14: 1137-52.
- Shepard GH y Ramirez H. 2011. "Hecho en Brasil": Dispersión humana de la Nuez del Brasil (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) en la antigua Amazonia. *Econ Bot* 65: 44-65.
- Silva JMC Da, Rylands AB, y Fonseca GAB Da. 2005. El destino de las Áreas de Endemismo Amazónico. *Conserv Biol* 19: 689-94.
- Silva SM, Peterson AT, Carneiro L, *et al.* 2019. Un gradiente de humedad continental dinámico impulsó la diversificación de las aves amazónicas. *Sci Adv* 5: eaat5752.
- Sleen P van der y Albert JS. 2017. Guía de campo de los peces de la Amazonía, Orinoco y las Guyanas. Princeton University Press.
- Sobral-Souza T, Lima-Ribeiro MS, y Solferini VN. 2015. Biogeografía de las selvas tropicales neotropicales: Conexiones pasadas entre la Amazonía y la Mata Atlántica detectadas por modelado de nichos ecológicos. *Evol Ecol* 29: 643-55.
- Sombroek W. 2000. Formas de relieve y suelos amazónicos en relación con la diversidad biológica. *Acta Amaz* 30: 81.
- Soulé ME. 1985. ¿Qué es la biología de la conservación? *Bioscience* 35: 727-34.
- Souza-Filho JP, Souza RG, Hsiou AS, *et al.* 2018. Una nueva especie de caimán (Crocodylia, Alligatoroidea) de la Formación Solimões de Brasil y la filogenia de Caimaninae. *J Vertebr Paleontol* 38: e1528450.
- Stebbins GL. 1974. Plantas de flores: Evolución por encima del nivel de especie (Harvard University Press, Ed). Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.
- Stehli FG y Webb SD. 1985. El gran intercambio biótico americano. Springer Science & Business Media.
- Stenseth NC. 1984. El trópico: ¿Cuna o Museo? *Oikos* 43: 417-20.
- Stork NE. 2018. ¿Cuántas especies de insectos y otros artrópodos terrestres hay en la Tierra? *Annu Rev Entomol* 63: 31-45.
- Stouffer PC, Jirinec V, Rutt CL, *et al.* 2021. Cambio a largo plazo en la avifauna de la selva amazónica no perturbada: las aves que se alimentan en el suelo desaparecen y la línea de base cambia (J Lawler, Ed). *Ecol Lett* 24: 186-95.
- Tedesco PA, Beauchard O, Bigorne R, *et al.* 2017. Una base de datos global sobre la ocurrencia de especies de peces de agua dulce en cuencas de drenaje. *Sci Data* 4: 170141.
- Terborgh J y Andresen E. 1998. La composición de los bosques amazónicos: Patrones a escala local y regional. *J Trop Ecol*: 645-64.
- Ter-Steege H, Pitman NCA, Phillips OL, *et al.* 2006. Patrones a escala continental de la composición y función de los árboles del dosel en la Amazonia. *Nature* 443: 444-7.
- Ter-Steege H, Prado PI, Lima RAF de, *et al.* 2020. Estimaciones de riqueza corregidas por sesgo para la flora arbórea amazónica. *Sci Rep* 10: 10130.
- Testo WL, Sessa E, y Barrington DS. 2019. El ascenso de los Andes promovió una rápida diversificación en el Neotropical Phlegmariurus (*Lycopodiaceae*). *New Phytol* 222: 604-13.
- Thatcher VE. 2006. Parásitos de peces amazónicos. Pensoft Publishers.
- Thode VA, Sanmartín I, y Lohmann LG. 2019. Patrones contrastantes de diversificación entre los clados de lianas neotropicales (*Amphilophium*, *Bignoniaceae*) de la selva amazónica y atlántica inferidos a partir de datos genómicos de plástidos. *Mol Phylogenet Evol* 133: 92-106.
- Thom G y Aleixo A. 2015. Especiación críptica en el hormiguero de hombros blancos (*Thamnophilus aethiops*, Aves--Thamnophilidae): La historia de una radiación transcontinental a través de los ríos en las tierras bajas de la Amazonía y el noreste del Bosque Atlántico. *Mol Phylogenet Evol* 82: 95-110.
- Thom G, Amaral FR Do, Hickerson MJ, *et al.* 2018. La estructura fenotípica y genética respalda el flujo de genes que genera discordancias en el árbol de genes en una especie endémica de la llanura aluvial amazónica (A Leache, Ed). *Syst Biol* 67: 700-18.
- Thom G, Xue AT, Sawakuchi AO, *et al.* 2020. Los cambios climáticos cuaternarios como impulsores de la especiación en las llanuras aluviales de la Amazonía. *Sci Adv* 6: eaax4718.
- Tokuyama T y Daly JW. 1983. Alcaloides esteroideos (batracotoxinas y 4β-hidroxi-batracotoxinas), "alcaloides de indol" (calicantina y quimonantina) y una piperidinildipiridina. *Tetrahedron* 39: 41-7.
- Tuomisto H, Doninck J Van, Ruokolainen K, *et al.* 2019. Descubriendo gradientes florísticos y geoecológicos en la Amazonía. *J Biogeogr* 46: 1734-48.
- Tuomisto H, Zuquim G, y Cárdenas G. 2014. Riqueza y diversidad de especies a lo largo de gradientes edáficos y climáticos en la Amazonía. *Ecography (Cop)* 37: 1034-46.
- Ulloa Ulloa C y Neill DA. 2006. *Phaiantha shuariorum* (Melastomataceae), una especie nueva de la Cordillera del Cóndor, Ecuador, disyunta de un género guayanés. *Novon A J Bot Nomencl* 16: 281-5.
- Urban MA, Nelson DM, Jiménez-Moreno G, *et al.* 2010. Evidencia isotópica de pastos C4 en el suroeste de Europa durante el Oligoceno temprano--Mioceno medio. *Geology* 38: 1091-4.
- Vacher J, Chave J, Ficotola FG, *et al.* 2020. Un estudio a gran escala basado en ADN de ranas en la Amazonía sugiere una

- gran subestimación de la riqueza y el endemismo de las especies. *J Biogeogr* 47: 1781-91.
- Valen L Van. 1973. Una nueva ley evolutiva. *Evol Theory* 30: 1-30.
- Vargas OM, Ortiz EM, y Simpson BB. 2017. Señales filogenómicas conflictivas revelan un patrón de evolución reticulada en una diversificación altoandina reciente (Asteraceae: Asteareas: *Diplostephium*). *New Phytol* 214: 1736-50.
- Vasconcelos TNC, Alcantara S, Andrino CO, *et al.* 2020. La rápida diversificación a través de un mosaico de historias evolutivas caracteriza la flora endémica de las antiguas montañas neotropicales. *Proc R Soc B Biol Sci* 287: 20192933.
- Vellend M y Orrock JL. 2009. Modelos ecológicos y genéticos de diversidad: lecciones a través de disciplinas. *Theory Isl Biogeogr Revisited*, Princet Univ Press, Princeton: 439-61.
- Vianna RT y Boeger WA. 2019. Monogenoidea Neotropical. 60. Dos nuevas especies de *Gyrodactylus* (Monogenoidea: Gyrodactylidae) del bagre acorazado, *Pareiorhaphis parmuia* Pereira (Loricariidae) y del cascarrudo, *Callichthys callichthys* (Linnaeus) (Callichthyidae) de Brasil. *Zootaxa* 4551: 87.
- Vicentini A, Barber JC, Aliscioni SS, *et al.* 2008. La edad de los pastos y los grupos de origen de la fotosíntesis C4. *Glob Chang Biol* 14: 2963-77.
- Vieira R y Höfer H. 2021. Mariposas de la Amazonía <https://www.amazonian-butterflies.net>. Visto
- Voelker G, Marks BD, Kahindo C, *et al.* 2013. Barreras fluviales y biodiversidad críptica en un museo evolutivo. *Ecol Evol* 3: 536-45.
- Vogt RC y Bernhard R. 2003. Biodiversidade y biogeografía de répteis e anfíbios da Amazônia.
- Wallace AR. 1852. Sobre los monos de la Amazonía *Ann Mag Nat Hist* 14: 451-4.
- Wang X, Edwards RL, Auler AS, *et al.* 2017. Cambios hidroclimáticos en las tierras bajas de la Amazonía durante los últimos 45.000 años. *Nature* 541: 204-7.
- Watling J, Iriarte J, Mayle FE, *et al.* 2017. Impacto de los constructores de “geoglifos” precolombinos en los bosques amazónicos. *Proc Natl Acad Sci* 114: 1868-73.
- Webb SD. 1991. Ecogeografía y el gran intercambio americano. *Paleobiology*: 266-80.
- Weldon PJ, Kramer M, Gordon S, *et al.* 2006. Una pumiliotoxina común de las ranas venenosas exhibe toxicidad enantioselectiva contra los mosquitos. *Proc Natl Acad Sci* 103: 17818-17821.
- Wesselingh FP y Ramos M-IF. 2010. Faunas de invertebrados acuáticos amazónicos (Mollusca, Ostracoda) y su desarrollo en los últimos 30 millones de años. En: *Amazonía: Paisaje y Evolución de las Especies*. Oxford, Reino Unido: Wiley-Blackwell Publishing Ltd.
- Wesselingh FP y Salo JA. 2006. Una perspectiva miocena sobre la evolución de la biota amazónica. *Scr Geol* 133: 439-58.
- Wilkinson MJ, Marshall LG, Lundberg JG, y Kreslavsky MH. 2010. Ambientes de megaabánicos en el norte de América del Sur y su impacto en los ecosistemas acuáticos de la Amazonía del Neógeno. *Amaz Landsc species Evol a look into past*: 162-84.
- Winemiller KO y Jepsen DB. 1998. Efectos de la estacionalidad y el movimiento de los peces en las redes alimentarias de los ríos tropicales. *J Fish Biol* 53: 267-96.
- Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, *et al.* 2016. Equilibrio de la energía hidroeléctrica y la biodiversidad en la Amazonía, el Congo y el Mekong. *Science* 351: 128-9.
- Wing SL, Herrera F, Jaramillo CA, *et al.* 2009. Los fósiles del Paleoceno tardío de la Formación Cerrejón, Colombia, son el registro más antiguo de selva tropical neotropical. *Proc Natl Acad Sci* 106: 18627-32.
- Wittmann F, Householder E, Piedade MTF, *et al.* 2013. Especificidad del hábitat, endemismo y distribución neotropical de los árboles de las llanuras aluviales de aguas bravas amazónicas. *Ecography (Cop)* 36: 690-707.
- WWF. 2016. *Planeta vivo: Informe 2016: Riesgo y resiliencia en una nueva era*. Gland, Suiza.



## **Capítulo 3**

### Diversidad Biológica y Redes Ecológicas en la Amazonía



Dentro da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Vitória de Souza 2018 (Foto: Lilo Claretto/Amazônia Real)

## ÍNDICE

<b>RESUMEN GRÁFICO .....</b>	<b>3.2</b>
<b>MENSAJES CLAVE .....</b>	<b>3.3</b>
<b>RESUMEN .....</b>	<b>3.3</b>
<b>3.1 ¿POR QUÉ LA AMAZONÍA ES TAN RICA EN ESPECIES Y ECOSISTEMAS? .....</b>	<b>3.4</b>
<b>3.2 PATRONES DE DIVERSIDAD BIOLÓGICA DE GRUPOS TAXONÓMICOS SELECCIONADOS .....</b>	<b>3.6</b>
3.2.1 PLANTAS VASCULARES.....	3.6
3.2.2 HONGOS, ALGAS Y PLANTAS NO VASCULARES.....	3.11
3.2.3 DIVERSIDAD DE INSECTOS .....	3.11
3.2.4 DIVERSIDAD DE PECES.....	3.13
.....	3.16
3.2.5 DIVERSIDAD DE ANFIBIOS.....	3.17
3.2.6 DIVERSIDAD DE REPTILES.....	3.20
3.2.7 DIVERSIDAD DE AVES .....	3.21
3.2.8 DIVERSIDAD DE MAMÍFEROS .....	3.22
3.2.9 DIVERSIDAD DE PARÁSITOS Y PATÓGENOS (Y SUS INTERACCIONES CON HUÉSPEDES MAMÍFEROS).....	3.25
<b>3.3 PROCESOS Y ADAPTACIONES ECOLÓGICAS SOBRESALIENTES EN ECOSISTEMAS TERRESTRES Y ACUÁTICOS .....</b>	<b>3.26</b>
3.3.1 INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL.....	3.26
3.3.2 PULSOS DE INUNDACIÓN Y FLUJO DE NUTRIENTES.....	3.27
3.3.3 MIGRACIONES DE PECES.....	3.28
3.3.4 VARIACIÓN AMBIENTAL Y ADAPTACIÓN DE LOS ORGANISMOS .....	3.30
<b>3.4 PLASTICIDAD GENÉTICA Y DIVERSIDAD MOLECULAR .....</b>	<b>3.30</b>
<b>3.5 DIVERSIDAD FUNCIONAL .....</b>	<b>3.31</b>
<b>3.6 CONOCIMIENTO INCOMPLETO SOBRE LA BIODIVERSIDAD .....</b>	<b>3.35</b>
<b>3.7 CONCLUSIONES .....</b>	<b>3.37</b>
<b>3.8 RECOMENDACIONES .....</b>	<b>3.44</b>
<b>3.9 REFERENCIAS .....</b>	<b>3.45</b>

Resumen Gráfico



**Figura 3.A** La Amazonía es el área con mayor biodiversidad para la mayoría de los grupos taxonómicos. Las fotografías muestran especies y ecosistemas icónicos a lo largo del gradiente altitudinal de la región, al igual que las interacciones de especies seleccionadas. Ilustración de fondo por ekolara. Fotografías de Esteban Suárez, Galo Zapata-Ríos, Fernando Trujillo, Robert Schlappal/© Superbass / CC-BY-SA-3.0 (vía Wikimedia Commons).

## Diversidad Biológica y Redes Ecológicas en la Amazonía

*Galo Zapata-Ríos<sup>a</sup>, Cecilia S. Andreazzi<sup>b</sup>, Ana Carolina Carnaval<sup>c</sup>, Carolina Rodrigues da Costa Doria<sup>d</sup>, Fabrice Duponchelle<sup>e</sup>, Alexander Flecker<sup>f</sup>, Juan M. Guayasamín<sup>g</sup>, Sebastian Heilpern<sup>h</sup>, Clinton N. Jenkins<sup>i</sup>, Carla Maldonado<sup>j</sup>, Diego Meneghelli<sup>k</sup>, Guido Miranda<sup>l</sup>, Mónica Moraes R.<sup>j</sup>, Miles Silman<sup>m</sup>, Maria Aurea Pinheiro de Almeida Silveira<sup>d</sup>, Gabriella Tabet<sup>b</sup>, Fernando Trujillo<sup>n</sup>, Carmen Ulloa Ulloa<sup>o</sup>, Julia Arieira<sup>p,q</sup>*

### Mensajes clave

- La cuenca amazónica es una de las áreas con mayor biodiversidad del mundo para la mayoría de los grupos taxonómicos. La diversidad varía geográficamente, siendo algunos grupos más diversos en las tierras bajas amazónicas, mientras que otros prosperan en los Andes.
- Las evaluaciones actuales subestiman la verdadera riqueza de especies de la Amazonía, en parte debido a la dificultad de muestreo en esta vasta región. La Amazonía exhibe una tasa increíblemente alta de descubrimiento de nuevas especies (una cada dos días) y, al ritmo actual, tomará varios cientos de años compilar una lista completa de plantas y animales (sin mencionar su distribución geográfica, historia natural y estado de conservación). Además, algunos grupos, como hongos, algas, líquenes y bacterias han sido estudiados poco.
- Las interacciones planta-animal son un proceso ecológico muy importante en los bosques amazónicos, sin las cuales estos bosques dejarían de existir. Tales interacciones han llevado a la evolución de una gran diversidad de especies. Estas redes de mutualistas y consumidores determinan todos los aspectos de los bosques amazónicos y son responsables de su composición, regulación de especies, recuperación de áreas perturbadas y generación de la biodiversidad que comprende el bosque, los ríos y otros ecosistemas.

### Resumen

Los científicos no han podido estimar el número de especies en la Amazonía, al orden de magnitud más

<sup>a</sup> Wildlife Conservation Society Ecuador Program, Mariana de Jesús E7-248 y La Pradera, Quito, Ecuador, gzapata@wcs.org

<sup>b</sup> Instituto Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Av. Brasil 4365, Manguinhos, Rio de Janeiro RJ 21040-900, Brazil

<sup>c</sup> City College of New York, 160 Convent Ave, New York, NY 10031, EE. UU.

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

<sup>e</sup> Institut de Recherche pour le Développement, 44 bd de Dunkerque, Immeuble Le Sextant CS 90009, F-13572 Marseille cedex 02, France

<sup>f</sup> Universidad de Cornell, E145 Corson Hall, Ithaca, Nueva York 14853, EE. UU.

<sup>g</sup> Universidad San Francisco de Quito (USFQ), Instituto Biósfera-USFQ, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales COCIBA, Laboratorio de Biología Evolutiva, campus Cumbayá, Diego de Robles s/n, Quito 170901, Quito, Ecuador.

<sup>h</sup> Universidad de Columbia, 535 W 116th St, Nueva York NY 10027, EE. UU.

<sup>i</sup> Universidad Internacional de Florida, 11200 SW 8th Street, Miami FL 33199, EE. UU.

<sup>j</sup> Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Av. Villazón N° 1995, Plaza del Bicentenario, Zona Central, La Paz, Bolivia

<sup>k</sup> Grupo de Estudos da Biodiversidade da Amazônia Sul-Occidental, Universidade Federal de Rondônia (UNIR), BR 364, Km 9.5, CEP 76801-059 Porto Velho RO, Brazil

<sup>l</sup> Wildlife Conservation Society, Programa Bolivia, C. Gabino Villanueva N° 340, Calacoto, La Paz, Bolivia

<sup>m</sup> Universidad de Wake Forest, 1834 Wake Forest Road, Winston-Salem, NC 27109, EE. UU.

<sup>n</sup> Fundación Omacha, Carrera 20 N° 133 – 32, barrio La Calleja, Bogotá DC, Colombia

<sup>o</sup> Jardín Botánico de Missouri, 4344 Shaw Blvd, St. Louis MO 63110, EE. UU.

<sup>p</sup> Universidade Federal do Espírito Santo, Instituto de Estudos Climáticos, Av. Fernando Ferrari, 514, Goiabeiras, Vitória, ES, Brazil

<sup>q</sup> Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Áreas Úmidas (INAU), Universidade Federal de Mato Grosso, R. Quarenta e Nove, 2367, Boa Esperança, Cuiabá, MT, Brazil

cercano. Aunque la Amazonía incluye uno de los bosques más grandes del mundo, también es uno de los menos conocidos biológicamente. Documentar su biodiversidad es un desafío debido a su inmenso tamaño, heterogeneidad y acceso limitado. Con base en el conocimiento actual, la Amazonía exhibe la mayor densidad de especies, así como el mayor número de especies amenazadas (muchas de ellas endémicas) de plantas vasculares y no vasculares, peces, anfibios, aves y mamíferos. Todavía falta un conocimiento más profundo de los patrones de la biodiversidad, y el recambio espacial de los ensamblajes de especies a diferentes escalas aún no se comprende bien. En la Amazonía también podemos encontrar algunos ejemplos destacados del comportamiento animal. Por ejemplo, muchos peces migran largas distancias, y algunos de ellos realizan las migraciones de agua dulce más largas conocidas en el mundo, viajando a lo largo de la cuenca amazónica en una migración de ida y vuelta de ~12,000 km. También es importante considerar que las interacciones planta-animal y las interacciones tróficas son procesos ecológicos centrales en los bosques amazónicos. Las interrupciones de estas interacciones pueden alterar la composición de la comunidad biológica a largo plazo. La diversidad funcional, incluyendo la variación intraespecífica e interespecífica, ha atraído recientemente la atención de los científicos y es evidente que contribuye a la resiliencia de las comunidades y los ecosistemas ante las perturbaciones, incluyendo el cambio climático. Todavía queda mucho por aprender sobre la biodiversidad amazónica, los ensamblajes de especies y las interacciones ecológicas. Hay sesgos espaciales y taxonómicos en los datos (incluyendo muchos lugares inexplorados y grupos taxonómicos menos conocidos), que afectan nuestra comprensión de los patrones de biodiversidad en la Amazonía. Este capítulo destaca la necesidad de tener más investigación básica y aplicada para mejorar nuestro conocimiento de los patrones de biodiversidad en toda la región. Esta información es fundamental para comprender los impactos de las actividades humanas e informar las acciones de conservación y restauración.

*Palabras clave: Biodiversidad, riqueza de especies, endemismo, fauna, flora, interacciones planta-animal, migración, diversidad filogenética, diversidad funcional.*

#### **3.1 ¿Por qué la Amazonía es tan rica en especies y ecosistemas?**

La Amazonía es el área biológicamente más diversa del planeta. Abarcando aproximadamente 5.800.000 km<sup>2</sup>, la biodiversidad en la provincia biogeográfica amazónica es inconmensurable. Más de una décima parte de las especies del mundo se encuentran en esta región (Mittermeier *et al.* 2002). Las evaluaciones de la riqueza de especies indican cerca de 50.000 plantas vasculares, al menos 2.406 peces, 427 anfibios, 371 reptiles, 1.300 aves y 425 mamíferos en la selva amazónica (Mittermeier *et al.*, 2003, Hubell *et al.* 2008, Jézéquel *et al.* 2020). Estas cifras son una gran subestimación de los números reales, y para algunos grupos están sesgadas hacia la Amazonía brasileña<sup>i</sup>. Además, estas cifras resaltan la necesidad de una mayor investigación básica

sobre los patrones de biodiversidad en toda la región (ver el Cuadro 3.2 para obtener estimaciones de los números de riqueza de especies que incluyen la sección andina de la cuenca, según los registros de Global Biodiversity Information Facility, GBIF). El endemismo también es alto en la cuenca amazónica. Por ejemplo, en las tierras bajas amazónicas, aproximadamente el 40% de los mamíferos, el 70% de los reptiles y el 86% de los anfibios no se encuentran en otros lugares (Mittermeier *et al.* 2003). Los ecosistemas amazónicos van desde bosques y sabanas hasta humedales (ver el Capítulo 4).

Los tres tipos principales de agua (aguas blancas, negras y claras) difieren en su origen y composición de sedimentos y minerales, formando un mosaico único de ecosistemas de

<sup>i</sup> <http://censo.museu-goeldi.br:8080/museugoeldi-web-1.2.0>

agua dulce en toda la cuenca (ver el Capítulo 4). La diversidad de vida en la Amazonía es asombrosa, pero ¿por qué la Amazonía es tan rica en especies y ecosistemas? Muchos procesos han contribuido a generar la alta biodiversidad amazónica (ver el Capítulo 2 para diferentes modelos de diversificación). Las variables que incluyen la tectónica, el hidroclima, los factores evolutivos y ecológicos (ver el Capítulo 2), los regímenes de perturbación y el legado más reciente de un paisaje cultural (ver el Capítulo 10) se encuentran entre los procesos más importantes.

La biodiversidad se refiere al número de especies, la variedad y la variabilidad de los organismos vivos (*p. ej.*, plantas, animales, hongos, microorganismos), incluyendo los ecosistemas terrestres, subterráneos, marinos y otros ecosistemas acuáticos, y los sistemas ecológicos de los que forman parte. El concepto de biodiversidad incluye la variedad dentro de las especies (diversidad genética), entre especies y de ecosistemas (Convenio de las Naciones Unidas sobre la Diversidad Biológica<sup>ii</sup>). Los científicos aún no han estimado el número de especies que viven en la Amazonía al orden de magnitud más cercano. Los investigadores continúan descubriendo nuevas especies, incluso entre los grupos taxonómicos más conocidos, como los mamíferos y las aves (Patterson 2001, Milá *et al.* 2012, Ribas y Aleixo 2019). Para muchos taxones de invertebrados, la biodiversidad no descrita es tan predominante que los científicos han descrito solo una pequeña fracción de las especies que se encuentran en la región.

La Amazonía es un ícono mundial de la biodiversidad. El conocimiento actual sobre la distribución de especies sugiere patrones biogeográficos complejos (Ribas *et al.* 2012, Naka y Brumfield 2018, Silva *et al.* 2019, Moraes *et al.* 2020). Luego de considerar estos patrones biogeográficos y la historia geológica y climática de la región, los investigadores han propuesto varias hipótesis para explicar el origen de la alta

biodiversidad amazónica (Haffer 2008, Leite y Rogers 2013). La relación entre datos biológicos, climáticos y geológicos (Baker *et al.* 2014) es importante para dilucidar la historia ambiental, el origen y el destino de la biodiversidad amazónica. Sin embargo, los patrones biogeográficos varían considerablemente entre los grupos taxonómicos, lo que agrega complejidad al análisis de la historia ambiental y la diversificación biótica.

El establecimiento de un sistema de drenaje transcontinental durante el Mioceno (9,4 a 9,0 Ma) puede haber promovido la evolución reciente de comunidades de *terra firme* en las tierras bajas de la Amazonía occidental (Hoorn *et al.* 2010, Ribas y Aleixo 2019). En cambio, los diferentes hábitats inundados dependen de los ambientes asociados a la dinámica fluvial y al ciclo de inundaciones (pulso de inundación), por lo que su evolución está ligada al amplio sistema de drenaje amazónico (Toews *et al.* 2016, Moraes *et al.* 2016). La dinámica fluvial podría haber influido en la evolución y distribución reciente de especies adaptadas a ambientes inundados y posiblemente interrumpido el movimiento entre las poblaciones del este y el oeste de la Amazonía, como lo sugiere la variación fenotípica en los vertebrados y lo confirman los análisis genómicos (*p. ej.*, Leite y Rogers 2013). Además, como respuesta a cambios geológicos más amplios, la mayoría de las especies pudieron generar diferentes grados de diversidad genética intraespecífica, dependiendo de cómo respondan a los cambios físicos en sus hábitats (Ribas y Aleixo 2019). Por lo tanto, otro impulsor fundamental de la diversidad biológica regional es la heterogeneidad ambiental asociada con el levantamiento de los Andes y el pulso y la fluctuación de las inundaciones estacionales en las grandes planicies fluviales aluviales de la Amazonía, complementado por eventos climáticos macrorregionales (Junk 1997).

Este capítulo brinda una descripción general de la biodiversidad en la región amazónica, explica por

<sup>ii</sup> <https://www.cbd.int/convention/articles/?a=cbd-02>

qué esta región es tan rica en especies y ecosistemas, y describe algunos procesos ecológicos sobresalientes que hacen de la Amazonía un ícono del mundo natural. Los grupos taxonómicos terrestres y acuáticos seleccionados muestran cuánto sabemos y, lo que es más importante, cuánto aún no sabemos y tenemos aún por descubrir. La comprensión clara de los niveles de biodiversidad y sus variaciones espaciales y temporales es crucial para comprender la estabilidad futura bajo diferentes escenarios de cambio climático e informar los esfuerzos de conservación.

### 3.2 Patrones de diversidad biológica de grupos taxonómicos seleccionados

#### 3.2.1 Plantas vasculares

La transmisión oral intangible perpetuó el conocimiento tradicional, las prácticas agrícolas y los usos medicinales y culinarios de las plantas amazónicas de generación en generación. Representaciones pictóricas en artefactos (p. ej., textiles, cerámica, joyería) y restos arqueológicos que quedan por todo el territorio (ver, por ejemplo, Mesía Montenegro 2014, Zarillo *et al.* 2018) apuntan a los usos tradicionales y la domesticación de muchas plantas (Cuadro 3.1). Los primeros europeos narraron e ilustraron plantas domesticadas, como el chile, la yuca y el tabaco, así como la primera ilustración de la piña y su deliciosa descripción (Cobo 1964[1653], Fernández de Oviedo y Valdés 1526, Myers 2007, Piso y Marcgrave 1648). A pesar del largo uso tradicional de algunas de estas plantas, aún se desconocen los beneficios potenciales de la gran mayoría de las especies (Alcantara-Rodriguez 2019, Antonelli *et al.* 2019, Consejo Nacional de Investigación 1989). La corona española financió expediciones botánicas a las colonias sudamericanas en el siglo XVIII con el objetivo de descubrir y documentar plantas medicinales, como la quinina (cascarilla corteza, *Cinchona officinalis*; Ruiz 1792, Ruiz y Pavón 1801). Estas primeras expediciones, junto con las europeas posteriores, recolectaron miles de especímenes

de herbario y publicaron trabajos que sentaron las bases de la taxonomía moderna de plantas amazónicas (p. ej., Aublet 1775, Guayana Francesa; Ruiz y Pavón 1798–1802, Perú; Humboldt y Bonpland 1816–1818, norte de América del Sur; von Martius *et al.* 1840–1906, Brasil, en ese momento la primera flora completa de un país de América del Sur). En el siglo XIX se abrieron los primeros museos y herbarios asociados en las nacientes repúblicas (Museo Nacional de Río de Janeiro en 1831, Universidad Central de Quito en 1860, Museu Paraense Emílio Goeldi en 1866, Universidad de Georgetown en 1879, Jardín Botánico de Río de Janeiro en 1890), seguido por muchos otros a principios del siglo XX. Durante la segunda mitad del siglo XX, numerosas iniciativas nacionales y colaboraciones internacionales en investigación y exploración botánica dieron como resultado nuevos herbarios en museos y universidades, miles de especímenes recolectados, nuevas especies de plantas descritas para la ciencia y una variedad de publicaciones de investigaciones florísticas. En los últimos treinta años, con el avance de los recursos electrónicos (herbarios virtuales, bibliotecas digitales, bases de datos), los catálogos o las listas de control de plantas (una lista curada de nombres de especies) se convirtieron en una forma más rápida de recopilar información y se han publicado para cada país (BFG 2018, Ulloa Ulloa *et al.* 2017, Ulloa Ulloa y Jørgensen 2018, Tabla 3.1). Todavía no existe una flora moderna completa (en forma de trabajo descriptivo de revisión, con claves de identificación e ilustraciones) para ningún país de la región, pero se están realizando colaboraciones innovadoras en línea (Cuadro 3.1).

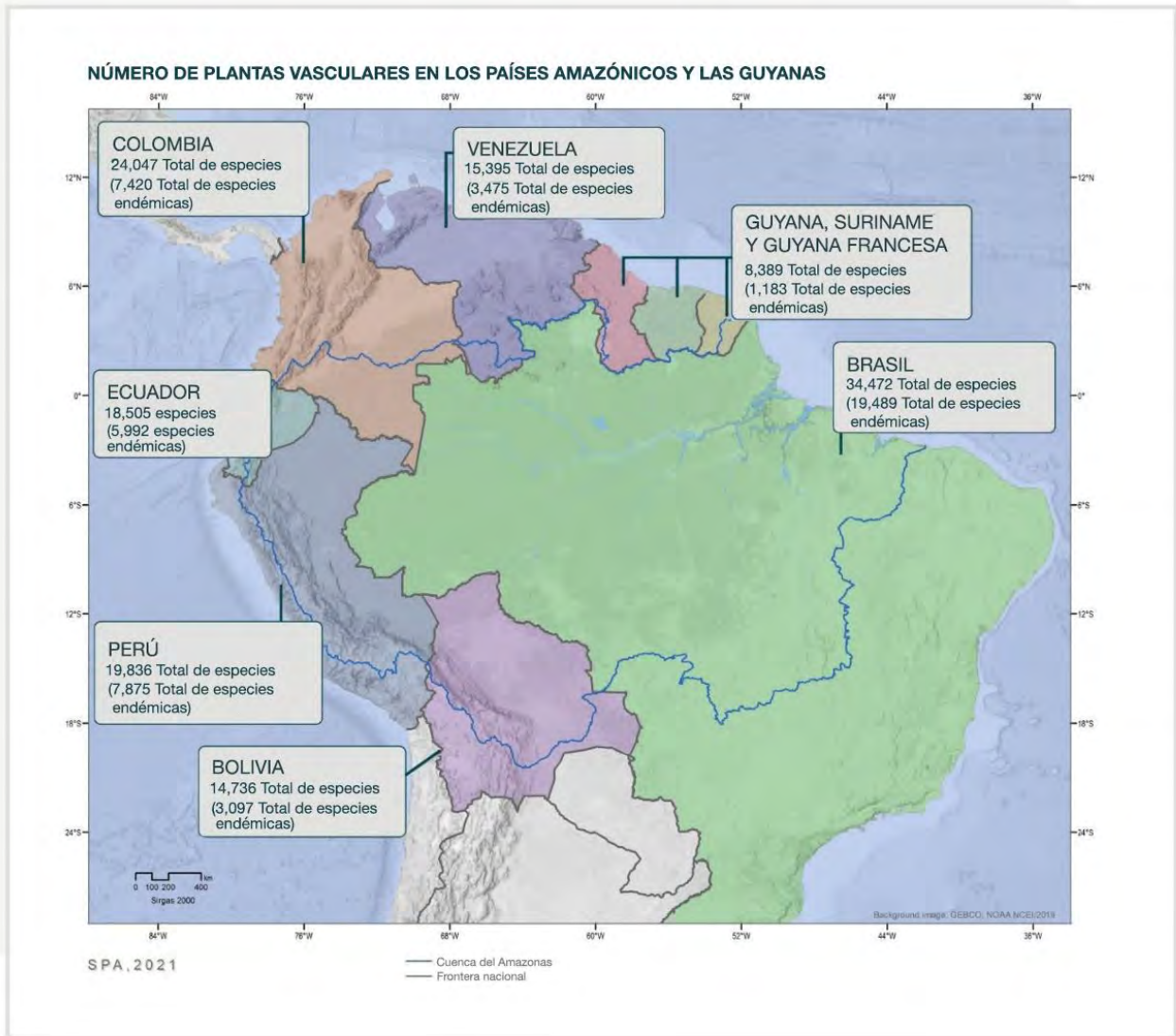
Una compilación reciente de una lista de plantas vasculares de las Américas (Ulloa Ulloa *et al.* 2017) sintetizó los notables logros de expediciones de plantas, recolectores y descriptores, floras regionales y decenas de miles de publicaciones (Givnish, 2017). Se sabe que los países amazónicos (Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Brasil, Guyana, Surinam y el departamento francés de ultramar de la Guayana

Francesa) albergan unas 79.600 especies de plantas vasculares nativas, lo que corresponde al 20% del total



**Tabla 3.1.** Diversidad de plantas vasculares nativas (todas las plantas) en países amazónicos y referencias.

<b>País/Región</b>	<b>Guayanas (Guyana, Surinam, Guayana Francesa)</b>	<b>Venezuela</b>	<b>Colombia</b>	<b>Ecuador</b>	<b>Perú</b>	<b>Bolivia</b>	<b>Brasil</b>
<b>Plantas Vasculares Totales</b> (Los números entre paréntesis son el número total de especies endémicas) <b>(Ulloa Ulloa et al. 2020)</b>	<b>8.389</b> (1.183)	<b>15.395</b> (3.475)	<b>24.047</b> (7.420)	<b>18.505</b> (5.992)	<b>19.836</b> (7.875)	<b>14.736</b> (3.097)	<b>34.472</b> (19.489)
<b>Por debajo de 1000 m, Plantas con semillas (Cardoso et al. 2017 o especificado)</b>	<b>6.890</b> [incl. Venezuela]		<b>5.835</b> (Bernal et al. 2015)	<b>3.607</b>	<b>5.401</b>	<b>3.518</b>	<b>11.846</b> (BFG 2018)
<b>Flora del país en curso</b>	<b>Flora de las Guayanas</b> (Görts-van Rijn et al. 1986-a la fecha)	<b>Flora de Venezuela</b> (Lasser et al. editores (1968-a la fecha)) <b>Flora de la Guayana Venezolana</b> (Steyermark et al. 1995–2005)	<b>Flora de Colombia</b> (1983-a la fecha)	<b>Flora de Ecuador</b> (Sparre et al. editores, 1973-a la fecha).	<b>Flora de Perú</b> (MacBride 3., 1936-a la fecha, ver Gentry, 1980)	<b>Flora de Bolivia</b> (En preparación, ver Menezes et al. 2015)	<b>Flora do Brasil 2020</b> en línea
<b>Catálogo de Plantas</b>	<b>Funk et al. (2007); Feuillet (2009)</b>	<b>Hokche et al. (2008)</b>	<b>Bernal et al. (2015)</b>	<b>Jørgensen y León-Yáñez (1999); Ulloa y Neill (2005); Neill y Ulloa Ulloa (2011)</b>	<b>Brako y Zarucchi (1993); Ulloa Ulloa et al. (2004)</b>	<b>Jørgensen et al. (2014)</b>	<b>Forzza et al. (2010); BFG (2018)</b>
<b>Endémicas de la Lista Roja</b>		<b>Huérfano et al. (2020)</b>	En curso <b>(Calderón et al. 2002-a la fecha, no exclusivo de plantas endémicas)</b>	<b>León-Yáñez et al. (2011)</b>	<b>León et al. (2006 [2007])</b>	En curso <b>(Navarro et al. 2012–a la fecha)</b>	<b>Martins et al. (2018)</b>
<b>Plantas útiles/medicinales</b> Existen numerosas publicaciones locales y regionales. Aquí solo se citan la del país		<b>Guánchez (1999)</b>	<b>Pérez Arbelaez (1956, 1990)</b>	<b>De La Torre et al. (2008); Ríos et al. (2007)</b>	<b>Brack Egg (1999), Reynel (2003)</b>		Ver <b>Dutra et al. (2016); Vieira et al. (2016); Coradin et al. (2018) Mors et al., (2000), Modolo y Foglio (2019)</b>
<b>Regional</b>	<b>Correa Q. (1989); Consejo Nacional de Investigación (1989); Estrella (1995), Villachica (1996), Tejedor Garavito et al. (2012).</b>						



**Figura 3.1** Número de plantas vasculares en países amazónicos. Para cada área se indica el número total de especies de plantas vasculares nativas y el número de especies endémicas (entre paréntesis) (Datos de Ulloa Ulloa *et al.* 2020. Ilustración de C. Ulloa Ulloa).

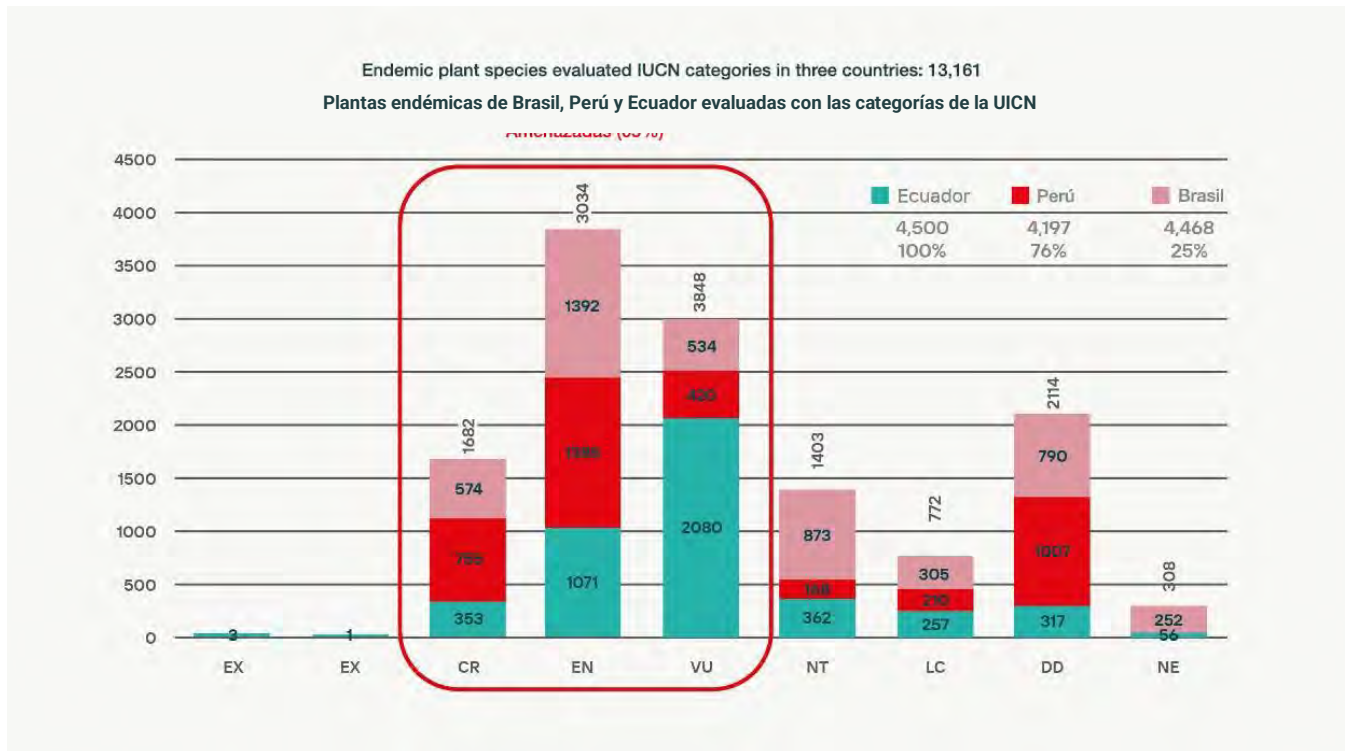
de las plantas del mundo (Ulloa Ulloa *et al.* 2017, 2020; Nic Lughadha *et al.* 2016; Tabla 3.1). Aproximadamente el 4% de las descripciones de especies de plantas fueron agregados entre 2017 y 2020, y de las 79.600 plantas vasculares conocidas actualmente, el 61% (48.531) son endémicas (Ulloa Ulloa *et al.* 2020, Tabla 3.1, Figura 3.1). No existe una lista autorizada de todas las plantas vasculares de la cuenca amazónica, pero las estimaciones de las

plantas con semillas que se encuentran por debajo de los 1000 m varían de 14.000 a 50.000 especies (Gentry *et al.* 1997, Lewinsohn y Prado 2005, Cardoso *et al.* 2017). Las estimaciones para los árboles de las tierras bajas varían entre 6.000 y 16.000 especies, incluyendo al menos 1000 árboles resistentes a las inundaciones y 388 plantas herbáceas (Junk and Piedade 1993; Cardoso *et al.* 2017; ter Steege *et al.* 2016, 2020), enfatizando

nuestro conocimiento imperfecto de la riqueza de plantas amazónicas.

Las actividades humanas pueden amenazar a muchas especies de plantas amazónicas, particularmente aquellas con rangos geográficos restringidos (Ulloa Ulloa *et al.* 2017). Se utilizaron las categorías de la Lista Roja de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, 2001) para evaluar el estado de conservación de las plantas endémicas de Ecuador (León-Yáñez *et al.* 2011), Peru (León *et al.* 2006), y Brazil (Martins *et al.* 2018). Sesenta y cinco por ciento de las especies endémicas evaluadas (8.564) están amenazadas, es decir, clasificadas como En Peligro Crítico (CR), En Peligro (EN) o Vulnerables (VU) en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN (Figura 3.2). Este porcentaje está muy por encima del riesgo mundial estimado en 47% para los países tropicales (Pitman y Jørgensen 2002).

Además, 2011 especies endémicas tenían datos insuficientes (es decir, sin suficiente información para una evaluación detallada), lo que podría subestimar el número de especies amenazadas. Las especies poco conocidas podrían extinguirse sin siquiera ser reportadas (Humphreys *et al.* 2019). Las plantas endémicas evaluadas de Ecuador, Perú y Brasil (13.165 especies) combinadas representan aproximadamente el 19% de todas las especies endémicas (ca. 67.900) de América del Sur tropical (Ulloa Ulloa *et al.* 2017) (Figura 3.2). Solo para Ecuador, el 78% de las especies de plantas endémicas están en riesgo debido a la deforestación o alteración del hábitat (León-Yáñez *et al.* 2011). Aunque las Listas Rojas y los Libros Rojos nacionales pueden estar restringidos geográficamente, brindan una descripción general de su estado y una base para las acciones de conservación (Pitman y Jørgensen 2002).



**Figura 3.2** Plantas endémicas (todas las plantas) de Brasil, Perú y Ecuador evaluadas con las categorías de estado de conservación de la UICN. El rectángulo rojo encierra las tres categorías amenazadas de la Lista Roja de la UICN. Categorías de la UICN: EX=Extinto; EW=Extinto en Estado Silvestre; CR=En Peligro Crítico; EN=En peligro de extinción; VU=Vulnerable; NT=No Amenazado; LC=Preocupación Menor; DD=Datos Insuficientes; NE=No evaluado. Número de especies de plantas endémicas evaluadas: Ecuador 4.500 (100% de endémicas, León-Yáñez *et al.* 2011), Perú 4.197 (76%, León *et al.* 2007), Brasil 4.468 (25%, Martins *et al.* 2018).

### 3.2.2 Hongos, algas y plantas no vasculares

Las plantas no vasculares (hepáticas, antocerotes, musgos), algas y hongos son los principales impulsores del ciclo de carbono y los nutrientes a gran altitud (Beringer *et al.* 2001, Lang *et al.* 2009). Biogeográficamente, la diferencia en la abundancia de plantas no vasculares en la Amazonía es menor en comparación con los bosques andinos. Al igual que las plantas vasculares, las plantas no vasculares tienen su centro de diversidad en los Andes tropicales, aunque allí la diversidad de especies aumenta con la altitud. A menudo pasados por alto en estos hábitats, la diversidad total de estos taxones suele ser subestimada (Ferris *et al.* 1996).

Hay una gran cantidad de especies de algas y, aunque las referencias bibliográficas difieren significativamente en las estimaciones del número de especies, se cree que hay entre 30.000 y 50.000 especies, de las cuales solo la mitad han sido descritas (Dos Santos 2016). La información disponible sobre algas para la Amazonía es muy escasa; ninguna investigación ha intentado caracterizar la flora de microalgas o algas subaéreas de estos bosques y examinar su biodiversidad en detalle utilizando métodos de última generación (López-Bautista *et al.* 2007). Presentar una síntesis del estado de la biodiversidad de las algas de los bosques tropicales es difícil o incluso imposible (Andersen 1992).

Los hongos, por otro lado, pertenecen a su propio reino, y son organismos diferentes a las plantas y los animales porque excretan enzimas digestivas y absorben los nutrientes digeridos externamente. Aunque los factores que determinan su diversidad siguen siendo poco explorados, las estimaciones del número de especies en el planeta varían de 500.000 a casi 10 millones. Estudios recientes han sugerido que la diversidad de hongos es mayor en las tierras bajas que en las laderas andinas (Arnold y Lutzoni 2007; Tedersoo *et al.* 2014), pero estos últimos han sido considerablemente menos estudiados (Barnes *et al.* 2016). Los líquenes están compuestos por dos organismos que viven en simbiosis: hongos y

células de algas fotosintéticas. Estos organismos son uno de los componentes más diversos de la selva amazónica (Sipman y Aptroot 2001, Lucking *et al.* 2009). Los grupos cortícolas y folícolas son mucho más diversos que las especies saxícolas (Lucking 2008). La excesiva cantidad de hojarasca en estos bosques limita la diversidad de líquenes terrestres; sin embargo, existen algunos registros de estos en los taludes o derrumbes a los costados de las carreteras.

Finalmente, los musgos representan la cubierta vegetal dominante en una amplia gama de ecosistemas, especialmente aquellos que prosperan en ambientes de estrés por frío, donde típicamente adoptan forma de cojín. Sin embargo, la diversidad de musgos en la Amazonía es relativamente baja. Aunque se pueden encontrar de 40 a 50 especies en cualquier sitio en particular, el aumento de especies adicionales de un sitio a otro es bajo (Gradstein *et al.* 2001). En general, el conocimiento sobre la diversidad de las criptógamas es muy limitada (Scott *et al.* 1987, Brehm *et al.* 2008). Por lo tanto, una comparación de la Amazonía con los Andes tropicales y las áreas circundantes solo puede estar basada en estimaciones que utilizan la alta rotación en la composición de especies a lo largo de los gradientes de elevación. La diversidad de este grupo de plantas podría estar relacionada con factores climáticos, edáficos y florísticos, pero es la humedad constante la que favorece el crecimiento de este grupo de plantas (Chaverri-Polini 1998).

### 3.2.3 Diversidad de insectos

Aunque los insectos dominan los ecosistemas terrestres, (por el número de especies o biomasa total), la riqueza de insectos en la región es completamente desconocida (Adis 2007, Hanson y Nishida 2016). La entomofauna amazónica es asombrosamente rica a lo largo de los estratos verticales del bosque, y se esperaría que los patrones de distribución de especies a grandes escalas espaciales no sean uniformes en toda la región (Lucky *et al.* 2002, Erwin *et al.* 2005). Un gran número de especies junto con una alta densidad de

población se atribuyen a los insectos amazónicos, especialmente a los que habitan en el dosel del bosque (por ejemplo, Adis *et al.* 1998, Erwin 1998). Por ejemplo, Formicidae (las hormigas) y Diptera (moscas, mosquitos y afines) representaron el 52% y el 10%, respectivamente, de los más de 300 artrópodos por metro cuadrado obtenidos al nebulizar el dosel.

Además, se encontraron un total de 95 especies diferentes de hormigas en un solo árbol, tantas como toda la fauna autóctona de hormigas de Alemania (Adis 2007). Se dispone de información muy limitada sobre los centros de evolución y dispersión de insectos y otros artrópodos que se encuentran en la Amazonía. Los datos disponibles (*p. ej.*, Erwin 1998, Adis 2007) sugieren que algunos grupos se originaron en el Neotrópico y están ampliamente distribuidos más allá de las fronteras de la Amazonía (*p. ej.*, hormigas cortadoras de hojas, *Atta spp.*); mientras que otros grupos se originaron a lo largo de los Andes o el escudo de Guayana, con una dispersión posterior en la cuenca amazónica (*p. ej.*, Meinertellidae); y aún otros se originaron en la Amazonía, a lo largo de las llanuras aluviales de los principales afluentes (*p. ej.*, algunos Carabidae).

Actualmente, es difícil predecir si los cambios en la composición de la comunidad están relacionados con diferencias en los tipos de vegetación, suelo, clima, perturbaciones humanas o una combinación muy sutil de todos estos factores. Probablemente, un conjunto diferente de factores afecta a diferentes taxones y explica los patrones observados (*p. ej.*, Erwin *et al.* 2005, Oliveira *et al.* 2010, Solar *et al.* 2016). En contraste con la cantidad de información disponible sobre insectos y artrópodos terrestres, las comunidades de artrópodos acuáticos son mucho más conocidas como resultado del monitoreo de la calidad del agua (*p. ej.*, Heckman 2011, Hamada *et al.* 2014).

Muchos estudios de insectos acuáticos amazónicos han examinado la calidad del agua debido a la sensibilidad de los insectos a la pérdida de bosques y otros cambios antrópicos (Hamada *et al.* 2014),

particularmente las formas larvarias de grupos como Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera, Plecoptera y Odonata (Brito *et al.* 2020). La reducción de insectos acuáticos inducida por la deforestación también puede afectar a la ictiofauna, porque las larvas acuáticas de muchos insectos son la fuente principal de alimento para muchas especies de peces pequeñas y medianas. Uno de los mayores desafíos es sistematizar el conocimiento taxonómico de los insectos acuáticos y otros macroinvertebrados (Hamada *et al.* 2014) en los diferentes ecosistemas acuáticos de la Amazonía.

La alta diversidad de fauna acuática está asociada a la heterogeneidad ambiental de los ecosistemas acuáticos amazónicos. Las especies de diez órdenes de insectos tienen hábitos acuáticos o semiacuáticos especializados. Se destaca el orden Diptera, que alberga la mitad de los insectos acuáticos conocidos, en particular los Chironomidae (Trivinho-Strixino 2019). Varios taxones se consideran bioindicadores acuáticos debido a su dependencia del medio acuático durante al menos alguna etapa de su vida. El mantenimiento de los bosques de ribera previene la pérdida de especies y servicios ecosistémicos proporcionados por las comunidades de insectos acuáticos (Dala'Corte *et al.* 2020, Dias-Silva *et al.* 2020). Al actualizar la lista de Trichoptera, Paprocki y França (2014) encontraron un aumento de más del 65% en el número de especies, de las cuales el 90% fueron especies nuevas para la ciencia, además de nuevos registros para Brasil. Elmidae, una de las cuatro familias más grandes de coleópteros acuáticos, tuvo la primera lista de especies de Elmidae amazónicas publicada en la última década por Passos *et al.* (2010). Hay un número creciente de nuevos registros y descripciones de géneros y especies para la región amazónica (*p. ej.*, Menezes *et al.* 2018, Almeida *et al.* 2020). Sin embargo, todavía es mucho lo que se desconoce. La formación de taxónomos, el fortalecimiento de las colecciones y un aumento continuo en la tasa de descripción de nuevas especies pueden reducir esta brecha en el conocimiento (Rafael *et al.* 2009).

### 3.2.4 Diversidad de peces

La cuenca amazónica contiene la fauna de peces

**Cuadro 3.1 Domesticación de plantas e influencia humana**

La cuenca amazónica tiene una larga historia de ocupación humana, cultivo y domesticación de numerosas plantas (Young *et al.* 2007, Pearsall 2008, Piperno 2011, Clement *et al.* 2016) (Figura B3.1.1). En el momento del contacto con los europeos, ya se cultivaban más de cien especies de plantas nativas tanto en los Andes altos como en las tierras bajas de la Amazonía, incluyendo frijoles, cacao, yuca, chiles, maní, papa, camote, numerosos árboles frutales, palmas y muchas otras especies tropicales americanas introducidas en la región (Pearsall 2008; Piperno 2011; Clement *et al.* 2010, 2015; Levis *et al.* 2017; Lombardo *et al.* 2020). Sin embargo, la imposición de los métodos agrícolas coloniales europeos y los cultivos del hemisferio oriental relegaron la mayoría de esas especies nativas al consumo local y solo unas pocas adquirieron importancia mundial (National Research Council 1989, Ulloa Ulloa 2006, Young *et al.* 2007). Sin embargo, algunas especies aún tienen gran importancia en la región (Alexiades y Shanley 2004, Shanley *et al.* 2011 FAO).

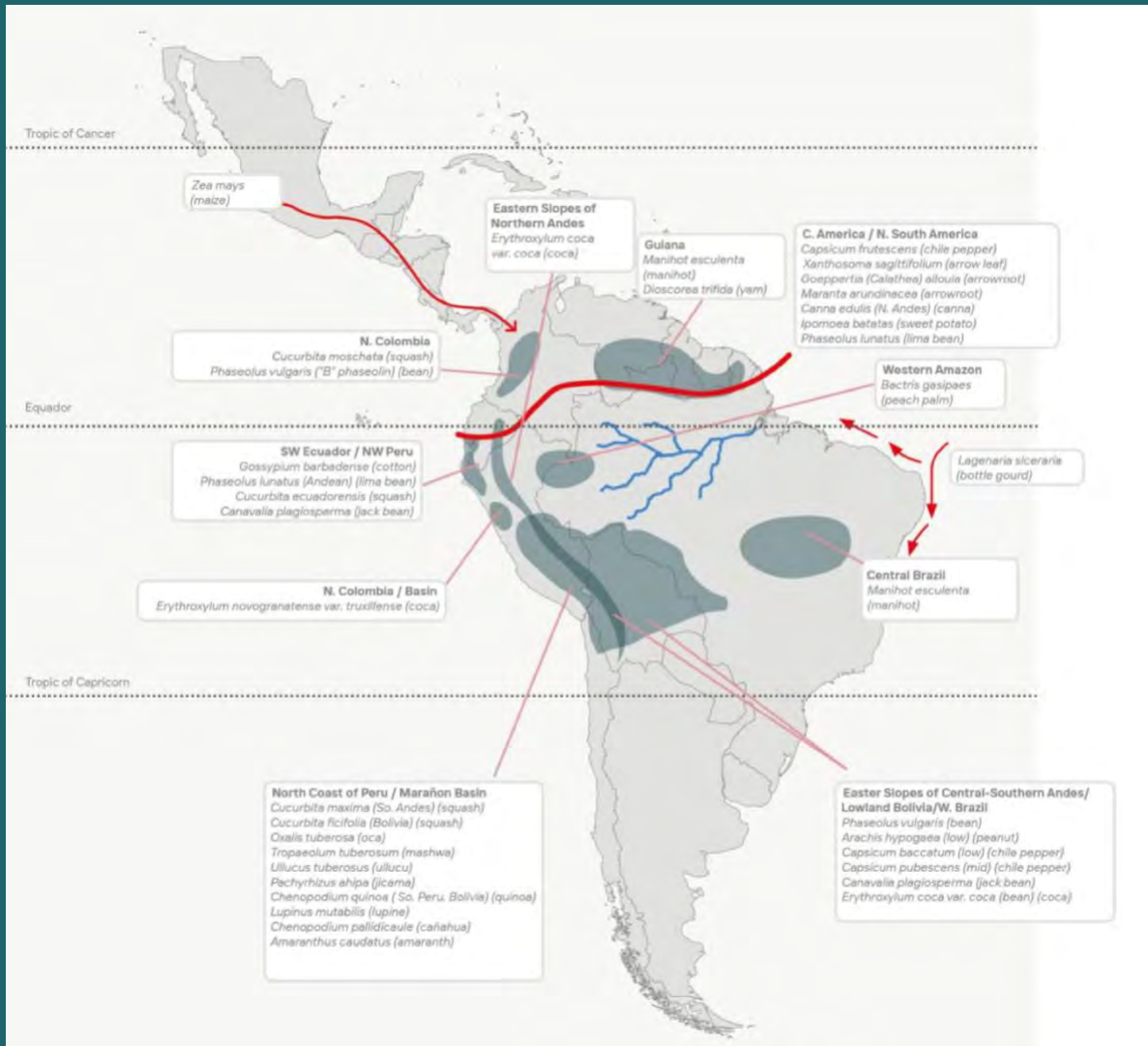


Figura B3.1.1 Áreas de origen de las plantas domesticadas (adaptado de Pearsall, 2008).

**Cuadro 3.1 cont.**

La región de los Andes le dio al mundo la papa (complejo *Solanum tuberosum*), el tomate (*Solanum esculentum*), el pimentón y ajíes (*Capsicum* spp.) y frijol (especie *Physallis*), seleccionados y manipulados genéticamente desde hace miles de años (Raimondi y Camadro 2003, Rodríguez-Burrouzo *et al.* 2003, Pearsall 2008).

Las especies de tubérculos menos conocidas incluyen *Arracacia xanthorrhiza* (aracacha, zanahoria blanca), *Oxalis tuberosa* (oca), *Tropaeolum tuberosum* (mashua) y *Ullucus tuberosus* (melloco o ulluco) (Consejo Nacional de Investigación 1989). Entre los pseudocereales, *Chenopodium quinoa* (quinua) ha llegado recientemente a los mercados internacionales y se ha convertido en un alimento importante en las dietas sin gluten. Los árboles frutales originarios de los Andes son el tomate de árbol (*Solanum betaceum*), la papaya (*Carica*), la lúcuma (*Pouteria lucuma*), diversas especies del género leguminoso *Inga*, y arbustos como la naranjilla (*Solanum quitoense*), el pepino dulce (*Solanum muricatum*), la uchuva o uvilla (*Physalis peruviana*), y no menos de diez especies de maracuyá (maracuyá, especie de *Passiflora*). Algunas de estas plantas se han abierto paso en los mercados internacionales a través del cultivo en Nueva Zelanda y California (Young *et al.* 2007).

Entre las especies de plantas de usos múltiples que se han derivado de la propagación y selección humana se encuentran las palmas (Arecaceae). Las especies de palmas en la Amazonía fueron reportadas por primera vez por Wallace (1853) como útiles para los habitantes locales, y este fue el primero de una serie de esfuerzos regionales sobre investigación etnobotánica, a nivel local y regional, y evaluaciones de ejemplos de domesticación (Clement *et al.* Alabama. 2010). Cuando la cosecha de palma se lleva a cabo en propiedades comunales, los campesinos sobreexplotan sus recursos (Balslev *et al.* 2015). La mayoría de las palmas nativas de los Andes tropicales (Colombia a Bolivia, 67% de las 336 especies) tienen diferentes usos y aplicaciones que incluyen alimentación, construcción y aceite (Valencia *et al.* 2013, Moraes *et al.* 2015). Mientras exploraban Venezuela, Humboldt y Bonpland (1805) recolectaron y describieron para la ciencia la nuez de Brasil, *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae), una especie de árbol ya conocida mucho antes de la llegada de los exploradores europeos, y ampliamente extendida por las tierras bajas de la Amazonía. Análisis recientes de la composición de las especies arbóreas de los bosques amazónicos de las tierras bajas revelaron la “hiperdominancia” de algunas especies, en particular especies domesticadas como la nuez de Brasil y varias especies de palmeras, lo que indica que las comunidades modernas de árboles en las tierras bajas de la Amazonía pueden estar estructuradas, en gran medida, por una larga historia de domesticación de plantas por parte de los pueblos amazónicos (ter Steege *et al.* 2013, Levis *et al.* 2017). Los parches de bosque dominados por una o unas pocas plantas útiles son posiblemente el resultado de prácticas de manejo durante milenios (como la quema controlada, la siembra de semillas o la mejora del suelo) que han alterado la composición de especies de plantas (Levis *et al.* 2018, Silva *et al.* 2021). Otros estudios de caso muestran que la Amazonía ofrece una impresionante lista de categorías de plantas útiles que también han sido parte de procesos de domesticación. *La bixa orellana*, achiote o annatto, utilizada durante mucho tiempo en la América tropical y en todo el mundo en la industria cosmética y como colorante de alimentos, probablemente fue domesticada en el norte de América del Sur (Moreira *et al.* 2015). Investigaciones recientes revelaron rastros de cacao (*Theobroma cacao*) en un sitio arqueológico en las estribaciones de los Andes ecuatorianos que datan de hace 5.300 años (Zarillo *et al.* 2018). El uso de polvo de *Anadenanthera colubrina* (vilca, curupay, Fabaceae), una planta sudamericana psicoactiva con una amplia distribución, puede haber sido particularmente importante para la cultura Tiwanacota (600–1000 dC) en Bolivia cerca del lago Titicaca



**Cuadro 3.1 cont.**

(Pochettino et al. 1999); su uso se difundió ampliamente, coincidiendo con los bosques secos estacionales entre los 300 y los 2200 m (Kvist y Moraes 2006). La cuenca amazónica es un centro de diversidad para el algodón, como el *Gossypium barbadense* (Malvaceae) más ampliamente distribuido, que es la segunda especie más cultivada, y conocida por la mejor calidad de fibra (Liu et al. 2015). Los cultivos importantes que probablemente se originan en el suroeste de la Amazonía son la yuca (*Manihot esculenta*), la palma de durazno (*Bactris gasipaes*) y el maní (*Arachis hypogea*) (Clement et al., 2016). El medicamento más importante de los Andes es la quinina (cascarilla, quinina), irracionalmente explotada y utilizada durante siglos para controlar la malaria (Crawford 2016; Ortiz Crespo 1995, 2002; Ulloa Ulloa 2006 [2007]). Extraído originalmente de la corteza del árbol del bosque nuboso del género *Cinchona*, el alcaloide se produce hoy en día de forma sintética y se encuentra en el sabor amargo del agua tónica (Ulloa Ulloa 2016 [2007]). La planta de coca (*Erythroxylum coca*) crece en las laderas cálidas de los Andes, y las hojas se han masticado o bebido socialmente como té (mate de coca) durante siglos, especialmente en Perú y Bolivia, como estimulante y para ayudar con los efectos de la altitud (mal de altura).

estrictamente de agua dulce más diversa del mundo, con 2.406 especies válidas pertenecientes a 514 géneros, 56 familias y 18 órdenes (Jézéquel *et al.* 2020). Esta diversidad excepcional, que representa aproximadamente el 15 % de los peces de agua dulce del mundo, incluye el 58% de las especies que no se encuentran en ningún otro lugar del planeta (1.402 especies endémicas, Jézéquel *et al.* 2020). Parte de esta diversidad también incluye taxones marinos que se han adaptado al agua dulce, como las diversas rayas amazónicas. A diferencia de muchas otras cuencas fluviales del mundo, donde la riqueza de especies aumenta río abajo a lo largo de los gradientes fluviales (Muneepeerakul *et al.* 2008, Ibañez *et al.* 2009), la diversidad de especies y el endemismo muestran gradientes decrecientes de oeste a este en la cuenca amazónica, lo que sugiere que la fauna de peces amazónica contemporánea se originó y colonizó desde la parte occidental de la cuenca (Oberdorff *et al.* 2019). Este patrón de diversidad de peces también indica que la colonización de la parte oriental de la cuenca aún está incompleta y los autores lo interpretan como consistente con el reciente establecimiento del río Amazonas moderno en aproximadamente los últimos 2,5 millones de años, un tema aún ampliamente debatido.

La importancia de la riqueza de especies para la estabilidad, función y resiliencia de los ecosistemas

depende de la diversidad y los valores de los rasgos de las especies (diversidad funcional) y del grado de redundancia funcional (grado de similitud en las características funcionales) entre los conjuntos de especies (Flynn *et al.* 2009, Mouillot *et al.* 2013, Kelley *et al.* 2018). La cuenca amazónica no solo tiene la mayor diversidad de peces de agua dulce del mundo, sino también la mayor diversidad funcional (Toussaint *et al.* 2016). Aunque la diversidad funcional generalmente aumenta con la diversidad taxonómica, la diversidad funcional de la fauna de peces amazónicos es mucho mayor de lo esperado debido a su ya excepcional diversidad (Toussaint *et al.* 2016), probablemente reflejando la variabilidad extremadamente rica de las condiciones ambientales locales (Leitaõ *et al.* 2018, Benone *et al.* 2020).

La diversidad de especies de peces en la cuenca amazónica incluye una gran variedad de formas (incluyendo especies aplanadas dorsoventral o lateralmente, anguilliformes o en forma de globo), colores, adaptaciones (*p. ej.*, a las bajas concentraciones de oxígeno que se encuentran en las llanuras aluviales), hábitos tróficos (chupar sangre, comer escamas o la arahuana [*Osteoglossum bicirrhosum*] saltar varios metros fuera del agua para alimentarse de insectos, arañas, aves o reptiles en las ramas de los árboles), y adaptaciones reproductivas (*p. ej.*, *Copeina arnoldi* que desova en

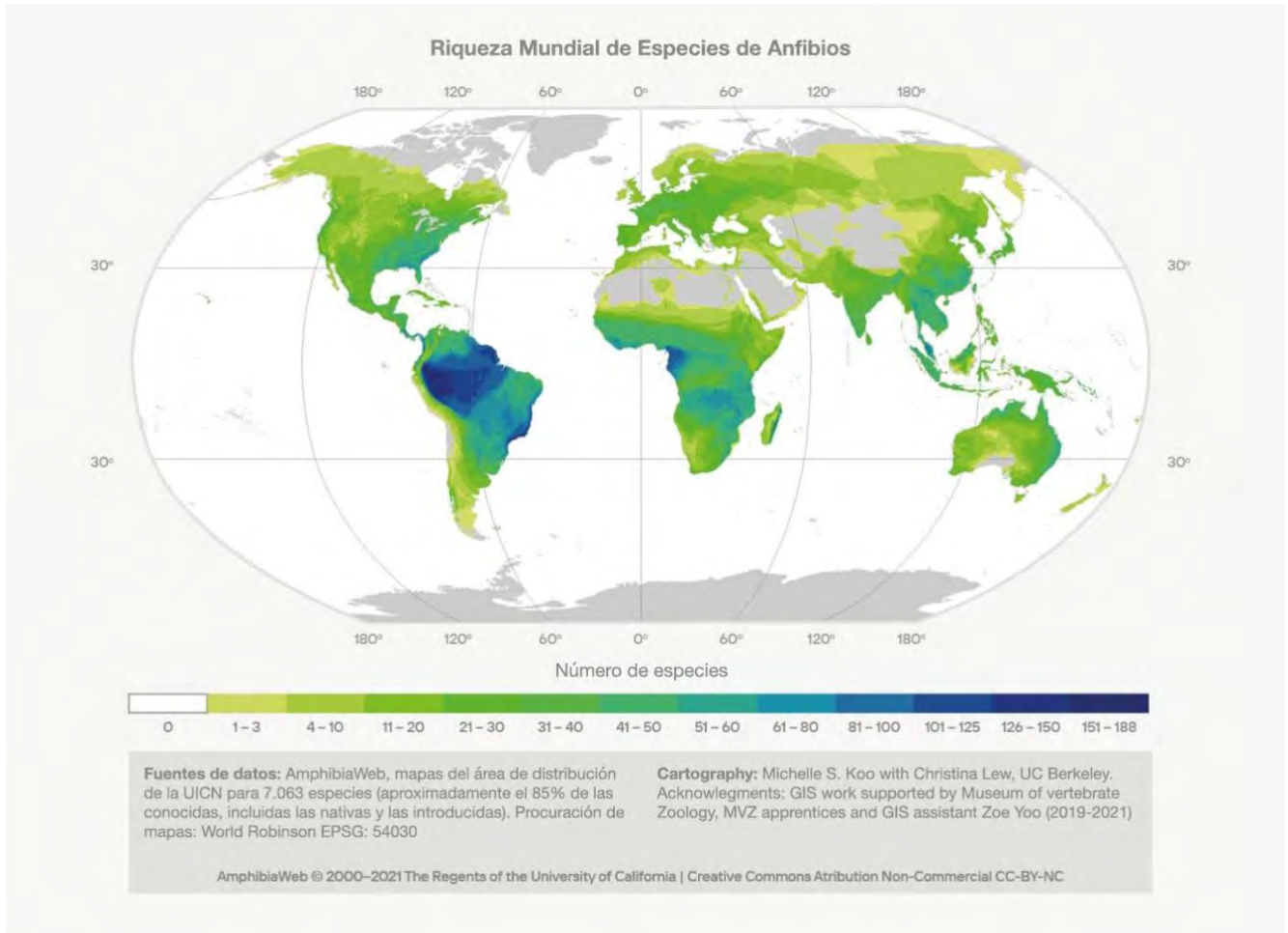
hojas de plantas terrestres, revisado en Carvalho *et al.* 2007). También incluye una amplia variedad de tamaños, desde especies en miniatura que maduran por debajo de los 20 mm de longitud corporal estándar o no superan un máximo de 26 mm (Weitzman y Vari 1988), hasta especies grandes que alcanzan los 3 m o más de longitud, como el pirarucú (paiche, *Arapaima gigas*) o el bagre goliath *Brachyplatystoma filamentosum*, ambos con un peso superior a los 200 kg (Nelson 1994, Lundberg y Littmann 2003). Muchas de las especies pequeñas y en miniatura son explotadas como peces de acuario y sustentan un importante comercio internacional de especies ornamentales, cuyos principales mercados de exportación son Asia, Europa y América del Norte (Andrews 1990, Anjos *et al.* 2009, Evers *et al.* 2019). Este comercio también incluye algunas especies grandes que se capturan y exportan en etapas juveniles, como muchos bagres pimelódidos (*Brachyplatystoma* spp., *Pseudoplatystoma* spp., etc.) o las arawanas amazónicas (Moreau y Coomes 2006). Por el contrario, las especies medianas y grandes (en su mayoría pertenecientes al Orden Characiforme y Siluriforme, pero también Perciforme, Cichliforme, Clupeiforme u Osteoglossiforme) sostienen pesquerías importantes en toda la cuenca y sirven como una oportunidad económica y fuente principal de proteína animal para muchos de los habitantes de la cuenca amazónica (Barthem y Goulding 2007, Duponchelle *et al.* 2021).

### 3.2.5 Diversidad de anfibios

Los anfibios son un grupo de vertebrados ecológica y conductualmente diverso que contiene 8.380 especies (Frost 2021) que van desde las familiares (ranas, sapos y salamandras) hasta las cecilias fosoriales (Duellman y Trueb 1986, Wells 2013) (Figura 3.3). La cuenca amazónica exhibe la mayor densidad de especies en el mundo y una de las más altas en número de especies en peligro de extinción (AmphibiaWeb 2020, Bass *et al.* 2010, Scheele *et al.* 2019) (Figura 3.4 y Figura 3.5).

La diversidad de anfibios amazónicos sigue estando poco descrita. Además de una brecha de muestreo, que se asocia en gran medida con la lejanía de algunos de sus hábitats (Azevedo-Ramos y Gallati 2002), las revisiones y los inventarios taxonómicos son insuficientes para dar cuenta de la diversidad y distribución de los anfibios amazónicos. Entre las salamandras amazónicas, por ejemplo, se estima que el porcentaje de especies no descritas llega al 400%, en relación con el número actual de especies conocidas (Jaramillo *et al.* 2020). En la Amazonía brasileña, las estimaciones de diversidad de anfibios aumentaron un 40% en tres años (Azevedo-Ramos y Gallati 2002, Avila-Pires *et al.* 2007). Esto tiene implicaciones tanto para la ciencia básica como para la aplicada, incluyendo la lista de especies amenazadas (Peloso 2010). Por ejemplo, los análisis exhaustivos de anfibios de amplia distribución frecuentemente revelan una diversidad críptica profusa, descubriendo muchas especies de rangos más pequeños dentro de lo que alguna vez se supuso que era una sola especie ampliamente distribuida (Funk *et al.* 2012, Fouquet *et al.* 2007, Jaramillo *et al.* 2020, Vacher *et al.* 2020). Los patrones de biodiversidad de anfibios muestran una variación considerable dentro de la cuenca amazónica, a menudo impulsada por el impacto combinado de la topografía, la hidrología, la historia evolutiva y la ecología de las especies locales (Fouquet *et al.* 2015). Los grupos de anfibios, como las ranas arborícolas, las ranas mono y las ranas flecha venenosa, son más diversos en los bosques tropicales de tierras bajas, mientras que otros, como las ranas de cristal, los sapos arlequín y las ranas marsupiales, son más diversos en los bosques nubosos andinos (Frost 2021, Guayasamín *et al.* 2020). Los ríos parecen funcionar como barreras para algunos taxones de anfibios (especialmente especies no ribereñas, Moraes *et al.* 2016), pero no todas (Gascon *et al.* 2000). Su impacto en la distribución de linajes puede ser específico del río (Funk *et al.* 2007b, Ortiz *et al.* 2018, Ferreira *et al.* 2020) y depende de la ecología de la especie (Fouquet *et al.* 2015). El levantamiento de los Andes y la dinámica geológica resultante de las tierras bajas pueden haber influido en los patrones de

diversidad de anfibios en la Amazonía, como lo respalda un estudio de cambios en la composición de



**Figura 3.3** Riqueza global de especies de anfibios. Tener en cuenta la alta diversidad alfa en la selva amazónica de tierras bajas. Fuente: Amphibia Web (2020).



**Figura 3.4** Diversidad de anfibios en la cuenca amazónica. (A) Embriones de la rana de cristal andina *Nymphargus wileyi*. (B) Rana de torrente, *Hyloscirtus staufferorum*. (C) Rana mono rayas de tigre, *Callimedusa tomopterna*. (D) Salamandra amazónica, *Bolitoglossa* sp. Fotos por Tropical Herping.

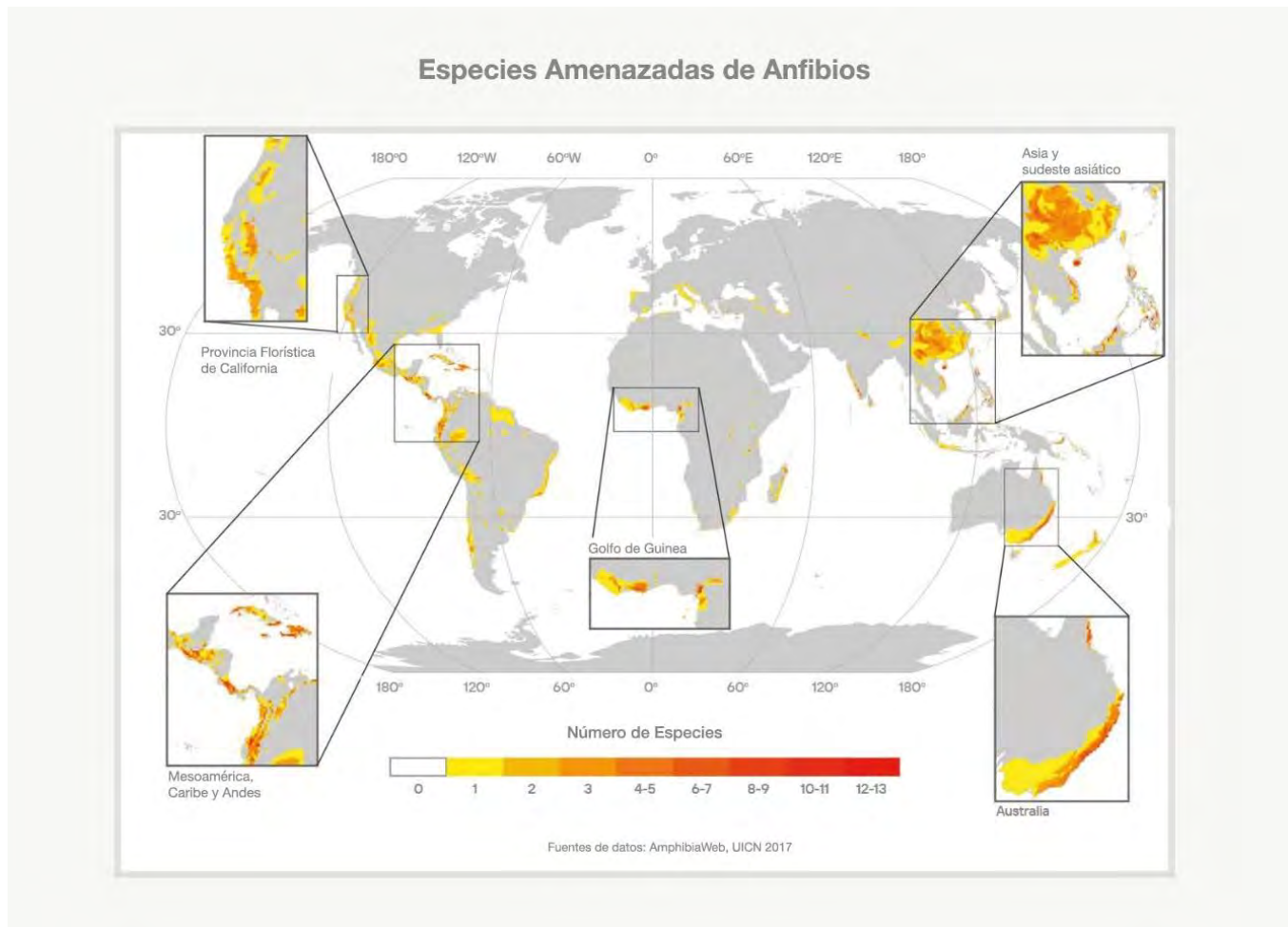
especies a lo largo de los transectos fluviales (Gaston *et al.* 2000). Los estudios basados en el ADN respaldan la idea de que las comunidades amazónicas de las tierras bajas formaban parte de un conjunto conectado de ecosistemas neotropicales, que colonizaron repetidamente hace más de 10 millones de años. Los anfibios colonizadores, especialmente de los Andes, contribuyeron con nuevos linajes a las áreas adyacentes (Santos *et al.* 2009).

Preservar la diversidad de anfibios de la cuenca amazónica es mantener sus roles ecológicos clave, valor cultural, historias evolutivas únicas y también un potencial para la bioprospección (p. *ej.*, en especies con potentes alcaloides en la piel como las

ranas venenosas; Badio y Daly 1994, Daly 1995, Rodríguez *et al.* 2017). Sin embargo, dada su extrema vulnerabilidad a la destrucción del hábitat, el cambio climático y las enfermedades infecciosas, los anfibios a menudo se consideran en mayor riesgo de extinción en relación con otros grupos de organismos (Scheele *et al.* 2019, Stuart *et al.* 2004, Wake y Vredenburg 2008).

### 3.2.6 Diversidad de reptiles

Los reptiles se encuentran entre los grupos de vertebrados más diversificados de todo el planeta. Actualmente se han registrado 11.341 especies, en 92 familias y 1.206 géneros (Uetz y Hoser 2020). Sin embargo, incluso con varios estudios realizados en



**Figura 3.5.** Especies amenazadas de anfibios a nivel mundial. Tener en cuenta que numerosas especies de las tierras altas de la cuenca amazónica están en peligro de extinción. Fuente: Amphibia Web (2020).

la Amazonía en las últimas décadas, la diversidad de especies continúa siendo subestimada dado el frecuente descubrimiento de nuevas especies crípticas, lo que demuestra que aún desconocemos la diversidad real de este grupo (*p. ej.*, Oliveira *et al.* 2016). La selva amazónica registra 371 especies, ocupando una inmensa cantidad de ambientes terrestres y acuáticos (Mittermeier *et al.* 2003, Avila-Pires y Ramalho 2019). Los reptiles tienen patrones interesantes de diversidad y distribución a lo largo de toda la cuenca amazónica, como los bien conocidos patrones de distribución y diversidad a lo largo de gradientes latitudinales y el gradiente de oeste a este (Da Silva y Sites 1995, Guedes *et al.* 2018, Roll *et al.* 2017).

Además, los reptiles escamosos (Squamata) muestran un patrón intrigante de variación en la riqueza de especies a lo largo de un gradiente nort-sur que se extiende desde el este de Ecuador hasta el sureste de Perú. Por ejemplo, algunos estudios realizados en la Amazonía noroccidental indican una mayor diversidad de especies en relación con las localidades de la llanura amazónica suroriental (*p. ej.*, Da Silva y Sites 1995). Recientemente, las estimaciones de la riqueza de especies obtenidas de diferentes lugares de muestreo, así como de especímenes obtenidos de colecciones científicas, sugieren una mayor riqueza de especies de serpientes en el noroeste de la Amazonía en comparación con la región sur (Rabosky *et al.* 2016). Además, estos y otros resultados implican que la diversidad alfa para los Squamata distribuidos al norte de la Amazonía puede ser hasta un 30% mayor en relación con las comunidades del sur (Da Silva y Sites 1995, Duellman 2005).

#### 3.2.7 Diversidad de aves

La Amazonía alberga el mayor número de aves del mundo. Con al menos 1300 especies, de las cuales aproximadamente 265 son endémicas, la Amazonía alberga aproximadamente el 38% de las aproximadamente 4000 aves del Neotrópico (Nores 2000, Mittermeier *et al.* 2003). El número real de especies de aves en la Amazonía podría ser mucho

mayor. Los estudios moleculares sistemáticos relativamente recientes han revelado que las especies tradicionalmente aceptadas a menudo agrupan varios linajes genéticamente divergentes que representan nuevas especies crípticas (Milá *et al.* 2012). La diversidad de aves aumenta en la proximidad de los Andes. La topografía y la ecología cambian a una altura de aproximadamente 500 m, donde muchas especies de aves de las tierras bajas (~800) alcanzan su rango de elevación más alto, y muchas aves andinas alcanzan su rango de elevación más bajo (Nores 2000, 2011). Durante varias décadas, los científicos han tratado de comprender la estructura geográfica de las comunidades de aves y las causas subyacentes de los patrones de especiación observados (*p. ej.*, Haffer 1969, Bates 2001, Pomara *et al.* 2014, Ribas y Aleixo 2019).

La evolución de las aves amazónicas es un proceso complejo, pero la sistemática molecular y los estudios filogeográficos sugieren que muchos linajes de aves se diversificaron recientemente durante el Terciario tardío y el Cuaternario temprano (Weir 2006, Aleixo y Rossetti 2007, Silva *et al.* 2019). Este período coincide con grandes cambios en el paisaje (*p. ej.*, Colinvaux 1993, Haffer 1993, Bush 1994, Marroig y Cerqueira 1997). Al parecer, durante el Plioceno, la fauna de aves ancestrales ocupó principalmente hábitats boscosos de tierras altas en el norte y oeste de la Amazonía. Después de una serie de interacciones entre la dinámica impulsada por el clima y las barreras fluviales, los linajes de aves comenzaron a separarse en lados opuestos de la región, los ríos Negro y Madeira (los ríos más antiguos de la cuenca). Estos cambios en el clima y la conectividad afectaron a las poblaciones de aves de manera diferente, dependiendo de sus requerimientos ecológicos y grado de especialización del hábitat. Como resultado de estos procesos, actualmente, la Amazonía occidental más húmeda contiene faunas de aves más antiguas y ricas en comparación con la Amazonía oriental más seca (Silva *et al.* 2019). Sin embargo, el conocimiento de la evolución de las aves amazónicas es un proceso complejo y los datos

aún están fragmentados. Se necesita más esfuerzo de muestreo para comprender los patrones regionales de la riqueza de especies de aves y la composición de la comunidad en la Amazonía (Oliveira *et al.* 2017).

#### 3.2.8 Diversidad de mamíferos

La región amazónica alberga una de las faunas de mamíferos más ricas del mundo, con aproximadamente 140 géneros y 425 especies (Mittermeier *et al.* 2003). Los mamíferos amazónicos representan aproximadamente un tercio de toda la diversidad de mamíferos de América del Sur, aproximadamente 1260 especies (Bonvicino y Weksler, 2012). Además, varios lugares en la Amazonía tienen la mayor diversidad alfa de mamíferos no voladores de cualquier parte de la Tierra (Peres, 1999, da Silva *et al.* 2015). Sin embargo, el número de especies en cualquier localidad de la Amazonía varía significativamente según los tipos de bosque y la diversidad de hábitat. Las comunidades de mamíferos en bosques inundados estacionalmente (*várzea*), por ejemplo, pueden ser consideradas relativamente empobrecidas en comparación con los bosques vecinos de *terra firme*, aunque la densidad y la biomasa pueden ser significativamente más altas en *várzea* que en *terra firme* (Peres 1997, Haugaasen y Peres 2005). El endemismo también es muy alto, con 10 géneros endémicos y 144 especies de mamíferos (34% del total) que se encuentran solo en la Amazonía (Pires *et al.* 2000, Solari *et al.* 2012). Esta impresionante diversidad de mamíferos no se distribuye por igual entre órdenes. El alto nivel de endemismo de las especies de mamíferos amazónicos se debe principalmente a tres órdenes: marsupiales, roedores y primates, que juntos comprenden aproximadamente el 80% de todas las especies endémicas (Voss y Emmons 1996, Paglia *et al.* 2012).

A pesar de estas cifras, la fauna de mamíferos de esta vasta región todavía está submuestreada y no hay suficientes estudios exhaustivos de mamíferos. Como resultado, la rotación espacial de los

ensamblajes de especies a diferentes escalas sigue siendo poco conocida (Voss y Emmons 1996, Peres 1999, Solari *et al.* 2012). Con base en los inventarios de mamíferos realizados en toda la Amazonía, se ha sugerido que las comunidades de mamíferos en la Amazonía occidental son las más diversas de la región, del Neotrópico y probablemente del mundo. Las explicaciones de este patrón incluyen factores ecológicos actuales como el clima, el hábitat y la heterogeneidad topográfica; la productividad primaria; y la dinámica de los ecosistemas (Voss y Emmons 1996, Peres 1999; Machado *et al.* 2019). Los mamíferos se consideran bien conocidos porque la tasa a la que se descubren nuevas especies es baja en comparación con otros grupos. Sin embargo, en los últimos años se han descrito varias especies nuevas y los nuevos registros han ampliado el rango geográfico de algunas especies en cientos de kilómetros (Patterson 2001, 2020). Todavía estamos aprendiendo sobre la fascinante diversidad de mamíferos amazónicos, y este conocimiento es fundamental para la conservación de la región amazónica.

La Amazonía ha experimentado un proceso dinámico de transformación a lo largo de su historia, incluyendo transgresiones marinas y cambios abruptos en el flujo de sus cuerpos de agua. La creación de barreras geográficas, como rápidos y arroyos, ha permitido que muchas especies prosperen y otras desaparezcan. Entre ellos, los mamíferos acuáticos juegan un papel importante. Los delfines del género *Inia* se trasladaron desde el Atlántico hasta el centro del continente en Bolivia, donde fueron aislados hace unos 3,1 millones de años por el río Madeira (Hollatz *et al.* 2011), mientras que otros se dispersaron por la Amazonía y la región del Orinoco. Actualmente solo se reconoce la presencia de la especie *Inia geoffrensis* con dos subespecies: *Inia geoffrensis geoffrensis* distribuida en la Amazonía y la Orinoquia, e *Inia geoffrensis boliviensis* en Bolivia y el río Madeira (Da Silva *et al.* 2018). Sin embargo, hay evidencia que sugiere que la unidad boliviana puede ser una especie diferente (*Inia boliviensis*), y en el complejo Tocantins/Araguaia en Brasil, *Inia araguaiaensis*

**Tabla 3.2** Especies de parásitos y patógenos más estudiadas en la Amazonía.

(Hrbek *et al.* 2014). De igual forma, hace aproximadamente 2,5 millones de años, el nivel del mar subió aproximadamente 150 metros y generó otra transgresión del mar hacia la Amazonía, propiciando el ingreso de

desplazamiento de manatíes del Atlántico hacia la Amazonía hace unos 4,5 millones de años, dando origen a la única especie de manatí de agua dulce, *Trichechus inunguis*, distribuida en Brasil, Colombia, Perú y Ecuador (Domning 1982). Otro grupo

Grupos de parásitos	Especies más estudiadas	Referencias
<b>Virus</b>	<i>Lyssavirus de la rabia</i> , orthohantavirus de laguna negra, virus espumoso de los simios	Deem and Emmons 2005, da Rosa <i>et al.</i> 2012, Carnieli Jr <i>et al.</i> 2013, Costa <i>et al.</i> 2013, Favoretto <i>et al.</i> 2013, Kobayashi <i>et al.</i> 2013, Muniz <i>et al.</i> 2013, de Barros Lopes <i>et al.</i> 2014, Oliveira <i>et al.</i> 2015, Pereira <i>et al.</i> 2017.
<b>Arbovirus</b>	<i>Changuinola</i> , <i>Marituba</i> , <i>Mayaro</i> , <i>Oriboca</i> , <i>Oropouche</i>	Leduc <i>et al.</i> 1981, Figueiredo <i>et al.</i> 1988, de Thoisy <i>et al.</i> 2003, Silva <i>et al.</i> 2013, Silva <i>et al.</i> 2014, Hang <i>et al.</i> 2014, Nunes <i>et al.</i> 2018, Nunes <i>et al.</i> 2019.
<b>Bacteria</b>	<i>Leptospira interrogans</i> , <i>Mycobacterium leprae</i>	Deem and Emmons 2005, da Silva <i>et al.</i> 2018, Stefani <i>et al.</i> 2019, dos Santos Medeiros <i>et al.</i> 2020.
<b>Helminto</b>	<i>Dipetalonema gracile</i> , <i>Toxocara canis</i> , <i>Trypanoxyuris minutus</i> , <i>Trypanoxyuris trypanuris</i>	Hugot 1985, Bain <i>et al.</i> 1986, Tantalean <i>et al.</i> 1990, Hugot <i>et al.</i> 1996, Stuart <i>et al.</i> 1998, Hugot 1999, Noronha <i>et al.</i> 2002, Deem and Emmons 2005, Vieira <i>et al.</i> 2008.
<b>Protozoos</b>	<i>Trypanosoma cruzi</i> , <i>Trypanosoma rangeli</i> , <i>Trypanosoma cruzi marinkellei</i> , <i>Trypanosoma dionisii</i> , <i>Toxoplasma gondii</i>	Deane 1961, Deane and Damasceno 1961, Ayala 1964, Baker 1972, Miles <i>et al.</i> 1981, Miles <i>et al.</i> 1983, Lanham <i>et al.</i> 1984, Póvoa <i>et al.</i> 1984, Carrasco <i>et al.</i> 1996, Ziccardi and Lourenço-de-Oliveira 1997, Stuart <i>et al.</i> 1998, de Thoisy <i>et al.</i> 2003, Deem and Emmons 2005, Dubey <i>et al.</i> 2007, Demar <i>et al.</i> 2008, Lisboa <i>et al.</i> 2008, Roque <i>et al.</i> 2008, da Silva <i>et al.</i> 2009, Marcili <i>et al.</i> 2009a, Marcili <i>et al.</i> 2009b, Marcili <i>et al.</i> 2009c, Ortiz <i>et al.</i> 2009, Cavazzana <i>et al.</i> 2010, Lewis <i>et al.</i> 2011, De Araujo <i>et al.</i> 2013, Monteiro <i>et al.</i> 2012, Roque <i>et al.</i> 2013, Acosta <i>et al.</i> 2014, Vitaliano <i>et al.</i> 2014, da Costa <i>et al.</i> 2015, Jansen <i>et al.</i> 2015, Lima <i>et al.</i> 2015, da Costa <i>et al.</i> 2016, dos Santos <i>et al.</i> 2017, Rodrigues <i>et al.</i> 2017, Jansen <i>et al.</i> 2018, Barros <i>et al.</i> 2019, Filgueiras <i>et al.</i> 2019, Pérez <i>et al.</i> 2019, Rodrigues <i>et al.</i> 2019, McClean <i>et al.</i> 2020.
<b>Ectoparásito</b>	<i>Amblyomma ovale</i> , <i>Amblyomma naponense</i> , <i>Amblyomma geayi</i> , <i>Amblyomma cajennense</i> , <i>Amblyomma nodosum</i>	Stuart <i>et al.</i> 1998, Labruna <i>et al.</i> 2002a, Labruna <i>et al.</i> 2002b, Robbins and Deem 2002, Zerpa <i>et al.</i> 2003, Deem and Emmons 2005, Labruna <i>et al.</i> 2005, Robbins <i>et al.</i> 2009, Martins <i>et al.</i> 2013, Martins <i>et al.</i> 2014, Soares <i>et al.</i> 2015, Witter <i>et al.</i> 2016, Furtado <i>et al.</i> 2017, Zimmermann <i>et al.</i> 2018, Gruhn <i>et al.</i> 2019, Peckle <i>et al.</i> 2019.
<b>Hongos</b>	<i>Histoplasma capsulatum</i> , <i>Pneumocystis carinii</i>	Lainson y Shaw 1975, Arias <i>et al.</i> 1982, Naiff <i>et al.</i> 1985, Naiff <i>et al.</i> 1996, Hugot <i>et al.</i> 2003.

otro delfín del género *Sotalia*. Esta especie se adaptó a las condiciones de agua dulce, evolucionando a *Sotalia fluviatilis* hace aproximadamente 1,2 millones de años. Asimismo, existe evidencia que sugiere que durante el Plioceno hubo un

importante de mamíferos acuáticos en la Amazonía son las nutrias; la nutria gigante de río (*Pteronura brasiliensis*) y la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*), cuyo origen parece estar asociado a los cambios geológicos, hidrológicos y climáticos que



experimentó la región durante el Plioceno-Pleistoceno.

### 3.2.9 Diversidad de parásitos y patógenos (y sus interacciones con huéspedes mamíferos)

Si la biodiversidad de animales, hongos y plantas en la Amazonía aún es poco conocida, aún menos se puede decir sobre la biodiversidad de patógenos y parásitos. A pesar de representar entre un tercio y más de la mitad de las especies en la Tierra (Poulin 2014), estos organismos generalmente se ignoran en los inventarios de biodiversidad y los estudios de conservación (Gómez y Nichols 2013). La mayor parte del conocimiento actual está muy sesgado hacia los parásitos que causan enfermedades en humanos, animales domésticos o plantas (Gómez y Nichols 2013). Sin embargo, los parásitos y patógenos juegan un papel importante a nivel individual, poblacional y ecosistémico (Wood y Johnson 2015), como modular la inmunidad de los huéspedes y la dinámica de sus poblaciones, alterar la composición de las comunidades ecológicas y modificar las interacciones tróficas, incluyendo las tasas de depredación y el ciclo de nutrientes. Estos procesos tienen efectos complejos, tanto directos como indirectos, que pueden incluir efectos en cascada y co-extinciones, cuyas implicaciones aún no son completamente comprendidas (Strona 2015).

A pesar de la importancia de la biodiversidad de parásitos, la riqueza real de la mayoría de los grupos de parásitos sigue siendo en gran parte desconocida. Al contabilizar la biodiversidad de parásitos de mamíferos en la región amazónica, encontramos que, de los 425 mamíferos silvestres, solo 185 especies han sido estudiadas en cuanto a sus interacciones con los parásitos. Brasil es el país que publicó el mayor número de estudios sobre interacciones mamífero-parásito, seguido de Perú, Guayana Francesa, Bolivia, Venezuela, Guayana, Ecuador y Colombia. Las especies de mamíferos con mayor riqueza de parásitos estudiados son el marsupial *Didelphis marsupialis*, el murciélago *Carollia perspicillata* y los primates *Sapajus apella* y *Saimiri sciureus*. Sin embargo, la mayoría de esos estudios informan interacciones con una sola especie de parásito; los estudios que investigan la

composición de la comunidad de parásitos o coinfecciones son poco comunes (Conga *et al.* 2014). Los protozoos son el grupo de parásitos con mayor número de estudios (84 publicaciones), pero no son el grupo con mayor riqueza de especies. El grupo de parásitos con el mayor número de especies reportadas interactuando con mamíferos silvestres son los helmintos (77 especies), ectoparásitos de artrópodos (65 especies), virus (62 tipos), protozoos (29 especies), bacterias (12 especies) y hongos (siete especies).

De esos, se sabe que 38 virus, 16 arbovirus, 11 bacterias, 9 helmintos, 19 protozoos, un ectoparásito y 7 hongos son zoonóticos y causan enfermedades en humanos. Los parásitos más estudiados que infectan a los mamíferos silvestres en la región amazónica son los protozoos *Trypanosoma cruzi* (el agente causal de la enfermedad de Chagas en humanos), *Plasmodium brasilianum*, *Trypanosoma cruzi marinkellei*, *Trypanosoma rangeli*, el virus *Rabia lyssavirus* (el agente causal de la rabia en humanos), y el ectoparásito *Amblyomma cajennense* (Cuadro 3.2).

En cuanto a los virus transmitidos por artrópodos (o arbovirus), se han registrado 27 especies diferentes que infectan a los mamíferos silvestres en la Amazonía. De ellos, se sabe que 16 son zoonóticos, incluyendo los virus Caraparu, Changuinola, Dengue, Guama, Mayaro, Marituba, Murutucu, Oriboca, Oropouche, Piry, Saint Louis, Tacaiuma y la fiebre amarilla. Es importante recalcar que algunos de estos agentes zoonóticos en la región amazónica también son compartidos con especies de mamíferos domésticos como mascotas y ganado bovino, y que otros patógenos zoonóticos ya han sido identificados en animales domésticos (p. ej., Virus de la Encefalitis Equina del Este y Virus del Nilo Occidental). Estas especies domesticadas pueden jugar un papel importante en el ciclo de transmisión de los agentes zoonóticos (Johnson *et al.* 2020), especialmente cuando se encuentra en altas densidades (p. ej., producción ganadera), funcionando como huéspedes amplificadores e intermediando la transmisión a humanos y

animales salvajes. Dadas las preocupaciones recientes sobre el riesgo de una pandemia emergente que se origine en la región amazónica (Vale *et al.* 2021), las crecientes tasas actuales de deforestación, la pérdida y homogeneización de la biodiversidad y las crecientes vulnerabilidades sociales son preocupaciones importantes. Esto, sumado a la brecha en el conocimiento sobre la biodiversidad de las interacciones huésped-parásito, aclara la necesidad de comprender y desarrollar la resiliencia ante las enfermedades emergentes como un desafío social principal y una prioridad de investigación.

### 3.3 Procesos y adaptaciones ecológicas sobresalientes en ecosistemas terrestres y acuáticos

#### 3.3.1 Interacciones planta-animal

Las interacciones planta-animal son un proceso ecológico principal en los bosques amazónicos, sin los cuales estos bosques dejarían de existir: El 80-90% de los árboles dependen obligatoriamente de los animales para la dispersión de semillas (Gentry 1982, Hawes *et al.* 2020), y hasta el 98% de las plantas dependen obligatoriamente de los animales para la polinización (Bawa 1990). Los animales dispersores son atraídos por las semillas con una amplia variedad de estrategias de las plantas; y las aves, los murciélagos, los mamíferos, los peces y los insectos son dispersores importantes que responden y seleccionan diferentes estrategias de atracción de las plantas (*p. ej.*, Howe y Smallwood 1982). Los efectos de consumo generan diversidad a través de carreras armamentistas coevolutivas, y controlan la biodiversidad vegetal y animal en escalas de tiempo ecológicas y evolutivas. Estas redes de mutualistas y consumidores regulan todos los aspectos de los bosques amazónicos y son responsables de su composición, regulación de especies, recuperación de perturbaciones y generación de biodiversidad. Los cambios en las interacciones de las especies pueden tener efectos en cascada sobre la función del ecosistema amazónico y los servicios que brindan a la

humanidad, como se analiza brevemente a continuación.

Los dispersores de semillas y los polinizadores interactúan con las plantas, forman redes mutualistas y forman la arquitectura misma de la biodiversidad amazónica (Bascompte y Jordano 2007). La dispersión de semillas aleja las semillas de los árboles progenitores, limpiándolas de pulpa y, en muchos casos, alterándolas fisiológicamente, lo cual mejora la supervivencia y aumenta la diversidad genética (Howe y Smallwood 1982, Hardesty *et al.* 2006). Las comunidades de dispersores de semillas son excepcionalmente complejas (Jordano *et al.* 2007), y las redes de dispersores de plantas se componen de muchos módulos diferentes de múltiples tipos de dispersores (Donatti *et al.* 2011), destacando su importancia para mantener la biodiversidad en estos sistemas (Kakishima *et al.* 2015). Vastas áreas de la Amazonía se inundan estacionalmente, y se ha demostrado que los peces son dispersores críticos en estos bosques y vinculan los procesos terrestres y acuáticos (Goulding 1983, Correa *et al.* 2015a). Las redes de polinización en los bosques amazónicos son muy diversas y complejas, incluyen una gran variedad de invertebrados y vertebrados y forman la base de la reproducción en la perpetuación de los bosques amazónicos (Bawa 1990, Bascompte y Jordano 2007). Las redes de polinizadores suelen ser altamente especializadas y se construyen con módulos de especies que interactúan con baja redundancia, lo que subraya el papel de la biodiversidad y la conservación de los polinizadores en la biodiversidad y los servicios ecosistémicos amazónicos en general (Kremen *et al.* 2007, Olesen *et al.* 2007).

Las interacciones tróficas son igualmente importantes, conectando a los animales en redes de herbivoría en hojas, semillas y raíces, con altos grados de especialización. Las interacciones coevolutivas entre plantas y herbívoros han llevado a la evolución de una gran diversidad de especies al encerrar a grupos de organismos en carreras armamentísticas evolutivas de ataque y defensa

(Ehrlich y Raven 1964), y han llevado a una diversificación espectacular en los rasgos funcionales de las plantas amazónicas y las defensas químicas que no solo regulan y generan diversidad forestal, sino que también brindan servicios críticos para la humanidad (Coley y Barone 1996, Fabricant y Farnsworth 2001, FAO *et al.* 2011). Los efectos de los herbívoros sobre las plantas dependen tanto de la geología como del clima, y las ventajas y desventajas de estas interacciones han generado una diversificación de los árboles tropicales a nivel del paisaje (Fine *et al.* 2004, Fine *et al.* 2013). Las interacciones entre plantas y herbívoros se han convertido en el componente clave para mantener la diversidad en los bosques tropicales, con efectos que dependen de la frecuencia y la densidad en múltiples escalas (Janzen 1970, Harms *et al.* 2000, Terborgh 2012). Todas estas interacciones planta-animal están incrustadas en redes alimentarias de interacciones consuntivas, que a su vez las regulan en los ecosistemas amazónicos, con regulación directa por depredación y mutualismos indirectos que surgen de cascadas tróficas (Schmitz 2008, Terborgh y Feely 2009).

Las interacciones entre plantas y animales corren un alto riesgo debido a múltiples formas de cambios causados por humanos (*p. ej.*, Sales *et al.* 2020, 2021). Las interrupciones en las interacciones planta-animal pueden tener efectos rápidos en la composición de la comunidad forestal, lo que tiene consecuencias a largo plazo (Terborgh *et al.* 2001), cambiando la composición de los bosques, así como la función y los servicios de los ecosistemas (Morris 2010). La defaunación tiene efectos en cascada en los bosques amazónicos a través de los efectos directos de la caza y los efectos indirectos de las perturbaciones antropogénicas, que afectan particularmente a los vertebrados de cuerpo grande (Bodmer *et al.* 1997). La defaunación afecta todas las interacciones planta-animal, especialmente las redes de dispersión y depredación de semillas, con consecuencias significativas para la diversidad de árboles amazónicos (Kurten 2013, Peres *et al.* 2016); la función y los servicios de los ecosistemas,

particularmente el almacenamiento de carbono (Markl *et al.* 2012, Bello *et al.* 2015); el ciclo de nutrientes (Stevenson y Guzmán-Caro 2010, Doughty *et al.* 2016); e incluso biogeografía (Doughty *et al.* 2016). La deforestación y la fragmentación de los bosques pueden tener efectos más allá de la simple eliminación de árboles, con efectos en cascada a través de la polinización (Wirth *et al.* 2008, Barlow *et al.* 2016, Lister y García 2018), la dispersación (Laurance *et al.* 2006, Markl *et al.* 2012, Caughlin *et al.* 2014, Hawes *et al.* 2020), y las redes consuntivas (Terborgh 2013), cambiando fundamentalmente las interacciones ecológicas que mantienen y generan la biodiversidad amazónica. Las interacciones planta-animal son particularmente vulnerables a los efectos del cambio climático, tanto directamente a través de la interrupción de las redes de interacción planta-animal debido a las respuestas diferenciales al clima entre los componentes (Primack *et al.* 2009, Salcido *et al.* 2020), e indirectamente al exacerbar los efectos de la defaunación y la degradación forestal (Valladares *et al.* 2006, Barlow *et al.* 2016). Un resultado abrumador y central del estudio de los bosques amazónicos es que las redes de interacción planta-animal intactas son esenciales para la resiliencia de la biodiversidad forestal a los cambios antropogénicos y para la recuperación y restauración de los sistemas amazónicos.

#### 3.3.2 Pulsos de inundación y flujo de nutrientes

Los ecosistemas acuáticos en la Amazonía son un mosaico complejo de hábitats influenciados por pulsos de inundación y por el patrón de flujo de nutrientes. Esto ha generado áreas de alta y baja productividad, que han promovido complejos procesos de adaptación en los organismos acuáticos. Los peces son sin duda uno de los casos más relevantes, soportando gran biomasa en ríos altamente productivos (aguas blancas), como la Amazonía, Madeira, Caquetá/Japurá, Putumayo y Purus, y baja biomasa, pero alta riqueza de especies en ríos de aguas negras y aguas claras. En este último, los peces dependen más de fuentes externas de alimento (frutos, semillas, insectos) o de

subsidios tróficos suministrados por peces migratorios (ver Sección 3.3.3). Dadas las condiciones de transparencia en aguas claras o negras, los peces suelen desarrollar colores intensos con una función importante para la reproducción (Borghazan *et al.* 2021).

Muchas especies que viven en llanuras aluviales tienen adaptaciones especiales para soportar bajos niveles de oxígeno y altas temperaturas durante periodos de sequía (Junk *et al.* 1983, Val 1995, Val y Almeida-Val 1995, Val *et al.* 2015). Sin embargo, otras especies optan por realizar migraciones laterales hacia los canales principales con fines reproductivos, desovan en los canales principales y luego regresan a los lagos y pequeños afluentes. Estos peces son predominantemente de las familias Prochilodontidae y Curimatidae. Especies como el pirarucu (paiche, *Arapaima gigas*), aparentemente sedentarias, construyen nidos en el fondo de los lagos y se reproducen durante la temporada de aguas bajas. Cuando sube el nivel del agua, realizan pequeñas migraciones laterales hacia el bosque inundable, donde los machos ejercen el cuidado parental de sus crías (Castello 2007).

Los grandes carnívoros acuáticos, como el delfín del río Amazonas (*Inia geoffrensis*), a veces siguen las migraciones de los peces, asegurando un acceso permanente y abundante a las presas. En general, las hembras parecen ser más residentes y están asociadas a sistemas de lagos y confluencias donde cuidan a sus crías, mientras que los machos realizan largas migraciones en busca de alimento y opciones reproductivas (Trujillo *et al.* 2018). En términos de adaptación, el delfín del río Amazonas ha desarrollado una mejor capacidad para buscar peces en el bosque inundado que su especie simpátrica, el delfín gris (*Sotalia fluviatilis*). Las vértebras cervicales de su cuello no están fusionadas, lo que les permite mover la cabeza, lo que, combinado con un hocico alargado, les permite capturar peces bentónicos o pelágicos que se esconden bajo macrófitos o entre la vegetación sumergida. Asimismo, una aleta dorsal baja y aletas pectorales con gran capacidad de movimiento les permiten moverse muy bien en el bosque

inundable. Algo similar ocurre con las nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*), que forman grupos familiares de entre 6 y 14 individuos. Se ubican principalmente en afluentes y lagunas y tienen territorios más o menos definidos durante el período de aguas bajas, pero cuando aumenta el nivel del agua, los peces se dispersan en el bosque inundable y aumenta el tamaño del territorio.

Durante los periodos de aguas bajas, grandes extensiones de playas quedan expuestas y son el hábitat ideal para el desove masivo de varias especies de tortugas, especialmente del género *Podocnemis*, como la tortuga gigante del río Amazonas (*Podocnemis expansa*) y la tortuga de río de manchas amarillas (*Podocnemis unifilis*). El éxito reproductivo de estas especies depende en gran medida de las características de la playa, principalmente del tipo de sedimento y de la altura a la que se excavan los nidos, ya que son frecuentes las subidas del nivel del agua que pueden afectar a los nidos en las partes bajas. Otra especie que se ha adaptado a los pulsos de inundación en la Amazonía son los jaguares (*Panthera onca*), que se pensaba que se trasladaban a áreas no inundables durante estos periodos. Estudios recientes muestran que en áreas como Mamirauá en Brasil pueden pasar hasta tres meses viviendo en las copas de los árboles, alimentándose principalmente de perezosos, caimanes e incluso nutrias gigantes (Ramalho 2012, Alvarenga *et al.* 2018).

#### 3.3.3 Migraciones de peces

Los peces migratorios desempeñan papeles ecológicos importantes en las redes alimentarias acuáticas amazónicas, brindando subsidios cruciales de un componente del ecosistema a otro, como depredadores o como presas, o como ingenieros o agentes de dispersión de semillas. Por lo tanto, es probable que la modificación o interrupción de sus patrones migratorios por sobreexplotación, confinamiento o degradación del hábitat altere profundamente los procesos del ecosistema al modificar las cascadas tróficas, la producción primaria, el procesamiento de detritos y

la transferencia de subsidios en amplias escalas espaciales (Flecker *et al.* 2010, Barthem *et al.* 2017, Anderson *et al.* 2018).

El bagre goliat amazónico del género *Brachyplatystoma* realiza la migración de agua dulce más larga conocida del mundo. Una especie, *B. rousseauxii*, usa casi toda la longitud de la cuenca amazónica en una migración de ida y vuelta de hasta ~12 000 km entre sus áreas de desove en el piedemonte andino de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú, hasta su criadero en el estuario en Brasil (Barthem y Goulding 1997, Barthem *et al.* 2017, Duponchelle *et al.* 2016, Hauser *et al.* 2020). Esta migración excepcional implica orientación natal, un comportamiento que rara vez se observa en agua dulce, pero común en especies que migran entre el mar y los ríos, como el salmón. En este proceso, los peces adultos suelen regresar a la cuenca donde nacieron, ya sea en el Alto Madeira (Duponchelle *et al.* 2016) o en el alto Amazonas (Hauser *et al.* 2020). Junto con los delfines de río, el bagre goliat es el principal depredador de los ríos amazónicos (Barthem y Goulding 1997) y varias especies están sobreexplotadas (Barthem *et al.* 1991, Petrere *et al.* 2004, Agudelo *et al.* 2013). Como se ha demostrado tanto en ecosistemas marinos como de agua dulce, los principales depredadores desempeñan funciones ecológicas esenciales, y el agotamiento de sus poblaciones puede implicar modificaciones profundas de los ecosistemas a través de cascadas tróficas (Baum y Worm 2009, Chase *et al.* 2009, Frank *et al.* 2005, Persson *et al.* 2007). Se esperan efectos en cascada similares con la disminución de la gran comunidad del bagre goliat en la cuenca amazónica (Angelini *et al.* 2006, Lima 2017), lo que podría acentuarse aún más por su excepcional comportamiento migratorio (Borer *et al.* 2005).

Las migraciones de peces, y en particular los movimientos de peces detritívoros, también juegan un papel ecológico crucial en el transporte de nutrientes, con importantes consecuencias en la dinámica de la red alimentaria local. Los peces de la familia Prochilodontidae (*Prochilodus* y *Semaprochilodus*), que se alimentan de detritos, algas

y microorganismos asociados (Bowen 1983), realizan migraciones complejas a gran escala desde afluentes pobres en nutrientes (aguas negras o claras) durante el período de aguas bajas a las ricas llanuras aluviales de los afluentes de aguas bravas para el desove y la alimentación durante las aguas altas (Ribeiro y Petrere 1990, Vazzoler y Amadio 1990, Vazzoler *et al.* 1989). Sus movimientos entre diferentes sistemas fluviales conectan redes tróficas en grandes escalas espaciales y dan como resultado una importante transferencia de energía y biomasa a aguas oligotróficas, donde estas especies son depredadas por grandes piscívoros que normalmente no podrían soportar altas densidades poblacionales sin estos subsidios (Hoeinghaus *et al.* 2006, Winemiller y Jepsen 1998). Aunque este fenómeno se ha estudiado principalmente en peces proquilodóntidos, es probable que los flujos de producción primaria de ríos de aguas blancas ricas en nutrientes a ríos de aguas claras o negras por especies detritívoras migratorias estén muy extendidos en la cuenca amazónica, al igual que muchos otros carácidos migratorios, como como *Anodus* spp., *Brycon* spp., *Colossoma macropomum*, *Leporinus* spp., *Mylossoma* spp., *Tripottheus* spp. desovan y crecen exclusivamente en aguas bravas, pero pueden vivir en cualquier tipo de agua como adultos (Lima y Araujo-Lima 2004). Otro caso llamativo es la migración anual del bagre lápiz juvenil, *Trichomycterus barboursi* (~3 cm), que consiste en cientos de miles de individuos que se desplazan desde su zona de cría en el río Béni aguas abajo hasta sus tramos superiores cientos de kilómetros aguas arriba (Miranda-Chumacero *et al.* 2015). Esta migración suministra una fuente de alimento para peces, aves acuáticas, reptiles y poblaciones humanas a lo largo del camino.

Muchos peces migratorios amazónicos han desarrollado conjuntamente una relación mutuamente beneficiosa con el bosque. Durante la temporada de aguas altas, los peces migratorios invaden el bosque inundable para alimentarse de los frutos que caen al agua, dispersando semillas a grandes distancias mientras mejoran su proceso de

germinación (Goulding 1980, Correa y Winemiller 2014, Correa *et al.* 2015a). La mayoría de las aproximadamente 150 especies de peces frugívoros conocidas en el Neotrópico, pertenecientes a 17 familias y 6 órdenes, también se encuentran en la cuenca amazónica (Horn *et al.* 2011). Pueden consumir al menos 566 especies de frutos y semillas de 82 familias de plantas, contribuyendo así a su distribución espacial y a la biodiversidad (Correa *et al.* 2015a). Debido a que la pesca comercial se dirige principalmente a especies de gran tamaño, que pueden dispersar semillas de un rango de tamaño más amplio y de una mayor diversidad de plantas, la sobreexplotación podría amenazar no solo a las poblaciones de peces frugívoros, sino también a la biodiversidad y la conservación del bosque inundado (Correa *et al.* 2015b).

### 3.3.4 Variación ambiental y adaptación de los organismos

De los 7 millones de km<sup>2</sup> que cubre la región amazónica, 800.000 km<sup>2</sup> son ecosistemas acuáticos. La interacción entre la tierra y el agua responde a un delicado engranaje climático que es responsable del pulso de inundación (Junk *et al.* 1989). Este es sin duda uno de los procesos ambientales más importantes y relevantes en la Amazonía, ya que genera variaciones de hasta 15 m en el plano vertical y miles de kilómetros de inundaciones en el plano lateral. Esto marca claramente un período de aguas bajas y un período de aguas altas, con períodos de transición a lo largo del año. Este ciclo, repetido durante miles de años, ha generado procesos de adaptación excepcionales por parte de la fauna y la flora. Buena parte de la vegetación está adaptada a estar sumergida durante varios meses y sincronizar sus procesos de fructificación en aguas altas como estrategia de dispersión. Asimismo, durante este período, la proliferación de macrófitos y grandes parches de vegetación acuática sirven de refugio a peces y otros organismos y brindan alimento a especies como manatíes y capibaras (Parolin *et al.* 2004, Piedade *et al.* 2010, Junk *et al.* 2011).

Los cambios en el nivel del agua también generan un mecanismo que desencadena la migración lateral de muchas especies, incluyendo peces, delfines y manatíes (Cox-Fernandes 1997, Martin y da Silva 2004, Arraut *et al.* 2010). En el caso de los delfines, en aguas altas se dispersan por el bosque inundado, afluentes y lagunas en busca de alimento, pero cuando el nivel del agua comienza a disminuir, los delfines grises (*Sotalia fluviatilis*) se desplazan hacia los ríos principales y posteriormente los delfines amazónicos (*Inia geoffrensis*) también lo hacen para evitar quedar atrapados en cuerpos de agua con un bajo suministro de alimentos. Las aguas poco profundas representan la época de mayor disponibilidad de alimentos en los principales ríos. Con la contracción de todo el sistema, los peces quedan contenidos en un espacio más pequeño y los delfines aprovechan esto para alimentarse. Este aumento de energía permite sincronizar la reproducción con la temporada. Las crías nacen 13 meses después, también en periodos de bajos niveles de agua. En contraste, los manatíes se benefician de una mayor producción de macrófitos en periodos de aguas altas, mientras que en el verano deben buscar algas en troncos sumergidos y subsistir con las reservas de grasa corporal.

### 3.4 Plasticidad genética y diversidad molecular

Debido a que la delimitación de especies se basa en la variación genética, la selección natural y la adaptación (Sexton *et al.* 2009), la riqueza de especies se considera ampliamente como una medida fundamental de la biodiversidad a nivel general (Gotelli y Colwell 2001). Los patrones de variación genética en las especies también representan un componente vital pero a menudo subestimado de la biodiversidad amazónica; La diversidad filogenética evalúa las diferencias evolutiva y acumulativa dentro y entre áreas y taxones (Antonelli *et al.* 2018a). La diversidad filogenética mide la cantidad total de evolución por linaje a lo largo del tiempo entre todos los miembros de un clado o área (Tucker *et al.* 2017). En general, se ha demostrado que esto brinda una mejor

estimación de la divergencia de características que la riqueza de especies por sí sola (Forest *et al.* 2007).

Aunque muchos grupos de organismos están ampliamente distribuidos en las regiones tropicales, recientemente se ha documentado el patrón detallado de variación de las especies (Costa y Magnusson 2010), incluyendo la variación espacial, genética y morfológica, y su estructura genética, que corresponde a varias unidades evolutivas independientes. (Riba *et al.* 2012, Schultz *et al.* 2017). La diversidad genética de los mamíferos y anfibios terrestres es un 27% mayor en las áreas tropicales, y los hábitats perturbados tienen menos diversidad genética en comparación con las áreas no perturbadas (Miraldo *et al.* 2016). Recientemente se han desarrollado filogenias moleculares bastante completas para revelar la evolución de la biota tropical (Dexter *et al.* 2017, Eiserhardt *et al.* 2017). El muestreo molecular a nivel intraespecífico (subespecies y poblaciones) ha avanzado significativamente en el Neotrópico (Antonelli *et al.* 2018b). Según el análisis de filogenias moleculares, se ha demostrado que algunas regiones neotropicales pueden ser más permeables a los linajes inmigrantes que otras. Además, las diferencias intrínsecas entre grupos taxonómicos (como la capacidad de dispersión) pueden permitir que algunos linajes colonicen nuevas regiones (Antonelli *et al.* 2018b) a pesar de la conservación de nicho (Crisp *et al.* 2009), y otros soportan las adaptaciones a los cambios ecológicos (Simon *et al.* 2009, Trujillo-Arias *et al.* 2017). Sin embargo, para la mayoría de los grupos taxonómicos de la Amazonía, el conocimiento sobre los intercambios bióticos y las historias de dispersión sigue siendo sorprendentemente pobre, y no se comprende qué regiones sirvieron como fuentes primarias y sumideros de biodiversidad, definidas como proveedoras y receptoras (Antonelli *et al.* 2018b). Se ha concluido que la Amazonía es la principal fuente de diversidad neotropical de angiospermas, helechos, serpientes, aves, mamíferos y ranas para otras regiones, brindando >2.800 linajes (63% de todos los eventos de dispersión), siendo aproximadamente 4,6 veces mayor que la segunda

fuente de diversidad más importante (Antonelli *et al.* 2018b, Figura 3.6).

Como se sabe, tanto la Amazonía occidental como la central tienen la mayor riqueza de especies de comunidades arbóreas (ter Steege *et al.* 2003, Chave *et al.* 2007) y, por lo tanto, la mayor diversidad filogenética, pero la menor distancia promedio del taxón más cercano (Honorio Coronado *et al.* 2015). La distancia filogenética media por pares entre especies se correlaciona con la distribución uniforme de los taxones entre los tres principales clados de angiospermas (magnoliidos o dicotiledóneas, monocotiledóneas, eudicotiledóneas) y ambos son los más altos en la Amazonía occidental. Finalmente, los bosques tropicales estacionalmente secos y los bosques sobre arenas blancas tienen una baja diversidad filogenética (Fine *et al.* 2010, Honorio Coronado *et al.* 2015).

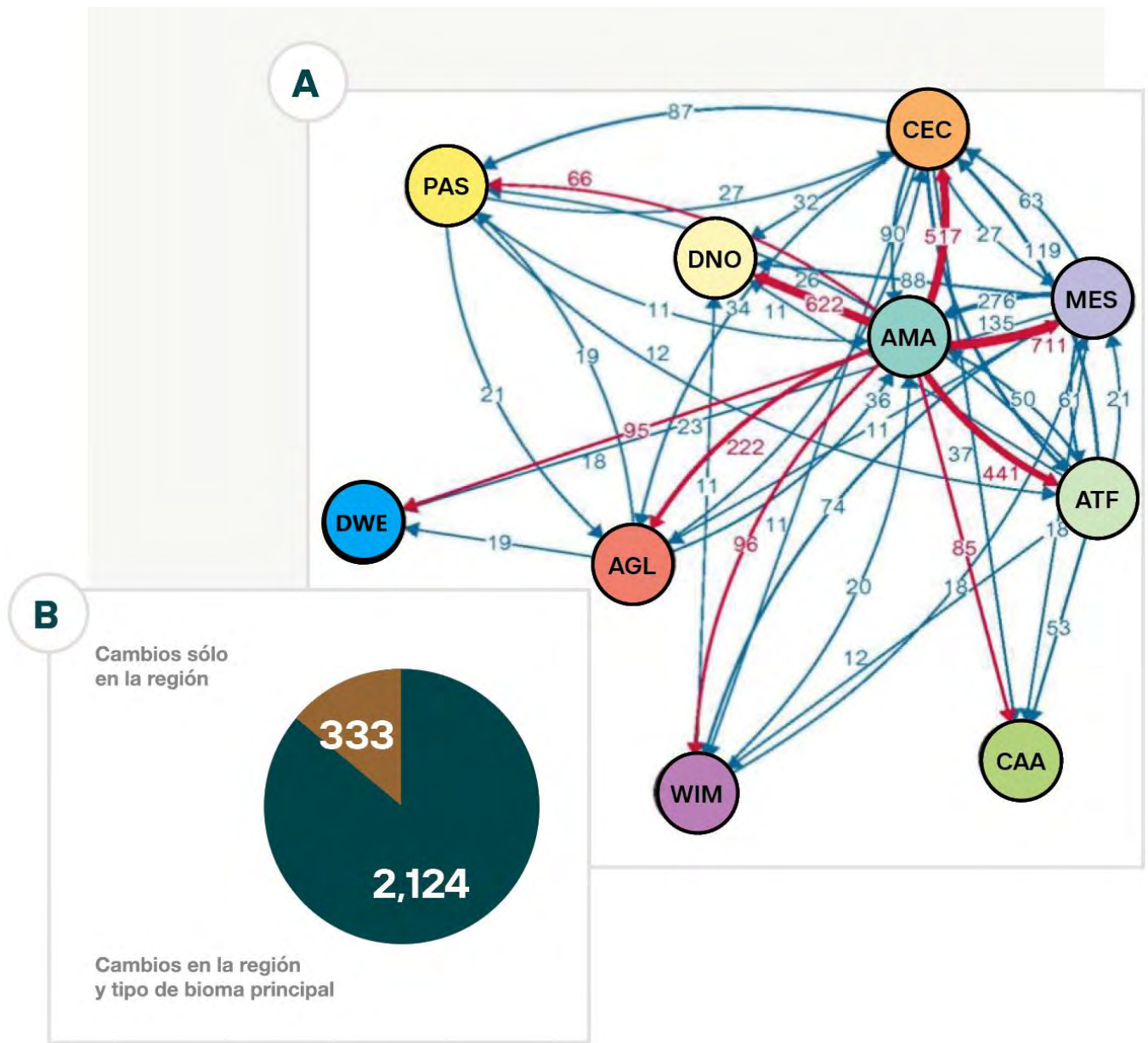
Ante los cambios e impactos ambientales, las poblaciones con diversidad genética reducida pueden tener menor capacidad de respuesta (Whitman y Agrawal 2009) y, por lo tanto, más ser vulnerables a los procesos de fragmentación y extinciones locales (Spielman *et al.* 2004). Esta diversidad genética ha sido propuesta como un mecanismo para sobrevivir en ambientes heterogéneos o cambiantes, como el trópico (Lande 2014). Un ejemplo clásico de los constantes cambios en el contenido de oxígeno en las aguas amazónicas es el desarrollo y la inversión de varios rasgos morfológicos en peces en condiciones de hipoxia (Almeida-Val *et al.* 2006, Fernández-Osuna y Scarabotti 2016). Además, la capacidad de varios linajes para establecerse en la Amazonía occidental y meridional también puede estar relacionada con las altas tasas de alteración y recambio en la región (Quesada *et al.* 2012, Marimon *et al.* 2013, Baker *et al.* 2014).

### 3.5 Diversidad funcional

La diversidad funcional, o el valor, el rango y la distribución de los rasgos funcionales en una



comunidad determinada, juega un papel clave en la generación y el mantenimiento de la biodiversidad y los procesos de los ecosistemas. La diversidad funcional depende de la variabilidad de los valores de los rasgos de todas las especies presentes, tanto intra como inter-especies, y del grado de superposición de los nichos funcionales (Petchy y Gaston 2006, Díaz *et al.* 2007). Los rasgos funcionales (Chapin *et al.* 2001, Violle *et al.* 2007) relacionan mecánicamente las especies con su efecto sobre los ecosistemas en los que viven. Por ejemplo, los rasgos funcionales afectan la capacidad competitiva y la



**Figura 3.6** La Amazonía como fuente principal de linajes de biodiversidad en el Neotrópico (Antonelli *et al.* 2018b). A) Intercambio biótico entre regiones neotropicales estimadas a partir de filogenias moleculares fechadas. Las flechas indican la dirección y el número de eventos de dispersión, con un grosor de línea proporcional al número de eventos. Solo se muestran las conexiones con más de 10 eventos. La posición de los círculos en el diseño refleja la conexión biótica entre regiones. Los eventos de dispersión fuera de la Amazonía están resaltados en rojo. AGL, Pastizales Andinos; AMA, Amazonía; ATF, Bosques Atlánticos; CAA, Caatinga; CEC, Cerrado y Chaco; DNO, Norte Seco de América del Sur; DWE, Sudamérica Occidental Seca; MES, Mesoamérica; PAS, Estepa Patagónica; WIM, Antillas. B) Número de eventos de dispersión no ambiguos asociados con cambios en los principales tipos de biomas en comparación con cambios a otras regiones dentro del mismo tipo de bioma.

coexistencia de las especies (Kraft *et al.* 2008, Guilherme *et al.* 2019), la capacidad de invasión (Miranda-Chumacero *et al.* 2012, Van Damme *et al.* 2015), la estructura y función de la comunidad y el ecosistema (Bueno *et al.* 2013, Sobral *et al.* 2017), las adaptaciones a lo largo de gradientes ambientales (Asner *et al.* 2014a, von May *et al.* 2017, Santos *et al.* 2019), y la resistencia a la perturbación y al cambio ambiental (Arévalo-Sandi *et al.* 2018, Arantes *et al.* 2019, Hooper y Ashton 2020).

Las condiciones ambientales actúan como filtros, determinando patrones de diversidad funcional en la cuenca amazónica, seleccionando especies que exhiben rasgos morfológicos, conductuales o reproductivos similares. Por ejemplo, estructuralmente, los ambientes menos complejos (*p. ej.*, la sabana) albergan más especies de hormigas más pequeñas, con mandíbulas más pequeñas y ojos más grandes. En ambientes boscosos más complejos, hay más especies de hormigas de mayor tamaño, con mandíbulas más grandes y ojos más pequeños. Por lo tanto, la composición morfológica de los grupos de hormigas terrestres corresponde a la complejidad ambiental, lo que sugiere que ciertas características de las hormigas ofrecen ventajas ecológicas a especies particulares en hábitats particulares (Guilherme *et al.* 2019). La química foliar de los árboles brinda otro ejemplo de diversidad funcional que varía con las condiciones ambientales. Los compuestos estructurales y de defensa muestran una sorprendente diversidad en la Amazonía, y los portafolios químicos de las copas de los árboles cambian drásticamente a lo largo de los gradientes de elevación y fertilidad del suelo (Asner *et al.* 2014b). Asimismo, la diversidad de rasgos funcionales en las comunidades de peces, como las estrategias de alimentación, las historias de vida, los comportamientos migratorios y el uso del hábitat, se correlaciona positivamente con la cobertura forestal en las llanuras aluviales de los ríos (Arantes *et al.* 2019). En consecuencia, el medio ambiente influye en la diversidad funcional y, a medida que avanza la pérdida de hábitat por la deforestación, el conjunto de rasgos funcionales

que se encuentran en las comunidades de peces se ve muy comprometido.

La Amazonía se encuentra entre las regiones con mayor diversidad funcional de la Tierra para una serie de taxones (*p. ej.*, peces: Toussaint *et al.* 2016; plantas: Wiczyński *et al.* 2019; anfibios: Ochoa-Ochoa *et al.* 2019). La diversidad taxonómica y funcional a menudo están desvinculadas, y para algunos grupos taxonómicos, la diversidad funcional es considerablemente más alta en la Amazonía de lo que se esperaría de la diversidad taxonómica. Los peces de agua dulce representan un ejemplo que llama la atención (Toussaint *et al.* 2016), y se han propuesto diferentes hipótesis para explicar la enorme diversidad funcional de los peces de agua dulce en todo el Neotrópico (Albert *et al.* 2020). El Neotrópico alberga aproximadamente el 40% de las especies de peces de agua dulce del mundo, sin embargo, esta misma región alberga más del 75% de la diversidad funcional de peces. La diversidad funcional de agua dulce en la Amazonía incluye una variación increíble en la forma del cuerpo y la ecología trófica, que van desde el bagre comedor de madera con boca de ventosa (*p. ej.*, *Cochliodon*, *Panaque* spp) con dientes y mandíbulas especializados para excavar troncos de árboles sumergidos, hasta peces eléctricos con ojos más pequeños que viven en aguas turbias (Gymnotiformes), a frugívoros migratorios con dientes en forma de molares que pueden ser importantes depredadores de semillas, así como agentes de dispersión de semillas (*p. ej.* *Colossoma*, *Piaractus*; Correa *et al.* 2015a), al bagre vampiro alargado que se alimenta de sangre de las branquias de otros peces, *Vandellia* (Albert *et al.* 2020).

La diversidad funcional explica las interacciones biológicas y cómo los organismos pueden impulsar procesos cruciales del ecosistema. Por ejemplo, la diversidad trófica, un rasgo funcional importante, influye en la forma como las especies pueden influir en los procesos ecológicos, como las interacciones depredador-presa, la dispersión de semillas, el secuestro de carbono y el ciclo biogeoquímico, las

cuales son funciones críticas en los eco-sistemas acuáticos y terrestres de la Amazonía. Además, la diversidad de especies *per se* puede ser un fuerte impulsor de la función del ecosistema. Por ejemplo, en los paisajes mixtos de bosque y sabana de la región de Rupununi en Guyana, la riqueza de especies de mamíferos parece estar fuertemente correlacionada con el ciclo del carbono (Sobral *et al.* 2017). Curiosamente, las concentraciones de carbono del suelo y el almacenamiento de carbono en el suelo y los árboles son más altas en los sitios con la mayor riqueza de especies de mamíferos. Por lo tanto, el número de interacciones de alimentación influye en la cantidad de carbono que permanece en los suelos, ya que los cuerpos de los animales, las heces y las frutas procesadas por los mamíferos se convierten en fuentes de materia orgánica del suelo. Del mismo modo, en los sistemas acuáticos tropicales, el reciclaje de nutrientes mediado por el consumidor por parte de los peces varía mucho con características como el tamaño corporal del consumidor, la estequiometría corporal y la posición trófica. Los peces pueden modular el ciclo de nutrientes en los arroyos tropicales (Taylor *et al.* 2006, Capps *et al.* 2013), y la extinción de peces puede tener profundas consecuencias en las tasas de remineralización de nitrógeno y fósforo (McIntyre *et al.* 2007).

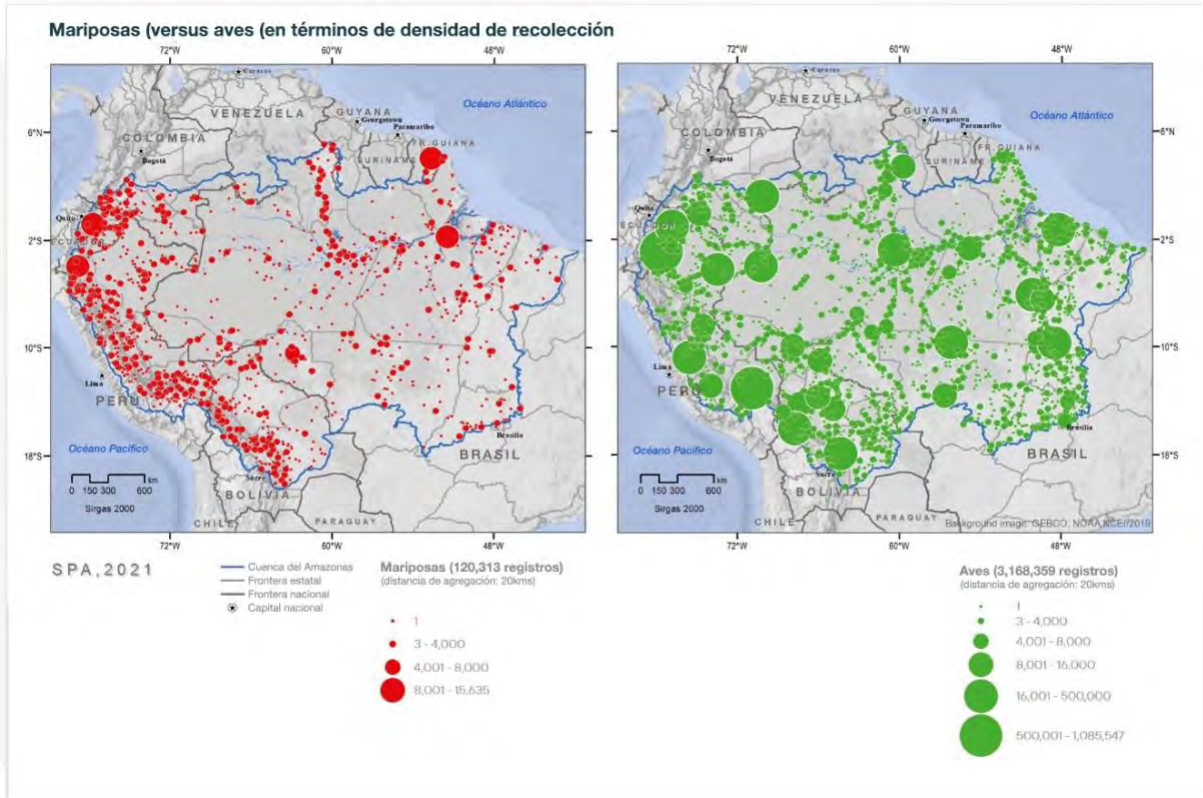
La diversidad funcional puede contribuir aún más a la resiliencia de las comunidades y los ecosistemas frente a las perturbaciones, incluyendo el cambio climático o la defaunación. Por ejemplo, las características de las plantas, como la capacidad de resistir el estrés hídrico y térmico, pueden determinar la forma como la dinámica de la composición, la biomasa vegetal y el secuestro de carbono de los bosques amazónicos responden a los periodos prolongados de sequía (Levine *et al.* 2016). Los modelos sugieren que los bosques con alta diversidad de rasgos de plantas se regenerarán más rápidamente que los bosques con baja diversidad de rasgos de plantas luego de la pérdida de árboles grandes debido al cambio climático. Por lo tanto, los científicos que pronostican los impactos del cambio climático en la composición, la biomasa y la función

de sumidero de carbono de los bosques amazónicos durante el próximo siglo no pueden descuidar la diversidad de rasgos (Sakschewski *et al.* 2016). La redundancia funcional postula que en ecosistemas ricos en biodiversidad, como la Amazonía, la extinción de algunas especies no causará una pérdida sustancial en la función del ecosistema si las especies remanentes desempeñan roles equivalentes y son capaces de asumir las funciones desempeñadas por las especies extintas (Lawton y Brown 1993). De hecho, las evaluaciones de las redes de dispersión de semillas en los bosques amazónicos muestran una alta conectividad y superposición de dietas entre varias especies y grupos de vertebrados, lo que sugiere una alta redundancia. Sin embargo, las observaciones muestran que los bosques fragmentados y defaunados sufren mucho los efectos de la cascada trófica, lo que sugiere una complementariedad más que una redundancia en los grandes vertebrados (Bueno *et al.* 2013, Arévalo-Sandi *et al.* 2018).

#### 3.6 Conocimiento Incompleto sobre la Biodiversidad

Aunque la Amazonía es uno de los bosques más grandes e intactos del mundo, también es uno de los menos conocidos biológicamente. Su inmenso tamaño, diversidad y acceso limitado hacen que la tarea de documentar su biodiversidad sea extremadamente desafiante. En consecuencia, existen sesgos, a veces severos, tanto espaciales como taxonómicos en los datos (Oliveira *et al.* 2016, Schulman *et al.* 2007, Vale y Jenkins 2012). Al observar los datos de localidad de las especies en las bases de datos globales (Figura 3.7), existe un fuerte sesgo espacial hacia las áreas urbanas, los centros de investigación y las principales rutas de acceso (*p. ej.*, carreteras, ríos). Al mismo tiempo, algunas partes de la cuenca tienen pocos o incluso ningún dato para ningún taxón, o al menos ningunos datos los que se pueda acceder digitalmente.

Mirando a través de los taxones, también hay fuertes sesgos. La mayoría de los datos disponibles son para plantas o aves (>80% en GBIF). Grupos como las



**Figura 3.7** Mariposas (120.313 registros) versus aves (3.168.359 registros) en términos de densidad de recolección. Fuente: GBIF 2021. Método de agrupación de datos: Natural de Jenks, distancia de agregación: 20 kilómetros.

mariposas tienen muchos menos datos, y grupos muy diversos como los hongos y las bacterias son casi completamente desconocidos. Por supuesto, estos sesgos taxonómicos no son exclusivos de la Amazonía; existen para la mayoría de las áreas del mundo, como consecuencia de que la sociedad tiene más interés en algunos taxones que en otros. También hay un número considerable de especies aún no descritas, incluso para taxones bien conocidos (Pimm *et al.* 2010). También es poco probable que estas especies sean como las ya conocidas. Las especies aún por descubrir son ciertamente más raras y más restringidas en sus distribuciones que las especies ya conocidas. En general, son las especies comunes y extendidas las que se describen primero (Pimm y Jenkins 2019). En consecuencia, la biodiversidad que aún no conocemos puede no seguir los mismos patrones que la biodiversidad que conocemos hoy.

Estos sesgos espaciales y taxonómicos en los datos, y nuestra falta de datos adecuados en general, afectan nuestra capacidad para comprender los verdaderos patrones de la biodiversidad en la Amazonía. Esto incluye preguntas como dónde están exactamente los centros de endemismo y dónde se pueden encontrar las especies más amenazadas, temas de gran preocupación para la conservación. Sin embargo, si bien dichas limitaciones en nuestro conocimiento son problemáticas, la realidad es que todos los lugares tienen datos incompletos. Debemos tomar decisiones utilizando la mejor información disponible, reconociendo que a medida que aprendemos más, puede ser conveniente mejorar las decisiones anteriores.

### 3.7 Conclusiones

La Amazonía es un ícono mundial de la biodiversidad. Aún así, en muchos grupos taxonómicos, la diversidad de especies tiene una notoria falta de

**Cuadro 3.2 Tendencias en el descubrimiento de nuevas especies de vertebrados en la cuenca amazónica**

Cada año se describen nuevas especies de vertebrados de la Amazonía, un proceso de descubrimiento que comenzó hace varios siglos. Los primeros vertebrados amazónicos fueron descritos por Linneo en 1758: 13 peces, 10 anfibios, 50 reptiles, 131 aves y 51 mamíferos. Para analizar las tendencias en las descripciones de las especies amazónicas se tomaron como referencia 2.406 especies de peces (Jézéquel *et al.* 2020), 997 especies de anfibios (GBIF: 10.15468/dl.9mgq7k), 804 de reptiles (GBIF: 10.15468/dl.uy6mw9), 2.736 de aves (GBIF: 10.15468/dl.3zkc3v), y 974 de mamíferos (GBIF: 10.15468/dl.ttgkq4), para un total de 7.827 especies (Figura B3.2.1). Este ejercicio no tiene como objetivo determinar el número total de especies en la Amazonía, sino más bien describir las tendencias en la tasa de descripciones de especies.

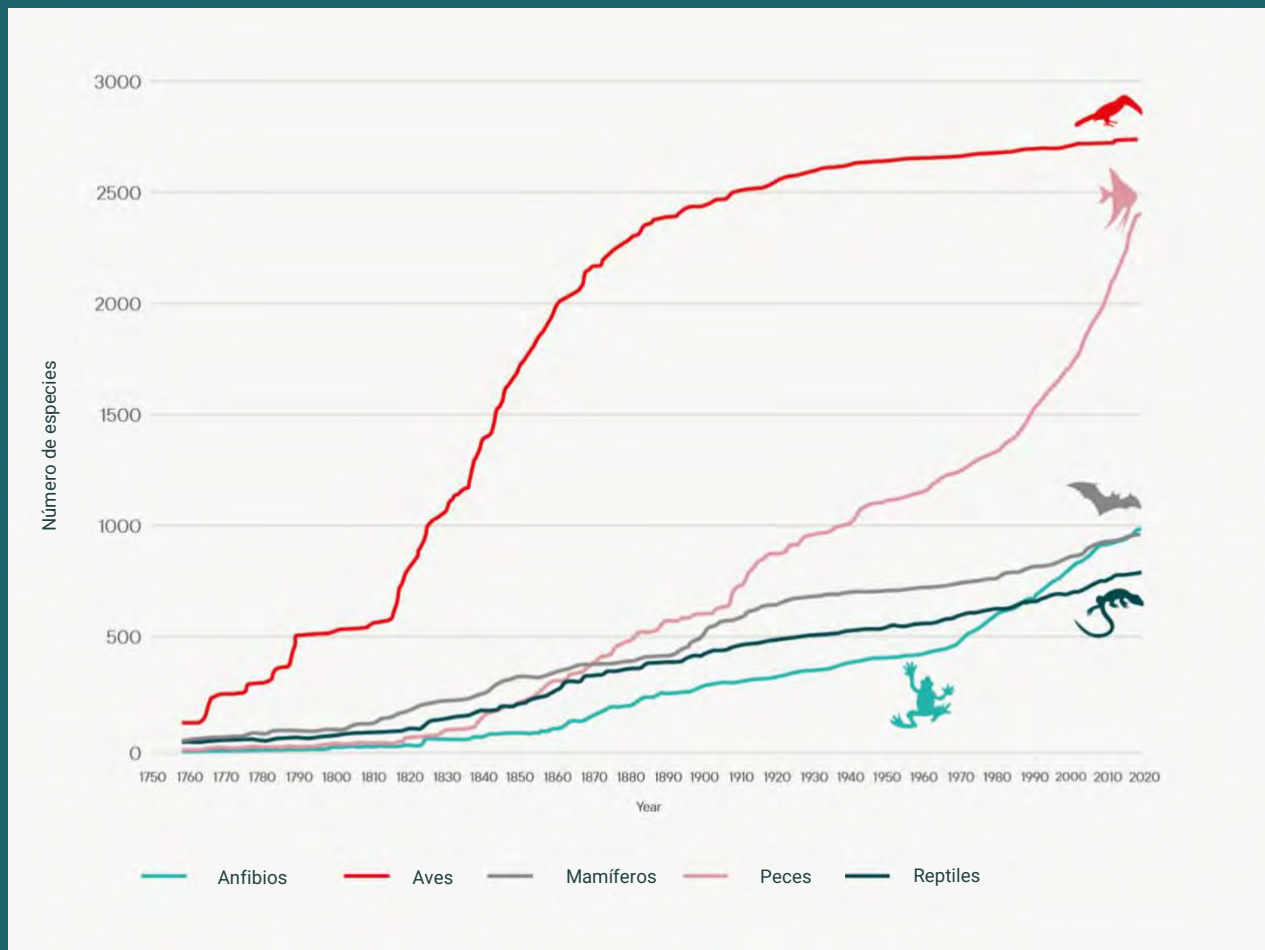
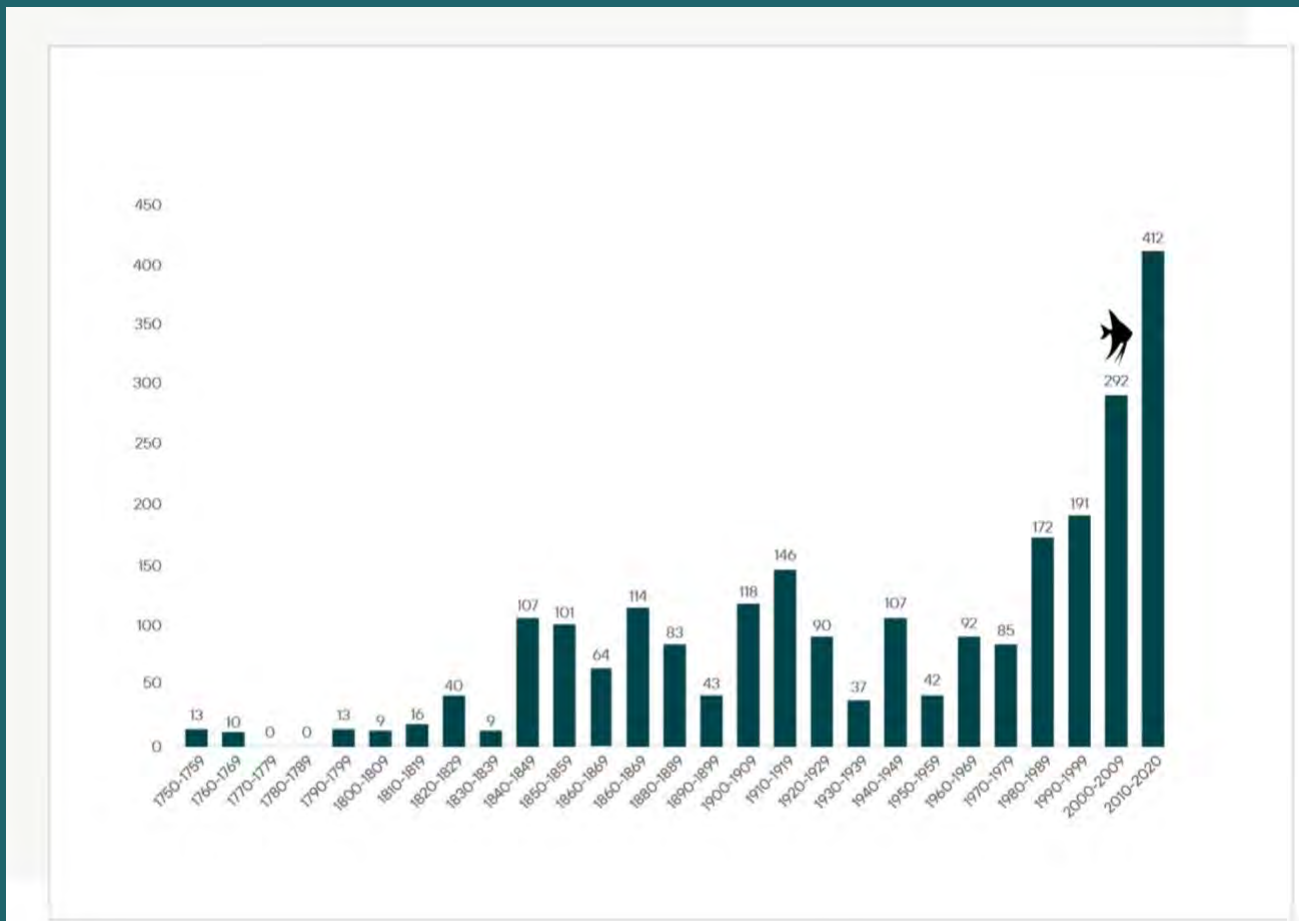


Figura B3.2.1 Curvas de acumulación de especies para cinco grupos de vertebrados de la cuenca amazónica.

**Cuadro 3.2 cont.**

*Peces* Después de las primeras descripciones de especies realizadas por Linneo, hubo un período con un índice muy bajo de descripciones hasta 1830. Comenzando con las contribuciones de naturalistas como Achille Valenciennes (1794–1865) y Johann Jakob Heckel (1790–1857), hubo un aumento sostenido hasta principios del siglo XX. Alrededor de 1910, con las principales contribuciones de Franz Steindachner (1834–1919) y Carl H. Eigenmann (1863–1927), hubo un aumento significativo de aproximadamente 600 especies a poco más de 1000. Entre 1940 y 1980 hubo un aumento constante, pero llama la atención que, desde entonces, cuando el número de especies era de 1.355, se ha producido un aumento exponencial sostenido en el número descrito. De hecho, entre 2010 y 2020, se describió el mayor número (n=412) y la mayor proporción (17%) de especies de cualquier década (Figura B3.2.2). Entre 1980 y 2019 se describieron el 44,3% de las especies amazónicas.

Desde 2016 se ha alcanzado una tasa equivalente a una nueva especie cada semana. Esto también se refleja en el pico histórico de descripciones alcanzado en la última década, con un total de 412 especies (Figura B3.2.1). Según Jézéquel *et al.* (2019), la base de datos Amazon Fish (<https://amazon-fish.com>) reconoce 2.406 especies válidas (Jézéque *et al.* 2019), con una clara tendencia a seguir añadiendo nuevas especies. Con el tiempo, los peces pueden convertirse en el grupo de vertebrados con mayor número de especies en la Amazonía.



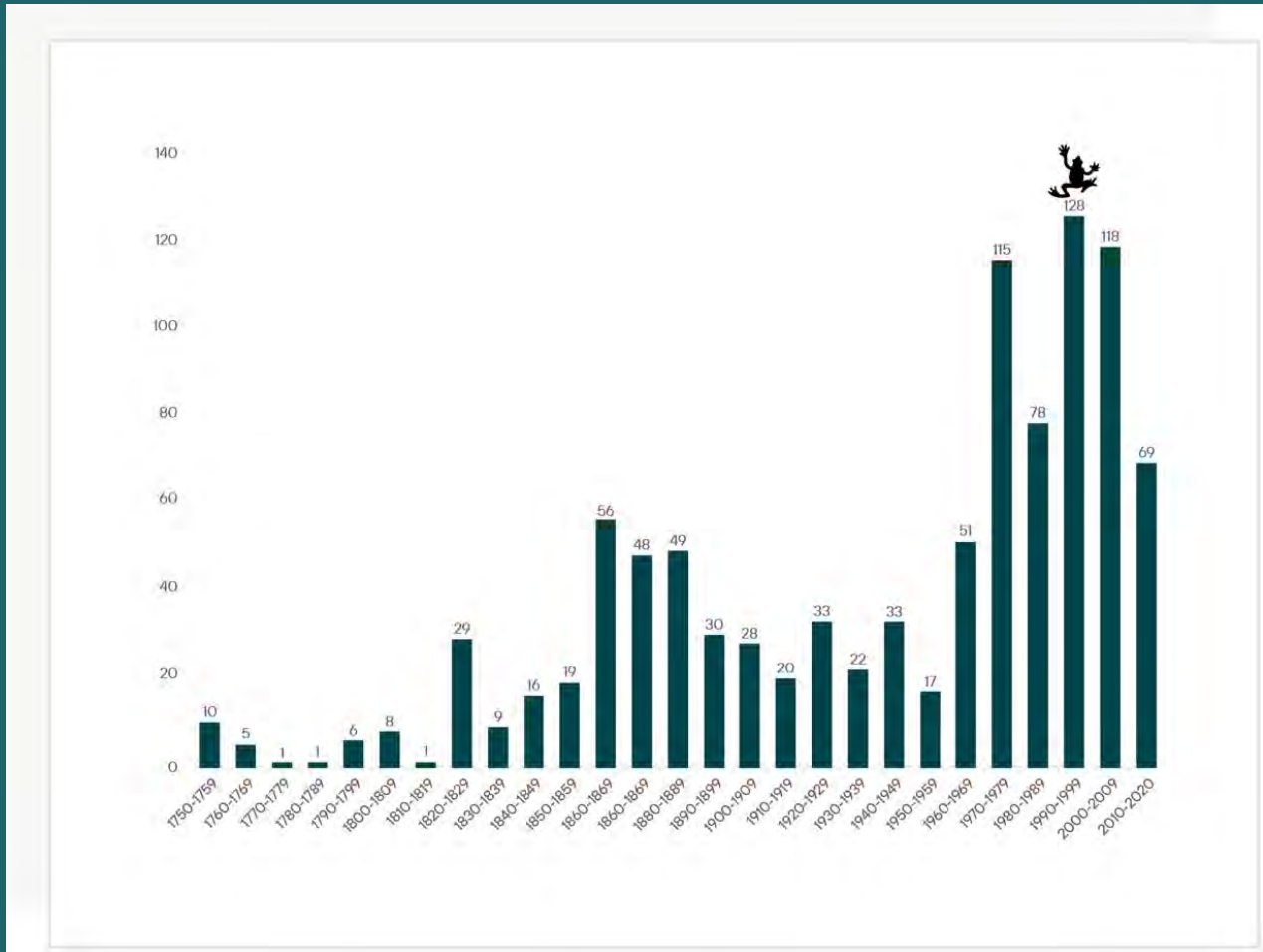
**Figura B3.2.2** Número de especies de peces descritas por década en la cuenca amazónica.



**Cuadro 3.2 cont.**

*Anfibios* La tasa de descripciones de nuevos anfibios fue muy baja hasta 1860, cuando aumentó y se mantuvo relativamente constante hasta 1970 (Figura B3.2.3). A partir de la década de 1970, la tasa aumentó drásticamente, con un 50,65% de las especies amazónicas descritas en los últimos 50 años.

En las décadas de 1990 y 2000, se alcanzaron picos de descripción con 128 y 118 especies, respectivamente (Figura B3.2.3). Según los datos disponibles en GBIF, se han descrito 997 especies válidas de anfibios para la Amazonía, con tendencia a seguir aumentando, y constituyendo un grupo prioritario de vertebrados para los esfuerzos taxonómicos. El descubrimiento de especies se ha beneficiado de la incorporación de datos moleculares y acústicos, así como del aumento del número de herpetólogos en América del Sur.

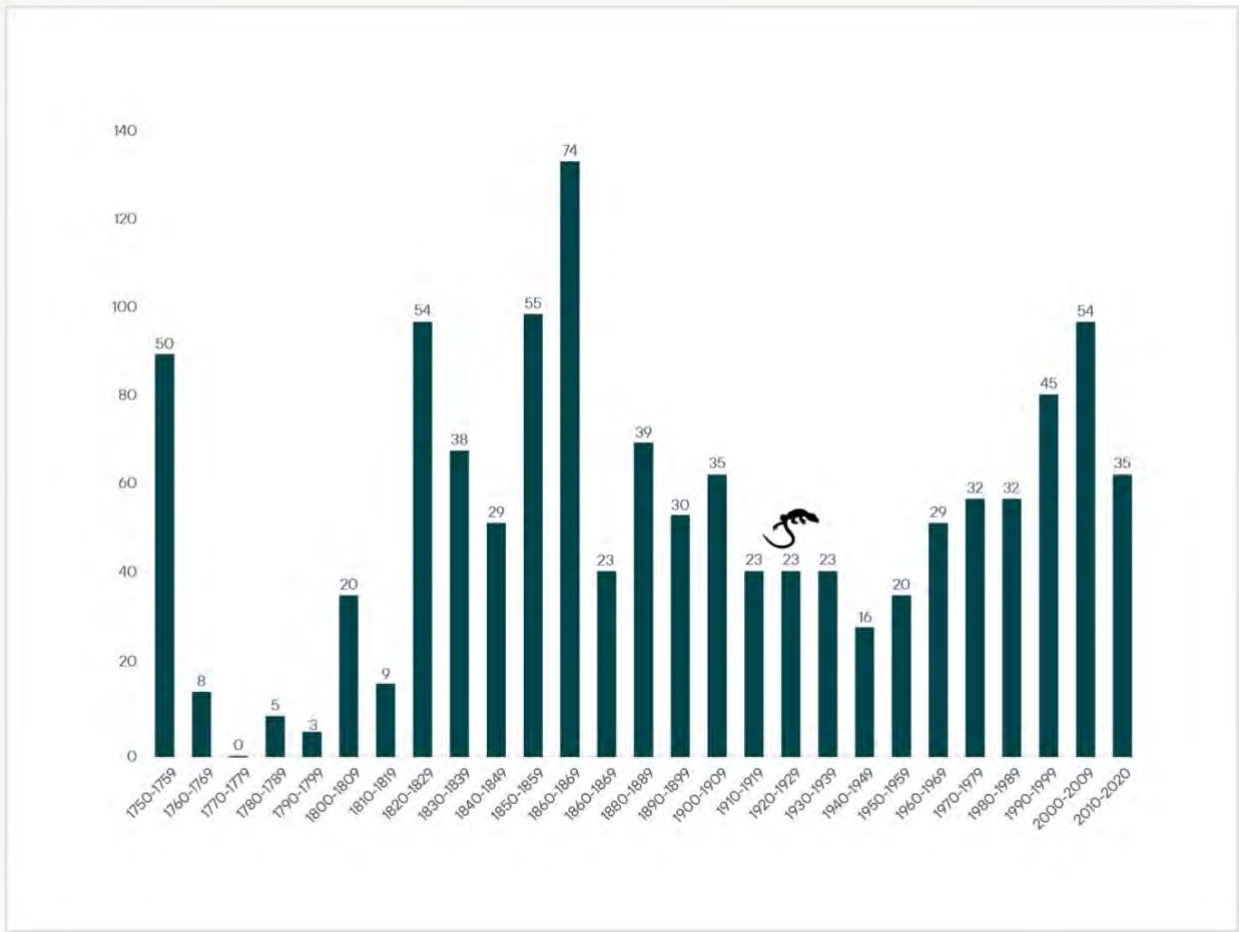


**Figura B3.2.3** Número y porcentaje de especies de anfibios descritas por década en la Amazonía.

*Reptiles* Desde las descripciones iniciales de Linneo de 50 especies (1758), los reptiles son el grupo de vertebrados con una de las tasas de descripción más bajas (Figura B3.2.1) y el número más bajo de especies descritas hasta la fecha (804). Aunque las descripciones han aumentado continuamente, no hay un período de aumento marcado como con otros grupos de vertebrados, lo que quizás resalte la necesidad de más esfuerzos taxonómicos. En la década de 1860 se alcanzó un pico de descripciones con 74 especies (9%), mientras que en las últimas décadas, entre 1990 y 2010, hubo un aumento en el número de especies descritas, alcanzando un pico de 54 entre 2000 y 2009 (Figura B3.2.4).

**Cuadro 3.2 cont.**

*Aves* Dado que Linneo describió 150 especies de aves, este es el grupo de vertebrados con mayor número de especies, actualmente con 2.736 según datos de GBIF (Figura B3.2.1). Aunque hubo muy poco aumento entre 1790 y 1810, el número de especies aumentó rápidamente a 2500 en 1910. El pico de descripciones de especies amazónicas ocurrió entre 1840 y 1849, con 349 especies añadidas (17%), lo que representa el 58,2 % de las especies añadidas entre 1810 y 1870 (Figura B3.2.5). Desde 1910, las descripciones de especies se han ralentizado significativamente, con solo 25 especies agregadas desde el cambio de siglo. Esta tendencia sugiere que las aves son el grupo de vertebrados mejor conocido con el menor número de especies que quedan por describir.

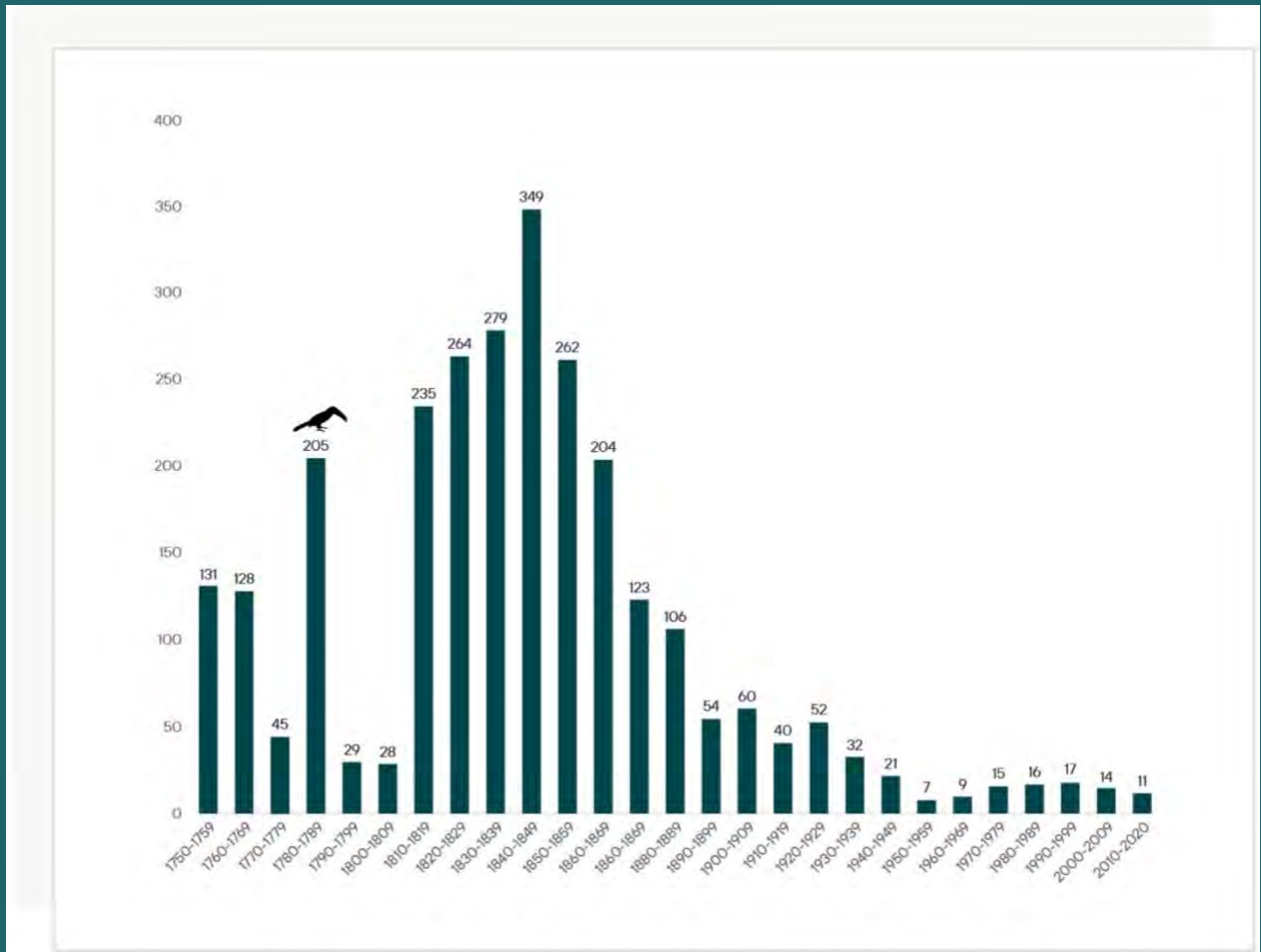


**Figura B3.2.4** Número y porcentaje de especies de reptiles descritas por década en la Amazonía.

**Cuadro 3.2 cont.**

*Mamíferos* Cuando se iniciaron las descripciones de las especies de mamíferos amazónicos (51 especies descritas por Linneo en 1758), ocupaban el segundo lugar, después de las aves (Figura B3.2.1). El número de especies de mamíferos pasó al tercer lugar entre 1860 y 1870, posición que ocupó hasta la última década, cuando los anfibios superaron a los mamíferos (975 vs 997, respectivamente) (Figura B3.1 y Figura B3.2.6).

La tasa de descripciones se ha mantenido relativamente constante, con aumentos en 1840 y 1900-1920, siendo este último período el pico en las descripciones (92 especies, 9%, Figura B3.2.6). El mayor potencial para nuevas especies de mamíferos en la Amazonía se encuentra entre los murciélagos, roedores y marsupiales.

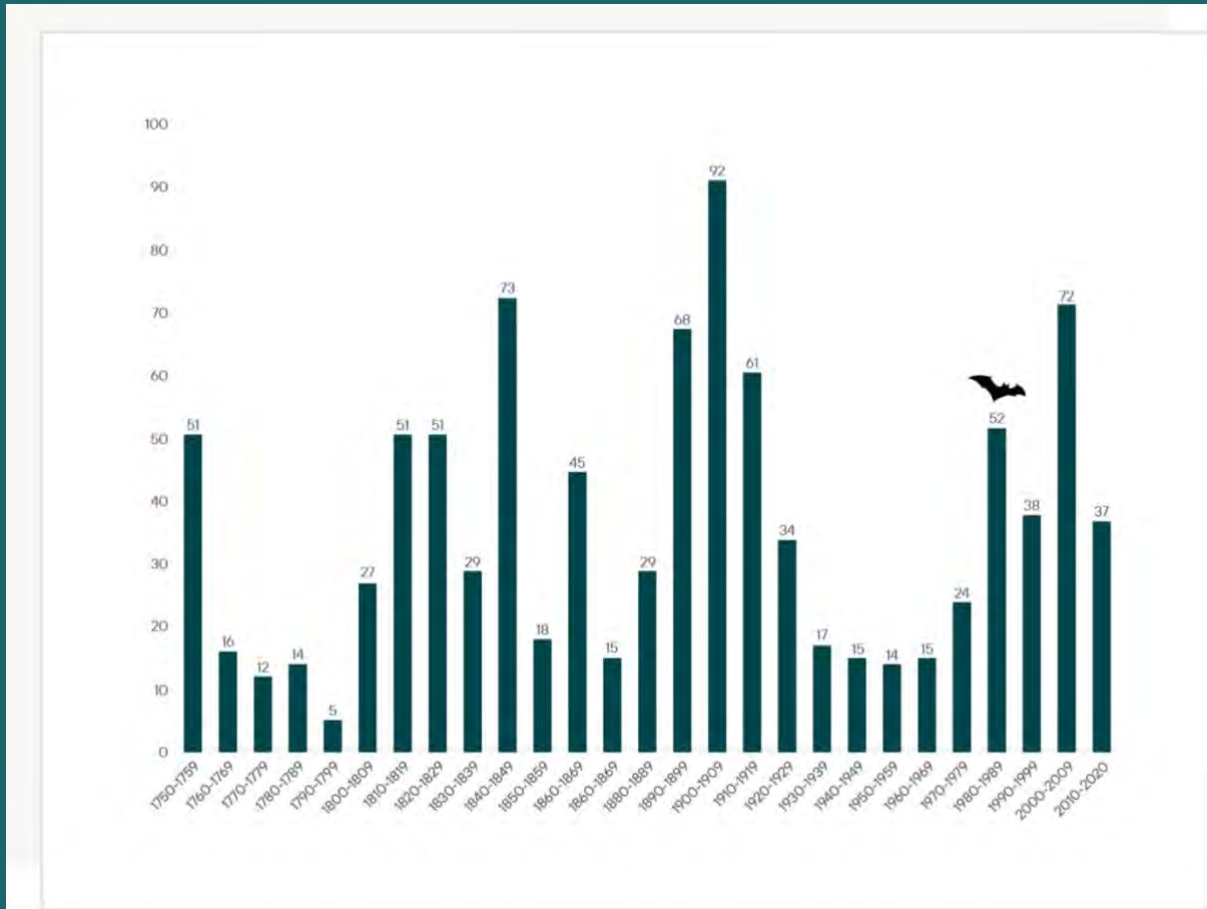


**Figura B3.2.5** Número y porcentaje de especies de aves descritas por década en la Amazonía.

**Cuadro 3.2 cont.**

Los patrones de descubrimiento varían ampliamente entre las clases de vertebrados en la Amazonía, y las tasas de descripciones de nuevas especies, para cada década, han sido muy variables entre grupos. Para continuar con las altas tasas de descripciones de nuevas especies, se debe prestar especial atención a la capacitación de taxónomos integradores, especialmente para peces, anfibios y pequeños mamíferos, cuyas curvas de acumulación de especies están lejos de alcanzar una asíntota, como sucede en las aves. Continuamente se describen nuevas especies en la Amazonía, incluyendo las áreas afectadas por los impactos negativos de la actividad humana. Se deben intensificar los esfuerzos para describir nuevas especies antes de que se pierdan debido a la destrucción del hábitat si queremos conocer los niveles reales de riqueza de especies en la Amazonía y las formas más efectivas de preservarla.

Nota metodológica: En el análisis se utilizaron listas de especies con el año de descripción de cada especie. En el caso de los peces, se utilizó la lista disponible de Amazon Fish (Jézéquel *et al.* 2020), mientras que para el resto de los grupos se extrajeron los listados de especies del GBIF, utilizando un polígono que abarca toda la cuenca amazónica (Anfibios, DOI: 10.15468/dl.9mgq7k; reptiles, DOI: 10.15468/dl.uy6mw9; aves, DOI: 10.15468/dl.3zkc3v; y mamíferos, DOI: 10.15468/dl.ttqkq4). En todos los casos, se asume que las listas de GBIF y Amazon Fish tienen la información taxonómica revisada y validada. Solo se utilizaron los nombres científicos que incluían autor y año, por lo que los totales de especies no necesariamente indican el número total de especies presentes en la Amazonía. El polígono dibujado para la descarga del GBIF puede haber omitido algunas especies o haber incluido especies que no necesariamente están en la Amazonía.



**Figura B3.2.6** Número y porcentaje de especies de mamíferos descritas por década en la Amazonía.

descripción, y los estudios taxonómicos a profundidad revelan una gran diversidad críptica. Como resultado, estimar la riqueza de especies en la región es una tarea desafiante. Los patrones de biodiversidad muestran una variación considerable dentro de la cuenca amazónica, con algunos grupos más diversos en las selvas bajas y otros en los ambientes andinos. Todavía estamos aprendiendo sobre la fascinante diversidad de la fauna, la flora y los hongos amazónicos, y este conocimiento es fundamental para la conservación de la región amazónica.

Las interacciones planta-animal y trófica son procesos ecológicos centrales en los bosques amazónicos, sin los cuales estos bosques dejarían de existir. Estas redes de mutualistas y consumidores regulan todos los aspectos de los bosques amazónicos y son responsables de su composición, regulación de especies, recuperación de perturbaciones y generación de biodiversidad. Los cambios en las interacciones de las especies pueden tener efectos en cascada en la función del ecosistema amazónico y los servicios que brindan a la humanidad. Un resultado abrumador y principal del estudio de los bosques amazónicos es que las redes de interacción planta-animal intactas son esenciales para la resiliencia de la biodiversidad forestal al cambio antropogénico y para la recuperación y restauración de los sistemas amazónicos.

Los ecosistemas acuáticos en la Amazonía son un mosaico complejo de hábitats influenciados por pulsos de inundación y por el patrón de flujo de nutrientes. La yuxtaposición de aguas de baja y alta productividad promueve complejos procesos de adaptación entre los organismos nativos. Los peces migratorios juegan papeles ecológicos importantes en las redes alimentarias acuáticas amazónicas, transfiriendo energía y nutrientes entre los diferentes componentes del ecosistema, ya sea como depredadores, presas, especies ingenieras o agentes de dispersión de semillas. La modificación o interrupción de sus patrones migratorios por sobreexplotación, confinamiento o degradación del

hábitat altera los procesos ecosistémicos y las cascadas tróficas, la producción primaria, el procesamiento de detritos y la transferencia de subsidios en amplias escalas espaciales.

La variación tanto interespecífica como intraespecífica en los rasgos funcionales de la biota amazónica es enorme. La diversidad funcional determina la capacidad competitiva y la coexistencia de las especies, la diversificación, la capacidad de invasión, la estructura y función de la comunidad y el ecosistema, las adaptaciones a lo largo de los gradientes ambientales y la resistencia a las perturbaciones y a los cambios ambientales. La diversidad funcional, por ejemplo, puede contribuir aún más a la resiliencia de las comunidades y los ecosistemas frente a las perturbaciones, incluyendo el cambio climático. Por lo tanto, los científicos que pronostican los impactos del cambio climático en la composición, la biomasa y la función de sumidero de carbono de los bosques amazónicos durante el próximo siglo no pueden dejar por fuera la diversidad de rasgos.

Los sesgos espaciales y taxonómicos existentes en los datos de biodiversidad en la Amazonía afectan nuestra capacidad para comprender los verdaderos patrones de biodiversidad en la región. Estos vacíos incluyen preguntas como la ubicación de los centros de endemismo, las áreas con las especies más amenazadas y otras preguntas de gran relevancia para la conservación. Aunque dichas brechas en el conocimiento pueden ser problemáticas, no deben impedir la toma de decisiones informada por el conocimiento actual y debe estar abiertas a incluir información novedosa a medida que esté disponible. Las políticas públicas son de suma importancia para apoyar la investigación básica y aplicada basada en la biodiversidad en la Amazonía, involucrando equipos de investigación transnacionales y diversos.

#### 3.8 Recomendaciones

- Promover estudios de campo, laboratorio y colecciones de herbarios/museos y

colaboraciones de investigación que busquen compilar un catálogo completo de especies amazónicas, complementado con muestras debidamente conservadas y sus tejidos/extractos de ADN (para estudios moleculares).

- Apoyar la taxonomía, que actualmente es una disciplina subestimada y subfinanciada. Necesitamos más taxónomos que trabajen junto con biólogos moleculares y habitantes locales, dispuestos a contribuir con su riqueza de conocimientos tradicionales para la descripción de nuevas especies.
- Es crucial mantener la conectividad altitudinal desde la Amazonía hasta los Andes. De lo contrario, las especies perderán la capacidad de migrar en respuesta al cambio climático.

Es esencial establecer iniciativas de conservación a gran escala, a nivel de paisaje, que mantengan las áreas centrales y la conectividad para asegurar la supervivencia de especies de amplia distribución, especies migratorias, especies raras, especies con distribuciones irregulares y la diversidad de rasgos funcionales.

### 3.9 Referencias

Survey of Trypanosoma and Leishmania in wild and domestic animals in an Atlantic rainforest fragment and surroundings in the state of Espírito Santo, Brazil. *J Med Entomol* **51**: 686–93.

Adis J, Harada AY, Fonseca CRV da, et al. 1998. Arthropods obtained from the Amazonian tree species “Cupiuba” (*Goupia glabra*) by repeated canopy fogging with natural Pyrethrum. *Acta Amaz* **28**: 273.

Adis J. 2007. Arthropods (terrestrial), Amazonian. In: Encyclopedia of Biodiversity. San Diego: Academic Press.

Agudelo Córdoba E, León ÁVJ, Bonilla-Castillo CA, et al. 2013. Breeding, growth and exploitation of *Brachyplatystoma rousseauxii* Castelnau, 1855 in the Caqueta River, Colombia. *Neotrop Ichthyol* **11**: 637–47.

Albert JS, Tagliacollo VA, and Dagosta F. 2020. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **51**: 27–53.

Alcantara-Rodriguez M, Françoço M, and Andel T van. 2019. Plant knowledge in the Historia Naturalis Brasiliae (1648): retentions of seventeenth-century plant use in Brazil. *Econ Bot* **73**: 390–404.

Aleixo A and Fátima Rossetti D de. 2007. Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? *J Ornithol*

**148**: 443–53.

Alexiades M and Shanley P. 2004. Productos forestales, medios de subsistencia y conservación: Estudios de caso sobre sistemas de manejo de productos forestales no maderables. Bogor, Indonesia: CIFOR.

Almeida MLS, Fernandes AS, and Boldrini R. 2020. A new species of *Macrelmis* Motschulsky, 1859 (Coleoptera: Elmidae) and new records of Elmidae from Roraima State, northern Brazil. *Zootaxa* **4718**.

Almeida-Val VMF, Gomes ARC, and Lopes NP. 2006. Metabolic and physiological adjustments to low oxygen and high temperature in fishes of the Amazon. *Fish Physiol* **21**: 443–500.

Alonso JÁ, Metz MR, and Fine PVA. 2013. Habitat Specialization by Birds in Western Amazonian White-sand Forests. *Biotropica* **45**: 365–72.

Altieri MA. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. In: Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes. Elsevier.

Alvarenga GC, Ramalho EE, Baccaro FB, et al. 2018. Spatial patterns of medium and large size mammal assemblages in várzea and terra firme forests, Central Amazonia, Brazil. *PLoS One* **13**: e0198120.

AmphibiaWeb. 2020. AmphibiaWeb. <https://amphibiaweb.org>.

Andersen RA. 1992. Diversity of eukaryotic algae. *Biodivers & Conserv* **1**: 267–92.

Anderson EP, Jenkins CN, Heilpern S, et al. 2018. Fragmentation of Andes-to-Amazon connectivity by hydropower dams. *Sci Adv* **4**: eaao1642.

Andrews C. 1990. The ornamental fish trade and fish conservation. *J Fish Biol* **37**: 53–9.

Angelini R, Fabrè NN, and Silva-JR UL da. 2006. Trophic analysis and fishing simulation of the biggest Amazonian catfish.

Anjos HDB, Amorim RM de S, Siqueira JA, et al. 2009. Ornamental fish export of the state of Amazonas, Amazon basin, Brazil. *Bol do Inst Pesca* **35**: 259–74.

Antonelli A, Ariza M, Albert J, et al. 2018a. Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ* **6**: e5644.

Antonelli A, Smith RJ, and Simmonds MSJ. 2019. Unlocking the properties of plants and fungi for sustainable development. *Nat Plants* **5**: 1100–2.

Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, et al. 2018b. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proc Natl Acad Sci* **115**: 6034–9.

Arantes CC, Winemiller KO, Asher A, et al. 2019. Floodplain land cover affects biomass distribution of fish functional diversity in the Amazon River. *Sci Rep* **9**: 16684.

Araújo VAL De, Boité MC, Cupolillo E, et al. 2013. Mixed infection in the anteater *Tamandua tetradactyla* (Mammalia: Pilosa) from Pará State, Brazil: *Trypanosoma cruzi*, *T. rangeli* and *Leishmania infantum*. *Parasitology* **140**: 455–60.

Arévalo-Sandi A, Bobrowiec PED, Rodriguez Chuma VJU, and Norris D. 2018. Diversity of terrestrial mammal seed dispersers along a lowland Amazon forest regrowth gradient. *PLoS One* **13**: e0193752.

Arias JR, Naiff RD, Naiff MF, et al. 1982. Isolation of *Histoplasma capsulatum* from an armadillo (*Dasypus novemcinctus*) in the eastern Amazon of Brazil. *Trans R Soc Trop Med Hyg* **76**: 705–

- 6.
- Arnold AE and Lutzoni F. 2007. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology* **88**: 541–9.
- Arraut EM, Marmontel M, Mantovani JE, *et al.* 2010. The lesser of two evils: seasonal migrations of Amazonian manatees in the Western Amazon. *J Zool* **280**: 247–56.
- Asner GP, Anderson CB, Martin RE, *et al.* 2014a. Landscape-scale changes in forest structure and functional traits along an Andes-to-Amazon elevation gradient. *Biogeosciences* **11**: 843–56.
- Asner GP, Martin RE, Tupayachi R, *et al.* 2014b. Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. *Proc Natl Acad Sci* **111**: 5604–9.
- Aublet F. 1775. Histoire des plantes de la Guiane française, rangées suivant la méthode sexuelle... Didot.
- Avila-Pires TC and Ramalho WP. Censo da Biodiversidade da Amazônia Brasileira – MPEG: Lagartos <http://www.museu-goeldi.br/centso/>. Viewed 28 Mar 2019.
- Avila-Pires TCS, Hoogmoed MS, and Vitt LJ. 2007. Herpetofauna da Amazônia. *Herpetol no Bras II Belo Horiz Soc Bras Herpetol*: 13–43.
- Ayala FM. 1964. Presencia de un hemoflagelado semejante al Trypanosoma rangeli Tejera, 1920 en el mono Saimiri boliviensis, en la region amazonica, Peru. *Rev Inst Med Trop São Paulo* **6**: 47–50.
- Azevedo-Ramos C and Galatti U. 2002. Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazonia: conservation implications. *Biol Conserv* **103**: 103–11.
- Badio B and Daly JW. 1994. Epibatidine, a potent analgetic and nicotinic agonist. *Mol Pharmacol* **45**: 563–9.
- Bain O, Petit G, and Rosales-Loesener L. 1986. Filaires de Singes sud-américains. *Bull du Muséum Natl d'histoire Nat Sect A, Zool Biol écologie Anim* **8**: 513–42.
- Baker JR. 1972. Protozoa of tissues and blood (Other than the Haemosporina). In: Pathology of Simian Primates. Karger Publishers.
- Baker PA, Fritz SC, Dick CW, *et al.* 2014. The emerging field of geogenomics: constraining geological problems with genetic data. *Earth-Science Rev* **135**: 38–47.
- Balslev H, Macia MJ, and Navarrete H. 2015. Cosecha de palmas en el noroeste de Suramérica: bases científicas para su manejo y conservación. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Barlow J, Lennox GD, Ferreira J, *et al.* 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* **535**: 144–7.
- Barnes CJ, Maldonado C, Frøslev TG, *et al.* 2016. Unexpectedly high beta-diversity of root-associated fungal communities in the Bolivian Andes. *Front Microbiol* **7**: 1377.
- Barros JHS, Lima L, Schubach AO, and Teixeira MMG. 2019. *Trypanosoma madeirae* sp. n.: A species of the clade *T. cruzi* associated with the neotropical common vampire bat *Desmodus rotundus*. *Int J Parasitol Parasites Wildl* **8**: 71–81.
- Barros Lopes L De, Guterres A, Rozental T, *et al.* 2014. *Rickettsia bellii*, *Rickettsia amblyommii*, and Laguna Negra hantavirus in an Indian reserve in the Brazilian Amazon. *Parasites and Vectors* **7**: 1–7.
- Barthem R and Goulding M. 1997. The catfish connection: ecology, migration, and conservation of Amazon predators. Columbia University Press.
- Barthem R and Goulding M. 2007. Un ecosistema inesperado: la Amazonía revelada por la pesca. Museu Paraense Emilio Goeldi, Amazon Conservation Association (ACA).
- Barthem RB, Brito Ribeiro MCL de, and Petrere Jr M. 1991. Life strategies of some long-distance migratory catfish in relation to hydroelectric dams in the Amazon Basin. *Biol Conserv* **55**: 339–45.
- Barthem RB, Goulding M, Leite RG, *et al.* 2017. Goliath catfish spawning in the far western Amazon confirmed by the distribution of mature adults, drifting larvae and migrating juveniles. *Sci Rep* **7**: 1–13.
- Bascompte J and Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu Rev Ecol Syst* **38**: 567–93.
- Bass MS, Finer M, Jenkins CN, *et al.* 2010. Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *PLoS One* **5**: e8767.
- Bates JM. 2001. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic diversification pattern. *Divers biológica e Cult da Amaz*: 119–37.
- Baum JK and Worm B. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *J Anim Ecol* **78**: 699–714.
- Bawa KS. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu Rev Ecol Syst*: 399–422.
- Bello C, Galetti M, Pizo MA, *et al.* 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Sci Adv* **1**: e1501105.
- Benone NL, Leal CG, Santos LL dos, *et al.* 2020. Unravelling patterns of taxonomic and functional diversity of Amazon stream fish. *Aquat Sci* **82**: 1–11.
- Beringer J, Lynch AH, Chapin III FS, *et al.* 2001. The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. *J Clim* **14**: 3324–35.
- Bernal R, Gradstein SR, and Celis M (Eds). 2015. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia.
- Bernal R, Gradstein SR, and Celis M (eds). (Eds). 2015. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Bodmer RE, Eisenberg JF, and Redford KH. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals: Caza y Probabilidad de Extinción de Mamíferos Amazónicos. *Conserv Biol* **11**: 460–6.
- Bonvicino CR and Weksler M. 2012. Speciation in Amazonia: Patterns and Predictions of a Network of Hypotheses. In: Patterson BD, Costa L. (Eds). Bones, Clones, and Biomes: the history and geography of recent Neotropical mammals. Chicago.: University of Chicago Press.
- Borer ET, Seabloom EW, Shurin JB, *et al.* 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology* **86**: 528–37.
- Borghazan E de A, Pires TH da S, Ikeda T, *et al.* 2021. A Review on Fish Sensory Systems and Amazon Water Types With Implications to Biodiversity. *Front Ecol Evol* **8**.
- Bowen SH. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. *Environ Biol Fishes* **9**: 137–44.
- Brako L and Zarucchi JL. 1993. Catalogue of the flowering plants

- and gymnosperms of Peru. Catálogo de las angiospermas y gimnospermas del Perú. *Monogr Syst Bot from Missouri Bot Gard* **45**: 1–1286.
- Brando PM, Paolucci L, Ummenhofer CC, *et al.* 2019. Droughts, Wildfires, and Forest Carbon Cycling: A Pan-tropical Synthesis. *Annu Rev Earth Planet Sci* **47**: 555–81.
- Brazil Flora Group. 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* **69**: 1513–27.
- Brehm G, Homeier J, Fiedler K, *et al.* 2008. Mountain Rain Forests in Southern Ecuador as a Hotspot of Biodiversity – Limited Knowledge and Diverging Patterns
- Brito JG, Roque FO, Martins RT, *et al.* 2020. Small forest losses degrade stream macroinvertebrate assemblages in the eastern Brazilian Amazon. *Biol Conserv* **241**: 108263.
- Bueno RS, Guevara R, Ribeiro MC, *et al.* 2013. Functional Redundancy and Complementarities of Seed Dispersal by the Last Neotropical Megafrugivores (A Traveset, Ed). *PLoS One* **8**: e56252.
- Bush MB. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J Biogeogr*: 5–17.
- Calderón-Sáenz E. (ed.). 2006. Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 3: Orquídeas, Primera Parte. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander von Humboldt - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 828 p.
- Capps KA and Flecker AS. 2013. Invasive aquarium fish transform ecosystem nutrient dynamics. *Proc R Soc B Biol Sci* **280**: 20131520.
- Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, *et al.* 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 10695–700.
- Carnieli P, Ruthner Batista HBC, Novaes Oliveira R de, *et al.* 2013. Phylogeographic dispersion and diversification of rabies virus lineages associated with dogs and crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) in Brazil. *Arch Virol* **158**: 2307–13.
- Carrasco HJ, Frame IA, Valente SA, and Miles MA. 1996. Genetic Exchange as a Possible Source of Genomic Diversity in Sylvatic Populations of *Trypanosoma cruzi*. *Am J Trop Med Hyg* **54**: 418–24.
- Castello L. 2007. Lateral migration of *Arapaima gigas* in floodplains of the Amazon. *Ecol Freshw Fish* **17**: 38–46.
- Caughlin TT, Ferguson JM, Lichstein JW, *et al.* 2015. Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages. *Proc R Soc B Biol Sci* **282**: 20142095.
- Cavazzana Jr M, Marcili A, Lima L, *et al.* 2010. Phylogeographical, ecological and biological patterns shown by nuclear (ssrRNA and gGAPDH) and mitochondrial (Cyt b) genes of trypanosomes of the subgenus *Schizotrypanum* parasitic in Brazilian bats. *Int J Parasitol* **40**: 345–55.
- Chapin FS, Sala OE, Huber-Sannwald E, and Leemans R. 2001. The future of biodiversity in a changing world. In: Chapin FS, Sala OE, Sannwald H (Eds). *Global Biodiversity in a Changing Environment*. Springer.
- Chase JM, Biro EG, Ryberg WA, and Smith KG. 2009. Predators temper the relative importance of stochastic processes in the assembly of prey metacommunities. *Ecol Lett* **12**: 1210–8.
- Chave J, Chust G, and Thébaud C. 2007. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. *Scaling Biodivers*: 151–67.
- Chaverri-Polini A. 1998. Mountains, biodiversity and conservation. *UNASYLVA-FAO*, **49**: 47–54.
- Clement C, Cristo-Araújo M De, Coppens D'Eeckenbrugge G, *et al.* 2010. Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. *Diversity* **2**: 72–106.
- Clement CR, Denevan WM, Heckenberger MJ, *et al.* 2015. The domestication of Amazonia before European conquest. *Proc R Soc B Biol Sci* **282**: 20150813.
- Clement CR, Rodrigues DP, Alves-Pereira A, *et al.* 2016. Crop domestication in the upper Madeira River basin. *Bol do Mus Para Emilio Goeldi Ciências Humanas* **11**: 193–205.
- Cobo B. (1964 [1653]). *Historia del nuevo mundo*. Imp. de E. Rasco.
- Coley PD and Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu Rev Ecol Syst* **27**: 305–35.
- Colinvaux PA. 1993. Pleistocene biogeography and diversity in tropical forests of South America. *Biol Relationships between Africa South Am*: 473–99.
- Conga DF, Bowler M, Tantalean M, *et al.* 2014. Intestinal helminths in wild Peruvian red uakari monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*) in the northeastern Peruvian Amazon. *J Med Primatol* **43**: 130–3.
- Coradin L, Camillo J, and Pareyn F. 2018. Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: Região Centro-Oeste. *Embrapa Recur Genéticos e Biotecnol científico*.
- Correa SB and Winemiller KO. 2014. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* **95**: 210–24.
- Correa SB, Araujo JK, Penha JMF, *et al.* 2015b. Overfishing disrupts an ancient mutualism between frugivorous fishes and plants in Neotropical wetlands. *Biol Conserv* **191**: 159–67.
- Correa SB, Costa-Pereira R, Fleming T, *et al.* 2015a. Neotropical fish-fruit interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biol Rev* **90**: 1263–78.
- Costa AP da, Costa FB, Soares HS, *et al.* 2015. *Trypanosoma cruzi* and *Leishmania infantum chagasi* Infection in Wild Mammals from Maranhão State, Brazil. *Vector-Borne Zoonotic Dis* **15**: 656–66.
- Costa AP da, Nunes PH, Leite BHS, *et al.* 2016. Diversity of bats trypanosomes in hydroelectric area of Belo Monte in Brazilian Amazonia. *Acta Trop* **164**: 185–93.
- Costa FRC and Magnusson WE. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity—the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Vol 8, Número 1, Pags 3-12*.
- Costa LJC, Andrade FAG, Uieda W, *et al.* 2013. Serological investigation of rabies virus neutralizing antibodies in bats captured in the eastern Brazilian Amazon. *Trans R Soc Trop Med Hyg* **107**: 684–9.
- Cox-Fernandes C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecol Freshw Fish* **6**: 36–44.
- Crawford MJ. 2016. *The Andean Wonder Drug, Cinchona bark and the Imperial Science in the Spanish Atlantic, 1630–1800*. University of Pittsburg Press. 30.



- Crisp MD, Arroyo MTK, Cook LG, *et al.* 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature* **458**: 754–6.
- Da Silva, Moises B. *et al.* 2018. Evidence of zoonotic leprosy in Pará, Brazilian Amazon, and risks associated with human contact or consumption of armadillos. *PLoS neglected tropical diseases*, **12**: e0006532.
- Da -Silva V, Trujillo F, Martin A, *et al.* 2018. *Inia geoffrensis*. The IUCN Red List of Threatened.
- Dala-Corte RB, Melo AS, Siqueira T, *et al.* 2020. Thresholds of freshwater biodiversity in response to riparian vegetation loss in the Neotropical region. *J Appl Ecol* **57**: 1391–402.
- Daly JW. 1995. The chemistry of poisons in amphibian skin. *Proc Natl Acad Sci* **92**: 9–13.
- Da-Silva FM, Marcili A, Lima L, *et al.* 2009. *Trypanosoma rangeli* isolates of bats from Central Brazil: genotyping and phylogenetic analysis enable description of a new lineage using spliced-leader gene sequences. *Acta Trop* **109**: 199–207.
- Da-Silva Jr NJ and Sites Jr JW. 1995. Patterns of diversity of neotropical squamate reptile species with emphasis on the Brazilian Amazon and the conservation potential of indigenous reserves. *Conserv Biol* **9**: 873–901.
- Da-Silva MNF da, Oliveira ACM, Messias MR, *et al.* 2015. Biodiversidade brasileira de mamíferos amazônicos representada em coleções biológicas. In: Oliveira ACM, Miranda C. (Eds). Pequenos Mamíferos não-voadores da Amazônia Brasileira. SBMz.
- Da-Silva VMF. 2008. Amazon river dolphin: *Inia geoffrensis*. *Encycl Mar Mamm* **8235**: 26–8.
- de Thoisy B, Gardon J, Salas RA, *et al.* 2003. Mayaro Virus in Wild Mammals, French Guiana. *Emerg Infect Dis* **9**: 1326–9.
- Deane LM 1961. Tripanosomídeos de mamíferos da região amazônica. I. Alguns flagelados encontrados no sangue de mamíferos silvestres do Estado do Pará. *Rev Inst Med Trop, São Paulo* **3**: 15–28.
- Deane LM and Damasceno RG. 1961. Tripanosomídeos de mamíferos da Região Amazônica II. Tripanosomas de macacos da Zona do Salgado, Estado do Pará. *Rev Inst Med Trop São Paulo* **3**: 61–70.
- Deem SL and Emmons LH. 2005. Exposure of free-ranging maned wolves (*Chrysocyon brachyurus*) to infectious and parasitic disease agents in the Noel Kempff Mercado National Park, Bolivia. *J Zoo Wildl Med* **36**: 192–7.
- Demar M, Ajzenberg D, Serrurier B, *et al.* 2008. Atypical *Toxoplasma gondii* strain from a free-living jaguar (*Panthera onca*) in French Guiana. *Am J Trop Med Hyg* **78**: 195–7.
- Dexter KG, Lavin M, Torke BM, *et al.* 2017. Dispersal assembly of rain forest tree communities across the Amazon basin. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 2645–50.
- Dias-Silva K, Brasil LS, Veloso GKO, *et al.* 2020. Land use change causes environmental homogeneity and low beta-diversity in Heteroptera of streams. In: *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*.
- Díaz S, Lavorel S, Bello F de, *et al.* 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci* **104**: 20684–9.
- Domning DP. 1982. Commercial exploitation of manatees *Trichechus* in Brazil c. 1785--1973. *Biol Conserv* **22**: 101–26.
- Donatti CI, Guimarães PR, Galetti M, *et al.* 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecol Lett* **14**: 773–81.
- Doughty CE, Wolf A, Morueta-Holme N, *et al.* 2016. Megafauna extinction, tree species range reduction, and carbon storage in Amazonian forests. *Ecography (Cop)* **39**: 194–203.
- Dubey JP, Sundar N, Gennari SM, *et al.* 2007. Biologic and genetic comparison of *Toxoplasma gondii* isolates in free-range chickens from the northern Pará state and the southern state Rio Grande do Sul, Brazil revealed highly diverse and distinct parasite populations. *Vet Parasitol* **143**: 182–8.
- Duellman WE and Trueb L. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill.
- Duellman WE. 2005. *Cusco Amazónico*. Ithaca, NY: Comstock Pub. Associates.
- Duponchelle F, Isaac VJ, Rodrigues Da Costa Doria C, *et al.* 2021. Conservation of migratory fishes in the Amazon basin. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* **31**: 1087–105.
- Duponchelle F, Pouilly M, Pécheyran C, *et al.* 2016. Trans-Amazonian natal homing in giant catfish. *J Appl Ecol* **53**: 1511–20.
- Dutra RC, Campos MM, Santos ARS, and Calixto JB. 2016. Medicinal plants in Brazil: Pharmacological studies, drug discovery, challenges and perspectives. *Pharmacol Res* **112**: 4–29.
- Ehrlich PR and Raven PH. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution (NY)*: 586–608.
- Eiserhardt WL, Couvreur TLP, and Baker WJ. 2017. Plant phylogeny as a window on the evolution of hyperdiversity in the tropical rainforest biome. *New Phytol* **214**: 1408–22.
- Erwin TL, Pimienta MC, Murillo OE, and Aschero V. 2005. Mapping patterns of  $\beta$ -diversity for beetles across the western Amazon Basin: A preliminary case for improving conservation strategies. *Proc Calif Acad Sci*: 72–85.
- Erwin TL. 1998. *Forests and Insects*. Allan D. Watt, Nigel E. Stork, and Mark D. Hunter (editors) London: Chapman & Hall, 1997 pp. i-xv, 1-406. *Biodiversity and Conservation* **7**: 1662–1664. [Review]
- Estrella, E. 1995. *Plantas medicinales Amazónicas : realidad y perspectivas*. Lima.
- Evers H-G, Pinnegar JK, and Taylor MI. 2019. Where are they all from?—sources and sustainability in the ornamental freshwater fish trade. *J Fish Biol* **94**: 909–16.
- Fabricant DS and Farnsworth NR. 2001. The value of plants used in traditional medicine for drug discovery. *Environ Health Perspect* **109**: 69–75.
- FAO 2011. *Fruit trees and useful plants in Amazonian life* (P Shanley, M Margaret Cymerys, M Serra, and G Medina, Eds). FAO, CIFOR, PPI.
- Favoretto s. R, mattsos c. C De, mattsos c. A De, *et al.* 2013. The emergence of wildlife species as a source of human rabies infection in Brazil. *Epidemiol Infect* **141**: 1552–61.
- Fernández de Oviedo G. 1526. *Ouiedo de la natural hystoria de las Indias*. Exposición Histórico -Americana de Madrid. Catálogo 589.
- Fernández-Osuna MA and Scarabotti PA. 2016. Phenotypic plasticity associated to environmental hypoxia in the neotropical serrasalmid *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) (Characiformes: Serrasalminidae). *Neotrop Ichthyol* **14**.

- Ferreira AS, Lima AP, Jehle R, *et al.* 2020. The influence of environmental variation on the genetic structure of a poison frog distributed across continuous Amazonian rainforest. *J Hered* **111**: 457–70.
- Ferris MJ, Ruff-Roberts AL, Kopczynski ED, *et al.* 1996. Enrichment culture and microscopy conceal diverse thermophilic *Synechococcus* populations in a single hot spring microbial mat habitat. *Appl Environ Microbiol* **62**: 1045 LP – 1050.
- Feuillet C. 2009. Checklist of the plants of the Guiana shield 1. An update to the angiosperms. *J Bot Res Inst Texas*: 799–814.
- Figueiredo LTM and Rosa APAT da. 1988. Jatobal virus antigenic characterization by ELISA and neutralization test using EIA as indicator, on tissue culture. *Mem Inst Oswaldo Cruz* **83**: 161–4.
- Filgueiras A, Barros JH da S, Xavier SCC, *et al.* 2019. Natural *Trypanosoma* (Trypanozoon) *evansi* (Steel, 1885) infection among mammals from Brazilian Amazon. *Acta Trop* **190**: 92–8.
- Fine PVA, Garcia-Villacorta R, Pitman NCA, *et al.* 2010. A floristic study of the white-sand forests of Peru. *Ann Missouri Bot Gard* **97**: 283–305.
- Fine PVA, García-Villacorta R, Pitman NCA, *et al.* 2010. A Floristic study of the white-sand forests of Peru 1. *Ann Missouri Bot Gard* **97**: 283–305.
- Fine PVA, Mesones I, and Coley PD. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* **305**: 663–5.
- Fine PVA, Metz MR, Lokvam J, *et al.* 2013. Insect herbivores, chemical innovation, and the evolution of habitat specialization in Amazonian trees. *Ecology* **94**: 1764–75.
- Flecker AS, McIntyre PB, Moore JW, *et al.* 2010. Migratory fishes as material and process subsidies in riverine ecosystems. In: American Fisheries Society Symposium.
- Flora de Colombia. Flora de Colombia. 1983–present. 26+ vols. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional, Bogotá.
- Flora do Brasil. 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>.
- Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, *et al.* 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol Lett* **12**: 22–33.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, *et al.* 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* **445**: 757–60.
- Forzza RC, Leitman PM, Costa A, *et al.* 2010. Catálogo de plantas e fungos do Brasil-Vol. 2. JBRJ.
- Fouquet A, Courtois EA, Baudain D, *et al.* 2015. The trans-riverine genetic structure of 28 Amazonian frog species is dependent on life history. *J Trop Ecol* **31**: 361–73.
- Fouquet A, Gilles A, Vences M, *et al.* 2007. Underestimation of Species Richness in Neotropical Frogs Revealed by mtDNA Analyses (J-N Volf, Ed). *PLoS One* **2**: e1109.
- Frank KT, Petrie B, Choi JS, and Leggett WC. 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science* **308**: 1621–3.
- Frost DR. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1. <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia>.
- Funk VA, Berry P, Alexander S, *et al.* 2007a. Checklist of the plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolivar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana). CiteSeer.
- Funk WC, Caldwell JP, Peden CE, *et al.* 2007b. Tests of biogeographic hypotheses for diversification in the Amazonian forest frog, *Physalaemus petersi*. *Mol Phylogenet Evol* **44**: 825–37.
- Funk WC, Caminer M, and Ron SR. 2012. High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proc R Soc Biol Sci* **279**: 1806–14.
- Furtado MM, Metzger B, Almeida Jácomo AT de, *et al.* 2017. Hepatozoon SPP. Infect Free-Ranging Jaguars (*Panthera onca*) in Brazil. *J Parasitol* **103**: 243–50.
- Gascon C, Malcolm JR, Patton JL, *et al.* 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proc Natl Acad Sci* **97**: 13672–7.
- Gaston, KJ Blackburn, TM, Greenwood, *et al.* 2000. Abundance-occupancy relationships. *J Appl Ecol*, **37**: 39–59. doi:10.1046/j.1365-2664.2000.00485.x
- GBIF. 2021. Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org/species/6>.
- Gentry A. 1980. The flora of Peru: a conspectus. *Fieldiana Bot* **5**: 1–73.
- Gentry A. 1997. Regional overview: South America. In: *Centers of plant diversity. A guide and strategy for their conservation* (SD Davis, VH Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & AC Hamilton, eds.).
- Gentry AH. 1982. Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. In: *Evolutionary Biology*. Boston, MA: Springer US.
- Gentry AH. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc Natl Acad Sci* **85**: 156–9.
- Givnish TJ. 2017. A New World of plants. *Science* **358**: 1535–6.
- Gómez A and Nichols E. 2013. Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target. *Int J Parasitol Parasites Wildl* **2**: 222–7.
- Görts-van Rijn ARA. 1985. Flora of the Guianas: Phanerogams. Series A. Koeltz Scientific Books.
- Gotelli NJ and Colwell RK. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol Lett* **4**: 379–91.
- Goulding M. 1980. The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history. Univ of California Press.
- Goulding M. 1983. The role of fishes in seed dispersal and plant distribution in Amazonian floodplain ecosystems. *Sonderbd Naturwiss Ver Hambg* **7**: 271–83.
- Gradstein SR, Churchill SP, and Salazar-Allen N. 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. *Mem YORK Bot Gard*.
- Gruhn KD, Ogrzewalska M, Rozental T, *et al.* 2019. Evaluation of rickettsial infection in free-range capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus, 1766) (Rodentia: Caviidae) and ticks (Acari: Ixodidae) in the Western Amazon, Brazil. *Ticks Tick Borne Dis* **10**: 981–6.
- Guayasamin JM, Cisneros-Heredia DF, McDiarmid RW, *et al.* 2020. Glassfrogs of Ecuador: diversity, evolution, and conservation. *Diversity* **12**: 222.
- Guedes TB, Sawaya RJ, Zizka A, *et al.* 2018. Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. *Glob Ecol Biogeogr* **27**: 14–21.

- Guilherme DR, Souza JLP, Franklin E, *et al.* 2019. Can environmental complexity predict functional trait composition of ground-dwelling ant assemblages? A test across the Amazon Basin. *Acta Oecologica* **99**: 103434.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* **165**: 131–7.
- Haffer J. 1993. Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. *Compte rendu des séances la société biogéographie* **69**: 15–45.
- Haffer J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian J Biol* **68**: 917–47.
- Hamada N, Nessimian JL, and Querino RB. 2014. Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. Manaus: Editora do INPA, 2014.
- Hang J, Forshey BM, Yang Y, *et al.* 2014. Genomic characterization of group C orthobunyavirus reference strains and recent South American clinical isolates (T Ikegami, Ed). *PLoS One* **9**: e92114.
- Hanson PE. 2016. Insects and other arthropods of tropical America. Cornell University Press Ithaca.
- Hardesty BD, Hubbell SP, and Bermingham E. 2006. Genetic evidence of frequent long-distance recruitment in a vertebrate-dispersed tree. *Ecol Lett* **9**: 516–25.
- Harms KE, Wright SJ, Calderón O, *et al.* 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**: 493–5.
- Haugaasen T and Peres CA. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *J Trop Ecol*: 133–45.
- Hauser M, Duponchelle F, Hermann TW, *et al.* 2020. Unmasking continental natal homing in goliath catfish from the upper Amazon. *Freshw Biol* **65**: 325–36.
- Hawes JE, Vieira ICG, Magnago LFS, *et al.* 2020. A large-scale assessment of plant dispersal mode and seed traits across human-modified Amazonian forests. *J Ecol* **108**: 1373–85.
- Heckman CW. 2011. Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Hemiptera-Heteroptera: Illustrated Keys to Known Families, Genera, and Species in South America. Springer Science & Business Media.
- Hoeinghaus DJ, Winemiller KO, Layman CA, *et al.* 2006. Effects of seasonality and migratory prey on body condition of Cichla species in a tropical floodplain river. *Ecol Freshw Fish* **15**: 398–407.
- Hollatz C, Vilaca ST, Redondo RAF, *et al.* 2011. The Amazon River system as an ecological barrier driving genetic differentiation of the pink dolphin (*Inia geoffrensis*). *Biol J Linn Soc* **102**: 812–27.
- Honorio Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, *et al.* 2015. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities (MC Fitzpatrick, Ed). *Divers Distrib* **21**: 1295–307.
- Hooper ER and Ashton MS. 2020. Fragmentation reduces community-wide taxonomic and functional diversity of dispersed tree seeds in the Central Amazon. *Ecol Appl* **30**: e02093.
- 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.
- Horn MH, Correa SB, Parolin P, *et al.* 2011. Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: the growing evidence. *Acta Oecologica* **37**: 561–77.
- Howe HF and Smallwood J. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annu Rev Ecol Syst* **13**: 201–28.
- Hrbek T, Silva VMF da, Dutra N, *et al.* 2014. A New Species of River Dolphin from Brazil or: How Little Do We Know Our Biodiversity (ST Turvey, Ed). *PLoS One* **9**: e83623.
- Hubbell SP, He F, Condit R, *et al.* 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proc Natl Acad Sci U S A* **105**: 11498.
- Huérffano A, Fedón I, and Mostacero J (Eds). 2003. Libro Rojo de la Flora Venezolana. 2ª Edición. Instituto Experimental Jardín Botánico Universidad Central de Venezuela.
- Hugot J-P, Demanche C, Barriel V, *et al.* 2003. Phylogenetic Systematics and Evolution of Primate-Derived Pneumocystis Based on Mitochondrial or Nuclear DNA Sequence Comparison. *Syst Biol* **52**: 735–44.
- Hugot JP, Gardner SL, and Morand S. 1996. The Enterobiinae subfam. nov. (Nematoda, Oxyurida) pinworm parasites of primates and rodents. *Int J Parasitol* **26**: 147–59.
- Hugot J-P. 1985. Sur le genre Trypanoxyuris (Oxyuridae, Nematoda). III. Sous-genre trypanoxyuris parasite de primates cebidae et atelidae. *Bull du Muséum Natl d'Histoire Nat* **7**: 131–55.
- Hugot JP. 1999. Primates and Their Pinworm Parasites: The Cameron Hypothesis Revisited (R Page, Ed). *Syst Biol* **48**: 523–46.
- Humboldt A von and Bonpland A. 1805. Essai sur la géographie des plantes. Accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales fondé sur des mesures exécutées, depuis le dixième degré de latitude boréale jusqu'au dixième degré de latitude australe, pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803. Paris: Schöll.
- Humphreys AM, Govaerts R, Ficinski SZ, *et al.* 2019. Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nat Ecol Evol* **3**: 1043–7.
- Jansen AM, Xavier SC das C, and Roque ALR. 2018. Trypanosoma cruzi transmission in the wild and its most important reservoir hosts in Brazil. *Parasit Vectors* **11**: 502.
- Jansen AM, Xavier SCC, and Roque ALR. 2015. The multiple and complex and changeable scenarios of the Trypanosoma cruzi transmission cycle in the sylvatic environment. *Acta Trop* **151**: 1–15.
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* **104**: 501–28.
- Jaramillo AF, La Riva I De, Guayasamin JM, *et al.* 2020. Vastly underestimated species richness of Amazonian salamanders (Plethodontidae: Bolitoglossa) and implications about plethodontid diversification. *Mol Phylogenet Evol* **149**: 106841.
- Jézéquel C, Tedesco PA, Bigorne R, *et al.* 2020. A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. *Sci data* **7**: 1–9.
- Johnson CK, Hitchens PL, Pandit PS, *et al.* 2020. Global shifts in mammalian population trends reveal key predictors of virus spillover risk. *Proc R Soc B Biol Sci* **287**: 20192736.
- Jordano P, Garcia C, Godoy JA, and Garcia-Castano JL. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proc Natl Acad Sci* **104**: 3278–82.
- Jørgensen PM and León-Yáñez S. 1999. Catalogue of the vascular

- plants of Ecuador. Missouri Botanical Garden St. Louis.
- Jørgensen PM, Nee M, Beck SG, *et al.* 2014. Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia. Missouri Botanical Garden Press.
- Junk W. 1989. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. Holm-nielsen. *Trop For Bot Dyn speciation, Divers*: 47–64.
- Junk WJ and Piedade MTF. 1993. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amaz Limnol Oecologia Reg Syst Fluminis Amaz* **12**: 467–84.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE, and others. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* **106**: 110–27.
- Junk WJ, Piedade MTF, Wittmann F, *et al.* 2011. Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management. Springer Science & Business Media.
- Junk WJ, Soares GM, and Carvalho FM. 1983. Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleão), with special reference to extreme oxygen conditions. *Amaz Limnol Oecologia Reg Syst Fluminis Amaz* **7**: 397–431.
- Junk WJ. 2013. The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system. Springer Science & Business Media.
- Junk WR. 1997. The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. Springer Science & Business Media.
- Kakishima S, Morita S, Yoshida K, *et al.* 2015. The contribution of seed dispersers to tree species diversity in tropical rainforests. *R Soc open Sci* **2**: 150330.
- Kelley JL, Grierson PF, Collin SP, and Davies PM. 2018. Habitat disruption and the identification and management of functional trait changes. *Fish Fish* **19**: 716–28.
- Kobayashi Y, Sugimoto K, Mochizuki N, *et al.* 2013. Isolation of a phylogenetically distinct rabies virus from a tufted capuchin monkey (*Cebus apella*) in Brazil. *Virus Res* **178**: 535–8.
- Koroiva R, Brasil PG, Neiss UG, *et al.* Dragonflies and damselflies (Insecta: Odonata) housed in the Invertebrate Collection of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brazil.
- Kraft NJB, Valencia R, and Ackerly DD. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* **322**: 580–2.
- Kremen C, Williams NM, Aizen MA, *et al.* 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol Lett* **10**: 299–314.
- Kurten EL. 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biol Conserv* **163**: 22–32.
- Kvist L and Moraes M. 2006. Plantas psicoactivas. *Botánica Económica los Andes Cent* **2**: 19.
- Kvist LP and Moraes M. 2006. Plantas psicoactivas. *Botánica Económica los Andes Cent* **12**: 294–312.
- de la Torre L, Navarrete H, Muriel M P, *et al.* (eds.) 2008. Enciclopedia de las plantas útiles del Ecuador. Quito: Herbario QCA de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador; Aarhus: Herbario AAU del Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de Aarhus, 949.
- Labruna MB, Barbieri FS, Martins TF, *et al.* 2010. New tick records in Rondônia, Western Brazilian Amazon. *Rev Bras Parasitol Veterinária* **19**: 192–4.
- Labruna MB, Camargo LMA, Terrassini FA, *et al.* 2002b. Notes on Parasitism by *Amblyomma humerale* (Acari: Ixodidae) in the State of Rondônia, Western Amazon, Brazil. *J Med Entomol* **39**: 814–7.
- Labruna MB, Jorge RSP, Sana DA, *et al.* 2005. Ticks (Acari: Ixodida) on wild carnivores in Brazil. *Exp Appl Acarol* **36**: 149–63.
- Labruna MB, Ribeiro AF, Cruz M V, *et al.* 2002a. Gynandromorphism in *Amblyomma cajennense* and *Rhipicephalus sanguineus* (Acari: Ixodidae). *J Parasitol* **88**: 810–1.
- Lainson R and Shaw JJ. 1975. Pneumocystis and Histoplasma infections in wild animals from the Amazon region of Brazil. *Trans R Soc Trop Med Hyg* **69**: 505–8.
- Lande R. 2014. Evolution of phenotypic plasticity and environmental tolerance of a labile quantitative character in a fluctuating environment. *J Evol Biol* **27**: 866–75.
- Lang SI, Cornelissen JHC, Hölzer A, *et al.* 2009. Determinants of cryptogam composition and diversity in Sphagnum-dominated peatlands: the importance of temporal, spatial and functional scales. *J Ecol* **97**: 299–310.
- Lanham SM, Miles MA, Souza AA de, and Póvoa MM. 1984. Anion-exchange separation for neotropical trypanosomes: a preliminary trial and a description of *Trypanosoma devei* from the tamarin *Saguinus midas niger*. *Z Parasitenkd* **70**: 311–9.
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, *et al.* 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proc Natl Acad Sci* **103**: 19010–4.
- Lawton JH and Brown VK. 1993. Redundancy in ecosystems. In: Biodiversity and ecosystem function. Springer.
- LeDuc JW, Pinheiro FP, and Travassos da Rosa AP. 1981. An outbreak of Mayaro virus disease in Belterra, Brazil. II. Epidemiology. *Am J Trop Med Hyg* **30**: 682–8.
- Leitão RP, Zuanon J, Mouillot D, *et al.* 2018. Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography (Cop)* **41**: 219–32.
- Leite RN and Rogers DS. 2013. Revisiting Amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Org Divers & Evol* **13**: 639–64.
- León B, Pitman N, and Roque J. 2006. Introducción a las plantas endémicas del Perú. *Rev Peru Biol* **13**: 9–22.
- León-Yáñez S, Valencia R, Pitman N, *et al.* 2011. Libro Rojo de las Plantas Endémicas del Ecuador. Segunda edición. Publicaciones del Herbario QCA.
- 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, 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, Moreira PA, *et al.* 2018. How People Domesticated Amazonian Forests. *Front Ecol Evol* **5**.
- Levis C, Flores BM, Moreira PA, *et al.* 2018. How People Domesticated Amazonian Forests. *Front Ecol Evol* **5**.
- Lewinsohn TM and Prado PI. 2005. How Many Species Are There in Brazil? *Conserv Biol* **19**: 619–24.
- Lewis MD, Llewellyn MS, Yeo M, *et al.* 2011. Recent, Independent and Anthropogenic Origins of *Trypanosoma cruzi* Hybrids (JM Carlton, Ed). *PLoS Negl Trop Dis* **5**: e1363.
- Lima AC and Araujo-Lima CARM. 2004. The distributions of larval and juvenile fishes in Amazonian rivers of different nutrient status. *Freshw Biol* **49**: 787–800.
- Lima L, Espinosa-Álvarez O, Ortiz PA, *et al.* 2015. Genetic diversity of *Trypanosoma cruzi* in bats, and multilocus phylogenetic and phylogeographical analyses supporting Tcbat as an independent DTU (discrete typing unit). *Acta Trop* **151**: 166–77.
- Lima MAL. 2017. História do ecossistema e dos recursos pesqueiros frente a implementação de hidrelétricas na bacia do rio Madeira. Universidade Federal de Rondônia.
- Lisboa CV, Pinho AP, Herrera HM, *et al.* 2008. *Trypanosoma cruzi* (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) genotypes in neotropical bats in Brazil. *Vet Parasitol* **156**: 314–8.
- Lister BC and Garcia A. 2018. Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proc Natl Acad Sci* **115**: E10397–E10406.
- Liu X, Zhao B, Zheng H-J, *et al.* 2015. *Gossypium barbadense* genome sequence provides insight into the evolution of extra-long staple fiber and specialized metabolites. *Sci Rep* **5**: 14139.
- Lopez-Bautista JM, Rindi F, and Casamatta D. 2007. The Systematics of Subaerial Algae. In: Seckbach J. (eds) Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology, vol 11. Springer, Dordrecht.
- Lücking R, Rivas Plata E, Chaves JL, *et al.* 2009. How many tropical lichens are there... really? *Bibl Lichenol* **100**: 399–418.
- Lücking R. 2008. Foliicolous Lichenized Fungi. *Flora Neotrop* **103**: 1–866.
- Lucky A, Erwin TL, and Witman JD. 2002. Temporal and Spatial Diversity and Distribution of Arboreal Carabidae (Coleoptera) in a Western Amazonian Rain Forest. *Biotropica* **34**: 376–86.
- Lundberg JG and Littmann MW. 2003. Family primelodidae. In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ (Eds). Checklist of freshwater fishes of South America. Porto Alegre: Edipucrs.
- Machado AF, Nunes MS, Silva CR, *et al.* 2019. Integrating phylogeography and ecological niche modelling to test diversification hypotheses using a Neotropical rodent. *Evol Ecol* **33**: 111–48.
- Marcili A, Lima L, Cavazzana M, *et al.* 2009b. A new genotype of *Trypanosoma cruzi* associated with bats evidenced by phylogenetic analyses using SSU rDNA, cytochrome b and Histone H2B genes and genotyping based on ITS1 rDNA. *Parasitology* **136**: 641–55.
- Marcili A, Lima L, Valente VC, *et al.* 2009c. Comparative phylogeography of *Trypanosoma cruzi* TCIc: new hosts, association with terrestrial ecotopes, and spatial clustering. *Infect Genet Evol* **9**: 1265–74.
- Marcili A, Valente VC, Valente SA, *et al.* 2009a. *Trypanosoma cruzi* in Brazilian Amazonia: Lineages TCI and TCIa in wild primates, *Rhodnius* spp. and in humans with Chagas disease associated with oral transmission. *Int J Parasitol* **39**: 615–23.
- Marimon BS, Marimon-Junior BH, Feldpausch TR, *et al.* 2013. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecol* **184**: 281–92.
- Markl JS, Schleuning M, Forget PM, *et al.* 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conserv Biol* **26**: 1072–81.
- Marroig G and Cerqueira R. 1997. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon Hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. *J Comp Biol*: 103–19.
- Martin AR and Silva VMF Da. 2004. River dolphins and flooded forest: seasonal habitat use and sexual segregation of botos (*Inia geoffrensis*) in an extreme cetacean environment. *J Zool* **263**: 295–305.
- Martins E, Martinelli G, and Loyola R. 2018. Brazilian efforts towards achieving a comprehensive extinction risk assessment for its known flora. *Rodriguésia* **69**: 1529–37.
- Martins TF, Fecchio A, and Labruna MB. 2014. Ticks of the genus *Amblyomma* (acari: Ixodidae) on wild birds in the Brazilian Amazon. *Syst Appl Acarol* **19**: 385–92.
- Martins TF, Scofield A, Oliveira WBL, *et al.* 2013. Morphological description of the nymphal stage of *Amblyomma geayi* and new nymphal records of *Amblyomma parkeri*. *Ticks Tick Borne Dis* **4**: 181–4.
- Martius CFP. Flora Brasiliensis (Ed). Monachii: Fird. Fleischer.
- May R von, Catenazzi A, Corl A, *et al.* 2017. Divergence of thermal physiological traits in terrestrial breeding frogs along a tropical elevational gradient. *Ecol Evol* **7**: 3257–67.
- McClellan MCW, Bhattacharyya T, Mertens P, *et al.* 2020. A lineage-specific rapid diagnostic test (Chagas Sero K-SeT) identifies Brazilian *Trypanosoma cruzi* II/V/VI reservoir hosts among diverse mammalian orders. *PLoS One* **15**: e0227828.
- McIntyre PB, Jones LE, Flecker AS, and Vanni MJ. 2007. Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proc Natl Acad Sci* **104**: 4461–6.
- Mendes HF and Pinho LC. 2014. Brazilian Chironomid home page <https://sites.google.com/site/brazilianchironomids/home>.
- Mendes HF and Pinho LC. 2016. Family Chironomidae. *Zootaxa* **4122**: 142–53.
- Meneses RI, Beck S, Garcia E, *et al.* 2015. Flora of Bolivia—where do we stand? *Rodriguésia* **66**: 1025–31.
- Menezes ET, Oliveira IB de, Boldrini R, and Boldrini BM de PO. 2018. Primeiros registros de Climacia (Neuroptera: Sisyridae) para o estado de Roraima, Brasil. *Bol do Mus Integr Roraima* **12**: 11–6.
- Mesía Montenegro C. 2014. El periodo formativo en los andes septentrionales y sus relaciones con los Andes centrales.
- Milá B, Tavares ES, Muñoz Saldaña A, *et al.* 2012. A trans-Amazonian screening of mtDNA reveals deep intraspecific divergence in forest birds and suggests a vast underestimation of species diversity. *PLoS One* **7**: e40541.
- Miles MA, Arias JR, Valente SA, *et al.* 1983. Vertebrate hosts and vectors of *Trypanosoma rangeli* in the Amazon Basin of Brazil. *Am J Trop Med Hyg* **32**: 1251–9.

- Miles MA, Miles MA, Povoá MM, et al. 1981. Chagas's disease in the Amazon Basin: II. The distribution of *Trypanosoma cruzi* zymodemes 1 and 3 in Pará State, north Brazil. *Trans R Soc Trop Med Hyg* **75**: 667–74.
- Miraldo A, Li S, Borregaard MK, et al. 2016. An Anthropocene map of genetic diversity. *Science* **353**: 1532–5.
- Miranda-Chumacero G, Álvarez G, Luna V, et al. 2015. First observations on annual massive upstream migration of juvenile catfish *Trichomycterus* in an Amazonian River. *Environ Biol Fishes* **98**: 1913–26.
- Miranda-Chumacero G, Wallace R, Calderón H, et al. 2012. Distribution of arapaima (*Arapaima gigas*) (Pisces: Arapaimatidae) in Bolivia: implications in the control and management of a non-native population. *Biol Invasions Rec* **1**.
- Mittermeier RA, Mittermeier CG, Brooks TM, et al. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proc Natl Acad Sci* **100**: 10309–13.
- Mittermeier RA, Mittermeier CG, Pilgrim J, et al. 2002. Wilderness: Earth's last wild places. México, MX: CEMEX.
- Modolo LV and Foglio MA (Eds). 2019. Brazilian Medicinal Plants. Boca Raton, Florida: CRC Press, 2019. | Series: Natural products chemistry of global plants: CRC Press.
- Monteiro WM, Magalhães LKC, Sá ARN de, et al. 2012. *Trypanosoma cruzi* IV Causing Outbreaks of Acute Chagas Disease and Infections by Different Haplotypes in the Western Brazilian Amazonia (EM Braga, Ed). *PLoS One* **7**: e41284.
- Moraes LJCL, Pavan D, Barros MC, and Ribas CC. 2016. The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. *J Biogeogr* **43**: 2113–24.
- Moraes LJCL, Ribas CC, Pavan D, and Werneck FP. 2020. Biotic and Landscape Evolution in an Amazonian Contact Zone: Insights from the Herpetofauna of the Tapajós River Basin, Brazil
- Moraes RMN, Paniagua Zambrana R, Cámara-Leret H, et al. 2015. Palmas útiles de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú. In: Cosecha de Palmas en el Noroeste de Suramérica: Bases Científicas para su Manejo y Conservación. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Moreau M-A and Coomes OT. 2006. Potential threat of the international aquarium fish trade to silver *arawana* *Osteoglossum bicirrhosum* in the Peruvian Amazon. *Oryx* **40**: 152–60.
- Moreira PA, Lins J, Dequigiovanni G, et al. 2015. The Domestication of Annatto (*Bixa orellana*) from *Bixa urucurana* in Amazonia. *Econ Bot* **69**: 127–35.
- Morris RJ. 2010. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **365**: 3709–18.
- Mors, W., Rizzini, C. T., Pereira, N. A. 2000. Medicinal plants of Brazil, edited by Robert A. DeFilippis. Algonac, MI.
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, et al. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol & Evol* **28**: 167–77.
- Muneepeerakul R, Bertuzzo E, Lynch HJ, et al. 2008. Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi-Missouri basin. *Nature* **453**: 220–2.
- Muniz CP, Troncoso LL, Moreira MA, et al. 2013. Identification and Characterization of Highly Divergent Simian Foamy Viruses in a Wide Range of New World Primates from Brazil (M Salemi, Ed). *PLoS One* **8**: e67568.
- Myers KA. 2007. Fernández de Oviedo's chronicle of America: a new history for a New World. University of Texas Press.
- Naiff RD, Barrett TV, Naiff M de F, et al. 1996. New records of *Histoplasma capsulatum* from wild animals in the Brazilian Amazon. *Rev Inst Med Trop Sao Paulo* **38**: 273–8.
- Naiff RD, Mok WY, and Naiff MF. 1985. Distribution of histoplasma capsulatum in Amazonian wildlife. *Mycopathologia* **89**: 165–8.
- Naka LN and Brumfield RT. 2018. The dual role of Amazonian rivers in the generation and maintenance of avian diversity. *Sci Adv* **4**: eaar8575.
- National Research Council. 1989. Lost crops of the Incas: little-known plants of the Andes with promise for worldwide cultivation. National Academies Press.
- Navarro G, Arrázola S, Atahuachi M, et al. 2012. Libro rojo de la flora amenazada de Bolivia. *Minist Medio Ambient y Agua Viceministerio Medio Ambient Biodiversidad, Cambios Clim y Gest y Desarro For Cochabamba, Boliv*.
- Neill DA and Ulloa Ulloa CU. 2011. Adiciones a la flora del Ecuador: segundo suplemento; 2005-2010. Fundación Jatun Sacha.
- Neill DA. 2012. ¿Cuántas especies nativas de plantas vasculares hay en Ecuador? *Rev Amaz Cienc y Tecnol* **1**: 70–83.
- Nelson JS, Grande TC, and Wilson MVH. 1994. Fishes of the World. John Wiley and Sons.
- Nic Lughadha E, Govaerts R, Belyaeva I, et al. 2016. Counting counts: revised estimates of numbers of accepted species of flowering plants, seed plants, vascular plants and land plants with a review of other recent estimates. *Phytotaxa* **272**: 82.
- Nores M. 2000. Species richness in the Amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu* **100**: 419–30.
- Nores M. 2011. The Western Amazonian Boundary for Avifauna Determined by Species Distribution Patterns and Geographical and Ecological Features. *Int J Ecol* **2011**: 1–7.
- Noronha D, Vicente JJ, and Pinto RM. 2002. A survey of new host records for nematodes from mammals deposited in the Helminthological Collection of the Oswaldo Cruz Institute (CHIOC). *Rev Bras Zool* **19**: 945–9.
- Nunes MRT, Souza WM de, Acrani GO, et al. 2018. Revalidation and genetic characterization of new members of Group C (Orthobunyavirus genus, Peribunyaviridae family) isolated in the Americas. *PLoS One* **13**: e0197294.
- Nunes MRT, Souza WM, Savji N, et al. 2019. *Oropouche orthobunyavirus*: Genetic characterization of full-length genomes and development of molecular methods to discriminate natural reassortments. *Infect Genet Evol J Mol Epidemiol Evol Genet Infect Dis* **68**: 16–22.
- Oberdorff T, Dias MS, Jézéquel C, et al. 2019. Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Sci Adv* **5**: eaav8681.
- Ochoa-Ochoa LM, Mejía-Domínguez NR, Velasco JA, et al. 2019. Amphibian functional diversity is related to high annual precipitation and low precipitation seasonality in the New World (F Schrodte, Ed). *Glob Ecol Biogeogr* **28**: 1219–29.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, and Jordano P. 2007. The

- modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci* **104**: 19891–6.
- Oliveira BF, Machac A, Costa GC, *et al.* 2016. Species and functional diversity accumulate differently in mammals. *Glob Ecol Biogeogr* **25**: 1119–30.
- Oliveira MA, Lucia TMCD, Morato EF, *et al.* 2010. Vegetation structure and richness: effects on ant fauna of the Amazon-Acre, Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*: 471–86.
- Oliveira RS De, Costa LJC da, Andrade FAG, *et al.* 2015. Virological and Serological Diagnosis of Rabies in Bats from an Urban Area in the Brazilian Amazon. *Rev Inst Med Trop Sao Paulo* **57**: 497–503.
- Oliveira U, Paglia AP, Brescovit AD, *et al.* 2016. The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity (J VanDerWal, Ed). *Divers Distrib* **22**: 1232–44.
- Oliveira U, Vasconcelos MF, and Santos AJ. 2017. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. *Sci Rep* **7**: 2992.
- Ortiz DA, Lima AP, and Werneck FP. 2018. Environmental transition zone and rivers shape intraspecific population structure and genetic diversity of an Amazonian rain forest tree frog. *Evol Ecol* **32**: 359–78.
- Ortiz PA, Silva FM Da, Cortez AP, *et al.* 2009. Genes of cathepsin L-like proteases in *Trypanosoma rangeli* isolates: markers for diagnosis, genotyping and phylogenetic relationships. *Acta Trop* **112**: 249–59.
- Ortiz-Crespo F. 2002 La corteza del árbol sin nombre: Hacia una historia congruente del descubrimiento y difusión de la quina. Quito: Fundación Fernando Ortiz Crespo.
- Ortiz-Crespo FI. 1995. Fragoso, Monardes and pre-Chinchorian knowledge of Cinchona. *Arch Nat Hist* **22**: 169–81.
- Paglia AP, Fonseca GA Da, Rylands AB, *et al.* 2012. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2ª Edição/Annotated Checklist of Brazilian Mammals. *Occas Pap Conserv Biol* **6**: 1–82.
- Paprocki H and França D. 2014. Brazilian Trichoptera Checklist II. *Biodivers Data J* **2**: e1557.
- Parolin P, Simone O De, Haase K, *et al.* 2004. Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *Bot Rev* **70**: 357–80.
- Passos MI, Hamada N, Fernandes A, and Nessimian J. 2016. Insecta, Coleoptera, Elmidae, Amazon region. *Check List* **6**: 538.
- Patterson BD. 2001. Fathoming tropical biodiversity: the continuing discovery of Neotropical mammals. *Divers Distrib* **7**: 191–6.
- Patterson BD. 2020. On drivers of neotropical mammal diversification. *Mastozoología Neotrop* **27(S1)**: 12–23.
- Pearsall DM. 2008. Plant Domestication and the Shift to Agriculture in the Andes. In: *The Handbook of South American Archaeology*. New York, NY: Springer New York.
- Peckle M, Luz HR, Labruna MB, *et al.* 2019. Multi-locus phylogenetic analysis groups the New World bacterium *Rickettsia* sp. strain ApPR with the Old World species *R. africae*; proposal of “*Candidatus Rickettsia paranaensis*”. *Ticks Tick Borne Dis* **10**: 101261.
- Peloso PLV. 2010. A safe place for amphibians? A cautionary tale on the taxonomy and conservation of frogs, caecilians, and salamanders in the Brazilian Amazonia. *Zool* **27**: 667–73.
- Pereira A de S, Casseb LMN, Barbosa TFS, *et al.* 2017. Rabies Virus in Bats, State of Pará, Brazil, 2005–2011. *Vector Borne Zoonotic Dis* **17**: 576–81.
- Peres CA, Emilio T, Schiatti J, *et al.* 2016. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proc Natl Acad Sci* **113**: 892–7.
- Peres CA. 1997. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forests. *J Trop Ecol* **13**: 381–405.
- Peres CA. 1999. Nonvolant mammal community structure in different Amazonian forest types. In: Eisenberg JF, Redford KH (Eds). *Mammals of the Neotropics: the central Neotropics*. Chicago.: University of Chicago Press.
- Pérez Arbeláez E. 1956. Plantas útiles de Colombia. Sucesores de Rivadeneira.
- Pérez Arbeláez E. 1990. Plantas medicinales y venenosas de Colombia: estudio botánico, étnico, farmacéutico, veterinario y forense.
- Pérez SD, Grummer JA, Fernandes-Santos RC, *et al.* 2019. Phylogenetics, patterns of genetic variation and population dynamics of *Trypanosoma terrestris* support both coevolution and ecological host-fitting as processes driving trypanosome evolution. *Parasit Vectors* **12**: 473.
- Persson L, Amundsen P-A, Roos AM De, *et al.* 2007. Culling prey promotes predator recovery—alternative states in a whole-lake experiment. *Science* **316**: 1743–6.
- Petchev OL and Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol Lett* **9**: 741–58.
- Pettrere M, Barthem RB, Córdoba EA, and Gómez BC. 2004. Review of the large catfish fisheries in the upper Amazon and the stock depletion of piraçaba (*Brachyplatystoma filamentosum* Lichtenstein). *Rev Fish Biol Fish* **14**: 403–14.
- Piedade MTF, Junk W, D’Ângelo SA, *et al.* 2010. Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnol Bras* **22**: 165–78.
- Pimm SL and Jenkins CN. 2019. Connecting habitats to prevent species extinctions. *Am Sci* **107**: 162–9.
- Pimm SL, Jenkins CN, Joppa LN, *et al.* 2010. How Many Endangered Species Remain to be Discovered in Brazil? *Nat Conserv* **08**: 71–7.
- Piperno D. 2011. The Origins of Plant Cultivation and Domestication in the New World Tropics. *Curr Anthropol* **52**.
- Pires Costa L, Leite YLR, Fonseca GAB, and Fonseca MT. 2000. Biogeography of South American Forest Mammals: Endemism and Diversity in the Atlantic Forest 1. *Biotropica* **32**: 872–81.
- Piso G and Marcgrave G. 1648. *Historia naturalis Brasiliae*. Lugdun. Batavorum, Franciscum Hackium.
- Pitman NCA and Jorgensen PM. 2002. Estimating the Size of the World’s Threatened Flora. *Science* **298**: 989–989.
- Pochettino ML, Cortella AR, and Ruiz M. 1999. Hallucinogenic snuff from Northwestern Argentina: Microscopical identification of *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Fabaceae) in powdered archaeological material. *Econ Bot* **53**: 127–32.
- Pomara LY, Ruokolainen K, and Young KR. 2014. Avian species composition across the Amazon River: the roles of dispersal limitation and environmental heterogeneity (L Manne, Ed). *J*

- Biogeogr* **41**: 784–96.
- Poulin R. 2014. Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *Int J Parasitol* **44**: 581–9.
- Póvoa MM, Souza AA De, Naiff RD, *et al.* 1984. Chagas' disease in the Amazon Basin IV: Host records of *Trypanosoma cruzi* zymodemes in the States of Amazonas and Rondonia, Brazil. *Ann Trop Med & Parasitol* **78**: 479–87.
- Primack RB, Ibáñez I, Higuchi H, *et al.* 2009. Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures. *Biol Conserv* **142**: 2569–77.
- Quesada CACA, Phillips OLOL, Schwarz M, *et al.* 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**: 2203–46.
- Rabosky ARD, Cox CL, Rabosky DL, *et al.* 2016. Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nat Commun* **7**: 11484.
- Rafael JA, Aguiar AP, and Amorim D de S. 2009. Knowledge of insect diversity in Brazil: challenges and advances. *Neotrop Entomol* **38**: 565–70.
- Raimondi JP and Camadro EL. 2003. Crossability relationships between the common potato, *Solanum tuberosum* spp. tuberosum, and its wild diploid relatives *S. kurtzianum* and *S. ruiz-lealii*. *Genet Resour Crop Evol* **50**: 307–14.
- Ramalho EE. 2012. Jaguar population dynamics, feeding ecology, human induced mortality and conservation in the várzea floodplain forests of Amazonia. *Univ Florida*.
- Ramalho WP, Machado IF, and Vieira LJS. 2018. Do flood pulses structure amphibian communities in floodplain environments? *Biotropica* **50**: 338–45.
- Reynel C, Pennington TD, Pennington RT, *et al.* 2003. Árboles útiles de la Amazonía peruana y sus usos.
- Ribas CC and Aleixo A. 2019. Diversity and evolution of Amazonian birds: implications for conservation and biogeography. *An Acad Bras Cienc* **91**.
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, *et al.* 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc R Soc B Biol Sci* **279**: 681–9.
- Ribeiro Mcl and Petrere JM. 1990. Fisheries ecology and management of the Jaraqui (*Semaprochilodus Taeniurus*, S. Insignis) in central Amazonia. *Regul Rivers Res Manag* **5**: 195–215.
- Ríos M, Koziol MJ, Pedersen HB, and Granda G. 2007. Plantas útiles del Ecuador: aplicaciones, retos y perspectivas/Useful plants of Ecuador: Applications, challenges, and perspectives. *Quito: Ediciones Abya-Yala*.
- Robbins RG, Karesh WB, Lillian EPR, and Rosenberg S. 2009. Ticks of the genus *Amblyomma* (Acari: Ixodida: Ixodidae) from white-lipped peccaries, *Tayassu pecari*, in northeastern Bolivia, with comments on host specificity.
- Robbins RG and Deem SL. 2002. Ticks of the genus *Amblyomma* (Acari: Ixodida: Ixodidae) from a maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, with the first report of *A. ovale* from this endangered canid. *Entomol News* **113**: 25–8.
- Rodrigues MS, Lima L, Xavier SC das C, *et al.* 2019. Uncovering *Trypanosoma* spp. diversity of wild mammals by the use of DNA from blood clots. *Int J Parasitol Parasites Wildl* **8**: 171–81.
- Rodrigues MS, Morelli KA, and Jansen AM. 2017. Cytochrome c oxidase subunit 1 gene as a DNA barcode for discriminating *Trypanosoma cruzi* DTUs and closely related species. *Parasit Vectors* **10**: 488.
- Rodríguez C, Rollins-Smith L, Ibáñez R, *et al.* 2017. Toxins and pharmacologically active compounds from species of the family Bufonidae (Amphibia, Anura). *J Ethnopharmacol* **198**: 235–54.
- Rodríguez-Burruezo A, Prohens J, and Nuez F. 2003. Wild relatives can contribute to the improvement of fruit quality in pepino (*Solanum muricatum*). *Euphytica* **2003 1293** **129**: 311–8.
- Roll U, Feldman A, Novosolov M, *et al.* 2017. The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nat Ecol Evol* **1**: 1677–82.
- Roque ALR, Xavier SCC, Gerhardt M, *et al.* 2013. *Trypanosoma cruzi* among wild and domestic mammals in different areas of the Abaetetuba municipality (Pará State, Brazil), an endemic Chagas disease transmission area. *Vet Parasitol* **193**: 71–7.
- Roque ALR, Xavier SCC, Rocha MG, *et al.* 2008. *Trypanosoma cruzi* transmission cycle among wild and domestic mammals in three areas of orally transmitted Chagas disease outbreaks.
- Rosa APT Da, Vasconcelos PF, Rosa JF Da, and (Ed.) T (Eds). An overview of arbovirology in Brazil and neighbouring countries. Instituto Evandro Chagas.
- Rosa EST da, Medeiros DBA, Nunes MRT, *et al.* 2012. Molecular epidemiology of laguna negra virus, Mato Grosso State, Brazil. *Emerg Infect Dis* **18**: 982–5.
- Ruiz H. 1792. Quinología o Tratado del árbol de la quina ó cascarilla, con su descripción y la de otras especies de quinos nuevamente descubiertas en el Perú, del modo de beneficiarla, de su elección, comercio, virtudes, y extracto elaborado con cortezas recientes. Madrid: En la oficina de la viuda e hijo de Marin, 1792.
- Ruiz H. 1801. Suplemento á la Quinología, en el qual sé aumentan las Especies de Quina nuevamente descubiertas en el Perú por Don Juan Tafalla, y la Quina naranjada de Santa Fé con su estampa: Anãdese la Respuesta á a Memoria de las Quinas de Santa Fé, que insertó Don Francisco Zea en los Anales de Historia natural, y la satisfacción á los reparos ó dudas del Ciudadano Jussieu sobre los Géneros del Pródromo de la Flora del Perú y Chile. Por Don Hipólito Ruiz y Josef Pavon. Marin.
- Ruiz-López H and Pavón J. 1798. Flora Peruviana, et Chilensis, sive, Descriptiones et icones plantarum Peruvianarum, et Chilensium, secundum systema Linnaeanum digestae, cum characteribus plurium generum evulgatorum reformatis auctoribus Hippolyto Ruiz, et Josepho Pavon. Madrid: Typis Gabrielis de Sancha.
- 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.
- Salcido DM, Forister ML, Lopez HG, and Dyer LA. 2020. Loss of dominant caterpillar genera in a protected tropical forest. *Sci Rep* **10**: 1–10.
- Sales L, Culot L, and Pires MM. 2020. Climate niche mismatch and the collapse of primate seed dispersal services in the Amazon. *Biol Conserv* **247**: 108628.
- Sales LP, Kissling WD, Galetti M, *et al.* 2021. Climate change



- reshapes the eco-evolutionary dynamics of a Neotropical seed dispersal system (B McGill, Ed). *Glob Ecol Biogeogr* **30**: 1129–38.
- Santos FCB dos, Lisboa C V., Xavier SCC, *et al.* 2018. *Trypanosoma* sp. diversity in Amazonian bats (Chiroptera; Mammalia) from Acre State, Brazil. *Parasitology* **145**: 828–37.
- Santos FCB Dos, Lisboa C V., Xavier SCC, *et al.* 2018. *Trypanosoma* sp. diversity in Amazonian bats (Chiroptera; Mammalia) from Acre State, Brazil. *Parasitology* **145**: 828–37.
- Santos JC, Coloma LA, Summers K, *et al.* 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biol* **7**: e1000056.
- Santos LL, Benone NL, Soares BE, *et al.* 2019. Trait--environment relationships in Amazon stream fish assemblages. *Ecol Freshw Fish* **28**: 424–33.
- Santos LM dos, Braga Domingos SC, Azevedo MIN Di, *et al.* 2020. Small Mammals as Carriers/Hosts of *Leptospira* spp. in the Western Amazon Forest. *Front Vet Sci* **7**.
- Santos M dos. 2016. Atlas de algas del Paraguay. *Asunción Fac Ciencias Exactas y Nat.*
- Scheele BC, Pasmans F, Skerratt LF, *et al.* 2019. Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science* **363**: 1459–63.
- Schmitz OJ. 2008. Herbivory from Individuals to Ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **39**: 133–52.
- Schulman L, Toivonen T, and Ruokolainen K. 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *J Biogeogr* **34**: 1388–99.
- Schultz ED, Burney CW, Brumfield RT, *et al.* 2017. Systematics and biogeography of the *Automolus infuscatus* complex (Aves; Furnariidae): Cryptic diversity reveals western Amazonia as the origin of a transcontinental radiation. *Mol Phylogenet Evol* **107**: 503–15.
- Scott JM, Csuti B, Jacobi JD, and Estes JE. 1987. Species richness. *Bioscience* **37**: 782–8.
- Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, and Rice KJ. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **40**: 415–36.
- Silva LCR, Corrêa RS, Wright JL, *et al.* 2021. A new hypothesis for the origin of Amazonian Dark Earths. *Nat Commun* **12**: 127.
- Silva SM, Peterson AT, Carneiro L, *et al.* 2019. A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Sci Adv* **5**: eaat5752.
- Silva SP, Dilcher M, Weber F, *et al.* 2014. Genetic and biological characterization of selected Changuinola viruses (Reoviridae, Orbivirus) from Brazil. *J Gen Virol* **95**: 2251–9.
- Silva SP, Dilcher M, Weidmann M, *et al.* 2013. Changuinola Virus Serogroup, New Genomes within the Genus Orbivirus (Family Reoviridae) Isolated in the Brazilian Amazon Region. *Genome Announc* **1**.
- Simon MF, Grether R, Queiroz LP de, *et al.* 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proc Natl Acad Sci* **106**: 20359–64.
- Sipman HJM and Aptroot A. 2001. Where are the missing lichens? *Mycol Res* **105**: 1433–9.
- Soares HS, Barbieri ARM, Martins TF, *et al.* 2015. Ticks and rickettsial infection in the wildlife of two regions of the Brazilian Amazon. *Exp Appl Acarol* **65**: 125–40.
- Sobral M, Silvius KM, Overman H, *et al.* 2017. Mammal diversity influences the carbon cycle through trophic interactions in the Amazon. *Nat Ecol |& Evol* **1**: 1670–6.
- Solar RR de C, Barlow J, Andersen AN, *et al.* 2016. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biol Conserv* **197**: 98–107.
- Solari S, Velazco PM, and Patterson BD. 2012. Hierarchical Organization of Neotropical Mammal Diversity and Its Historical Basis. In: Bones, Clones, and Biomes. University of Chicago Press.
- Solis Acosta M. 1992. Vademecum de plantas medicinales del Ecuador. Quito: FESO; Ediciones Abya-Yala. 243p
- Sparre B *et al.* (Ed). Flora of Ecuador. Flora of Ecuador. Dept. of Systematic Botany, University of Göteborg, Göteborg, Sweden.
- Spielman D, Brook BW, and Frankham R. 2004. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proc Natl Acad Sci* **101**: 15261–4.
- Stefani MMA, Rosa PS, Costa MB, *et al.* 2019. Leprosy survey among rural communities and wild armadillos from Amazonas state, Northern Brazil. *PLoS One* **14**: e0209491.
- Stevenson PR and Guzmán-Caro DC. 2010. Nutrient transport within and between habitats through seed dispersal processes by woolly monkeys in north-western Amazonia. *Am J Primatol* **72**: 992–1003.
- Steyermark JA. 1988. Flora of the venezuelan Guayana-VI. *Ann Missouri Bot Gard*: 1565–86.
- Strona G. 2015. Past, present and future of host--parasite co-extinctions. *Int J Parasitol Parasites Wildl* **4**: 431–41.
- Stuart M, Pendergast V, Rumpfelt S, *et al.* 1998. Parasites of wild howlers (*Alouatta* spp.). *Int J Primatol* **19**: 493–512.
- Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, *et al.* 2004. Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide. *Science* **306**: 1783–6.
- Tantalean M. 1990. Notes on some helminth parasites from Peruvian monkeys. *Lab Primate Newsl* **29**: 6–8.
- Taylor BW, Flecker AS, and Hall RO. 2006. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science* **313**: 833–6.
- Tedersoo L, Bahram M, Pölme S, *et al.* 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* **346**.
- Tejedor Garavito N, Álvarez E, Arango Caro S, *et al.* 2012. Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Ecosistemas* **21**.
- Terborgh J, Lopez L, Nuñez P, *et al.* 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* **294**: 1923–6.
- Terborgh J. 2012. Enemies Maintain Hyperdiverse Tropical Forests. *Am Nat* **179**: 303–14.
- Terborgh J. 2013. Using Janzen--Connell to predict the consequences of defaunation and other disturbances of tropical forests. *Biol Conserv* **163**: 7–12.
- Terborgh JW and Feeley KJ. 2010. High functional redundancy and diffuse vertical links create multiple pathways for the trophic cascade in tropical forests. *Trophic cascades*: 125–40.
- Terborgh JW and Feeley KJ. 2010. High functional redundancy and diffuse vertical links create multiple pathways for the

- trophic cascade in tropical forests (JW Terborgh and JA Estes, Eds). Island Washington, DC.
- Ter-Steege H, Pitman N, Sabatier D, *et al.* 2003. A spatial model of tree  $\alpha$ -diversity and tree density for the Amazon. *Biodivers & Conserv* **12**: 2255–77.
- Ter-Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, *et al.* 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* **342**.
- Ter-Steege H, Prado PI, Lima RAF de, *et al.* 2020. Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Sci Rep* **10**: 1–13.
- Toews DPL, Campagna L, Taylor SA, *et al.* 2016. Genomic approaches to understanding population divergence and speciation in birds. *Auk Ornithol Adv* **133**: 13–30.
- Toussaint A, Charpin N, Brosse S, and Villéger S. 2016. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Sci Rep* **6**: 1–9.
- Trivinho-Strixino S. 2019. Ordem Diptera. Família Chironomidae. Guia de identificação de larvas (et al Hamada, Ed). Manaus.: Taxonomia, Biologia e Ecologia. Editora INPA.
- Trujillo-Arias N, Dantas GPM, Arbeláez-Cortés E, *et al.* 2017. The niche and phylogeography of a passerine reveal the history of biological diversification between the Andean and the Atlantic forests. *Mol Phylogenet Evol* **112**: 107–21.
- Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, *et al.* 2017. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biol Rev* **92**: 698–715.
- Uetz P and Hoesec J. 2020. The Reptile Database <http://www.reptile-database.org/>.
- Ulloa Ulloa C and Jørgensen PM. 2018. From Humboldt's cross-section of the Chimborazo to the map of the plants of the Americas: Making checklists. *Taxon* **67**: 1059–61.
- Ulloa Ulloa C and Neill DA. 2005. Cinco años de adiciones a la flora del Ecuador. Editorial Universidad Técnica Particular de Loja, Loja.
- Ulloa Ulloa C, Acevedo-Rodríguez P, Beck S, *et al.* 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* **358**: 1614–7.
- Ulloa Ulloa C, Zarucchi JL, and León B. 2004. Diez años de adiciones a la flora del Perú: 1993-2003.
- Ulloa Ulloa C. 2006. Aromas y sabores andinos (MB Moraes, R., L Øllgaard, PF Kvist, *et al.*, Eds). Palmas Ecuatorianas. Publicaciones del Herbario QCA, Quito.
- Ulloa Ulloa, C. 2006 [2007]. Aromas y sabores andinos. Pp. 313–328. In: Moraes R., M., B. Øllgaard, L. P. Kvist, F. Borchsenius & H. Balslev (eds.) Botánica Económica de los Andes Centrales. Universidad Mayor de San Andrés, Plural Editores, La Paz.
- Ulloa Ulloa, C., P. Acevedo-Rodríguez, S. Beck, M.J. *et al.* (2020). Vascular Plants of the Americas (VPA) Website. Tropicos, Botanical Information System at the Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, USA. [<http://www.tropicos.org/Project/VPA>].
- Vacher J, Chave J, Ficetola FG, *et al.* 2020. Large-scale DNA-based survey of frogs in Amazonia suggests a vast underestimation of species richness and endemism. *J Biogeogr* **47**: 1781–91.
- Val AL and Almeida-Val VMF de. 1995. Fishes of the Amazon and their environment: physiological and biochemical aspects. Heidelberg, Springer Verlag.
- Val AL, Gomes KRM, and Almeida-Val VMF de. 2015. Rapid regulation of blood parameters under acute hypoxia in the Amazonian fish *Prochilodus nigricans*. *Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol* **184**: 125–31.
- Val AL. 1995. Oxygen transfer in fish: morphological and molecular adjustments. *Brazilian J Med Biol Res* **28**: 1119–27.
- Vale MM and Jenkins CN. 2012. Across-taxa incongruence in patterns of collecting bias. *J Biogeogr* **39**: 1744–8.
- Vale MM, Marquet PA, Corcoran D, *et al.* 2021. Could a future pandemic come from the Amazon? The Science and Policy of Pandemic Prevention in the Amazon. Conservation International. 10.5281/zenodo.4606591
- Valencia R, Montúfar R (edit., Navarrete H (edit., and Balslev H (Edit. 2013. Palmas ecuatorianas: biología y uso sostenible. Herbario QCA de la PUCE.
- Valladares G, Salvo A, and Cagnolo L. 2006. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conserv Biol* **20**: 212–7.
- Van-Damme PA, Méndez CC, Zapata M, *et al.* 2015. The expansion of *Arapaima* cf. *gigas* (Osteoglossiformes: Arapaimidae) in the Bolivian Amazon as informed by citizen and formal science. *Manag Biol Invasions* **6**: 375–83.
- Vazzoler A, Amadio SA, and Daraciolo-Malta MC. 1989. Aspectos biológicos de peixes Amazônicos. XI. reprodução das espécies do gênero *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) no baixo Rio Negro, Amazonas, Brasil. *Rev Bras Biol* **49**: 165–73.
- Vazzoler AEA de M and Amadio SA. 1990. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XIII. Estrutura e comportamento de cardumes multiespecíficos de *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) do baixo rio Negro, Amazonas, Brasil. *Vol 50, Número 3, Pags 537-546*.
- Vieira FM, Luque JL, Muniz-Pereira LC, and others. 2008. Checklist of helminth parasites in wild carnivore mammals from Brazil. *Zootaxa* **1721**: 1–23.
- Vieira RF, Camillo J, and Coradin L. 2018. Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: Região Centro-Oeste. *Embrapa Recur Genéticos e Biotecnol científico*.
- Villachica L, H 1996. Frutales y hortalizas promisorios de la Amazonía. Tratado de Cooperacion Amazonica (TCA), Lima, 367.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, *et al.* 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–92.
- Vitaliano SN, Soares HS, Minervino AHH, *et al.* 2014. Genetic characterization of *Toxoplasma gondii* from Brazilian wildlife revealed abundant new genotypes. *Int J Parasitol Parasites Wildl* **3**: 276–83.
- Voss RS and Emmons L. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. Bulletin of the AMNH; no. 230.
- Wake DB and Vredenburg VT. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc Natl Acad Sci* **105**: 11466–73.
- Wallace AR. 1853. Palm trees of the Amazon and their uses. J. van Voorst.
- Weir JT. 2006. Divergent timing and patterns of species

- accumulation in lowland and highland neotropical birds. *Evolution (N Y)* **60**: 842–55.
- Weitzman SH and Vari RP. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion.
- Wells KD. 2013. The ecology and behavior of amphibians. University of Chicago Press.
- Whitman DW, Agrawal AA, and others. 2009. What is phenotypic plasticity and why is it important. In: Whitman DW, Ananthakrishnan TN (Eds). Phenotypic plasticity of insects: Mechanisms and consequences. Science Publishers Enfield, NH.
- Wieczynski DJ, Boyle B, Buzzard V, *et al.* 2019. Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. *Proc Natl Acad Sci* **116**: 587–92.
- Winemiller KO and Jepsen DB. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J Fish Biol* **53**: 267–96.
- Wirth R, Meyer ST, Leal IR, and Tabarelli M. 2008. Plant Herbivore Interactions at the Forest Edge
- Witter R, Martins TF, Campos AK, *et al.* 2016. Rickettsial infection in ticks (Acari: Ixodidae) of wild animals in midwestern Brazil. *Ticks Tick Borne Dis* **7**: 415–23.
- Wood CL and Johnson PTJ. 2015. A world without parasites: exploring the hidden ecology of infection. *Front Ecol Environ* **13**: 425–34.
- Young K, León B, Jørgensen P, and Ulloa UC. 2007. Tropical and subtropical landscapes of the Andes. In: Veblen T, Young K, Orme A (Eds). The Physical Geography of South America. Oxford University Press.
- Zarrillo S, Gaikwad N, Lanaud C, *et al.* 2018. The use and domestication of *Theobroma cacao* during the mid-Holocene in the upper Amazon. *Nat Ecol |& Evol* **2**: 1879–88.
- Zerpa C, Keirans JE, Mangold AJ, and Guglielmone AA. 2003. Confirmation of the presence of *Amblyomma ovale* Koch 1844 and first records of *Amblyomma sculpturatum* Neumann 1906 (Acari: Ixodida: Ixodidae) in the Amazonian region of Ecuador. *Proc Entomol Soc Wash* **105**.
- Ziccardi M and Lourenço-de-Oliveira R. 1997. The infection rates of trypanosomes in squirrel monkeys at two sites in the Brazilian Amazon. *Mem Inst Oswaldo Cruz* **92**: 465–70.
- Zimmermann NP, Aguirre A de AR, Rodrigues V da S, *et al.* 2018. Wildlife species, Ixodid fauna and new host records for ticks in an Amazon forest area, Rondônia, Brazil. *Rev Bras Parasitol Veterinária* **27**: 177–82.

## **Capítulo 4**

# Biodiversidad y Funcionamiento Ecológico en la Amazonía



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

## ÍNDICE

<b>RESUMEN GRÁFICO</b>	<b>4.2</b>
<b>MENSAJES CLAVE</b>	<b>4.3</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>4.4</b>
<b>4.1. ECOSISTEMAS AMAZÓNICOS: INTRODUCCIÓN</b>	<b>4.5</b>
<b>4.1.1. TIPOS DE VEGETACIÓN DESDE LOS ALTOS ANDES HASTA EL OCÉANO ATLÁNTICO</b>	<b>4.7</b>
4.2.1.2 <i>Bosques de arena blanca</i>	4.11
4.2.1.3 <i>Sabanas y pastizales</i>	4.11
<b>4.2.2. CUERPOS DE AGUA DULCE Y HUMEDALES</b>	<b>4.11</b>
4.2.2.1 <i>Ríos, lagos y arroyos del bosque</i>	4.13
4.2.2.2 <i>Humedales de agua dulce</i>	4.17
<b>4.3. FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA</b>	<b>4.20</b>
<b>4.3.1. PRODUCTIVIDAD PRIMARIA, NUTRIENTES, DINÁMICA FORESTAL Y DESCOMPOSICIÓN</b>	<b>4.20</b>
4.3.1.1 <i>Ecosistemas terrestres</i>	4.20
4.3.1.2 <i>Ecosistemas de agua dulce</i>	4.24
<b>4.3.2. EL PULSO DE INUNDACIÓN Y LA ZONA DE TRANSICIÓN ACUÁTICA-TERRESTRE</b>	<b>4.25</b>
<b>4.4. CONCLUSIONES</b>	<b>4.27</b>
<b>4.5. RECOMENDACIONES</b>	<b>4.28</b>
<b>4.6. REFERENCIAS</b>	<b>4.28</b>

Resumen Gráfico

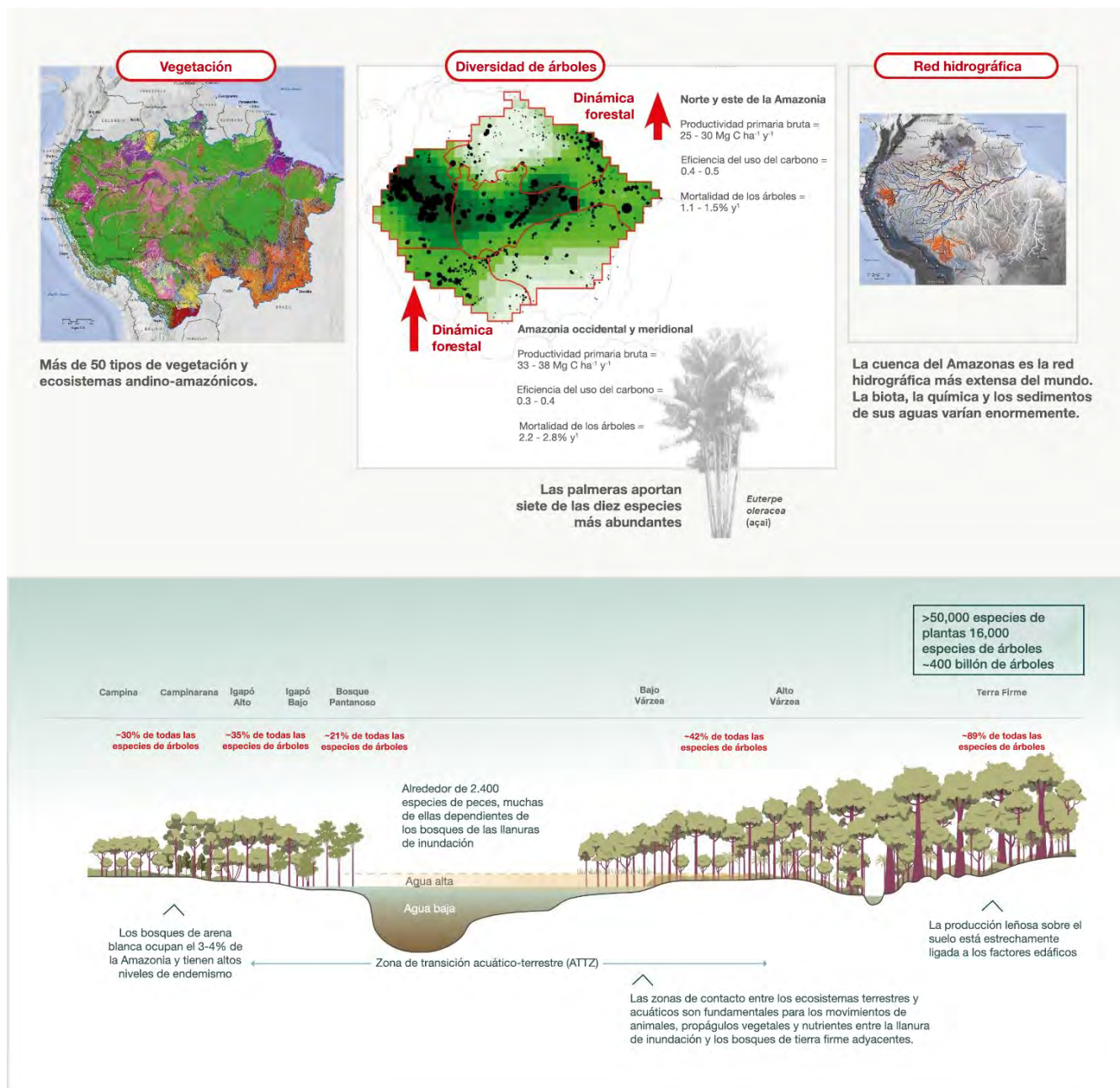


Figura 4.A Resumen gráfico.

## Biodiversidad y Funcionamiento Ecológico en la Amazonía

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

### Mensajes Clave

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

---

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Resumen

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



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

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

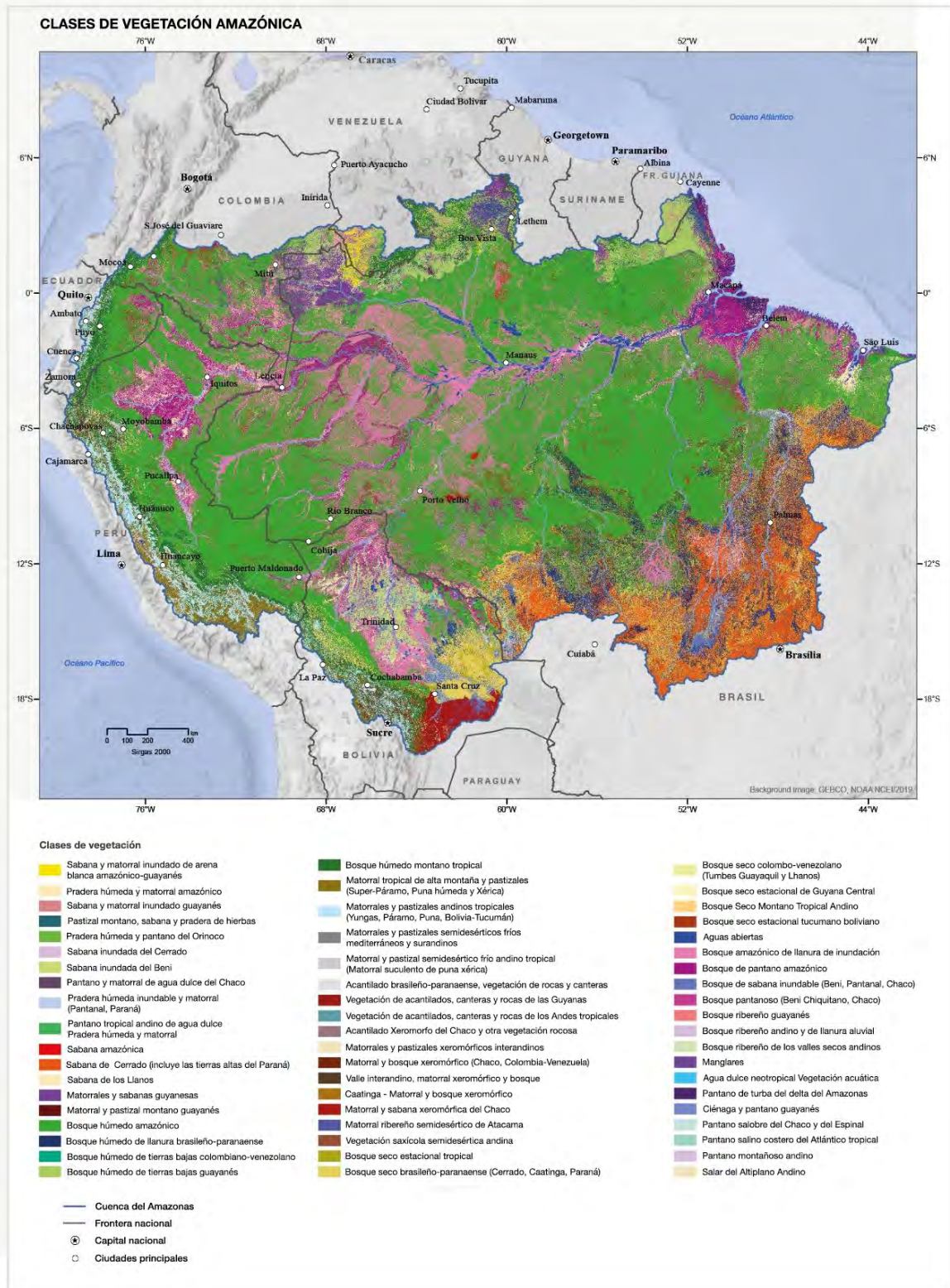
### 4.1. Ecosistemas Amazónicos: Introducción

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

### 4.2. Ecosistemas Amazónicos de Tierras Bajas

#### 4.2.1 Ecosistemas terrestres

##### 4.2.1.1 Selvas tropicales de tierras bajas

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

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

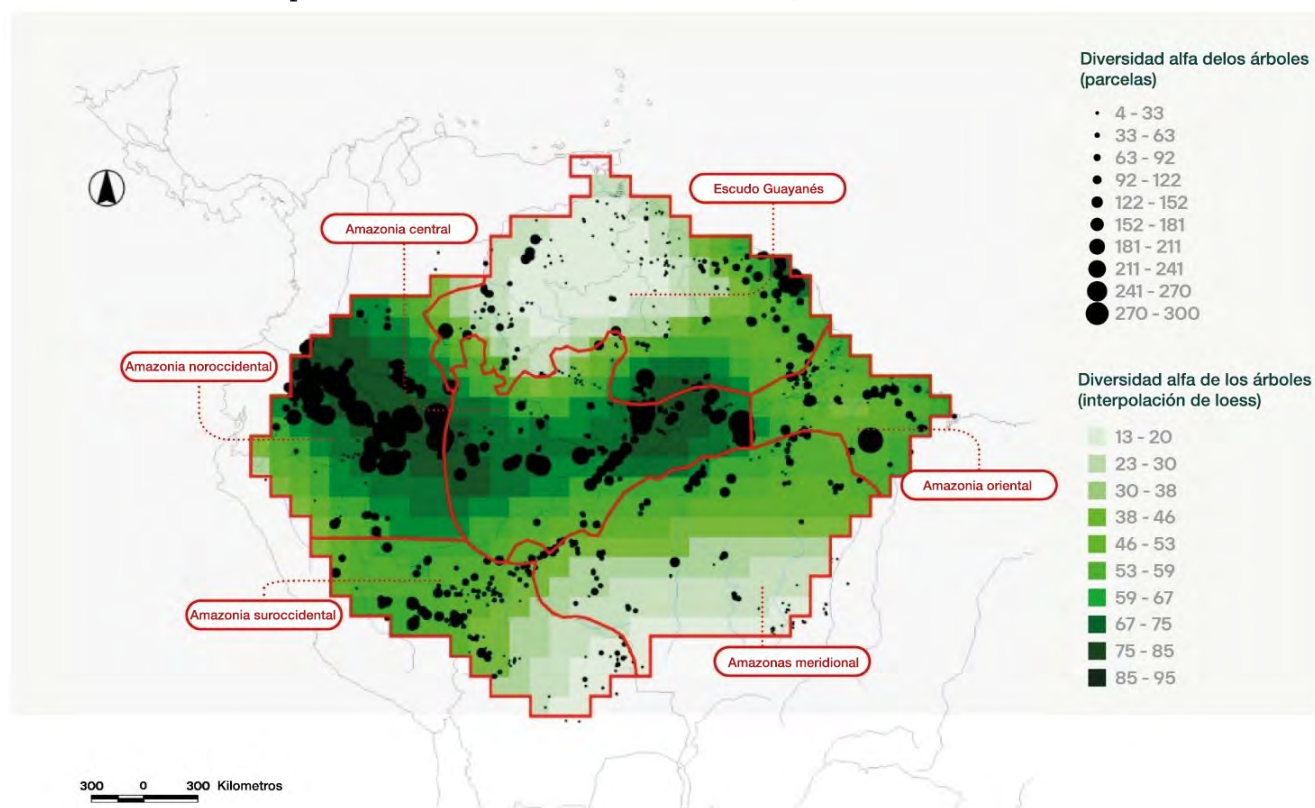
vación casi completa de las especies de árboles dominantes (ter Steege *et al.* 2006). En la superposición de estos patrones a gran escala en toda la cuenca, se encuentran complejas variaciones geomorfológicas, fluviales, edáficas e hidrológicas a escala regional y de paisajes, que ayudan a crear la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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

### 4.2.1.2 Bosques de arena blanca

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

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

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

### 4.2.1.3. Sabanas y pastizales

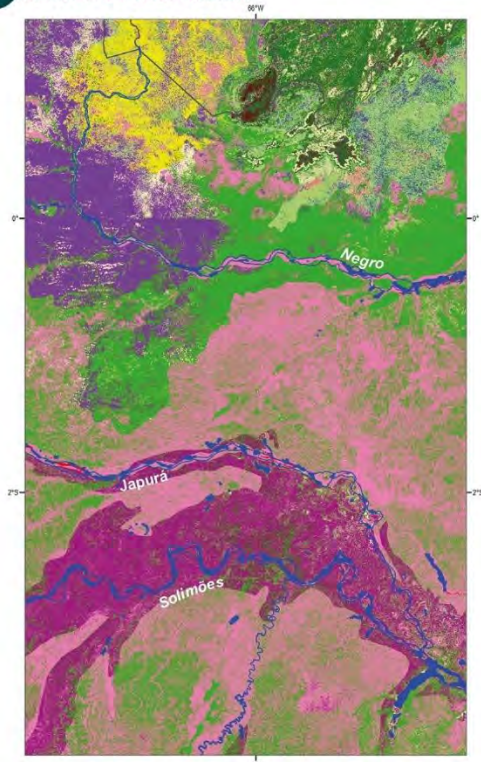
La vegetación de la sabana se caracteriza por la presencia de hasta un 40% de cobertura arbórea, a menudo menor a 8 m de altura, con una capa de especies gramínoideas. La sabana ocupa el 14% de la cuenca amazónica (incluyendo la del Tocantins-Araguaia) y se distribuye en *terra firme* en el suroriente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

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

### 4.2.2. Cuerpos de agua dulce y humedales

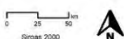
Los ecosistemas de agua dulce en la cuenca de las tierras bajas (a altitud bajo los 500 m) incluyen ríos, lagos y arroyos, además de áreas con agua estancada o corriente permanente, temporal o

**A CLASES DE VEGETACIÓN**



**Clases de vegetación**

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



— Cuenca del Amazonas  
— Frontera nacional

**B**

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

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



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

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

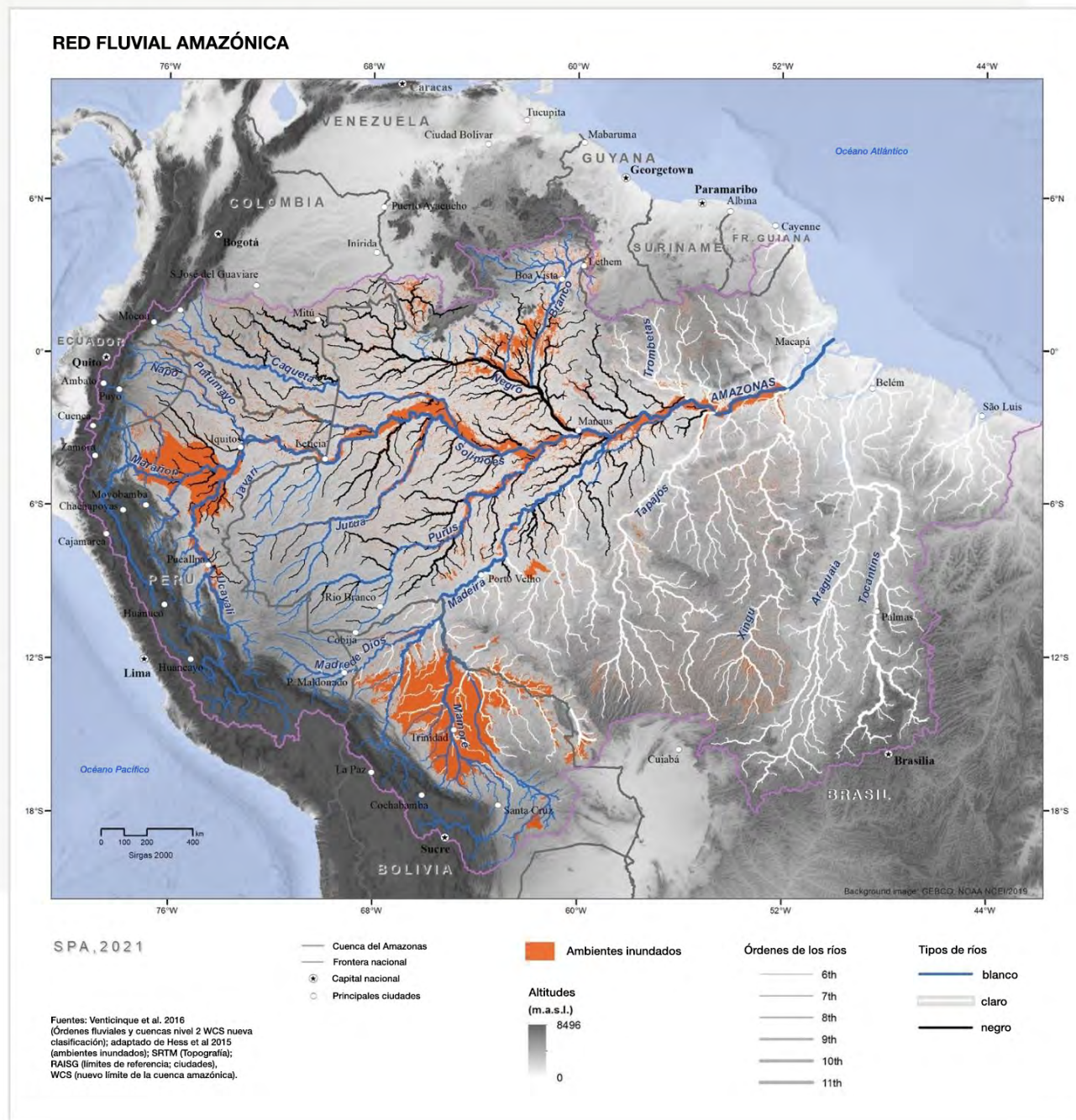
La cuenca hidrográfica de la Amazonía está formada por el río Amazonas y aproximadamente 269 afluentes de la subcuenca con áreas de captación entre 300 y 1.000 km<sup>2</sup> (Venticinque *et al.* 2016). Los sistemas tributarios más grandes que se unen al Amazonas son el Madeira, Negro, Japurá, Tapajós,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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 4.2.2.2. Humedales de agua dulce

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 4.3. Funcionamiento del Ecosistema

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

##### 4.3.1.1. Ecosistemas terrestres

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 4.3.1.2. Ecosistemas de agua dulce

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 4.4. Conclusiones

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

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

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

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

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

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

### 4.5. Recomendaciones

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

### 4.6. Referencias

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



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

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

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

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

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

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

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

## **Capítulo 5**

### **El Sistema Físico Hidroclimático de la Amazonía**



Vista aérea da Terra Indígena Yanomami (Foto: Bruno Kelly/Amazônia Real)



**INDEX**

<b>RESUMEN GRÁFICO .....</b>	<b>5.2</b>
<b>MENSAJES CLAVE .....</b>	<b>5.3</b>
<b>RESUMEN .....</b>	<b>5.3</b>
<b>5.1 INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>5.4</b>
<b>5.2 PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DEL CLIMA AMAZÓNICO .....</b>	<b>5.5</b>
5.2.1 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS VARIABLES CLIMÁTICAS .....	5.5
5.2.1.1 <i>Temperatura del aire</i> .....	5.5
5.2.1.2 <i>Circulación atmosférica</i> .....	5.6
5.2.1.3 <i>Precipitaciones</i> .....	5.7
5.2.2 EL PAPEL DE ENOS Y OTROS MECANISMOS A GRAN ESCALA .....	5.7
5.2.2.1 <i>ENOS</i> .....	5.7
5.2.2.2 <i>ODP, OMA, OMJ</i> .....	5.8
5.2.3. SEQUÍAS EXTREMAS E INUNDACIONES .....	5.9
5.2.4 HIDROMETEOROLOGÍA Y VARIABILIDAD ANDINA-AMAZÓNICA .....	5.9
5.2.4.1 <i>Patrones estacionales</i> .....	5.9
5.2.4.2 <i>Variabilidad interanual y extremos</i> .....	5.10
<b>5.3 LA CONVECCIÓN AMAZÓNICA Y LAS CIRCULACIONES DE MESOESCALA .....</b>	<b>5.14</b>
5.3.1 NATURALEZA DE LA CONVECCIÓN AMAZÓNICA.....	5.14
5.3.2 FORZAMIENTO SOLAR .....	5.14
5.3.3 CIRCULACIÓN DE LA BRISA DE BOSQUE Y LA BRISA DE RÍO .....	5.15
5.3.4 BRISA MARINA Y CIRCULACIONES COSTERAS .....	5.17
5.3.5 CIRCULACIONES OROGRÁFICAS INDUCIDAS Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA LLUVIA EN LA REGIÓN ANDINO-AMAZÓNICA.....	5.17
5.3.6 EL PAPEL DE LOS FENÓMENOS METEOROLÓGICOS EXTREMOS EN LA DINÁMICA DE LOS ECOSISTEMAS .....	5.18
5.3.6.1 <i>Tormentas severas, purgas e impactos en la dinámica del ecosistema forestal</i> .....	5.19
5.3.6.2 <i>Rayos, incendios naturales e impactos en la estructura de la vegetación y la distribución del bioma</i> .....	5.21
<b>5.4 EVAPOTRANSPIRACIÓN .....</b>	<b>5.21</b>
<b>5.5 PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS SISTEMAS HIDROLÓGICOS SUPERFICIALES EN LA AMAZONÍA.....</b>	<b>5.23</b>
5.5.1 ESTACIONALIDAD DE LA DESCARGA .....	5.24
5.5.2 ESTACIONALIDAD DE LA DINÁMICA DE LAS LLANURAS ALUVIALES .....	5.24
<b>5.6 EL PAPEL DE LOS RÍOS EN LOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS.....</b>	<b>5.28</b>
<b>5.7 CONCLUSIONES .....</b>	<b>5.29</b>
<b>5.8 RECOMENDACIONES .....</b>	<b>5.29</b>
<b>5.9 REFERENCIAS .....</b>	<b>5.30</b>

Resumen Gráfico



Figure 5 Graphical Abstract

## El Sistema Físico Hidroclimático de la Amazonía

Marcos H. Costa<sup>a</sup>, Laura S. Borma<sup>b</sup>, Jhan C. Espinoza<sup>c</sup>, Marcia Macedo<sup>d</sup>, José A. Marengo<sup>e</sup>, Daniel M. Marra<sup>f</sup>, Jean P. Ometto<sup>b</sup>, Luciana V. Gatti<sup>b</sup>

### Mensajes Clave

- Dada su ubicación tropical rodeada por los Andes, su enorme extensión espacial (7,3 millones de km<sup>2</sup>, incluyendo el Tocantins) y su cubierta forestal, la cuenca del río Amazonas es uno de los elementos más críticos del sistema climático de la Tierra. Es el centro convectivo terrestre más grande e intenso, ejerciendo una fuerte influencia en la dinámica atmosférica y los patrones de circulación tanto dentro como fuera del trópico. Produce precipitaciones que resultan en las descargas fluviales más grandes de la Tierra con 220.000 m<sup>3</sup>/s, lo que corresponde al 16-22% de la descarga fluvial total del mundo.
- La cuenca Amazónica está caracterizada principalmente por tierras bajas con un clima cálido y lluvioso. La parte alta de la cuenca comprende la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes, caracterizada por una gran variedad de climas de montaña (bosque nuboso, páramos, yungas, punas, etc.).
- El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) es la principal causa de la variabilidad interanual de las precipitaciones. El ENOS está típicamente (pero no exclusivamente) acompañado de sequías en la región amazónica, que producen bajos niveles de agua en los ríos, un alto riesgo de incendios forestales e impactos en los ecosistemas naturales de los ríos. Además de ENOS, la variabilidad de la TSM del Atlántico y el Pacífico influye en el clima de la Amazonía en escalas de tiempo interanuales e interdecadales, incluyendo los eventos extremos.
- En los últimos 15 años, la Amazonía ha sido testigo de varios eventos climáticos extremos: sequías en 2005, 2010 y 2015–16 e inundaciones en 2009, 2013, 2014, 2017 y 2021. Algunos de estos han sido clasificados como eventos "únicos en un siglo". Los registros históricos muestran sequías anteriores en 1926, 1964, 1980, 1983 y 1998 e inundaciones en 1953, 1988 y 1989.

### Resumen

El sistema hidroclimático físico de la Amazonía opera en varias escalas espaciales y temporales. Los procesos a gran escala, incluyendo el forzamiento solar, controlan los principales patrones estacionales de circulación atmosférica, lluvia, descarga de ríos e inundaciones. Por ejemplo, los patrones persistentes de la temperatura de la superficie del mar, como los asociados con El Niño/Oscilación del Sur, están asociados con los principales modos de variabilidad climática interanual e interdecadal. Los procesos de mesoescala, como los relacionados con la topografía o las interacciones tierra-atmósfera, provocan otras circulaciones localizadas. Si bien la fuente principal de agua en la cuenca es la evaporación de los océanos, esta agua se recicla a través de la evaporación y la precipitación antes de ser exportada de regreso al océano a través del flujo del río Amazonas o exportada en forma de vapor de agua desde la cuenca. La abundante lluvia en la cuenca Amazónica (con un promedio de 2.190 mm por año) es, por lo tanto, una consecuencia del intenso calentamiento radiativo, la convergencia de bajo nivel del vapor de agua oceánica y la reinyección

---

<sup>a</sup> Departamento de Ingeniería Agrícola, Universidad Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, MG, Brasil

<sup>b</sup> Instituto Nacional de Investigaciones Espaciales (INPE), SJ Campos, SP, Brasil

<sup>c</sup> Université Grenoble Alpes, IRD, CNRS, G-INP, IGE (UMR 5001), Grenoble, France

<sup>d</sup> Woodwell Climate Research Center, Falmouth, MA, EE UU

<sup>e</sup> Centro Nacional de Monitoreo y Alertas de Desastres Naturales (CEMADEN), SJ Campos, SP, Brasil

<sup>f</sup> Instituto Max-Planck de Biogeoquímica (MPI-BGC), Jena, Alemania

permanente de vapor de agua a la atmósfera por parte de la selva tropical en sí, con la ayuda de la ascendencia mecánica del aire por los Andes. Los procesos de la superficie terrestre dividen la precipitación en evapotranspiración (~1.220 mm por año), escorrentía superficial y drenaje profundo a las aguas subterráneas. El sistema del río Amazonas drena los componentes de aguas superficiales y subterráneas de esta abundante lluvia, formando la cuenca hidrográfica más grande del mundo y alimentando el río más extenso del planeta, con una descarga media de 220.000 m<sup>3</sup>/s. El Amazonas tiene una descarga cinco veces mayor que el Congo, el segundo río más grande del mundo. Su flujo es altamente estacional, y los desequilibrios entre la adición de agua a los ríos por la lluvia y la tasa de exportación de agua río abajo provocan inundaciones estacionales en una gran área de llanura aluvial, con implicaciones ecológicas y biogeoquímicas beneficiosas. Los eventos extremos de inundaciones y sequías están asociados con una intensa variabilidad interanual de las precipitaciones, que, a su vez, influyen en los incendios forestales y los ciclos biogeoquímicos.

*Palabras clave: Balance hídrico del Amazonas, eventos extremos*

### 5.1 Introducción

La Amazonía es uno de los tres centros permanentes de convección en la zona intertropical (junto con África Central y el Sudeste Asiático), es decir, uno de los principales centros de aire ascendente que transporta energía desde la tierra hacia la atmósfera. También es el más poderoso de estos tres centros convectivos terrestres, ejerciendo fuertes influencias en la circulación atmosférica tanto dentro como fuera del trópico. Como uno de los principales impulsores de las circulaciones de Hadley-Walker, la Amazonía es una fuente de energía fundamental para la atmósfera, ya que elimina el calor latente de la superficie mediante la evaporación y la transpiración del agua (un proceso denominado evapotranspiración) y libera ese calor a la atmósfera cuando el agua se condensa y forma nubes o precipitación. La fuerza del centro convectivo de la Amazonía se debe principalmente a sus características geográficas, incluyendo su gran tamaño, su posición sobre el ecuador y la presencia de la Cordillera de los Andes, cuyo flanco este se encuentra expuesta a los vientos húmedos de la Amazonia. Como se explica a lo largo de este capítulo, la selva tropical también contribuye a fortalecer este centro convectivo. El bajo albedo de la selva tropical aumenta la radiación neta absorbida, y el flujo constante de vapor de agua a la atmósfera desde la selva tropical, a través de la evapotranspiración, agrega energía para la generación de convección. Al mismo tiempo,

suaviza la variabilidad estacional e interanual de la convección y las precipitaciones en la región.

La abundante convección y lluvia de la región, junto con el gran tamaño de la cuenca, producen el río más grande del mundo, flanqueado por una compleja red de canales y llanuras aluviales que transportan sedimentos, carbono y otros nutrientes. La intensa estacionalidad y la variabilidad interanual del ciclo del agua también son factores dominantes para las comunidades ribereñas locales que pueden tener sus pueblos inundados o completamente aislados según el estado de este sistema fluvial, dictado por los modos de variabilidad climática interanual de las precipitaciones (Marengo y Espinoza 2016).

La Tabla 1 presenta una síntesis de varias estimaciones del balance hídrico a largo plazo de la cuenca del río Amazonas. Las estimaciones a largo plazo de la precipitación (P) muestran poca variabilidad entre los estudios, con un valor medio de ~2.190 mm/año±7%.

La escorrentía media a largo plazo (R) se estima en 1.100 mm/año±15%, lo que arroja un coeficiente de escorrentía media (C=R/P) de 0,51±0,08.

**Tabla 5.1.** Balance hídrico a largo plazo de la cuenca del río Amazonas según varios estudios. Los estudios marcados con asterisco (\*) incluyen la cuenca del río Tocantins. La precipitación (P), la evapotranspiración (ET), la escorrentía (R) y el desequilibrio (P – ET – R) se expresan en mm/año. El coeficiente de escorrentía (C = R/P) y la fracción evaporativa (EF=ET/P) son variables adimensionales.

Estudios	Período	P	R	ET	C	EF	Desequilibrio
					(R/P)	(ET/P)	P-E-R
Costa y Foley (1999)*	1976-1996	2160.	1106.	1679.	0,51.	0,78.	-625.
Zeng (1999)	1985-1993	2044.	1095.	1879.	0,54.	0,92.	-930.
Salazar (2004)	1961-1990	2189.	940.	1248.	0,43.	0,57.	1.
Marengo (2004)*	1970-1999	2117.	1059.	1570.	0,5.	0,74.	-512.
Getirana <i>et al.</i> (2014).	1989-2008	2208.	1188.	1033.	0,54.	0,47.	-13.
Carmona (2015)	1982-2008	2266.	1163.	1189.	0,51.	0,52.	-86.
Builes-Jaramillo y Poveda (2018)	1984-2007	2225.	965.	1248.	0,43.	0,56.	12.

Las estimaciones de evapotranspiración (ET) tienen incertidumbres mucho más altas en comparación, con valores medios de ~1.250 mm/año±50%. Es probable que este desequilibrio se deba a que la mayoría de las estimaciones altas de ET (>1500 mm/año) se derivan de datos de reanálisis, que (por diseño) no conservan la masa a largo plazo. Si se excluyen estos valores altos, el valor medio de ET está más cerca de 1.220 mm/año±15%, con una fracción evaporativa media (EF = ET/P) de 0,54±0,07. A largo plazo, la precipitación total se debe dividir en escorrentía o evaporación. La Tabla 1 muestra unas estimaciones de este equilibrio en la literatura, con muchas estimaciones dividiendo la precipitación de manera uniforme entre ET y escorrentía.

En este capítulo se revisan las principales características y los principales mecanismos a gran y mesoescala que provocan el clima medio amazónico, su variabilidad interanual e interdecadal y los eventos extremos de sequía e inundaciones (Secciones 5.2 y 5.3). Los efectos de los eventos extremos en la dinámica de la vegetación se discuten en la Sección 5.3. A continuación, el capítulo describe la partición de la precipitación en evapotranspiración (Sección 5.4), escorrentía, estacionalidad del caudal y dinámica de llanuras aluviales (Sección 5.5). Finalmente, el

papel de las llanuras aluviales en los ciclos biogeoquímicos es discutido en la Sección 5.6.

La descripción de este capítulo del sistema hidroclimático físico de la Amazonía también sirve como introducción a las interacciones biosfera-atmósfera discutidas en los Capítulos 6 y 7, y al cambio climático discutido en el Capítulo 22. El Capítulo 6 analiza la influencia del sistema hidroclimático físico en los ciclos biogeoquímicos, mientras que el Capítulo 7 presenta el papel de la selva tropical en el intercambio de agua y energía de este sistema biosfera-atmósfera acoplado. El Capítulo 22 presenta la variabilidad a largo plazo y los cambios en la temperatura y la hidro-meteorología en la Amazonía.

## 5.2 Principales Características del Clima Amazónico

### 5.2.1 Distribución espacial de las variables climáticas

#### 5.2.1.1 Temperatura del aire

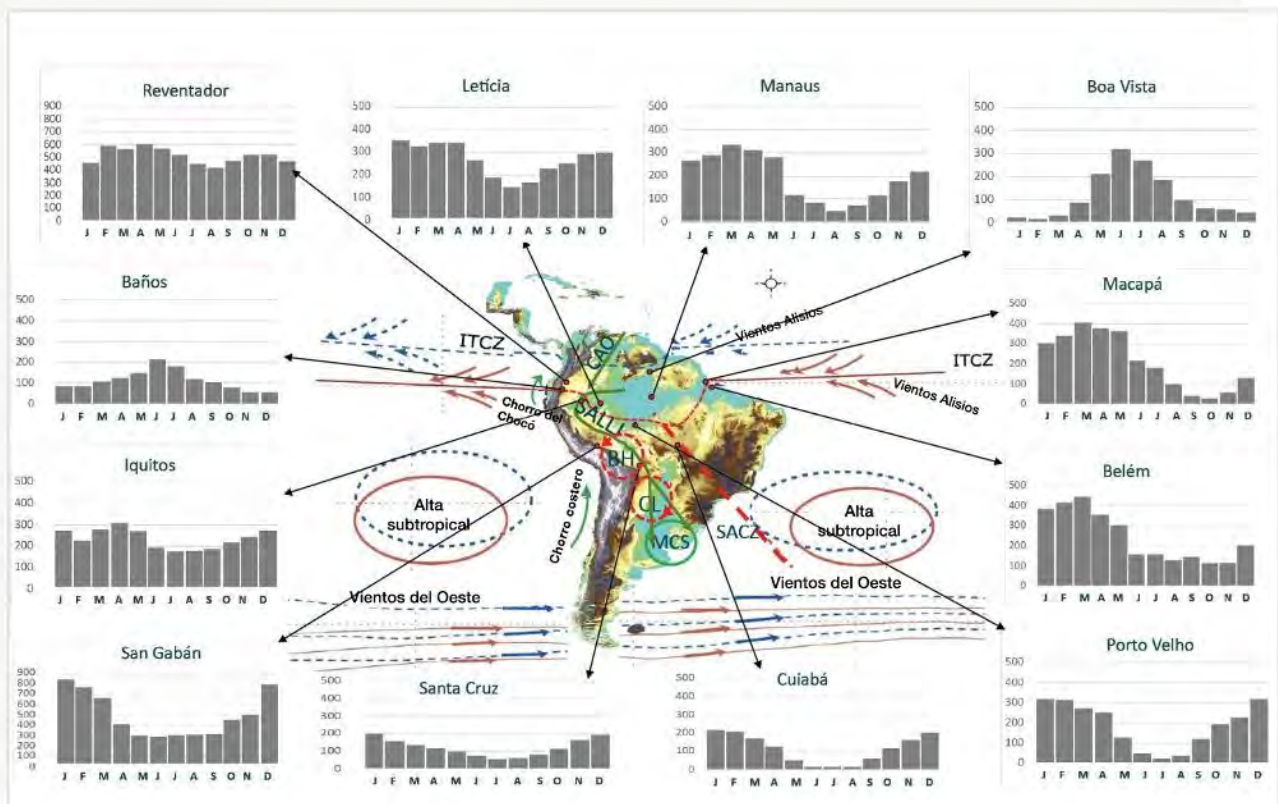
Debido a la radiación solar incidente alta, y relativamente constante, la temperatura del aire en la Amazonía es prácticamente isotérmica, con una pequeña variación a lo largo del año, excepto en la

parte sur (Rondônia, Mato Grosso, Amazonía boliviana y el sur de la Amazonía Peruana). Los promedios anuales muestran temperaturas muy altas en la región ecuatorial central, superando los 27-29°C. La amplitud térmica estacional es de 1-2°C, y los valores medios oscilan entre los 24°C y los 26°C. La ciudad de Belém (PA) tiene una temperatura máxima media mensual de 26,5°C en noviembre y una mínima de 25,4°C en marzo, mientras que Manaus (AM) tiene sus temperaturas extremas en septiembre (27,9°C) y abril (25,8°C). En el invierno austral, las masas de aire frío que producen heladas en el Sur y Sudeste de Brasil también pueden enfriar el sur y el occidente de la Amazonía, con descensos significativos de la temperatura del aire (Ricarte y Herdies 2014, Viana y Herdies 2018). Cerca de los Andes, la temperatura

máxima media mensual en Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, alcanza los 26,1°C en septiembre y los 20°C en junio. A pesar de las pequeñas fluctuaciones estacionales, las grandes oscilaciones de temperatura (alta amplitud) son típicas del ciclo diurno en esta región, en asociación con la ocurrencia de la precipitación local.

### 5.2.1.2 Circulación atmosférica

La circulación atmosférica media en la Amazonía está forzada por el ciclo anual de radiación solar. Las principales características de la circulación atmosférica están descritas aquí, mientras que el forzamiento solar se describe en la Sección 5.3.2.



**Figura 5.1** Esquema de las principales características climatológicas de América del Sur. Las líneas azul y roja representan junio-julio-agosto (JJA) y diciembre-enero-febrero (DEF), respectivamente. Se muestra el ciclo anual de lluvia (barras) para las estaciones ubicadas en varias secciones de la región amazónica (en mm), indicado por puntos. Características de circulación de bajo nivel: CL, Bajo Chaco; AB, Alto Boliviano; ZCIT, Zona de Convergencia Intertropical; MCS, sistema convectivo de mesoescala; ZCAS, Zona de Convergencia del Atlántico Sur; SALLJ, jet sudamericano de bajo nivel. Fuentes de datos de lluvias: INMET y ANA (Brasil), SENAMHI (Perú), SENAMHI (Bolivia) e INAMHI (Ecuador). La figura está adaptada de la Figura 1 de Cai et al. (2020). La climatología es para el período 1961-2010..

Cerca del delta del Amazonas, la precipitación máxima se observa durante el verano-otoño austral, y las condiciones secas prevalecen durante el invierno (Figura 5.1). Esto se debe al calentamiento alterno de los dos hemisferios y al ciclo anual asociado con la migración estacional meridional de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (Vera et al. 2006a). Los vientos alisios, provenientes del Atlántico norte y sur tropical, convergen a lo largo de la ZCIT y están asociados con anticiclones subtropicales en el Atlántico norte y sur.

La lluvia monzónica que tiene lugar sobre la cuenca Amazónica durante el verano austral provee humedad para establecer una Zona de Convergencia del Atlántico Sur activa (ZCAS; Figura 5.1). La ZCAS se caracteriza por una banda convectiva que se extiende de noroeste a sureste desde la cuenca Amazónica hasta el Océano Atlántico Sur subtropical. Es identificable por nubosidad persistente y alcanza su etapa madura en el verano austral (Ambrizzi y Ferraz 2015). El borde norte de la ZCAS se fusiona con la ZCIT atlántica (Cai et al. 2020). El calentamiento diabático en la cuenca Amazónica contribuye a la formación la Alta de Bolivia (AB) en la atmósfera superior (Lenters y Cook 1997). A escala regional, el transporte de humedad dentro y fuera de la cuenca Amazónica es crítico para el régimen de lluvias, particularmente durante la estación húmeda. La humedad del Amazonas se exporta fuera de la región, transportada a través del Jet Sudamericano de Bajo Nivel (SALLJ) al oriente de los Andes, interactuando con la Baja del Chaco (CL) y contribuyendo a la precipitación sobre la Cuenca de La Plata al intensificar los sistemas convectivos de mesoescala (Marengo et al. 2004; Drumond et al. 2008, 2014; Arraut et al. 2012; Vera et al. 2006b; Liebmann y Mechoso 2011; Jones y Carvalho 2018; Gimeno et al. 2016, 2020; Jones 2019; Cai et al. 2020).

### 5.2.1.3 Precipitaciones

Debido a que se extiende en ambos hemisferios, la Amazonía se caracteriza por varios regímenes de precipitaciones debido al calentamiento alterno de cada hemisferio. Durante un año 'normal', las llu-

vias en la región muestran fases opuestas entre el trópico norte y sur, con una estación lluviosa en invierno austral en el norte y verano austral en el sur. En el sur de la Amazonía, las precipitaciones alcanzan su punto máximo durante el verano austral; en la Amazonía central y cerca del delta del Amazonas, alcanza su punto máximo en otoño austral; y al norte del ecuador, alcanza su punto máximo en el invierno austral (Figura 5.1). La región ecuatorial del nororiente experimenta una estacionalidad de lluvias bajas, con condiciones húmedas durante todo el año. Para obtener más detalles sobre los regímenes de lluvia en la cuenca Amazónica, ver Figueroa y Nobre (1990), Rao y Hada (1990), Rao et al. (2016), Espinoza et al. (2009a, 2015), Debortoli et al. (2015), Marengo y Espinoza (2016), y Cai et al. (2020).

El inicio y fin de la temporada de lluvias en la Amazonía varía gradualmente de sur a norte. El fin de la temporada de lluvias es más regular que su inicio. La temporada de lluvias en el sur de la Amazonía termina en abril, mientras que en el norte termina en septiembre. Las anomalías de la TSM en el Pacífico o el Atlántico tropical juegan un papel dinámico en el control del inicio y fin de la temporada de lluvias (Liebmann y Marengo 2001; Liebmann et al. 2007; Arias et al. 2015).

## 5.2.2 El papel de ENOS y otros mecanismos a gran escala

### 5.2.2.1 ENOS

El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) es la principal causa de la variabilidad interanual global en los balances de agua y energía. Los extremos de ENOS representan una reversión de los patrones típicos de TSM en el Pacífico Tropical – El Niño (EN)/La Niña (LN), cuando hay calentamiento/enfriamiento en el Pacífico tropical oriental o centro-oriental. EN está típicamente (pero no exclusivamente) acompañado de sequía en la región amazónica. En general, las recientes sequías severas en la Amazonía han resultado en bajos niveles de agua en los ríos, un alto riesgo de incendios forestales e impactos en los ecosistemas naturales de los ríos (Cai et al. 2020).

La sequía y los cambios en la circulación atmosférica durante EN han sido resumidos por Builes-Jaramillo et al. (2018a) y Jiménez-Muñoz et al. (2019). Las anomalías observadas en la distribución vertical del viento zonal y meridional son consistentes con las anomalías de la TSM. Durante los años de sequía y EN, aparecen anomalías de subsidencia sobre áreas con diferencias negativas de precipitación sobre la Amazonía, con convección y precipitaciones intensas sobre TSM cálida en la región del Pacífico Ecuatorial oriental. Las anomalías de convergencia en los niveles superiores de la atmósfera, observadas durante los años de sequía en la región ecuatorial de América del Sur (al oriente de los Andes), son consistentes con las anomalías de subsidencia en los niveles bajos. Esto sugiere anomalías en las ramas superior e inferior de la circulación de Hadley sobre Sudamérica tropical al oriente de los Andes, y de la circulación de Walker sobre el Atlántico ecuatorial. La rama ascendente de la circulación de Walker sobre el Pacífico central oriental es el principal impulsor de la rama de subsidencia sobre la cuenca Amazónica al oriente de los Andes, que se extiende hasta el Atlántico tropical.

Existen diferentes “tipos” de EN dependiendo de la ubicación de las máximas anomalías cálidas sobre el Pacífico tropical, el Pacífico Oriental (EP) o el Pacífico Central (CP) (Takahashi et al. 2011). Debido a que las circulaciones de Hadley y Walker se ven afectadas de manera diferente durante los episodios de EL Niño de EP y CP (Zhelez-nova y Gushchina 2017), conducen a diferentes anomalías de precipitación en América del Sur (Tedeschi y Collins 2017; Sulca et al. 2018). Los mecanismos físicos detrás de los diferentes patrones de déficit de lluvia durante los episodios El Niño del CP y EP y eventos cálidos del Índice del Atlántico Norte (IAN) Tropical están descritos en Jiménez-Muñoz et al. (2019). Los años de eventos El Niño del EP se detectaron en 1983 y 1998, mientras que los años El Niño del CP ocurrieron en 2010 y 2016 (Sulca et al. 2018; Gu y Adler 2019; Gloor et al. 2013, 2018).

### 5.2.2.2 ODP, OMA, OMJ

Además del ENOS, existen otros dos modos de variabilidad interanual e interdecadal con teleconexiones que influyen en el clima de la Amazonía, la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP) y la Oscilación Multidecadal del Atlántico (OMA). Representan cambios en la organización de las interacciones océano-atmósfera que varían a escalas decenales y afectan la superficie del mar, induciendo cambios posteriores en la circulación y la precipitación en la Amazonía. Para obtener una definición detallada de estos modos de variabilidad, consulte el Glosario.

De acuerdo con la fase positiva de ENOS (EN), las fases positivas de ODP y OMA coincidieron con la intensificación de anomalías negativas de lluvia en la Amazonía hacia fines de 2015, durante el evento de EN 2015-16 (Aragão et al. 2018). Este hallazgo es consistente con trabajos previos (Kayano y Capistrano 2014) que muestran que la Oscilación Multidecadal del Atlántico (OMA) y el ENOS influyen en las precipitaciones sudamericanas al final del año, antes del pico de EN.

Las fases positivas de la ODP están asociadas con un aumento de la precipitación en las partes central y norte de la cuenca y una disminución en las regiones del sur (Gloor et al. 2013). Andreoli y Kayano (2005) muestran que los efectos de EN sobre las precipitaciones en América del Sur difieren de los de las fases de la ODP en la Amazonía. Por ejemplo, muestran anomalías negativas de precipitación para el régimen cálido de ODP, consistentes con el movimiento descendente y la circulación ciclónica sobre el norte de Sudamérica y el sector atlántico adyacente. Por otra parte, los patrones de circulación relativamente más débiles en estos sectores resultan en anomalías de precipitación de menor magnitud en la Amazonía para la fase fría de la ODP.

La variabilidad intraestacional es particularmente importante durante el invierno austral (Mayta et al. 2018). Previamente, Souza y Ambrizzi (2006) encontraron que la Oscilación de Madden-Julian (OMJ) es el principal mecanismo atmosférico que



influye en la variabilidad de las precipitaciones en escalas de tiempo intraestacionales sobre el oriente de la Amazonía y durante la temporada de lluvias en el noreste de Brasil. Sin embargo, durante la sequía de 2005, la oscilación intraestacional fue más débil de lo normal, favoreciendo las condiciones de sequía en la región. El Atlántico Norte Tropical jugó un papel importante en esta sequía (Builes-Jaramillo et al. 2018b).

### 5.2.3. Sequías extremas e inundaciones

En los últimos 15 años, la cuenca Amazónica ha sido testigo de extremos climáticos, algunos de ellos caracterizados como 'eventos del siglo'; sequías en 2005, 2010 y 2015–16; e inundaciones en 2009, 2012, 2014 y 2021. Los registros históricos muestran sequías anteriores en 1926, 1964, 1980, 1983 y 1998; e inundaciones en 1953, 1988, 1989 y 1999. Estos eventos se han relacionado con modos de variabilidad climática natural (EN, anomalías cálidas IAN) con fuertes impactos en los sistemas naturales y humanos. Algunas de las principales ciudades de la Amazonía se inundaron durante los años de inundaciones o quedaron aisladas por los niveles extremadamente bajos de los ríos durante las sequías. El número de incendios aumentó durante los años de sequía, liberando carbono, humo y hollín a la atmósfera y afectando a la población local (Marengo y Espinoza 2016; Gatti et al. 2014; Aragão et al. 2018; Jiménez-Muñoz et al. 2016, 2019). El año 1999 y otros años húmedos (1988-89, 2007-2008 y 2011-2012) fueron años LN (ver Capítulo 22). Cabe mencionar que las sequías y las inundaciones no son sincrónicas y no afectan de la misma manera a toda la cuenca, como se observa en las Figuras 5.2 y 5.3.

En general, las sequías afectan a la Amazonía centro-norte, pero el patrón espacial difiere de un evento de EN a otro e incluso de un caso de sequía a otro (Figura 5.2). Las sequías en la Amazonía han sido relacionadas con eventos de EN, como en 1912, 1926, 1983, 1997-1998 y 2015-16 (p. ej., Aceituno 1988; Williams et al. 2005; Coelho et al. 2013; Marengo et al. 2018; Jiménez-Muñoz et al. 2018, 2019). Sin embargo, las severas sequías de 1964 y

2005 fueron excepciones, lo que indica la influencia activa de la IAN en esos extremos (Marengo et al. 2008; Zeng et al. 2008; Builes-Jaramillo et al. 2018b). La sequía extrema de 2010 estuvo relacionada con la ocurrencia sucesiva de un fenómeno de El Niño en el verano austral y una IAN muy cálida en la primavera y el verano boreal (Espinoza et al. 2011; Marengo et al. 2011; Lewis et al. 2011; Gatti et al. 2014; Andreoli et al. 2012). Las Figuras 5.2 y 5.3 muestran las anomalías de las precipitaciones estacionales en América del Sur para los años secos y húmedos, respectivamente. En cada caso, sea EN o no, la distribución geográfica de las sequías puede diferir, afectando diferencialmente al suroriente, centro o norte de la Amazonía, y por ende impactando la hidrología de la región.

### 5.2.4 Hidrometeorología y variabilidad andina-amazónica

Esta sección se enfoca en la Amazonía occidental, incluyendo la parte andina de la cuenca Amazónica. La región abarca la cuenca superior del Madeira en Bolivia, Perú y Brasil; la Cuenca Amazonas-Solimões en Perú y Ecuador; y la Cuenca Japurá-Caquetá en Colombia y Brasil. Esta región presenta una amplia variedad de climas de montaña, incluyendo condiciones húmedas en los bosques nubosos, páramos y yungas, y condiciones secas en las punas del altiplano.

#### 5.2.4.1 Patrones estacionales

Los ciclos estacionales de lluvia en la parte alta de las cuencas andino-amazónicas de Colombia y Ecuador siguen un régimen unimodal con una estación húmeda durante el verano boreal (Laraque et al. 2007; Arias et al. 2020). En estas cuencas, la descarga de los ríos alcanza su punto máximo alrededor de mayo-julio (p. ej., los ríos Napo y Caquetá en la Figura 5.7), un patrón asociado con la intensificación de la advección de humedad hacia el occidente desde la cuenca ecuatorial del Amazonas y el levantamiento orográfico forzado por la topografía andina durante el verano boreal (Rollenbeck y Bendix 2011; Campozano et al. 2016).

Las cuencas andino-amazónicas del Ecuador exhiben un ciclo anual bimodal de precipitación, con picos de descarga observados alrededor de marzo-abril y octubre-noviembre en la parte alta de las cuencas del Napo, Pastaza y Santiago (Campozano et al. 2018) (p. ej., la estación Reventador en la Figura 5.1). En consecuencia, las tierras bajas de estas cuencas intraandinas siguen un ciclo anual bimodal de descarga con picos alrededor de junio-julio y octubre-noviembre (Laraque et al. 2007). En estas regiones, la menor precipitación durante el verano boreal está asociada con la subsidencia de aire en la atmósfera que inhibe la actividad convectiva (Campozano et al. 2016; Segura et al. 2019).

En las cuencas andino-amazónicas tropicales del sur (principalmente al sur de los 8°S), la estación seca ocurre en junio-agosto y la estación lluviosa en diciembre-marzo, vinculada a la fase madura del Sistema Monzónico Sudamericano (SMS) y al movimiento meridional de la ZCIT. Las descargas de los ríos sobre estas cuencas muestran ciclos unimodales que alcanzan su punto máximo alrededor de enero y marzo (por ejemplo, los ríos Beni, Ucayali y Huallaga en la Figura 5.7; y las estaciones de Santa Cruz y San Gabán en la Figura 5.1) (Espinoza et al. 2011; Lavado-Casimiro et al. 2012; Molina-Carpio et al. 2017). La estacionalidad de las precipitaciones es particularmente fuerte en las cuencas andino-amazónicas (generalmente por encima de los 3.000 m), donde se observa alrededor del 75% de la precipitación anual total entre noviembre y marzo (~100 mm/mes), impulsada por el transporte de la humedad ascendente desde la Amazonía hacia las montañas (Garreaud et al. 2009). Los vientos del oriente en la troposfera superior (200-300 hPa) también favorecen los flujos de humedad desde el Amazonas hacia los Andes en diferentes escalas de tiempo (Garreaud et al. 2009; Segura et al. 2020).

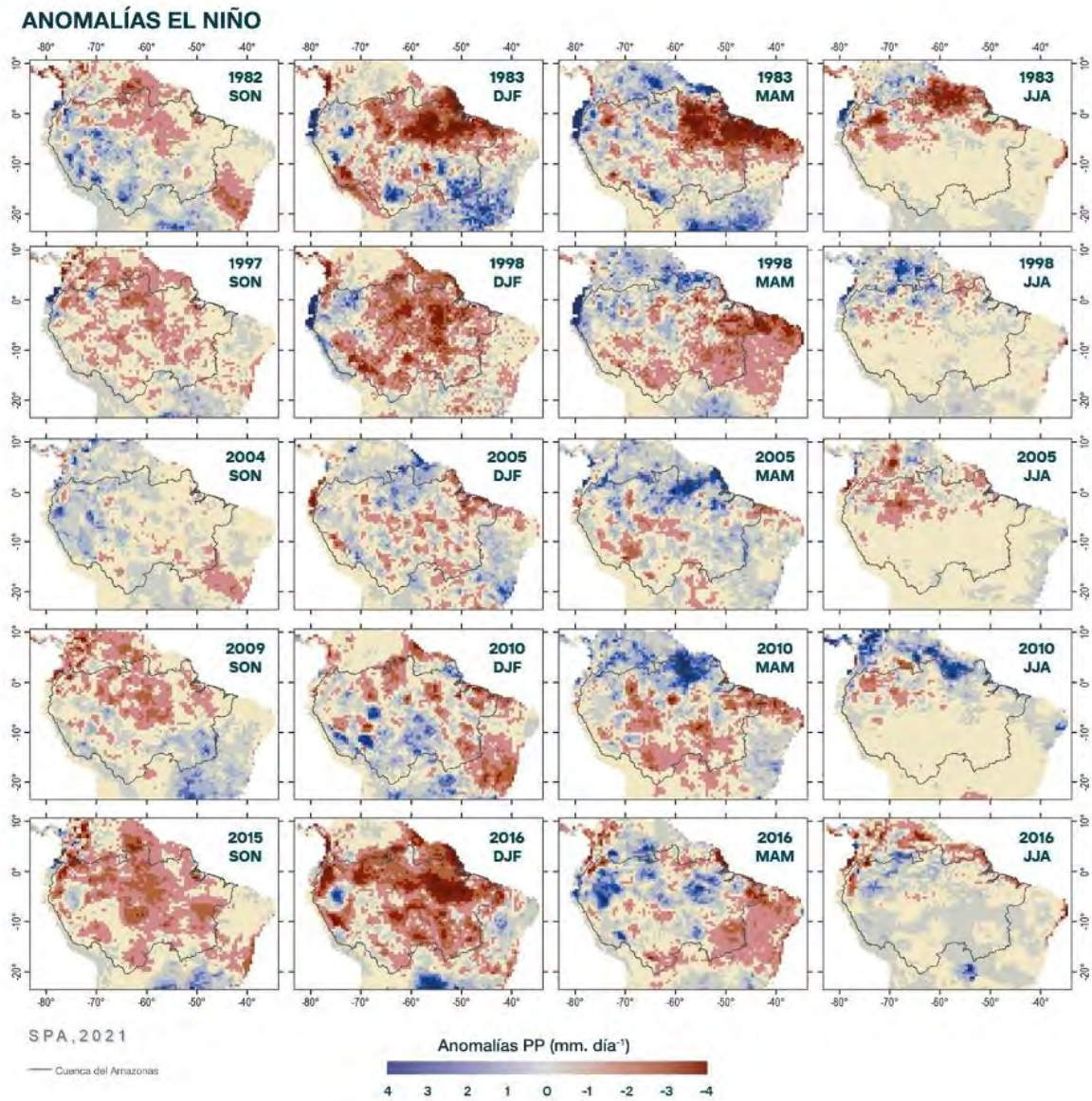
La mayoría de los afluentes andinos del Amazonas desembocan en dos ríos principales, el río Madeira superior (principalmente de la Amazonía boliviana y del sur de Perú) y el río Amazonas-Solimões

(principalmente de la Amazonía peruana y ecuatoriana) (Figura 5.7). En la estación de Porto Velho, la cuenca del río Madeira abarca 975.500 km<sup>2</sup>, de los cuales el 23% se encuentra ubicado sobre la Cordillera de los Andes. La descarga media anual en Porto Velho se estima en 18.300 m<sup>3</sup>/s, con valores máximos de alrededor de 36.000 m<sup>3</sup>/s de marzo a abril y mínimos de alrededor de 5.000 m<sup>3</sup>/s de septiembre a octubre (Molina-Carpio et al. 2017) (Figura 5.7). En la estación de Tabatinga, la cuenca del río Amazonas-Solimões se extiende por 890.300 km<sup>2</sup>, de los cuales ~40% se encuentra en los Andes. La descarga media anual en Tabatinga se estima en 38.000 m<sup>3</sup>/s, con valores máximos de alrededor de 51.000 m<sup>3</sup>/s de abril a mayo y mínimos de alrededor de 20.000 m<sup>3</sup>/s en septiembre (Lavado-Casimiro et al. 2012) (Figura 5.7).

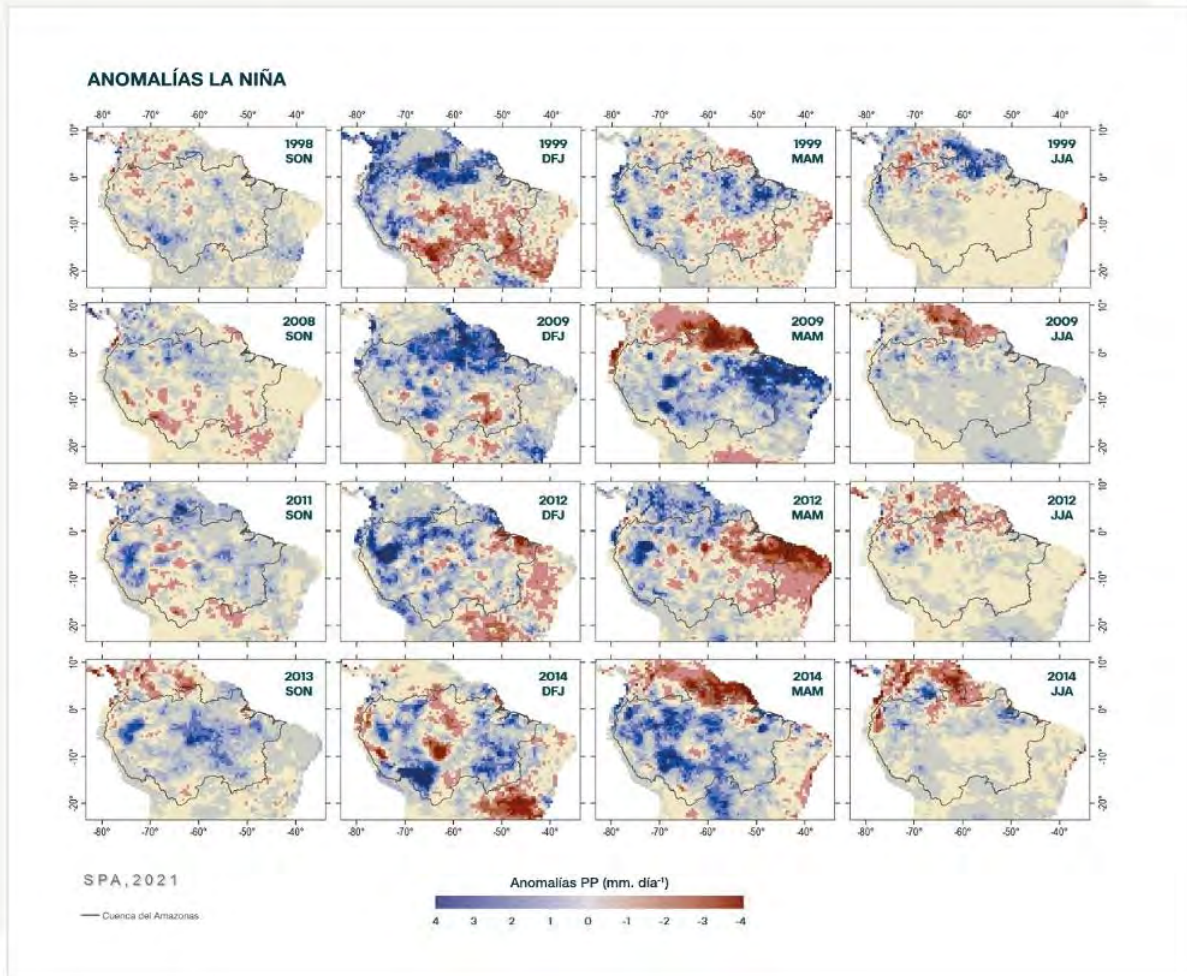
### 5.2.4.2 Variabilidad interanual y extremos

En la región andino-amazónica, un déficit (exceso) de lluvia durante el verano austral está frecuentemente asociado a eventos de El Niño (La Niña) (Poveda et al. 2006; Espinoza et al. 2011). Sin embargo, se presentan patrones diferentes en las partes superior e inferior de las cuencas andino-amazónicas (Arango-Rueda y Poveda 2019). Estudios recientes también han reportado diferentes anomalías de precipitación para los tipos de El Niño del Pacífico Central y del Pacífico Oriental (Lavado-Casimiro y Espinoza 2014; Sulca et al. 2018; Navarro-Monterroza 2019). En general, El Niño del Pacífico Central (La Niña) está asociado a déficits (excesos) de precipitaciones en la parte alta de la cuenca (región andina de Colombia, Ecuador y Perú). Estas anomalías son más débiles durante los eventos El Niño (La Niña) en el Pacífico oriental. Por el contrario, en la parte superior de la cuenca del Madeira, las anomalías en las precipitaciones son más intensas durante El Niño del Pacífico oriental. En escalas de tiempo estacionales, las anomalías de lluvia sobre la cuenca andino-amazónica varían de  $\pm 0,5$  a  $\pm 2,0$  mm/día y pueden persistir durante períodos de varios meses (Sulca et al., 2018; Jiménez-Muñoz et al., 2021). Durante el otoño, invierno y primavera austral, las anomalías pluviométricas sobre la región andino-amazónica

se relacionan principalmente con la variabilidad de la TSM en el IAN, que es la principal fuente de humedad atmos-



**Figura 5.2** Patrones espaciales de anomalías de precipitación durante las temporadas DJF, MAM, JJA y SON para años de sequía en la Amazonía. Estos son para diferentes calentamientos EN y IAN fuertes. Las anomalías de precipitación se obtuvieron del conjunto de datos CHIRPSv2.0 utilizando el periodo de referencia 1981-2010. Un contorno negro marca la cuenca Amazónica. Adaptado de Jiménez-Muñoz et al. (2021; ©RMetS).



**Figura 5.3** Igual que en la Figura 5.2 pero para episodios húmedos (2019; ©RMetS).

férica para esta región (Arias et al. 2015; Hoyos et al. 2017; Poveda et al. 2020). Las anomalías del IAN cálido están asociadas con un aumento de la precipitación en Colombia y Venezuela, relacionado con un mayor transporte de vapor de agua atmosférico desde el Atlántico tropical y el Mar Caribe hacia el norte de América del Sur (p. ej., Arias et al. 2020). En las regiones andino-amazónicas de Ecuador, Perú y Bolivia, las condiciones cálidas en el IAN están relacionadas con déficits de lluvia, asociados con una reducción en la advección de humedad desde el Océano Atlántico y una mayor subsidencia atmosférica sobre el centro y sur de la Amazonía (Silva et al. 2008, Espinoza et al. 2019a; Jiménez-Muñoz et al. 2021).

Como resultado de las anomalías de las precipitaciones, los eventos hidrológicos extremos en las cuencas andino-amazónicas se han asociado con eventos de El Niño/La Niña o con anomalías de la TSM en el IAN. El muy inusual período de verano austral húmedo de 2014, que se originó en las laderas orientales de los Andes peruanos y bolivianos, se asoció con anomalías cálidas en el Océano Pacífico-Índico y sobre el Océano Atlántico Sur subtropical (Espinoza et al. 2014). Las condiciones húmedas en la Amazonía boliviana durante el verano austral de 2014 se superpusieron a las inundaciones de las principales subcuencas, produciendo grandes inundaciones en la región ese mismo año (Ovando et al. 2016). Esto también

estuvo relacionado con los sistemas de bloqueo atmosférico a largo plazo durante enero y febrero de 2014 sobre el suroriente de Brasil, lo que finalmente provocó la sequía sobre São Paulo durante el verano austral de 2014. En la parte alta de los ríos interandinos de la cuenca Amazónica, las inundaciones son frecuentemente provocadas por intensas tormentas y/o por el rápido derretimiento de los glaciares durante la primavera-verano austral (Huggel et al. 2015).

### **5.3 La Convección Amazónica y las Circulaciones de Mesoescala**

#### **5.3.1 Naturaleza de la convección amazónica**

La convección atmosférica profunda es típica en el trópico en asociación con la rama ascendente de las celdas de Hadley-Walker. El movimiento ascendente se extiende desde cerca de la superficie hasta por encima del nivel de 500 hPa, alcanzando el nivel de convección libre (NCL) donde comienza la convección flotante. A gran escala (>1000 km), los cambios estacionales en el contraste térmico entre la zona tropical de América del Sur y el Océano Atlántico modulan la circulación del viento, que suministra la energía disponible y la inestabilidad húmeda sobre la cuenca Amazónica (Vera et al. 2006a). Estas características proporcionan la energía potencial convectiva disponible (EPCD), la gran inestabilidad húmeda y el movimiento ascendente esenciales para producir una convección atmosférica profunda (Garstang et al. 1994; Cohen et al. 1995; Zhou y Lau 1998). A escala regional (100-1000 km) y a escala local (<100 km), la convección del Amazonas también está relacionada con la temperatura de bulbo húmedo de la superficie terrestre, generalmente por encima de 22°C (Eltahir y Pal 1996), que está estrechamente determinada por la humedad de la superficie y los flujos de calor sensible y latente de la superficie terrestre local (Fu et al. 1999).

La convección atmosférica profunda contribuye con alrededor del 80% de la precipitación anual total en la cuenca Amazónica, mientras que solo el 20% de la precipitación anual está asociada con los sistemas

locales (Greco et al. 1990). Los cambios estacionales en la convección están relacionados con cambios de humedad y temperatura en la capa límite planetaria (CLP) (Fu et al. 1999; Liebmann y Marengo 2001). Sin embargo, en el nororiente del Amazonas, la convección profunda es particularmente intensa durante todo el año porque la superficie terrestre más cálida provee un perfil atmosférico muy inestable. Además, la forma cóncava de los Andes induce una convergencia de bajo nivel sobre la cuenca amazónica noroccidental, lo que se relaciona con la alta precipitación anual (>3.000 mm) en esta región (Figueroa y Nobre 1990; Espinoza et al. 2009b). Debido a que la convección profunda sobre la Amazonía está relacionada con una fuerte liberación de calor latente, la cuenca Amazónica es una importante fuente de energía. A través de las ondas ecuatoriales de Kelvin y Rossby y sus interacciones con la orografía, la Amazonía modula las principales estructuras regionales de la circulación atmosférica en América del Sur (Silva Dias et al. 1983; Figueroa et al. 1995; Junquas et al. 2015).

#### **5.3.2 Forzamiento solar**

Siguiendo la migración estacional del máximo de radiación solar, la principal zona de calentamiento migra desde el extremo norte de América del Sur (incluyendo el norte de la cuenca Amazónica) en el invierno austral hacia el centro y el sur del Amazonas en el verano austral (Horel et al. 1989). En consecuencia, la actividad convectiva y el aumento de la lluvia muestran un desplazamiento estacional después de la migración de la zona de calentamiento (ver la Sección 5.2.1). La Figura 5.4 muestra la evolución espacial y temporal de la radiación de onda larga saliente (ROLS) en América del Sur tropical, estrechamente relacionada con el forzamiento solar y el desarrollo de la convección profunda.

El calentamiento alterno de los dos hemisferios modula el desplazamiento estacional de la ZCIT, incluyendo su parte amazónica (Figura 5.1) y la rama ascendente de las celdas de Hadley-Walker, que está asociada con la precipitación máxima so-

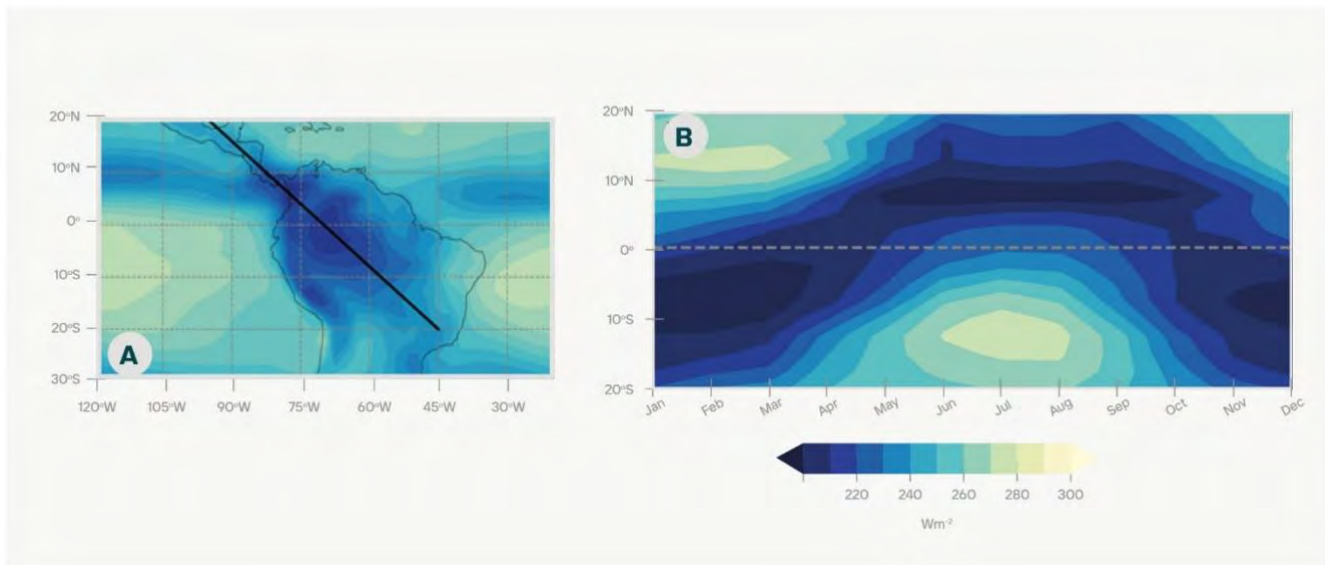
bre la cuenca ecuatorial del Amazonas. Sobre esta región, la radiación solar alcanza su punto máximo en los equinoccios (Figura 5.4), y la cuenca Amazónica nororiental muestra la precipitación máxima en el otoño austral, con picos en abril y mayo. Sin embargo, en algunas regiones de la Amazonía ecuatorial occidental, la estación húmeda ocurre durante el otoño y la primavera australes (ver la Sección 5.2.1). En la primavera austral, el calentamiento de la superficie por la radiación solar es más alto en la Amazonía central y sur (al sur de 5°S), donde aparece la convección profunda. A fines de noviembre, la convección profunda ocurre en la mayor parte de la cuenca Amazónica, principalmente desde los 5°S hasta los 20°S, pero aún está ausente en el oriente de la cuenca Amazónica y el noreste de Brasil (Horel et al. 1989; Zhou y Lau 1998).

En el apogeo del verano austral, siguiendo la migración del sol hacia el sur, el calentamiento y la actividad convectiva se mueve hacia las tierras altas subtropicales. Las precipitaciones alcanzan su punto máximo sobre los Andes centrales y el sur de la cuenca Amazónica durante esta temporada. El

contraste térmico entre continentes determina la configuración del SMS (Marengo et al. 2012). La fase madura del SMS (típicamente desde finales de noviembre hasta finales de febrero) exhibe cuatro características dominantes (Sección 5.2.1 y Figura 5.1): (i) un anticiclón ubicado sobre Bolivia entre 200 y 300 hPa (la Alta de Bolivia -AB); (ii) la ocurrencia de altas temperaturas superficiales sobre el Océano Atlántico antes de que comience la temporada de lluvias en el sur de la Amazonía; (iii) una banda de máxima nubosidad con orientación noroeste-sureste sobre el suroriente del continente, la ZCAS; y (iv) la intensificación del SALLJ al oriente de los Andes (ver la revisión en Espinoza et al. 2020).

### 5.3.3 Circulación de la brisa de bosque y la brisa de río

Las brisas de bosque y de río son circulaciones de mesoescala (10-100 km) cercanas a grandes ríos. Son el resultado de diferencias en los flujos de calor sensible y latente entre la tierra caliente y el agua fría durante el día, lo que produce un contraste de presión horizontal. Este mecanismo potencia la nubosidad sobre el terreno durante el día, mientras



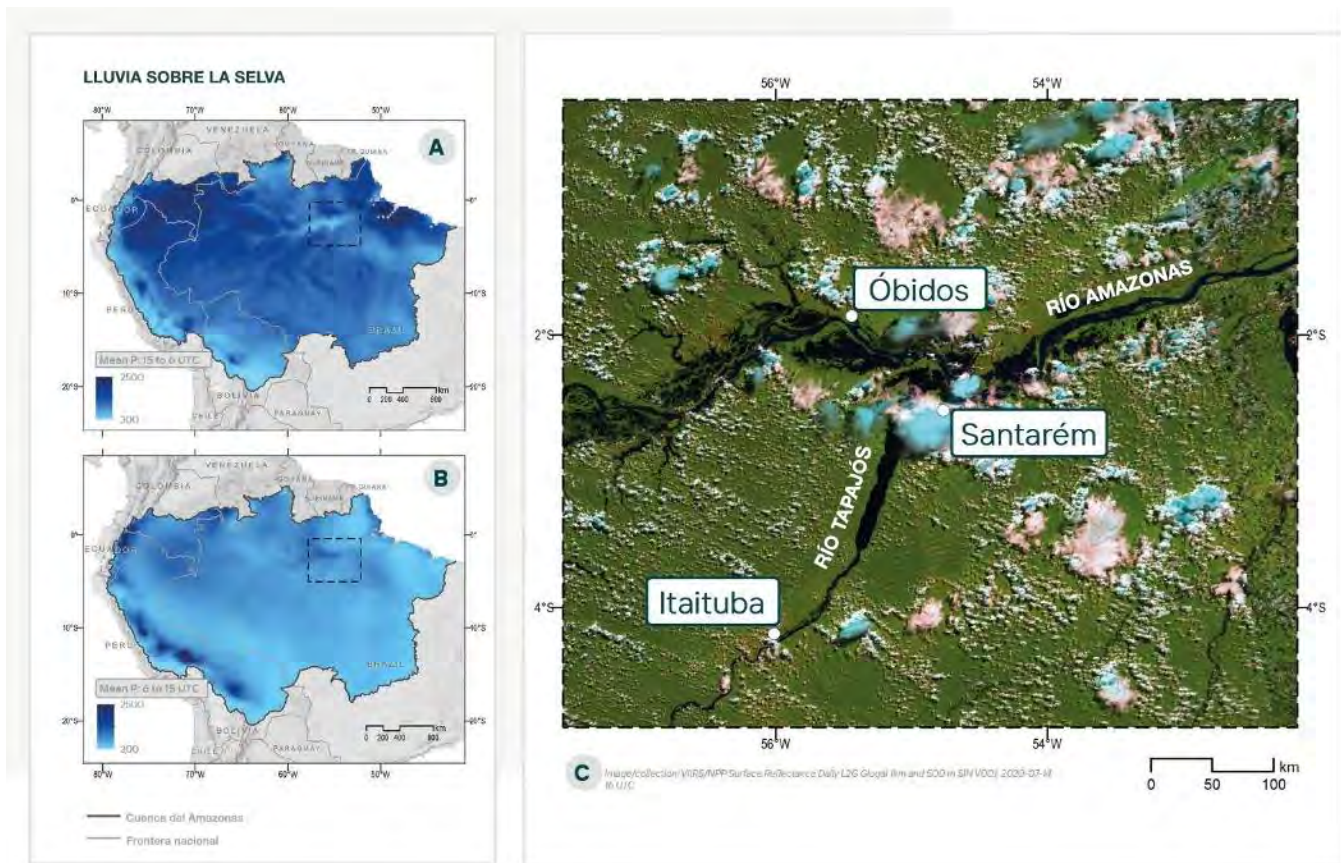
**Figura 5.4** (A) Valores medios anuales de radiación de onda larga saliente (ROLS, en  $Wm^{-2}$ ) entre 1974 y 2019 en la zona tropical de América del Sur. (B) Diagrama de latitud y tiempo de la climatología del ROLS mensual (1974-2019), promediado a lo largo de una franja longitudinal de 10° centrada en la línea negra sobre América del Sur tropical que se muestra en (a). Adaptado de Horel et al. (1989). Datos ROLS interpolados suministrados por NOAA/OAR/ESRL PSL (<https://psl.noaa.gov>; Liebman y Smith 1996).

que los cielos despejados predominan sobre el agua. Lo contrario ocurre durante la noche. En la cuenca Amazónica, las zonas de convergencia aumentan las precipitaciones sobre los bosques alejados de los grandes ríos y la actividad convectiva se reduce cerca de los ríos (p. ej., Paiva et al. 2011; Figura 5.5).

Varios estudios han descrito las brisas de los ríos en la Amazonía central, utilizando enfoques tanto de observación como de modelado (p. ej., Ribeiro y Adis 1984; Garstang y Fitzjarrald 1999; Cutrim et al. 2000). Cerca de la confluencia Amazonas-Tapajós (Figura 5.5), los pluviómetros cerca de los grandes ríos muestran menos precipitaciones convectivas en la tarde. Aún así, este déficit es más que compensado por lluvias nocturnas adicionales (Fitzjarrald et al. 2008). Cerca de Manaus, dos-

Santos et al. (2014) muestran que las brisas de los ríos y su impacto en el transporte de humedad son más evidentes durante la estación seca. Los autores muestran que los vientos alejados de los ríos son frecuentes por la mañana y por la tarde, transportando aire húmedo de los ríos a la ciudad de Manaus. En cambio, los vientos que soplan hacia los ríos se observan principalmente durante la noche.

Las brisas de los ríos afectan el transporte de humedad (Silva Dias et al. 2004) y los patrones de lluvia locales. Paiva et al. (2011) mostró una marcada reducción de las precipitaciones sobre el río Solimões-Amazonas y a lo largo de la mayoría de los afluentes del Amazonas. Dado que las estaciones



**Figure 5.5** Precipitación estimada por TRMM 3B42 entre (A) 15 a 06 UTC; y (B) 06 y 15 UTC. Adaptado de Paiva et al. (2011). (c) Imagen del sensor VIIRS (por sus siglas en inglés para Visible/Infrared Imager Radiometer Suite) en color verdadero correspondiente al 14 de julio de 2020 a las 16:48 UTC sobre la confluencia de los ríos Tapajós y Amazonas (recuadro negro punteado en a y b). Por el NOAA/OAR/ESRL PSL (<https://psl.noaa.gov>; Liebman y Smith 1996).



meteorológicas a menudo se ubican cerca de grandes ríos (donde se encuentran la mayoría de las ciudades amazónicas), las estimaciones de lluvia amazónica derivadas de pluviómetros pueden estar sesgadas por la brisa del río (Silva Dias et al. 2004; Paiva et al. 2011).

#### 5.3.4 Brisa marina y circulaciones costeras

El sistema de brisa marina se produce en lugares costeros debido a la propagación del aire fresco del mar hacia las zonas del interior. Este sistema se inicia cuando la superficie terrestre se calienta más rápido que la superficie del mar (generalmente en condiciones de cielo relativamente despejado). El contraste térmico crea una fuerza de gradiente de presión dirigida desde el mar hacia la tierra, lo que hace que una capa poco profunda de aire marino se desplace hacia el interior (Miller et al. 2003).

Sobre la cuenca amazónica más oriental, la presencia de numerosas bahías, ríos, lagos y el Océano Atlántico crean el ambiente ideal para la formación de circulaciones locales, que modulan el tiempo y el clima regional (Souza Filho 2005, Planchon et al. 2006; Germano y Oyama 2020). Los principales patrones de circulación de las brisas costeras y de la bahía sobre esta región han sido descritas en otros lugares, con base en estudios de observación y modelado (por ejemplo, Silva Dias et al. 2004; Germano et al. 2017; Wanzeler 2018). En Belém (en la cuenca Amazónica oriental), la brisa de la bahía comienza en la mañana y temprano en la tarde. Se caracteriza por cambios significativos en la dirección del viento de sur a norte (Matos y Cohen 2016) y está asociada a la presencia de nubosidad estacionaria. Los picos de lluvia durante la temporada de abril a mayo coinciden con la actividad máxima de la brisa marina, que interactúa con los vientos alisios del Océano Atlántico para producir sistemas de tormentas conocidas como líneas de turbonada (Kousky 1980; Silva Dias 1987; Cohen et al. 1995).

Las líneas de turbonada son tormentas multicelulares que se propagan tierra adentro en la cuenca Amazónica por más de 1000 km a

velocidades de 50 a 60 km h<sup>-1</sup> (Garstang et al. 1994; Greco et al. 1994). En la mesoescala, las líneas de turbonada se caracterizan por la advección de la humedad producida por la brisa marina, un fuerte y profundo jet del oriente en niveles bajos y una fuente de calor en la Amazonía central y occidental (Cohen et al. 1995). Los jets fuertes tienden a propagar las líneas de turbonada a velocidades más altas, con una vida útil más larga y un mayor desarrollo de nubes, formando tormentas eléctricas con fuertes corrientes ascendentes y descendentes, así como relámpagos. Las corrientes descendentes y los rayos, a su vez, provocan perturbaciones que afectan la dinámica del ecosistema, como se describe en la Sección 3.6.

#### 5.3.5 Circulaciones orográficas inducidas y distribución espacial de la lluvia en la región andino-amazónica

La hidrometeorología andino-amazónica se caracteriza por interacciones entre la circulación atmosférica regional, el contraste de temperatura entre las tierras bajas y las tierras altas y la compleja topografía andina (p. ej., Houze 2012; Roe 2005; Barry 2008). Además, la circulación atmosférica regional sobre América del Sur está directamente influenciada por la orografía andina, particularmente en los niveles bajos (Figueroa et al. 1995). En la región andino-amazónica, el SALLJ y el Jet de los Llanos (o Corriente de los Andes Orientales, CAO) están fuertemente controlados por la presencia de la Cordillera de los Andes, que actúa como barrera al occidente, y la cuenca amazónica al oriente (ej., Marengo et al. 2004; Jiménez-Sánchez et al. 2019). Estos LLJ son elementos clave de la circulación atmosférica sudamericana porque transportan grandes cantidades de humedad a lo largo de grandes distancias meridionales en el oriente de los Andes. De hecho, el flujo del oriente de la CAO llega al piedemonte del oriente de los Andes como el tramo más al norte del SALLJ (Espinoza et al. 2020; Poveda et al. 2020).

A escala local, la orografía andina puede influir en la circulación atmosférica a través de procesos mecánicos y térmicos. El ciclo diurno de insolación

genera vientos impulsados térmicamente, como los vientos anabáticos (cálidos cuesta arriba) y catabáticos (fríos cuesta abajo) debido al calentamiento radiativo de la superficie durante el día y al enfriamiento radiativo durante la tarde y la noche, respectivamente (p. ej., Wallace y Hobbs 2006; Junquas et al. 2018). Además, los vientos catabáticos del altiplano andino podrían desencadenar sistemas convectivos de mesoescala (SCM) sobre la región de transición andino-amazónica (Trachte et al. 2010a,b; Kumar et al. 2020). Sobre esta región, los MCS grandes y medianos generalmente están relacionados con episodios húmedos, potenciados por el levantamiento orográfico de la advección de humedad del SALLJ (p. ej., Giovannettone y Barros 2009; Romatschke y Houze 2013). En consecuencia, el ciclo diurno de la precipitación orográfica está asociado a características complejas relacionadas con las circulaciones atmosféricas locales (Poveda et al., 2005; Junquas et al., 2018). Por ejemplo, en las laderas orientales de los Andes tropicales, las tasas de precipitación más altas se observan durante la noche debido al transporte de humedad y al viento cuesta abajo (Figuras 5.5a y b). Los estudios observacionales y de modelado han demostrado que los valles interandinos también generan una canalización mecánica del flujo de humedad, lo que podría contribuir a la humedad y las precipitaciones sobre los Andes tropicales, donde los glaciares, la agricultura y la seguridad alimentaria dependen de las precipitaciones. Esto incluye regiones como La Paz, Cuzco y los valles del Mantaro (Egger et al. 2005; Junquas et al. 2018; Saavedra et al. 2020). La actividad convectiva forzada por los Andes también genera reversiones repentinas del nivel del río en el Amazonas occidental (p. ej., cerca de Iquitos, Perú), donde la agricultura ribereña está estrechamente relacionada con el ciclo hidrológico anual (Figuerola et al., 2020).

Las interacciones entre la circulación atmosférica a gran escala y las circulaciones orográficas descritas anteriormente contribuyen a la alta variabilidad espacial de la precipitación sobre la región andino-amazónica. Los estudios han descrito una relación compleja entre la altitud y la lluvia, que produce un

fuerte gradiente espacial de lluvia asociado con la exposición a barlovento o sotavento de la estación de lluvia al viento húmedo dominante (Bookhagen y Strecker 2008; Espinoza et al. 2009b, Rollenbeck y Bendix 2011). Las tasas de precipitación más altas en la cuenca Amazónica (6000–7000 mm/año) se observan generalmente alrededor de los 400–2000 m en la cuenca Amazónica de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Poveda et al. 2014; Espinoza et al. 2015; Chavez y Takahashi 2017) (por ejemplo, la estación de San Gabán en la Figura 5.1). Como resultado de estas características pluviométricas, las cuencas andinas muestran la mayor escorrentía por unidad de superficie de la cuenca del río Amazonas (Moquet et al. 2011; Builes-Jaramillo y Poveda 2018), y los ríos andinos drenan sedimentos, contaminantes y nutrientes río abajo hacia las tierras bajas de la Amazonía (McClain y Naiman 2008; Vauchel et al. 2017). A su vez, las tierras bajas amazónicas exportan vapor de agua y nutrientes a los Andes a través de los vientos alisios cargados de humedad, lo cual es parte de una fuerte interacción entre el sistema hidroclimático Amazonia-Andes (eg Staal et al., 2018; Weng et al., 2018, Espinoza et al., 2020).

### **5.3.6 El papel de los fenómenos meteorológicos extremos en la dinámica de los ecosistemas**

Al menos dos tipos de fenómenos meteorológicos extremos afectan la dinámica de los ecosistemas y el ciclo natural del carbono. Primero, las tormentas severas asociadas con líneas de turbonada pueden propagar fuertes corrientes descendentes (Fujita 1990, 1981, Garstang et al. 1998) que causan purgas de bosques (Nelson 1994, Garstang et al. 1998, Negrón-Juárez et al. 2010, Espírito-Santo et al. 2010), afectando la estructura forestal y la composición de especies (Marra et al. 2014, Rifai et al. 2016, Magnabosco Marra et al. 2018, Chambers et al. 2009). En segundo lugar, los rayos son un mecanismo de perturbación frecuente que puede propagar el fuego y matar árboles directamente (Gora et al. 2020, Yanoviak et al. 2020, McDowell et al. 2018, Foster, Knight y Franklin 1998). La frecuencia de los rayos está positivamente asociada con la densi-



**Figura 5.6** La purga de bosques (área total de aprox. 91 ha) en 2011 en la Amazonía central, Brasil. Las purgas pueden ser identificadas en las imágenes satelitales por características geométricas y espectrales, como la forma desactivada y la alta reflectancia infrarroja de onda corta, lo que indica vegetación no fotosintética (VNF) como resultado del daño y la mortalidad generalizados de los árboles (A). La severidad de la mortalidad de árboles asociada se puede estimar utilizando el  $\Delta$ VNF normalizado (año de la purga – año anterior) combinado con la mortalidad de árboles medida en el campo (B). Borde del bosque purgado/de crecimiento antiguo menos de seis meses después de la perturbación, con árboles derribados, sobrevivientes y rebrotados (C). Por NOAA/OAR/ESRL PSL (<https://psl.noaa.gov/>; Liebman y Smith 1996).

dad de árboles grandes y las existencias de biomasa en los bosques tropicales (Gora et al. 2020). En la Amazonía, esto es importante en las zonas de transición sur y oriente entre bosques y sabanas, pero también en el estado de Roraima (Gora et al. 2020).

### 5.3.6.1 Tormentas severas, purgas e impactos en la dinámica del ecosistema forestal

El viento es una de las principales causas de perturbación en los bosques de todo el mundo, con impactos que van desde la pérdida menor de hojas hasta la mortalidad generalizada de los árboles (Mitchell 2013). En la Amazonía, las tormentas convectivas pueden generar fuertes vientos descendentes y precipitaciones extremas (por ejemplo, 26-41 m s<sup>-1</sup> y 30 mm h<sup>-1</sup>, respectivamente) (Garstang et al. 1998; Fujita et al. 1990; Negrón-Juárez et al. 2010) que pueden talar parches de bosque que varían en tamaño desde <2 ha (Negrón-Juárez et al. 2011) a >3,000 ha (Nelson et al. 1994). Las grandes purgas pueden estar asociadas con líneas de turbonada (Negrón-Juárez et al. 2010; Araujo et al. 2017). Las purgas de

bosques pueden ser detectadas con imágenes de teledetección por-que crean un gran contraste en los patrones geométricos y de reflectancia entre las imágenes adquiridas antes y después del evento (Figura 5.6A).

Las descargas ocurren a lo largo de la cuenca Amazónica, con la frecuencia más alta en la región nororiente (Nelson et al. 1994; Negrón-Juárez et al. 2018; Espírito-Santo et al. 2010). En la Amazonía central cerca de Manaus, las purgas ocurren principalmente durante la transición de la estación seca a la lluviosa (Negrón-Juárez et al. 2017). La distribución del tamaño de las purgas sigue una ley de potencia (Negrón-Juárez et al. 2018; Chambers et al. 2009), lo que resulta en un mosaico de parches de bosque en diferentes etapas sucesionales (Chambers et al. 2013). Debido a su mayor frecuencia, los parches de tamaño relativamente pequeño dominan el paisaje.

El daño y la mortalidad de los árboles ocurren cuando las cargas de viento y lluvia exceden la estabilidad mecánica de los árboles, lo que provoca que se rompan y se desarraiguen (Ribeiro et al. 2016; Peterson et al. 2019). En la Amazonía, los

vientos y la lluvia interactúan con diferentes tipos de bosques que pueden albergar más de 280 especies de árboles en una sola hectárea (de-Oliveira et al. 1999). En estos bosques heterogéneos, la mortalidad por tormentas puede ser controlada por factores bióticos y abióticos (p. ej., dentro de las especies y a través de la topografía), con áreas severamente dañadas que experimentan hasta un 90% de mortalidad de árboles (Magnabosco Marra et al. 2014; Rifai et al. 2016) (Figura 5.6B). El bosque puede perder su estructura típica de dosel cerrado y acumular grandes cantidades de desechos de madera en el suelo del bosque (Figura 5.6C). Este gradiente de tamaños de brechas y disponibilidad de recursos/nichos tiene consecuencias relevantes para los patrones regionales de dinámica forestal, biodiversidad y ciclos biogeoquímicos.

La mortalidad de los árboles puede ser selectiva y depende de los rasgos de la especie y las características individuales (Ribeiro et al. 2016; Magnabosco et al. 2014; Rifai et al. 2016). La rotura y el desarraigo de grandes árboles individuales pueden derribar a los vecinos, alterando la distribución de la cantidad y el tamaño de los árboles y reduciendo la biomasa del rodal. Las tasas de mortalidad entre los árboles sobrevivientes son más altas en los primeros años posteriores al evento, lo que ralentiza la recuperación de la biomasa. El rebrote y el crecimiento de los árboles sobrevivientes contribuyen poco a la recuperación de biomasa, lo que puede llevar décadas (Magnabosco Marra et al. 2018). Las trayectorias de recuperación difieren con la gravedad de la mortalidad. Sin embargo, incluso las severidades bajas desencadenan una sucesión secundaria, con un recambio sustancial de especies y dinámicas distintas de las observadas en pequeños claros de caída de árboles y tala de bosques humanos (Chambers et al. 2009b; Magnabosco Marra et al. 2014, 2018). El carbono orgánico del suelo también puede aumentar en función de la severidad de la purga debido a la materia orgánica en descomposición disponible de los desechos de madera (dos-Santos et al. 2016).

Las purgas también pueden promover la diversidad de árboles al ofrecer nichos a una cohorte diversa de especies que difieren ampliamente en sus requisitos y estrategias de reclutamiento (Magnabosco et al. 2014; Chambers et al. 2009). No obstante, la composición funcional alterada indica que las purgas pueden afectar la resiliencia de las existencias de biomasa al favorecer a las especies de madera blanda con una vida útil más corta, que también son más vulnerables a futuras perturbaciones (Magnabosco Marra et al. 2018; Trumbore et al. 2015). Los impactos de las purgas pueden ser más pronunciados en bosques secundarios y fragmentados con composición y estructura alterada, y una proporción relativamente mayor de bordes expuestos (Silvério et al. 2019; Schwartz et al. 2017). Ese aspecto es crítico ya que estos representan grandes áreas de los bosques remanentes en regiones altamente deforestadas de la Amazonía (Brando et al. 2014; Hansen et al. 2013).

La investigación se ha enfocado en detectar purgas y cuantificar sus impactos locales y regionales en la composición de especies y la estructura y dinámica del bosque. Sin embargo, los efectos de las purgas en el funcionamiento de los bosques a escala de paisaje aún no se conocen bien. Evaluar la frecuencia de retorno de perturbaciones y las tasas de recuperación de la biomasa y la composición funcional en diferentes regiones es fundamental para comprender las variaciones en el balance de carbono a escalas espaciales más amplias. Las proyecciones de cambio climático indican que la frecuencia e intensidad de las tormentas convectivas podría aumentar en la Amazonía (Negrón-Juárez et al. 2017; McDowell et al. 2018; IPCC Cambio Climático 2014). Por lo tanto, es fundamental determinar los posibles umbrales de severidad de la perturbación bajo estos regímenes cambiantes de perturbación, ya que esto afectará la futura vulnerabilidad y resiliencia de la selva amazónica (Trumbore et al. 2015; Turner et al. 2010). Los efectos de las purgas de bosques en otros taxones siguen sin ser evaluados en la Amazonía.

### 5.3.6.2 Rayos, incendios naturales e impactos en la estructura de la vegetación y la distribución del bioma

Los rayos son un fenómeno impresionante y común en la Amazonía debido a los sistemas meteorológicos que ocurren allí, como las líneas de tur-bonada y la ZCAS. Los incendios naturales pueden ocurrir cuando las tormentas eléctricas se desarrollan en condiciones donde la vegetación está seca, especialmente cuando los rayos de nube a tierra van acompañados de poca precipitación (convencionalmente  $\leq 2,5$  mm) (Viiegas 2012; Nauslar et al. 2013). Este fenómeno, conocido como “relámpago seco” o “tormenta seca”, también ocurre cuando la lluvia se evapora antes de llegar al suelo, si una tormenta avanza rápidamente o si se producen rayos de nube a tierra fuera de la región donde se produce la precipitación (Dowdy y Molinos 2012).

Se ha informado que las causas naturales son importantes para la ignición en el Cerrado, principalmente debido a los rayos de nube a tierra durante la transición entre las estaciones seca y lluviosa (Ramos-Neto y Pivello 2000). Todavía no hay información concluyente sobre la proporción de causas humanas versus naturales, pero se cree que los incendios naturales representan alrededor del 1-2% del total de incendios (Alvarado et al. 2018).

La transición entre el Amazonas y el Cerrado en Brasil tiene la mayor área de contacto entre bosque y sabana en el trópico, y estos biomas difieren fundamentalmente en sus características estructurales y composición de especies (Torello-Raventos et al. 2013). En esta transición, la estacionalidad de las lluvias y los disturbios por incendios tienen un efecto ecológico importante en la estructura y composición de la vegetación debido a las influencias en los procesos ecológicos y biogeoquímicos de la vegetación que afectan directamente la Producción Primaria Neta y la respiración que, con el tiempo, conducen a cambios en la composición y estructura de la vegetación (Alves et al. 1997). Los incendios cambian la fenología y fisiología de las plantas, modifican la competencia entre los árboles y reducen el dosel de

las plantas, como pastos, arbustos y lianas. Dependiendo de su frecuencia e intensidad, el fuego puede aumentar la mortalidad de los árboles y transformar un bosque intacto en uno alterado e inflamable (House et al. 2003; Hirota et al. 2010; Hoffmann et al. 2012). Las especies de árboles asociadas con la vegetación de bosques o sabanas difieren en numerosas características fisiológicas, como la supervivencia al fuego (Hoffmann et al. 2009; Ratnam et al. 2011) y sus características de madera y foliar (Gotsch et al. 2010).

Couto-Santos et al. (2014) demostraron los efectos de la variabilidad climática y la ocurrencia de incendios en los límites entre bosque y sabana en Roraima, en la parte norte de la Amazonía brasileña. En años lluviosos, el bosque avanzó sobre las sabanas, mientras que en años con menos precipitaciones el bosque retrocedió y la sabana se expandió debido a la mayor frecuencia de sequías e incendios.

## 5.4 Evapotranspiración

Cuando el agua lluvia llega a la superficie terrestre de la selva tropical, la mayor parte se infiltra en el suelo, aumentando su humedad. Alrededor del 50% de la lluvia regresa a la atmósfera como evapotranspiración (ET: transpiración de las plantas más evaporación del agua de las superficies de agua libre y del suelo desnudo; ver la Tabla 1). El resto abastece la reserva de agua subterránea, que en última instancia contribuye a la formación de los arroyos y ríos de la cuenca Amazónica. Esta sección analiza los patrones estacionales de la ET y sus mecanismos de control. El papel de la ET como fuente de agua para la atmósfera y, en consecuencia, para los procesos de formación de lluvia, se analiza en el Capítulo 7.

Uno de los primeros intentos de caracterizar la ET amazónica se realizó durante el Experimento Micrometeorológico de la Región Amazónica (EMRA), un experimento británico-brasileño. A partir de 1983, esta campaña realizó varias mediciones micrometeorológicas en la Reserva Ducke, a unos 30 km al noreste de Manaus. Utilizando los datos de EMRA y la ecuación de Penman-Monteith,

Shuttleworth (1988) mostró una pequeña estacionalidad en la ET, con picos en marzo y septiembre que coincidieron con los extremos de la radiación neta (Rn). El estudio también encontró que las tasas reales de ET eran casi iguales a las tasas potenciales de ET durante todo el año, lo que sugiere una gran disponibilidad de agua incluso durante los períodos secos.

A fines de la década de 1990, durante el Proyecto Biosfera-Atmósfera a Gran Escala (BAGE), se estableció una red de mediciones intensivas de covarianza de eddy (CE) en las tierras bajas de la Amazonía para cuantificar la energía superficial, el agua y los flujos de carbono bajo diferentes coberturas terrestres (Keller et al. 2004). El análisis de datos de las torres de flujo de la CE reveló una estacionalidad de ET diferente según el sitio de estudio. La mayoría de los sitios mostraron un patrón estacional similar al observado en Manaus durante EMRA, es decir, ET en fase con Rn, manteniendo un flujo constante o mostrando un ligero aumento durante el período seco en comparación con la estación lluviosa (Costa et al., 2004, Huttyra et al., 2005, Juárez et al. 2007; da Rocha et al. 2004; Sommer et al. 2003; Souza-Filho et al. 2005; Vourlitis et al. 2002). Unos pocos estudios, en su mayoría ubicados en el suroeste de la Amazonía (Aguir et al. 2006) o en la transición entre los bosques amazónicos y las sabanas del cerrado (Borma et al. 2009), observaron mayor ET en la estación lluviosa en comparación con la estación seca.

Síntesis de observaciones de torres de flujo en la Amazonía (Costa et al. 2010; Hasler y Avissar 2007; Juárez et al. 2007), comparaciones de la Amazonía con otros biomas (da Rocha et al. 2009), y un análisis pantropical (Fisher et al. 2009) ayudaron a dilucidar la variabilidad estacional y espacial de la ET amazónica. Hasler y Avissar (2007) encontraron una fuerte estacionalidad en la ET para las estaciones cercanas al ecuador (2°S-3°S), con un aumento de la ET durante los períodos secos (junio-septiembre) y una disminución durante los períodos húmedos (diciembre-marzo), ambos correlacionada y en fase con Rn. En las estaciones ubicadas más al sur (9°S-11°S), ET y Rn no

presentaron una estacionalidad clara. Estos estudios encontraron las mejores correlaciones entre ET y Rn en estos sitios durante los períodos húmedos, pero ninguna correlación durante los períodos secos. Los autores atribuyeron esta respuesta al estrés hídrico durante los períodos secos, especialmente en los sitios más secos del sur.

Negron-Juarez et al. (2007) analizaron diez sitios BAGE y concluyeron que todos ellos tenían una mayor ET durante el período seco que durante el período lluvioso. Fischer et al. (2009) analizaron 21 sitios pantropicales y observaron un aumento en la ET en el período seco en comparación con el período lluvioso, con Rn explicando el 87% de la varianza mensual de la ET. Da Rocha et al. (2009) analizaron datos de la ET de torres de flujo de CE en siete sitios, cuatro de ellos ubicados en el norte de la cuenca Amazónica y tres en el Cerrado (bosque semideciduo, planicie aluvial de bosque de transición y cerrado). Observaron que los siete sitios analizados podían ser divididos en dos grupos funcionales en términos de estacionalidad de ET. Los sitios más al sur, generalmente más secos y con una estación seca más prolongada, mostraron una ET disminuida en el período poco lluvioso en comparación con el período lluvioso. Se observaron valores mínimos de ET de 2,5 mm/día en los bosques de transición y un mínimo de 1 mm/día en los sitios del cerrado. Los sitios del norte y más húmedos, con una estación seca menor a cuatro meses, mostraron el patrón opuesto, con un aumento de la ET en la estación seca y valores máximos de alrededor de 4 mm/día. ET, Rn y el déficit de presión de vapor (DPV) se correlacionaron positivamente en estos sitios, lo que sugiere que las condiciones atmosféricas ejercen un control sobre la ET. Sin embargo, es importante considerar que los sitios más estacionales estudiados por da Rocha et al. (2009) tuvieron un predominio de vegetación decidua y semidecidua. En estos sitios, la caída de las hojas en el período seco pudo haber ejercido controles importantes sobre la ET, junto con las condiciones climáticas.

Costa et al. (2010) analizaron tres sitios ecuatoriales húmedos de selva tropical perennifolia (2°S-3°S) y dos sitios de selva tropical seca estacional (alrededor de 11°S). Observaron que, en general, la ET de la estación seca es mayor que la ET de la estación lluviosa. Siguiendo estudios previos, encontraron que la  $R_n$  era el principal factor de control de la ET en sitios más húmedos, seguido por el DPV y la resistencia aerodinámica. Identificaron diferentes factores de control de la ET en sitios húmedos y secos estacionalmente. Mientras que la estacionalidad de la ET en los bosques ecuatoriales húmedos estaba controlada solo por factores ambientales (es decir, controles abióticos), en los bosques estacionalmente secos la ET estaba controlada por parámetros bióticos (p. ej., conductancia estomática,  $g_s$ ), con una conductancia superficial que variaba en un factor de dos entre temporadas.

Los estudios observacionales generalmente coinciden en el patrón estacional de la ET en la selva amazónica, donde la ET depende en gran medida de la radiación neta ( $R_n$ ) para los bosques estacionalmente húmedos. Sin embargo, a principios de la década de los 2000, la mayoría de los modelos todavía simulaban que la ET estaba en fase con la precipitación (Bonan 1998; Werth y Avissar 2004; Dickinson et al. 2006), lo que sugiere que la disponibilidad de agua limita la ET. Alrededor de 2010, el Proyecto de intercomparación de modelos de datos BAGE (BAGE-DMIP) comparó los resultados de 21 modelos de ecosistemas terrestres y de superficie terrestre con el conjunto de datos de observación integral de la red BAGE de torres de flujo para evaluar qué tan bien podría reproducir la nueva generación de modelos las funciones de la selva amazónica y del Cerrado (de Gonçalves et al. 2013). Como parte de este proyecto, Christoffersen et al. (2014) concluyeron que los modelos han mejorado en su capacidad para simular la magnitud y la estacionalidad de la ET en los bosques tropicales ecuatoriales, habiendo eliminado la mayor parte de la limitación hídrica de la estación seca. Su desempeño diverge en los bosques de transición, donde los déficits hídricos estacionales son mayores, pero en su mayoría capturan las

depresiones estacionales observadas en la ET en el Cerrado. Muchos modelos dependían únicamente de raíces profundas o agua subterránea para mitigar los déficits de agua durante la estación seca. Algunos modelos pudieron igualar la estacionalidad de la ET observada, aunque no simularon estacionalidad en la conductancia estomática ( $g_s$ ). Algunas de estas deficiencias se pueden mejorar ajustando los parámetros, pero en la mayoría de los modelos es-tos hallazgos resaltan la necesidad de un desarrollo continuo del proceso (Christoffersen et al. 2014).

En resumen, la ET está controlada por el equilibrio entre la demanda de agua impuesta por la atmósfera (condiciones superficiales) y el suministro de agua en el suelo (condiciones subterráneas). Ambos se consideran controles abióticos (Costa et al., 2010) o mecanismos ecohidrológicos (Christoffersen et al. 2014). Al abrir y cerrar las estomas, las plantas pueden ejercer importantes controles adicionales sobre los flujos de evapotranspiración a través de la conductancia del dosel estomático (Costa et al. 2010; Christoffersen et al. 2014), lo que resulta en un equilibrio entre la fotosíntesis y la transpiración (Beer et al. 2009; Lloyd et al. 2009). Estos mecanismos de control bióticos (Costa et al., 2010) o ecofisiológicos (Christoffersen et al. 2014) sobre la ET y su importancia en el contexto del clima regional se discutirán en detalle en el Capítulo 7 (Sección 7.2.2).

### 5.5 Principales características de los Sistemas Hidrológicos Superficiales en la Amazonía

La cuenca del río Amazonas (incluyendo el río Tocantins como afluente y otras cuencas costeras) drena alrededor de 7,3 millones de km<sup>2</sup> y descarga alrededor del 16-22 % de todos los aportes fluviales globales a los océanos (Richey et al. 1989; ver también el Cuadro 5.1). Este vasto sistema hidrológico está formado por los Andes, los escudos de Guayana y Brasil, y la llanura amazónica (Sorribas et al. 2016). Como consecuencia del ciclo estacional de lluvias (Sección 5.2.2), el cauce principal del río Amazonas y sus afluentes exhiben

niveles altos y bajos del río unos meses después de las estaciones húmedas y secas precedentes.

En general, los ríos de la cuenca amazónica del sur (p. ej., Solimões, Madeira, Xingu, Tapajós, Tocantins-Araguaia) alcanzan su punto máximo de abril a mayo, mientras que los ríos del norte de la Amazonía (p. ej., Japura-Caquetá, Río Negro) alcanzan su punto máximo de mayo a junio (Espinoza et al. 2009a, b, Marengo y Espinoza et al. 2016). En escalas de tiempo anuales, la contribución hidrológica de los ríos del sur y del norte es aproximadamente equivalente debido a una precipitación total mucho mayor en las cuencas del norte más pequeñas en comparación con las cuencas del sur más grandes.

### 5.5.1 Estacionalidad de la descarga

Como se señaló anteriormente, la descarga del cauce principal del río Amazonas y sus afluentes integra fluctuaciones hidrológicas que ocurren aguas arriba. Esta dinámica hidrológica muestra unos meses fuertes (Ver Sección 5.2.2), con variaciones significativas en el momento y la magnitud de la descarga a través de las cuencas tributarias del Amazonas (Sorribas et al. 2016). Los tramos sur y occidente del río Amazonas suelen inundarse primero, alcanzando su punto máximo entre marzo y mayo. En la Amazonía central, los niveles de los ríos están controlados por las contribuciones de los afluentes del norte y del sur, que generalmente alcanzan su punto máximo en junio (Figura 5.7).

Las mediciones de descarga a largo plazo registradas cerca de la ciudad central amazónica de Óbidos, por ejemplo, indican una descarga máxima cercana a  $\sim 250\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$  durante el período de marea alta en junio, y una descarga mínima de  $\sim 100\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$  durante el período de aguas bajas en noviembre (Goulding et al. 2003).

Debido a que las cabeceras del norte del Amazonas están cerca del ecuador, sus niveles de agua caen entre octubre y febrero, incluso cuando el río Amazonas crece debido a las contribuciones de los

grandes afluentes del sur. Las pequeñas cuencas hidrográficas costeras del norte del Amazonas (p. ej., el Araguari) también están influenciadas por las mareas oceánicas en sus tramos inferiores. En contraste, la mayoría de los afluentes del sur del río Amazonas alcanzan sus niveles más altos en marzo o abril (en puntos  $>300\text{ km}$  aguas arriba de sus desembocaduras) y sus niveles más bajos entre agosto y octubre (Goulding et al. 2003). Por ejemplo, la descarga en Itaituba en el río Tapajós alcanza un máximo de  $\sim 23\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$  en marzo y alcanza su mínimo ( $\sim 5\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ) en octubre (Figura 5.7). Hacia el occidente, el río Purús en Arumã-Jusante muestra una variabilidad aún más pronunciada, con una descarga máxima de  $11\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$  en abril y una descarga mínima de  $\sim 1\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$  en septiembre (Coe et al. 2008). Las secciones inferiores de estos afluentes del sur están fuertemente influenciadas por un efecto de remanso del propio río Amazonas, que sube y baja en respuesta a los cambios en el cauce principal (Sorribas et al. 2016).

### 5.5.2 Estacionalidad de la dinámica de las llanuras aluviales

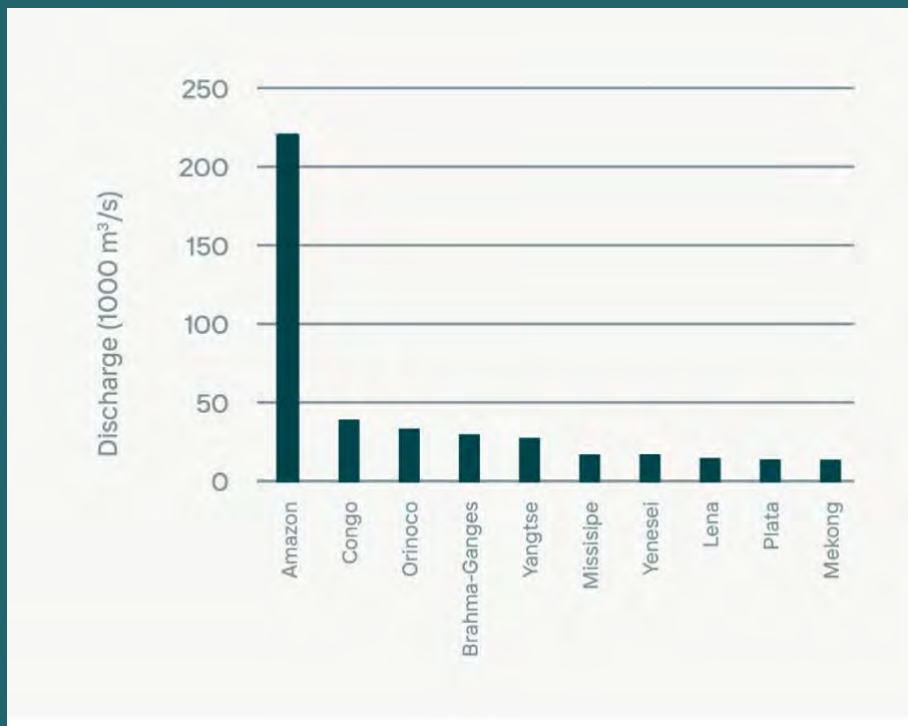
Las fluctuaciones en las precipitaciones y la descarga de los ríos provocan cambios estacionales pronunciados en el nivel del agua de los grandes ríos de la Amazonía, lo que hace que se desborden en las llanuras aluviales adyacentes. A escala local, las inundaciones también pueden resultar directamente de las lluvias en áreas con suelos mal drenados o niveles de agua subterránea elevados, como en el caso de los Llanos de Mojos en Bolivia. La subida y bajada periódica de los niveles del agua, a menudo denominada pulso de inundación estacional, conecta los ríos y sus llanuras aluviales durante parte del año (los ríos crecen entre noviembre y junio, y retroceden entre junio y noviembre), lo que da como resultado una estructura de hábitat heterogénea, rápido reciclaje de nutrientes y materia orgánica, y altas tasas de producción biológica (Junk et al. 2012). El río Amazonas y sus grandes afluentes se caracterizan por un patrón de inundación monomodal con una amplitud promedio de  $10\text{ m}$  cerca de Manaus, que



varía de 2 a 18 m según la ubicación y el año (Melack y Coe 2013). Las mayores fluctuaciones anuales del nivel de los ríos ocurren en el suroeste de la Amazonía, especialmente en los ríos Madeira, Purus y Juruá, mientras que los cambios más pequeños ocurren en el oriente. Los arroyos pequeños (de orden bajo) en las tierras bajas de la Amazonía exhiben una hidráulica compleja, con efectos de remanso que dan como resultado un régimen hidrológico polimodal menos pre-

**CUADRO 5.1 ¿Qué tan grande es el río Amazonas?**

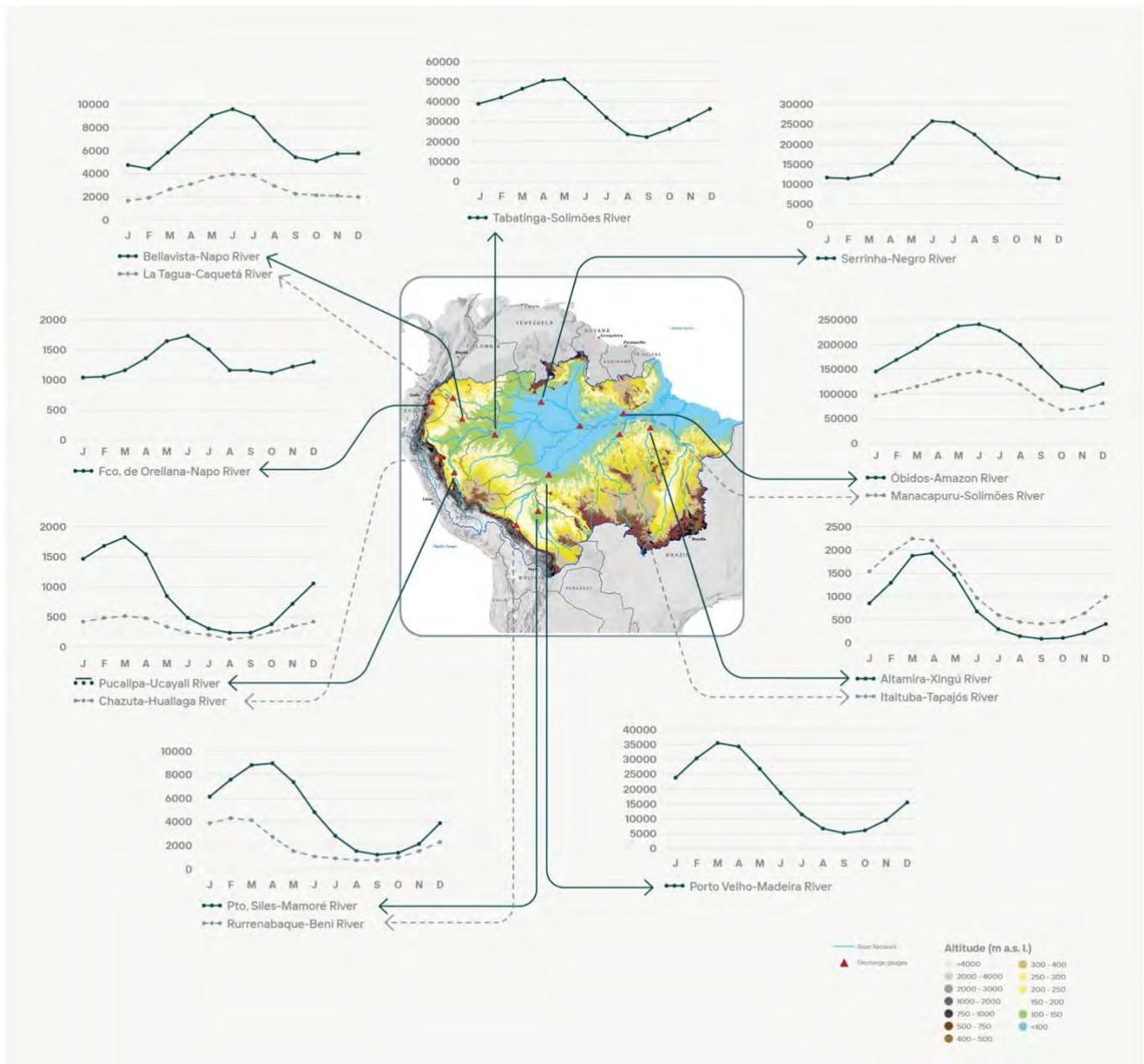
“Nacido en los altos Andes cubiertos de nieve, el Amazonas fluye cuatro mil kilómetros hasta que se enfrenta al Atlántico en el ecuador. El Amazonas no es solo el río más largo del mundo; transporta más agua que cualquier otro río, más de diez veces la del Mississippi, por ejemplo (Figura B.5.1.1). Una quinta parte de toda el agua que fluye de la faz de la tierra pasa por la boca del Amazonas. Tal es la fuerza del Amazonas cuando choca con el Atlántico, que empuja una gran columna de agua dulce por cientos de kilómetros hacia el mar. Hace cinco siglos, un explorador español que viajaba por la costa de Brasil notó que en cierto punto el mar tenía un sabor fresco, a pesar de que su barco estaba fuera de la vista de la tierra. Pinzón apodó a ese lugar el mar dulce, que historiadores y geógrafos toman como la desembocadura del río, llamado así por las mujeres guerreras de la mitología griega. La Corriente Ecuatorial del Sur empuja esta columna turbia, que alcanza unos 400 kilómetros de largo y entre 100 y 200 kilómetros de ancho, en dirección nororiente hacia la costa de Amapá y las vecinas Guayanas. Debido a que es más ligera, el agua dulce supera a los océanos salados y diluye y enturbia la superficie hasta en un millón de millas cuadradas”. (Citado de Smith 2002).



**Figura B.5.1.1** La descarga de los 10 ríos más grandes del mundo.

La mayoría de la gente sabe que el río Amazonas es el río más grande del mundo. Lo que la mayoría de la gente no se da cuenta es qué tan grande es realmente. Esta figura Figura B.5.1.1 compara los 10 ríos más grandes del mundo por descarga, mostrando la notable diferencia entre el Amazonas y todos los demás ríos. El Amazonas descarga alrededor de cinco veces más agua al océano que el segundo río más grande del mundo, el Congo. La magnitud de la diferencia es tan sorprendente que el afluente más grande del Amazonas, el Madeira, que descarga alrededor de 50.000 m<sup>3</sup>/s al cauce principal, ocuparía el segundo lugar entre los ríos más grandes del mundo si se considerara de manera independiente.

Una gran descarga es una consecuencia directa tanto de una gran área de drenaje como de una alta precipitación. El Amazonas ocupa el primer lugar en ambas variables, con la mayor área de drenaje y la mayor precipitación pluvial del mundo.



**Figura 5.7** Ciclo anual de descarga fluvial para estaciones ubicadas en los principales afluentes del Amazonas (en m<sup>3</sup>s<sup>-1</sup>). La ubicación de las principales estaciones hidrológicas de la cuenca del Amazonas se muestra con puntos rojos. Los nombres de las estaciones (y ríos) están indicados en cada subpanel. La elevación se indica a través de colores desde <100 (azul) hasta >4000 (blanco) m.s.n.m. Fuentes de datos sobre el nivel/descarga de los ríos: INMET y ANA (Brasil), SENAMHI (Perú), SENAMHI (Bolivia), INAMHI (Ecuador), SNO-HYBAM. El modelo digital de elevación fue proporcionado por Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) CGIAR CSI remuestreado a 250 m. Fuente de datos hidrológicos: Laraque et al (2007), Espinoza et al (2009b, 2011, 2019) y Molina-Carpio et al (2017) basados en SNO-HYBAM.

decible (Piedade *et al.* 2001).

La vegetación característica en estas regiones inundadas está fuertemente influenciada por la dinámica hidrológica, que incluye la extensión máxima de la inundación, la amplitud de la inundación y la duración de las fases de marea alta y baja del pulso de la inundación. En promedio, los ríos de las tierras bajas de la Amazonía se inundan durante 6 a 7 meses al año, con inundaciones en los afluentes del sur de enero a mayo y los afluentes del norte de junio a agosto. Por el contrario, el sur de la Amazonía experimenta una estación seca pronunciada de agosto a diciembre, que generalmente coincide con el periodo de aguas bajas. En el norte, las inundaciones pueden durar hasta septiembre (Goulding *et al.* 2003). Los humedales inundados estacionalmente cubren un área extensa (17%) de las tierras bajas del Amazonas, estimada en  $8,4 \times 10^5$  km<sup>2</sup> de la región <500 m sobre el nivel del mar (Hess *et al.* 2015). Alrededor del 44% del área de humedales se encuentra en las cuencas hidrográficas del río Madeira y el río Negro, los dos afluentes más grandes del Amazonas (Figura 5.2). La subcuenca Marañón tiene la mayor proporción del área total como humedal (20%), seguida por Madeira (19%) e Içá-Putumayo (17%). Las subcuencas Tapajós (5%) y Xingu (8%) tienen la menor proporción de humedales (Hess *et al.* 2015).

## 5.6 El Papel de los Ríos en los Ciclos Biogeoquímicos

Los ríos y los sistemas acuáticos relacionados son ecosistemas clave en la región amazónica. La geología subyacente y la estructura del paisaje de la región determinan las conexiones tierra-agua a través de rutas de flujo hidrológico que influyen en el flujo y la química del río. En los sistemas perturbados, la dinámica hidrológica está fuertemente influenciada por el tipo y la intensidad del uso de la tierra, lo que puede alterar las tasas de escorrentía, la infiltración de agua en los suelos y la química del agua. Castello y Macedo (2015), considerando sistemas fluviales de diferentes órdenes, enfatizaron que los atributos del suelo

(químicos, físicos y biológicos) y el uso de la tierra son los principales impulsores de la biogeoquímica y el metabolismo de los ríos. En cuencas pequeñas, la deforestación puede aumentar los aportes de nutrientes, fósforo y carbono a los ambientes acuáticos, cambiando drásticamente sus funciones naturales. Por ejemplo, los estudios en pequeñas cuencas identificaron un crecimiento extensivo de una especie herbácea acuática, lo que lleva a una alta concentración de materia orgánica disuelta y, en consecuencia, a tasas más altas de descomposición y respiración (Deegan *et al.* 2011).

La cascada de los sistemas fluviales pequeños a los más grandes depende de la extensión de la deforestación, el tipo de suelo y la topografía. Los ríos son importantes proveedores de materia orgánica disuelta y nutrientes para el océano. Las características químicas de esta materia orgánica son clave para definir su papel en el metabolismo de los océanos costeros. La pluma del río Amazonas tiene una influencia global. Datos recientes muestran que el 50-76% de la materia orgánica disuelta transportada por el Amazonas al océano es estable (Medeiros *et al.* 2015), lo que contribuye al almacenamiento a largo plazo de carbono terrígeno y potencialmente se suma a la reserva de carbono del océano profundo.

La biogeoquímica del carbono en los sistemas acuáticos implica la producción, las transformaciones y las conexiones con los sistemas terrestres en entornos que van desde pequeños ríos hasta grandes llanuras aluviales. Los ríos pequeños, que están bien conectados con la cuenca circundante, están fuertemente influenciados por la vegetación y la biota ribereñas. En el caso de los grandes ríos y sus llanuras aluviales, por otro lado, los procesos de carbono, nitrógeno y otros nutrientes se modulan intensamente dentro del sistema acuático (ver también la Sección 6.2.2).

Los cambios en el caudal de los ríos y la frecuencia de inundaciones y sequías están relacionados con patrones climáticos cambiantes (Sección 5.2), al igual que los ciclos biogeoquímicos acuáticos. Martinelli *et al.* (2010) mostraron una disminución

en la concentración de especies de nitrógeno (nitrógeno orgánico e inorgánico disuelto) en los sistemas acuáticos de la Amazonía con el aumento del caudal de los ríos, pero también notaron los efectos del cambio en el uso del suelo y el aumento de la densidad de población (>10 personas/km<sup>2</sup>) en la región. Un impulsor importante del flujo de nutrientes a los sistemas acuáticos es el material original y la química del suelo. En suelos tropicales erosionados y fuertemente lixiviados, la cubierta vegetal es un componente clave en los ciclos de nitrógeno y carbono (Capítulo 6). La lixiviación de nitrógeno a los sistemas acuáticos desde “terra firme” puede variar de 3 a 6 kg N-NO<sub>3</sub>/ha/año con exportaciones de corriente de alrededor de 4 kg-N/ha/año (Wilcke et al. 2013). En contraste, en áreas inundadas donde el N se exporta como NO<sub>3</sub> disuelto y NH<sub>4</sub>, las exportaciones de N pueden alcanzar hasta 12 kg-N/ha/año. Lesack y Melack (1996) analizaron el impacto de la deforestación en la exportación de nitrógeno al sistema acuático, encontrando una exportación de 2,7 kg N-NO<sub>3</sub>/ha/año para los bosques de tierras altas a lo largo de la llanura aluvial. Después de la deforestación parcial en la misma área, las mediciones identificaron un aumento del 40% en la exportación de nitrógeno en el agua de los arroyos, alcanzando los 3,6 kg N-NO<sub>3</sub>/ha/año (Williams y Melack 1997).

Por el contrario, la exportación de fósforo disuelto suele ser baja. Los datos revisados por Buscardo et al. (2016) indican una exportación de fósforo disuelto en arroyos que oscila entre 0,01 kg/ha/año en un bosque de terra firme (Leopoldo et al. 1987) y 0,006 kg P/ha/año en un bosque de tierras altas que bordea un lago inundable (Lesack y Melack 1996). Las exportaciones fueron un orden de magnitud más altas en un bosque montano bajo en Ecuador, alcanzando 0,6 kg/ha/año (Wilcke et al. 2008).

### 5.7 Conclusiones

El régimen de precipitaciones, caudales fluviales e inundaciones de la Amazonía exhibe una variabilidad considerable a escala estacional, interanual e interdecadal, y los eventos extremos de

inundaciones y sequías se han vuelto más comunes en las últimas dos décadas. La variabilidad estacional está controlada principalmente por el forzamiento solar. Los eventos ENOS son una de las principales causas de la variación interanual de las precipitaciones, el caudal y la extensión de las llanuras aluviales en la cuenca Amazónica. El Niño del Pacífico Central (La Niña) está relacionado con déficits (excesos) de lluvia en la parte superior de la cuenca (región andina de Colombia, Ecuador y Perú), pero estas anomalías son más débiles durante eventos de El Niño del Pacífico Oriental (La Niña). Durante los eventos de El Niño en el Pacífico oriental, las anomalías de lluvia son más fuertes en la cuenca del Madeira. Los modos interanuales de variabilidad están modulados por modos interdecadales de los océanos cercanos, como la Oscilación Decadal del Pacífico y la Oscilación Multidecadal del Atlántico. Además, las lluvias extremas y los eventos de inundación no están necesariamente asociados con los eventos ENOS.

Las interacciones entre la circulación atmosférica a gran escala y las circulaciones orográficas inducidas dan como resultado una alta variabilidad espacial de la precipitación sobre la región andino-amazónica, que puede alcanzar los 7.000 mm/año, los niveles de precipitación más altos vistos en cualquier parte de la cuenca Amazónica. Como resultado de estas interacciones, las cuencas andinas también muestran la mayor escorrentía por unidad de área, y los ríos andinos transportan sedimentos, contaminantes y nutrientes aguas abajo hacia las tierras bajas del Amazonas.

### 5.8 Recomendaciones

- Los principales procesos del sistema hidroclimático amazónico (convección, circulaciones de mesoescala, procesos superficiales terrestres) están asociados a la presencia de la selva tropical. Preservar y restaurar la selva amazónica es esencial para mantener estos procesos, que son importantes a nivel local, para los Andes, para América del Sur y globalmente.

- Todavía se desconoce qué factores impulsan las recientes aceleraciones en la variabilidad climática interanual, particularmente dadas las interacciones entre la deforestación, los cambios en las concentraciones atmosféricas de gases de efecto invernadero y los modos naturales de variabilidad climática. Se necesita más investigación para atribuir las causas de esta aceleración y reducir las incertidumbres, ayudando a predecir impactos y definir estrategias de conservación.

## 5.9 Referencias

- Aceituno P. 1988. On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part II. Upper-air circulation. *J Clim* **2**: 341–55.
- Aguiar RG, Manzi AO, Priante Filho N, *et al.* 2006. Fluxos de massa e Energia em uma Floresta Tropical do Sudoeste da Amazônia. *Alvarado ST, Silva TSF, and Archibald S.* 2018. Management impacts on fire occurrence: A comparison of fire regimes of African and South American tropical savannas in different protected areas. *J Environ Manage* **218**: 79–87.
- Alves D, Soares JV, Amaral S, *et al.* 1997. Biomass of primary and secondary vegetation in Rondônia, Western Brazilian Amazon. *Glob Chang Biol* **3**: 451–61.
- Ambrizzi T and Ferraz SET. 2015. An objective criterion for determining the South Atlantic Convergence Zone. *Front Environ Sci* **3**: 23.
- Andreoli R V and Kayano MT. 2005. ENSO-related rainfall anomalies in South America and associated circulation features during warm and cold Pacific decadal oscillation regimes. *Int J Climatol A J R Meteorol Soc* **25**: 2017–30.
- Andreoli RV, Ferreira de Souza RA, Kayano MT, and Candido LA. 2012. Seasonal anomalous rainfall in the central and eastern Amazon and associated anomalous oceanic and atmospheric patterns. *Int J Climatol* **32**: 1193–205.
- Aragão LEOC, Anderson LO, Fonseca MG, *et al.* 2018. 21st Century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. *Nat Commun* **9**: 536.
- Arango-Ruda E and Poveda G. 2019. Efectos de El Niño y La Niña sobre la hidrología de la Amazonia colombiana. *Rev Colomb Amaz Nueva Época* **11**: 33–58.
- Araujo RF, Nelson BW, Celes CHS, and Chambers JQ. 2017. Regional distribution of large blowdown patches across Amazonia in 2005 caused by a single convective squall line. *Geophys Res Lett* **44**: 7793–8.
- Arias PA, Fu R, Vera C, and Rojas M. 2015. A correlated shortening of the North and South American monsoon seasons in the past few decades. *Clim Dyn* **45**: 3183–203.
- Arias PA, Garreaud R, Poveda G, *et al.* 2020. Hydroclimate of the Andes Part II: Hydroclimate Variability and Sub-Continental Patterns. *Front Earth Sci* **8**.
- Arraut JM, Nobre C, Barbosa HMJ, *et al.* 2012. Aerial Rivers and Lakes: Looking at Large-Scale Moisture Transport and Its Relation to Amazonia and to Subtropical Rainfall in South America. *J Clim* **25**: 543–56.
- Barry RG. 2008. Mountain Weather and Climate Third Edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Beer C, Ciais P, Reichstein M, *et al.* 2009. Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level. *Global Biogeochem Cycles* **23**.
- Bonan GB. 1998. The land surface climatology of the NCAR Land Surface Model coupled to the NCAR Community Climate Model. *J Clim* **11**: 1307–26.
- Bookhagen B and Strecker MR. 2008. Orographic barriers, high-resolution TRMM rainfall, and relief variations along the eastern Andes. *Geophys Res Lett* **35**: L06403.
- Bordon NG, Nogueira A, Leal Filho N, and Higuchi N. 2019. Blowdown disturbance effect on the density, richness and species composition of the seed bank in Central Amazonia. *For Ecol Manage* **453**: 117633.
- Borma LS, Rocha HR da, Cabral OM, *et al.* 2009. Atmosphere and hydrological controls of the evapotranspiration over a floodplain forest in the Bananal Island region, Amazonia. *J Geophys Res* **114**: G01003.
- 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.
- 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.
- Builes-Jaramillo A, Marwan N, Poveda G, and Kurths J. 2018a. Nonlinear interactions between the Amazon River basin and the Tropical North Atlantic at interannual timescales. *Clim Dyn* **50**: 2951–69.
- Builes-Jaramillo A, Ramos AMT, and Poveda G. 2018b. Atmosphere-Land Bridge between the Pacific and Tropical North Atlantic SST's through the Amazon River basin during the 2005 and 2010 droughts. *Chaos An Interdiscip J Nonlinear Sci* **28**: 085705.
- Buscardo E, Nardoto G, Luizão F, *et al.* 2016. The Biogeochemistry of the Main Forest Vegetation Types in Amazonia
- Cai W, McPhaden MJ, Grimm AM, *et al.* 2020. Climate impacts of the El Niño–Southern Oscillation on South America. *Nat Rev Earth Environ* **1**: 215–31.
- Campoizano L, Céleri R, Trachte K, *et al.* 2016. Rainfall and Cloud Dynamics in the Andes: A Southern Ecuador Case Study. *Adv Meteorol* **2016**: 1–15.
- Campoizano L, Trachte K, Céleri R, *et al.* 2018. Climatology and teleconnections of mesoscale convective systems in an Andean Basin in Southern Ecuador: The case of the Paute Basin. *Adv Meteorol* **2018**: 1–13.
- Carmona Duque AM. 2015. Impacts of climate change and climate variability on the spatio-temporal hydrological dynamics of Amazonia.
- Castello L and Macedo MN. 2015. Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Glob Chang Biol* **22**: 990–1007.
- Chambers JQ, Negron-Juarez RI, Marra DM, *et al.* 2013. The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape. *Proc Natl Acad Sci* **110**: 3949–54.

- Chambers JQ, Robertson AL, Carneiro VMC, *et al.* 2009. Hyperspectral remote detection of niche partitioning among canopy trees driven by blowdown gap disturbances in the Central Amazon. *Oecologia* **160**: 107–17.
- Chavez SP and Takahashi K. 2017. Orographic rainfall hot spots in the Andes-Amazon transition according to the TRMM precipitation radar and in situ data. *J Geophys Res Atmos* **122**: 5870–82.
- Christoffersen BO, Restrepo-Coupe N, Arain MA, *et al.* 2014. Mechanisms of water supply and vegetation demand govern the seasonality and magnitude of evapotranspiration in Amazonia and Cerrado. *Agric For Meteorol* **191**: 33–50.
- Coe MT, Costa MH, and Howard EA. 2008. Simulating the surface waters of the Amazon River basin: impacts of new river geomorphic and flow parameterizations. *Hydrol Process An Int J* **22**: 2542–53.
- Coelho C, Cavalcanti I, Ito R, *et al.* 2013. As secas de 1998, 2005 e 2010. Análise climatológica. *Secas na Amaz Causas e Consequências of Textos Press São Paulo*: 89–116.
- Cohen JCP, Silva Dias MAF and Nobre CA. 1995. Environmental conditions associated with Amazonian squall lines: A case study. *Mon Weather Rev* **123**: 3163–74.
- Costa MH, Biajoli MC, Sanches L, *et al.* 2010. Atmospheric versus vegetation controls of Amazonian tropical rain forest evapotranspiration: Are the wet and seasonally dry rain forests any different? *J Geophys Res* **115**: G04021.
- Costa MH and Foley JA. 1999. Trends in the hydrologic cycle of the Amazon Basin. *J Geophys Res Atmos* **104**: 14189–98.
- Costa MH, Souza-Filho JC, and Ribeiro A. 2004. Comments on “The Regional Evapotranspiration of the Amazon.” *J Hydrometeorol* **5**: 1279–80.
- Couto-Santos FR, Luizão FJ, and Carneiro Filho A. 2014. The influence of the conservation status and changes in the rainfall regime on forest-savanna mosaic dynamics in Northern Brazilian Amazonia. *Acta Amaz* **44**: 197–206.
- Cutrim EMC, Martin DW, Butzow DG, *et al.* 2000. Pilot Analysis of Hourly Rainfall in Central and Eastern Amazonia. *J Clim* **13**: 1326–34.
- da-Rocha HR, Manzi AO, Cabral OM, *et al.* 2009. Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil. *J Geophys Res* **114**: G00B12.
- da-Rocha HR, Goulden ML, Miller SD, *et al.* 2004. Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest in eastern Amazonia. *Ecol Appl* **14**: 22–32.
- de-Gonçalves LGG, Borak JS, Costa MH, *et al.* 2013. Overview of the large-scale biosphere-atmosphere experiment in Amazonia Data Model Intercomparison Project (LBA-DMIP). *Agric For Meteorol* **182**: 111–27.
- de-Oliveira AA De and Mori SA. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodivers Conserv* **8**: 1219–44.
- Debartoli NS, Dubreuil V, Funatsu B, *et al.* 2015. Rainfall patterns in the Southern Amazon: a chronological perspective (1971–2010). *Clim Change* **132**: 251–64.
- Deegan LA, Neill C, Hupert CL, *et al.* 2011. Amazon deforestation alters small stream structure, nitrogen biogeochemistry and connectivity to larger rivers. *Biogeochemistry* **105**: 53–74.
- Dickinson RE, Oleson KW, Bonan G, *et al.* 2006. The Community Land Model and its climate statistics as a component of the Community Climate System Model. *J Clim* **19**: 2302–24.
- dos-Santos LT dos, Magnabosco Marra D, Trumbore S, *et al.* 2016. Windthrows increase soil carbon stocks in a central Amazon forest. *Biogeosciences* **13**: 1299–308.
- dos-Santos MJ dos, Silva Dias MAF, and Freitas ED. 2014. Influence of local circulations on wind, moisture, and precipitation close to Manaus City, Amazon Region, Brazil. *J Geophys Res Atmos* **119**: 13,233–13,249.
- Dowdy AJ and Mills GA. 2012. Atmospheric and fuel moisture characteristics associated with lightning-attributed fires. *J Appl Meteorol Climatol* **51**: 2025–37.
- Drumond A, Marengo J, Ambrizzi T, *et al.* 2014. The role of the Amazon Basin moisture in the atmospheric branch of the hydrological cycle: a Lagrangian analysis. *Hydrol Earth Syst Sci* **18**: 2577–98.
- Drumond A, Nieto R, Gimeno L, and Ambrizzi T. 2008. A Lagrangian identification of major sources of moisture over Central Brazil and La Plata basin. *J Geophys Res Atmos* **113**.
- Egger J, Blacutt L, Ghezzi F, *et al.* 2005. Diurnal circulation of the Bolivian Altiplano. Part I: observations. *Mon Weather Rev* **133**: 911–24.
- Eltahir EAB and Pal JS. 1996. Relationship between surface conditions and subsequent rainfall in convective storms. *J Geophys Res Atmos* **101**: 26237–45.
- Espinoza JC, Chavez S, Ronchail J, *et al.* 2015. Rainfall hotspots over the southern tropical Andes: Spatial distribution, rainfall intensity, and relations with large-scale atmospheric circulation. *Water Resour Res* **51**: 3459–75.
- Espinoza JC, Garreaud R, Poveda G, *et al.* 2020. Hydroclimate of the Andes Part I: Main Climatic Features. *Front Earth Sci* **8**.
- Espinoza JC, Guyot JL, Ronchail J, *et al.* 2009a. Contrasting regional discharge evolutions in the Amazon basin (1974–2004). *J Hydrol* **375**: 297–311.
- Espinoza JC, Lengaigne M, Ronchail J, and Janicot S. 2012. Large-scale circulation patterns and related rainfall in the Amazon Basin: a neuronal networks approach. *Clim Dyn* **38**: 121–40.
- Espinoza JC, Marengo JA, Ronchail J, *et al.* 2014. The extreme 2014 flood in south-western Amazon basin: the role of tropical-subtropical South Atlantic SST gradient. *Environ Res Lett* **9**: 124007.
- Espinoza JC, Ronchail J, Guyot JL, *et al.* 2009b. Spatio-temporal rainfall variability in the Amazon basin countries (Brazil, Peru, Bolivia, Colombia, and Ecuador). *Int J Climatol* **29**: 1574–94.
- Espinoza JC, Ronchail J, Guyot JL, *et al.* 2011. Climate variability and extreme drought in the upper Solimões River (western Amazon Basin): Understanding the exceptional 2010 drought. *Geophys Res Lett* **38**: n/a-n/a.
- Espinoza JC, Ronchail J, Marengo JA, and Segura H. 2019. Contrasting North–South changes in Amazon wet-day and dry-day frequency and related atmospheric features (1981–2017). *Clim Dyn* **52**: 5413–30.
- Espinoza JC, Segura H, Ronchail J, *et al.* 2016. Evolution of wet-day and dry-day frequency in the western Amazon basin: Relationship with atmospheric circulation and impacts on vegetation. *Water Resour Res* **52**: 8546–60.

- Espinoza JC, Sörensson AA, Ronchail J, *et al.* 2019. Regional hydro-climatic changes in the Southern Amazon Basin (Upper Madeira Basin) during the 1982--2017 period. *J Hydrol Reg Stud* **26**: 100637.
- Espírito-Santo FDB, Keller M, Braswell B, *et al.* 2010. Storm intensity and old-growth forest disturbances in the Amazon region. *Geophys Res Lett* **37**: n/a-n/a.
- Figueroa M, Armijos E, Espinoza JC, *et al.* 2020. On the relationship between reversal of the river stage (repiquetes), rainfall and low-level wind regimes over the western Amazon basin. *J Hydrol Reg Stud* **32**: 100752.
- Figueroa SN and Nobre CA. 1990. Precipitation distribution over central and western tropical South America. *Climatol* **5**: 36–45.
- Figueroa SN, Satyamurty P, and Silva Dias PL Da. 1995. Simulations of the summer circulation over the South American region with an eta coordinate model. *J Atmos Sci* **52**: 1573–84.
- Fisher JB, Malhi Y, Bonal D, *et al.* 2009. The land--atmosphere water flux in the tropics. *Glob Chang Biol* **15**: 2694–714.
- Fitzjarrald DR, Sakai RK, Moraes OLL, *et al.* 2008. Spatial and temporal rainfall variability near the Amazon-Tapajós confluence. *J Geophys Res Biogeosciences* **113**.
- Foster DR, Knight DH, and Franklin JF. 1998. Landscape Patterns and Legacies Resulting from Large, Infrequent Forest Disturbances. *Ecosystems* **1**: 497–510.
- Fu R, Zhu B, and Dickinson RE. 1999. How do atmosphere and land surface influence seasonal changes of convection in the tropical Amazon? *J Clim* **12**: 1306–21.
- Fujita TT. 1990. Downbursts: meteorological features and wind field characteristics. *J Wind Eng Ind Aerodyn* **36**: 75–86.
- Fujita TT. 1981. Tornadoes and Downbursts in the Context of Generalized Planetary Scales. *J Atmos Sci* **38**: 1511–34.
- Garreaud RD, Vuille M, Compagnucci R, and Marengo J. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **281**: 180–95.
- Garstang M, White S, Shugart HH, and Halverson J. 1998. Convective cloud downdrafts as the cause of large blowdowns in the Amazon rainforest. *Meteorol Atmos Phys* **67**: 199–212.
- Garstang M and Fitzjarrald DR. 1999. Observations of surface to atmosphere interactions in the tropics. Oxford University Press, USA.
- Garstang M, Massie Jr HL, Halverson J, *et al.* 1994. Amazon coastal squall lines. Part I: Structure and kinematics. *Mon Weather Rev* **122**: 608–22.
- Gatti L V., Gloor M, Miller JB, *et al.* 2014. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. *Nature* **506**: 76–80.
- Germano MF and Oyama MD. 2020. Local Circulation Features in the Eastern Amazon: High-resolution Simulation. *J Aerosp Technol Manag* **12**.
- Germano MF, Vitorino MI, Cohen JCP, *et al.* 2017. Analysis of the breeze circulations in Eastern Amazon: an observational study. *Atmos Sci Lett* **18**: 67–75.
- Getirana AC V., Dutra E, Guimberteau M, *et al.* 2014. Water Balance in the Amazon Basin from a Land Surface Model Ensemble. *J Hydrometeorol* **15**: 2586–614.
- Gimeno L, Dominguez F, Nieto R, *et al.* 2016. Major mechanisms of atmospheric moisture transport and their role in extreme precipitation events. *Annu Rev Environ Resour* **41**: 117–41.
- Gimeno L, Vázquez M, Eiras-Barca J, *et al.* 2020. Recent progress on the sources of continental precipitation as revealed by moisture transport analysis. *Earth-Science Rev* **201**: 103070.
- Giovannetone JP and Barros AP. 2009. Probing Regional Orographic Controls of Precipitation and Cloudiness in the Central Andes Using Satellite Data. *J Hydrometeorol* **10**: 167–82.
- Gloor E, Wilson C, Chipperfield MP, *et al.* 2018. Tropical land carbon cycle responses to 2015/16 El Niño as recorded by atmospheric greenhouse gas and remote sensing data. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **373**: 20170302.
- 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.
- Gora EM, Burchfield JC, Muller-Landau HC, *et al.* 2020. Pantropical geography of lightning-caused disturbance and its implications for tropical forests. *Glob Chang Biol* **26**: 5017–26.
- Gotsch SG, Geiger EL, Franco AC, *et al.* 2010. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. *Oecologia* **163**: 291–301.
- Goulding M, Barthem R, and Ferreira EJG. 2003. The Smithsonian atlas of the Amazon.
- Greco S, Scala J, Halverson J, *et al.* 1994. Amazon coastal squall lines. Part II: Heat and moisture transports. *Mon Weather Rev* **122**: 623–35.
- Greco S, Swap R, Garstang M, *et al.* 1990. Rainfall and surface kinematic conditions over central Amazonia during ABLÉ 2B. *J Geophys Res Atmos* **95**: 17001–14.
- Gu G and Adler RF. 2019. Precipitation, temperature, and moisture transport variations associated with two distinct ENSO flavors during 1979–2014. *Clim Dyn* **52**: 7249–65.
- Hansen MC, Potapov P V, Moore R, *et al.* 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* **342**: 850–3.
- Hasler N and Avissar R. 2007. What Controls Evapotranspiration in the Amazon Basin? *J Hydrometeorol* **8**: 380–95.
- Hess LL, Melack JM, Affonso AG, *et al.* 2015. Wetlands of the lowland Amazon basin: Extent, vegetative cover, and dual-season inundated area as mapped with JERS-1 synthetic aperture radar. *Wetlands* **35**: 745–56.
- Hirota M, Nobre C, Oyama MD, and Bustamante MM. 2010. The climatic sensitivity of the forest, savanna and forest-savanna transition in tropical South America. *New Phytol* **187**: 707–19.
- Hodnett MG, Vendrame I, O. Marques Filho A De, *et al.* 1997. Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia: I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. *Hydrol Earth Syst Sci* **1**: 265–77.
- Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, *et al.* 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* **90**: 1326–37.
- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, *et al.* 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes (F Lloret, Ed). *Ecol Lett* **15**: 759–68.



- Horel JD, Hahmann AN, and Geisler JE. 1989. An investigation of the annual cycle of convective activity over the tropical Americas. *J Clim* **2**: 1388–403.
- House JI, Archer S, Breshears DD, and Scholes RJ. 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *J Biogeogr* **30**: 1763–77.
- Houze Jr RA. 2012. Orographic effects on precipitating clouds. *Rev Geophys* **50**.
- Hoyos I, Dominguez F, Cañón-Barriga J, et al. 2017. Moisture origin and transport processes in Colombia, northern South America. *Clim Dyn* **50**: 971–90.
- Huggel C, Raissig A, Rohrer M, et al. 2015. How useful and reliable are disaster databases in the context of climate and global change? A comparative case study analysis in Peru. *Nat Hazards Earth Syst Sci* **15**: 475–85.
- Hutyra LR, Munger JW, Nobre CA, et al. 2005. Climatic variability and vegetation vulnerability in Amazônia. *Geophys Res Lett* **32**: L24712.
- IPCC Climate Change. 2014. Synthesis Report - Contribution of Working groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Jiménez-Muñoz JC, Marengo JA, Alves LM, et al. (2021). The role of ENSO flavours and TNA on recent droughts over Amazon forests and the Northeast Brazil region. *Int J Climatol* **41**: 3761–80.
- Jiménez-Muñoz JC, Barichivich J, Mattar C, et al. 2018. Spatio-temporal patterns of thermal anomalies and drought over tropical forests driven by recent extreme climatic anomalies. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **373**: 20170300.
- 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**: 1–7.
- Jiménez-Sánchez G, Markowski PM, Jewtoukoff V, et al. 2019. The Orinoco Low-Level Jet: An Investigation of Its Characteristics and Evolution Using the WRF Model. *J Geophys Res Atmos* **124**: 10696–711.
- Jones C. 2019. Recent changes in the South America low-level jet. *npj Clim Atmos Sci* **2**: 20.
- Jones C and Carvalho LM V. 2018. The influence of the Atlantic multidecadal oscillation on the eastern Andes low-level jet and precipitation in South America. *NPJ Clim Atmos Sci* **1**: 1–7.
- Juárez RIN, Hodnett MG, Fu R, et al. 2007. Control of Dry Season Evapotranspiration over the Amazonian Forest as Inferred from Observations at a Southern Amazon Forest Site. *J Clim* **20**: 2827–39.
- Junk WJ, Piedade MTF, Schöngart J, and Wittmann F. 2012. A classification of major natural habitats of Amazonian white-water river floodplains (várzeas). *Wetl Ecol Manag* **20**: 461–75.
- Junquas C, Li L, Vera CS, et al. 2015. Influence of South America orography on summertime precipitation in Southeastern South America. *Clim Dyn* **46**: 3941–63.
- Junquas C, Takahashi K, Condom T, et al. 2018. Understanding the influence of orography on the precipitation diurnal cycle and the associated atmospheric processes in the central Andes. *Clim Dyn* **50**: 3995–4017.
- Kayano MT and Capistrano VB. 2014. How the Atlantic multidecadal oscillation (AMO) modifies the ENSO influence on the South American rainfall. *Int J Climatol* **34**: 162–78.
- Keller M, Alencar A, Asner GP, et al. 2004. Ecological research in the large-scale biosphere-atmosphere experiment in Amazonia: early results. *Ecol Appl* **14**: 3–16.
- Kousky VE. 1980. Diurnal rainfall variation in northeast Brazil. *Mon Weather Rev* **108**: 488–98.
- Kumar S, Moya-Álvarez AS, Castillo-Velarde C Del, et al. 2020. Effect of low-level flow and Andes mountain on the tropical and mid-latitude precipitating cloud systems: GPM observations. *Theor Appl Climatol* **141**: 157–72.
- Laraque A, Ronchail J, Cochonneau G, et al. 2007. Heterogeneous Distribution of Rainfall and Discharge Regimes in the Ecuadorian Amazon Basin. *J Hydrometeorol* **8**: 1364–81.
- Lavado-Casimiro WS, Ronchail J, Labat D, et al. 2012. Basin-scale analysis of rainfall and runoff in Peru (1969–2004): Pacific, Titicaca and Amazonas drainages. *Hydrol Sci J* **57**: 625–42.
- Lavado-Casimiro W and Espinoza JC. 2014. Impactos de El Niño y La Niña en las lluvias del Perú (1965–2007). *Rev Bras Meteorol* **29**: 171–82.
- Lenters JD and Cook KH. 1997. On the Origin of the Bolivian High and Related Circulation Features of the South American Climate. *J Atmos Sci* **54**: 656–78.
- Leopoldo PR, Franken W, Salati E, and Ribeiro MN. 1987. Towards a water balance in the Central Amazonian region. *Experientia* **43**: 222–33.
- Lesack LW and Melack J. 1996. Mass balance of major solutes in a rainforest catchment in the Central Amazon: Implications for nutrient budgets in tropical rainforests. *Biogeochemistry* **32**.
- Lewis SL, Brando PM, Phillips OL, et al. 2011. The 2010 amazon drought. *Science* **331**: 554.
- Liebmann B and Mechoso CR. 2011. The South American Monsoon System. In: Chih-Pei Chang et al. (Ed). The Global Monsoon System: Research and Forecast, 2nd Edition. World Scientific Series on Asia-Pacific Weather and Climate. The Global Monsoon System.
- Liebmann B, Camargo SJ, Seth A, et al. 2007. Onset and end of the rainy season in South America in observations and the ECHAM 4.5 atmospheric general circulation model. *J Clim* **20**: 2037–50.
- Liebmann B and Marengo J. 2001. Interannual Variability of the Rainy Season and Rainfall in the Brazilian Amazon Basin. *J Clim* **14**: 4308–18.
- Liebmann B and Smith CA. 1996. Description of a complete (interpolated) outgoing longwave radiation dataset. *Bull Am Meteorol Soc* **77**: 1275–7.
- Lloyd J, Goulden ML, Ometto JP, et al. 2009. Ecophysiology of forest and savanna vegetation. In: Geophysical Monograph Series.
- Magnabosco Marra D, Chambers JQ, Higuchi N, et al. 2014. Large-Scale Wind Disturbances Promote Tree Diversity in a Central Amazon Forest (HYH Chen, Ed). *PLoS One* **9**: e103711.
- Magnabosco Marra D, Trumbore SE, Higuchi N, et al. 2018. Windthrows control biomass patterns and functional composition of Amazon forests. *Glob Chang Biol* **24**: 5867–81.
- Marengo JA, Liebmann B, Grimm AM, et al. 2012. Recent developments on the South American monsoon system. *Int J Climatol* **32**: 1–21.

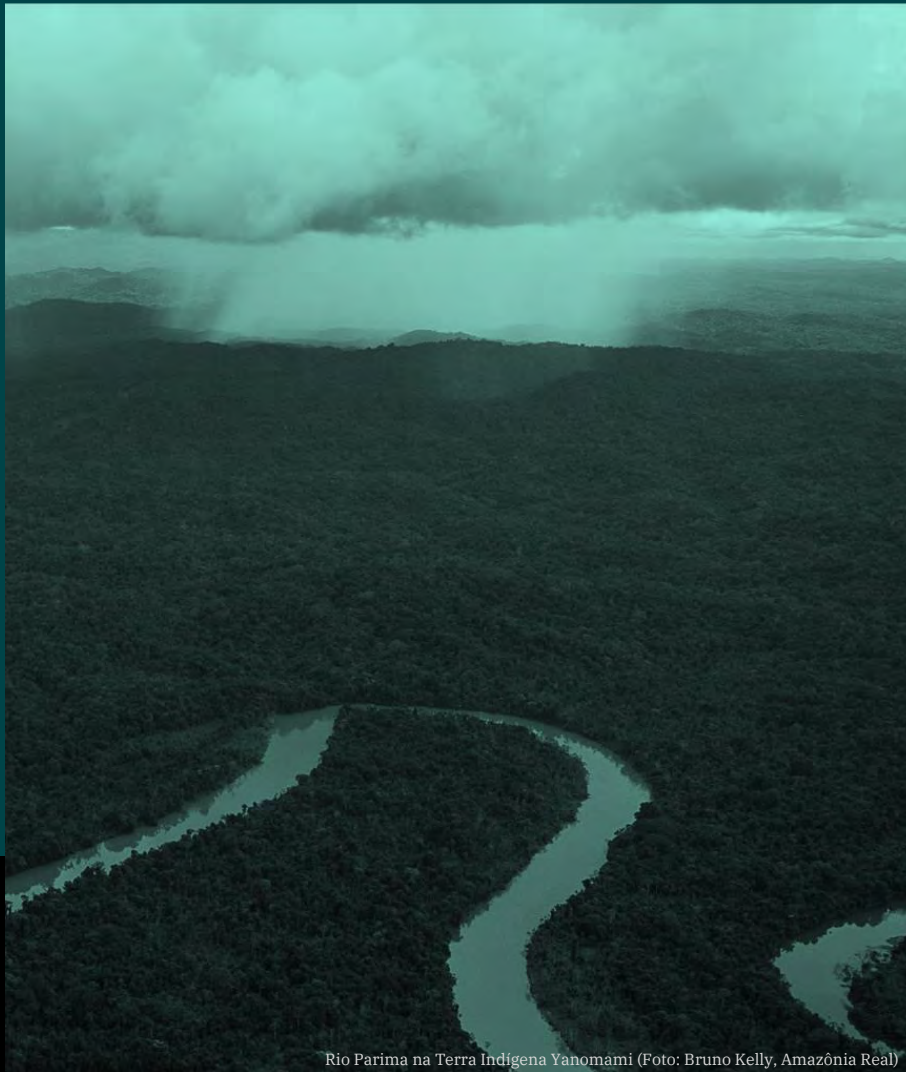
- Marengo JA. 2005. Characteristics and spatio-temporal variability of the Amazon River Basin Water Budget. *Clim Dyn* **24**: 11–22.
- Marengo JA, Nobre CA, Tomasella J, *et al.* 2008. The Drought of Amazonia in 2005. *J Clim* **21**: 495–516.
- Marengo JA, Tomasella J, Alves LM, *et al.* 2011. The drought of 2010 in the context of historical droughts in the Amazon region. *Geophys Res Lett* **38**.
- Marengo JA, Alves LM, Soares WR, *et al.* 2013. Two contrasting severe seasonal extremes in tropical South America in 2012: flood in Amazonia and drought in northeast Brazil. *J Clim* **26**: 9137–54.
- Marengo JA, Soares WR, Saulo C, and Nicolini M. 2004. Climatology of the low-level jet east of the Andes as derived from the NCEP-NCAR reanalyses: Characteristics and temporal variability. *J Clim* **17**: 2261–80.
- Marengo JA, Souza Jr CM, Thonicke K, *et al.* 2018. Changes in climate and land use over the Amazon region: current and future variability and trends. *Front Earth Sci* **6**: 228.
- Marengo JA and Espinoza JC. 2016. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: causes, trends and impacts. *Int J Climatol* **36**: 1033–50.
- Marra DM, Fagg CW, Pereira BA da S, and Felfili JM. 2014. Árvores e variáveis ambientais influenciam a regeneração natural de uma floresta estacional decidual no Brasil Central. *Neotrop Biol Conserv* **9**.
- Martinelli LA, Coletta LD, Ravagnani EC, *et al.* 2010. Dissolved nitrogen in rivers: comparing pristine and impacted regions of Brazil. *Brazilian J Biol* **70**: 709–22.
- Matos AP and Cohen JCP. 2016. Circulação de Brisa Fluvial e a Banda de Precipitação na Margem Leste da Baía De Marajó. *Ciência e Nat* **38**: 21.
- Mayta VC, Ambrizzi T, Espinoza JC, and Silva Dias PL. 2018. The role of the Madden-Julian oscillation on the Amazon Basin intraseasonal rainfall variability. *Int J Climatol* **39**: 343–60.
- McClain ME and Naiman RJ. 2008. Andean influences on the biogeochemistry and ecology of the Amazon River. *Bioscience* **58**: 325–38.
- McDowell N, Allen CD, Anderson-Teixeira K, *et al.* 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytol* **219**: 851–69.
- Medeiros PM, Seidel M, Ward ND, *et al.* 2015. Fate of the Amazon River dissolved organic matter in the tropical Atlantic Ocean. *Global Biogeochem Cycles* **29**: 677–90.
- Melack JM and Coe MT. 2013. Climate change and the Floodplain Lakes of the Amazon Basin. *Amaz Glob Chang (eds Goldman CR, Kumagai M, Robarts R)*: 295–310.
- Miller STK. 2003. Sea breeze: Structure, forecasting, and impacts. *Rev Geophys* **41**: 1011.
- Mitchell SJ. 2013. Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. *Forestry* **86**: 147–57.
- Molina-Carpio J, Espinoza JC, Vauchel P, *et al.* 2017. Hydroclimatology of the Upper Madeira River basin: spatio-temporal variability and trends. *Hydrol Sci J* **62**: 911–27.
- Moquet J-S, Crave A, Viers J, *et al.* 2011. Chemical weathering and atmospheric/soil CO<sub>2</sub> uptake in the Andean and Foreland Amazon basins. *Chem Geol* **287**: 1–26.
- Nauslar N, Kaplan M, Wallmann J, and Brown T. 2013. A forecast procedure for dry thunderstorms. *J Oper Meteorol* **1**: 200–14.
- Navarro-Monterroza E, Arias PA, and Vieira SC. 2019. El Niño-Oscilación del Sur, fase Modoki, y sus efectos en la variabilidad espacio-temporal de la precipitación en Colombia. *Rev la Acad Colomb Ciencias Exactas, Físicas y Nat* **43**: 120.
- Negrón-Juárez RI, Chambers JQ, Guimaraes G, *et al.* 2010. Widespread Amazon forest tree mortality from a single cross-basin squall line event. *Geophys Res Lett* **37**: n/a-n/a.
- Negrón-Juárez RI, Chambers JQ, Marra DM, *et al.* 2011. Detection of subpixel treefall gaps with Landsat imagery in Central Amazon forests. *Remote Sens Environ* **115**: 3322–8.
- Negrón-Juárez RI, Holm JA, Marra DM, *et al.* 2018. Vulnerability of Amazon forests to storm-driven tree mortality. *Environ Res Lett* **13**: 54021.
- Negrón-Juárez R, Jenkins H, Raupp C, *et al.* 2017. Windthrow Variability in Central Amazonia. *Atmosphere (Basel)* **8**: 28.
- Nelson BW. 1994. Natural forest disturbance and change in the Brazilian Amazon. *Remote Sens Rev* **10**: 105–25.
- Nelson BW, Kapos V, Adams JB, *et al.* 1994. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology* **75**: 853–8.
- 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* **113**: 10759–68.
- Nobre CA, Sellers PJ, and Shukla J. 1991. Amazonian Deforestation and Regional Climate Change. *J Clim* **4**: 957–88.
- Ovando A, Tomasella J, Rodriguez DA, *et al.* 2016. Extreme flood events in the Bolivian Amazon wetlands. *J Hydrol Reg Stud* **5**: 293–308.
- Paiva RCD, Buarque DC, Clarke RT, *et al.* 2011. Reduced precipitation over large water bodies in the Brazilian Amazon shown from TRMM data. *Geophys Res Lett* **38**.
- Peterson CJ, Ribeiro GHP de M, Negrón-Juárez R, *et al.* 2019. Critical wind speeds suggest wind could be an important disturbance agent in Amazonian forests. *For An Int J For Res* **92**: 444–59.
- Piedade MTF, Worbes M, and Junk WJ. 2001. Geoecological Controls on Elemental Fluxes in Communities of Higher Plants. *Biogeochem Amaz Basin*: 209.
- Planchon O, Damato F, Dubreuil V, and Gouéry P. 2006. A method of identifying and locating sea-breeze fronts in north-eastern Brazil by remote sensing. *Meteorol Appl A J Forecast Pract Appl Train Tech Model* **13**: 225–34.
- Poveda G, Espinoza JC, Zuluaga MD, *et al.* 2020. High Impact Weather Events in the Andes. *Front Earth Sci* **8**.
- Poveda G, Jaramillo L, and Vallejo LF. 2014. Seasonal precipitation patterns along pathways of South American low-level jets and aerial rivers. *Water Resour Res* **50**: 98–118.
- Poveda G, Mesa OJ, Salazar LF, *et al.* 2005. The diurnal cycle of precipitation in the tropical Andes of Colombia. *Mon Weather Rev* **133**: 228–40.
- Poveda G, Waylen PR, and Pulwarty RS. 2006. Modern climate variability in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **234**: 3–27.
- Ramos-Neto MB and Pivello VR. 2000. Lightning fires in a Brazilian savanna National Park: rethinking management strategies. *Environ Manage* **26**: 675–84.

- Rao VB and Hada K. 1990. Characteristics of rainfall over Brazil: Annual variations and connections with the Southern Oscillation. *Theor Appl Climatol* **42**: 81–91.
- Rao VB, Franchito SH, Santo CME, and Gan MA. 2016. An update on the rainfall characteristics of Brazil: seasonal variations and trends in 1979–2011. *Int J Climatol* **36**: 291–302.
- Ratnam J, Bond WJ, Fensham RJ, *et al.* 2011. When is a ‘forest’ a savanna, and why does it matter? *Glob Ecol Biogeogr* **20**: 653–60.
- Ribeiro GHPM, Chambers JQ, Peterson CJ, *et al.* 2016. Mechanical vulnerability and resistance to snapping and uprooting for Central Amazon tree species. *For Ecol Manage* **380**: 1–10.
- Ribeiro M de NG and Adis J. 1984. Local rainfall variability-A potential bias for bioecological studies in the Central Amazon. *Acta Amaz* **14**: 159–74.
- Ricarte RMD, Herdies DL, and Barbosa TF. 2014. Patterns of atmospheric circulation associated with cold outbreaks in southern Amazonia. *Meteorol Appl* **22**: 129–40.
- Richey JE, Nobre C, and Deser C. 1989. Amazon River Discharge and Climate Variability: 1903 to 1985. *Science* **246**: 101–3.
- Rifai SW, Urquiza Muñoz JD, Negrón-Juárez RI, *et al.* 2016. Landscape-scale consequences of differential tree mortality from catastrophic wind disturbance in the Amazon. *Ecol Appl* **26**: 2225–37.
- Roe GH. 2005. Orographic precipitation. *Annu Rev Earth Planet Sci* **33**: 645–71.
- Rollenbeck R and Bendix J. 2011. Rainfall distribution in the Andes of southern Ecuador derived from blending weather radar data and meteorological field observations. *Atmos Res* **99**: 277–89.
- Romatschke U and Houze RA. 2013. Characteristics of precipitating convective systems accounting for the summer rainfall of tropical and subtropical South America. *J Hydrometeorol* **14**: 25–46.
- Ronchail J, Cochonneau G, Molinier M, *et al.* 2002. Interannual rainfall variability in the Amazon basin and sea-surface temperatures in the equatorial Pacific and the tropical Atlantic Oceans. *Int J Climatol* **22**: 1663–86.
- Saavedra M, Junquas C, Espinoza J-C, and Silva Y. 2020. Impacts of topography and land use changes on the air surface temperature and precipitation over the central Peruvian Andes. *Atmos Res* **234**: 104711.
- Salati E, Dall’Olio A, Matsui E, and Gat JR. 1979. Recycling of water in the Amazon Basin: An isotopic study. *Water Resour Res* **15**: 1250–8.
- Salazar Villegas JF, Poveda GJ, and Salazar LFV. 2004. Balances hidrológicos y estimación de caudales extremos en la Amazonia.
- Schwartz NB, Uriarte M, DeFries R, *et al.* 2017. Fragmentation increases wind disturbance impacts on forest structure and carbon stocks in a western Amazonian landscape. *Ecol Appl* **27**: 1901–15.
- Segura H, Espinoza JC, Junquas C, *et al.* 2020. Recent changes in the precipitation-driving processes over the southern tropical Andes/western Amazon. *Clim Dyn*: 1–19.
- Segura H, Junquas C, Espinoza JC, *et al.* 2019. New insights into the rainfall variability in the tropical Andes on seasonal and interannual time scales. *Clim Dyn* **53**: 405–26.
- Shuttleworth WJ. 1988. Evaporation from Amazonian rainforest. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci* **233**: 321–46.
- Silva Dias MAF, Silva Dias PL, Longo M, *et al.* 2004. River breeze circulation in eastern Amazonia: observations and modelling results. *Theor Appl Climatol* **78**.
- Silva Dias MA. 1987. Sistemas de Mesoescala e Previsão de Tempo à Curto Prazo. *Rev Bras Meteorol* **2**: 133–57.
- Silva Dias PL, Schubert WH, and De Maria M. 1983. Large-scale response of the tropical atmosphere to transient convection. *J Atmos Sci* **40**: 2689–707.
- Silva Y, Takahashi K, and Chávez R. 2008. Dry and wet rainy seasons in the Mantaro river basin (Central Peruvian Andes). *Adv Geosci* **14**: 261–4.
- Silvério D V., Brando PM, Bustamante MMC, *et al.* 2019. Fire, fragmentation, and windstorms: A recipe for tropical forest degradation (D Edwards, Ed). *J Ecol* **107**: 656–67.
- Smith NJH. 2002. Amazon sweet sea: land, life, and water at the river’s mouth. University of Texas Press.
- Sommer R, Fölster H, Vielhauer K, *et al.* 2003. Deep soil water dynamics and depletion by secondary vegetation in the Eastern Amazon. *Soil Sci Soc Am J* **67**: 1672–86.
- Sorribas MV, Paiva RCD, Melack JM, *et al.* 2016. Projections of climate change effects on discharge and inundation in the Amazon basin. *Clim Change* **136**: 555–70.
- Souza Filho PWM. 2005. Costa de manguezais de macromaré da Amazônia: Cenários morfológicos, mapeamento e quantificação de áreas usando dados de sensores remotos. *Rev Bras Geofísica* **23**: 427–35.
- Souza EB and Ambrizzi T. 2006. Modulation of the intraseasonal rainfall over tropical Brazil by the Madden–Julian oscillation. *Int J Climatol* **26**: 1759–76.
- Staal A, Tuinenburg OA, Bosmans JHC, *et al.* 2018. Forest-rainfall cascades buffer against drought across the Amazon. *Nat Clim Chang* **8**: 539–43.
- Sulca J, Takahashi K, Espinoza J-C, *et al.* 2018. Impacts of different ENSO flavors and tropical Pacific convection variability (ITCZ, SPCZ) on austral summer rainfall in South America, with a focus on Peru. *Int J Climatol* **38**: 420–35.
- Takahashi K, Montecinos A, Goubanova K, and Dewitte B. 2011. ENSO regimes: Reinterpreting the canonical and Modoki El Niño. *Geophys Res Lett* **38**.
- Tedeschi RG and Collins M. 2017. The influence of ENSO on South American precipitation: simulation and projection in CMIP5 models. *Int J Climatol* **37**: 3319–39.
- Torello-Raventos M, Feldpausch TR, Veenendaal E, *et al.* 2013. On the delineation of tropical vegetation types with an emphasis on forest/savanna transitions. *Plant Ecol & Divers* **6**: 101–37.
- Trachte K, Rollenbeck R, and Bendix J. 2010a. Nocturnal convective cloud formation under clear-sky conditions at the eastern Andes of south Ecuador. *J Geophys Res Atmos* **115**.
- Trachte K, Nauss T, and Bendix J. 2010b. The impact of different terrain configurations on the formation and dynamics of katabatic flows: Idealised case studies. *Boundary-layer Meteorol* **134**: 307–25.
- Trumbore S, Brando P, and Hartmann H. 2015. Forest health and global change. *Science* **349**: 814–8.
- Turner MG. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* **91**: 2833–49.

- Vauchel P, Santini W, Guyot JL, *et al.* 2017. A reassessment of the suspended sediment load in the Madeira River basin from the Andes of Peru and Bolivia to the Amazon River in Brazil, based on 10 years of data from the HYBAM monitoring programme. *J Hydrol* **553**: 35–48.
- Vera C, Baez J, Douglas M, *et al.* 2006b. The South American low-level jet experiment. *Bull Am Meteorol Soc* **87**: 63–78.
- Vera C, Higgins W, Amador J, *et al.* 2006a. Toward a Unified View of the American Monsoon Systems. *J Clim* **19**: 4977–5000.
- Viana LP and Herdies DL. 2018. Case Study of a Cold air Outbreak Incursion Extreme Event in July 2013 on Brazilian Amazon Basin. *Rev Bras Meteorol* **33**: 27–39.
- Viegas DX. 2012. Extreme fire behaviour. *For Manag Technol Pract Impact*: 1–56.
- Vourlitis GL, Filho NP, Hayashi MMS, *et al.* 2002. Seasonal variations in the evapotranspiration of a transitional tropical forest of Mato Grosso, Brazil. *Water Resour Res* **38**: 30–1.
- Wallace JM and Hobbs P V. 2006. Atmospheric science: an introductory survey. Elsevier.
- Wanzeler RTS. 2018. Períodos ativos e inativos da brisa nas regiões do Centro de Lançamento de Alcântara e de Belém/PA durante o período seco.
- Weng W, Luedeke MKB, Zemp DC, *et al.* 2018. Aerial and surface rivers: downwind impacts on water availability from land use changes in Amazonia. *Hydrol Earth Syst Sci* **22**: 911–27.
- Werth D and Avissar R. 2004. The regional evapotranspiration of the Amazon. *J Hydrometeorol* **5**: 100–9.
- Wilcke W, Leimer S, Peters T, *et al.* 2013. The nitrogen cycle of tropical montane forest in Ecuador turns inorganic under environmental change. *Global Biogeochem Cycles* **27**: 1194–204.
- Wilcke W, Oelmann Y, Schmitt A, *et al.* 2008. Soil properties and tree growth along an altitudinal transect in Ecuadorian tropical montane forest. *J Plant Nutr Soil Sci* **171**: 220–30.
- Williams E, Dall' Antonia A, Dall' Antonia V, *et al.* 2005. The drought of the century in the Amazon Basin: an analysis of the regional variation of rainfall in South America in 1926. *Acta Amaz* **35**: 231–8.
- Williams MR and Melack JM. 1997. Solute export from forested and partially deforested catchments in the central Amazon. *Biogeochemistry* **38**: 67–102.
- Yanoviak SP, Gora EM, Bitzer PM, *et al.* 2020. Lightning is a major cause of large tree mortality in a lowland neotropical forest. *New Phytol* **225**: 1936–44.
- Zeng N. 1999. Seasonal cycle and interannual variability in the Amazon hydrologic cycle. *J Geophys Res Atmos* **104**: 9097–106.
- Zeng N, Yoon J-H, Marengo JA, *et al.* 2008. Causes and impacts of the 2005 Amazon drought. *Environ Res Lett* **3**: 14002.
- Zheleznova I V and Gushchina DY. 2017. Hadley and Walker circulation anomalies associated with the two types of El Niño. *Russ Meteorol Hydrol* **42**: 625–34.
- Zhou J and Lau KM. 1998. Does a monsoon climate exist over South America? *J Clim* **11**: 1020–40.

## **Capítulo 6**

### Ciclos Biogeoquímicos de la Amazonía



Rio Parima na Terra Indígena Yanomami (Foto: Bruno Kelly, Amazônia Real)

## ÍNDICE

<b>RESUMEN GRÁFICO .....</b>	<b>6.2</b>
<b>MENSAJES CLAVE.....</b>	<b>6.3</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>6.3</b>
<b>6.1 INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>6.4</b>
<b>6.2 CICLO DEL CARBONO EN LA AMAZONIA .....</b>	<b>6.5</b>
6.2.1 EL CICLO DEL CARBONO DE LA AMAZONÍA A LO LARGO DEL CENOZOICO Y PLEISTOCENO .....	6.5
6.2.2 PROCESOS DEL CICLO DE CARBONO EN LOS BOSQUES AMAZÓNICOS TERRESTRES.....	6.6
6.2.3 PERTURBACIONES COMO MODIFICADORAS DEL CICLO DE CARBONO EN LA AMAZONÍA.....	6.11
6.2.4 PROCESOS DEL CICLO DE CARBONO EN ECOSISTEMAS ACUÁTICOS AMAZÓNICOS.....	6.16
<b>6.3 CICLO DE NUTRIENTES EN LA CUENCA AMAZÓNICA .....</b>	<b>6.18</b>
6.3.1 NITRÓGENO .....	6.18
6.3.2 FÓSFORO .....	6.20
<b>6.4 OTROS GASES DE EFECTO INVERNADERO IMPORTANTES.....</b>	<b>6.21</b>
6.4.1 METANO .....	6.21
6.4.2 ÓXIDO NITROSO (N <sub>2</sub> O).....	6.26
<b>6.5 AEROSOLES Y GASES TRAZA.....</b>	<b>6.27</b>
6.5.1 COMPUESTOS ORGÁNICOS VOLÁTILES BIOGÉNICOS DISTINTOS DEL METANO (COVNM) .....	6.27
6.5.2 FÍSICA Y QUÍMICA DE AEROSOLES Y NÚCLEOS DE CONDENSACIÓN DE NUBES (CCN).....	6.29
6.5.3 OZONO Y FOTOQUÍMICA .....	6.32
<b>6.6 CONCLUSIONES .....</b>	<b>6.32</b>
<b>6.7 RECOMENDACIONES.....</b>	<b>6.32</b>
<b>6.8 REFERENCIAS .....</b>	<b>6.33</b>

Resumen Gráfico

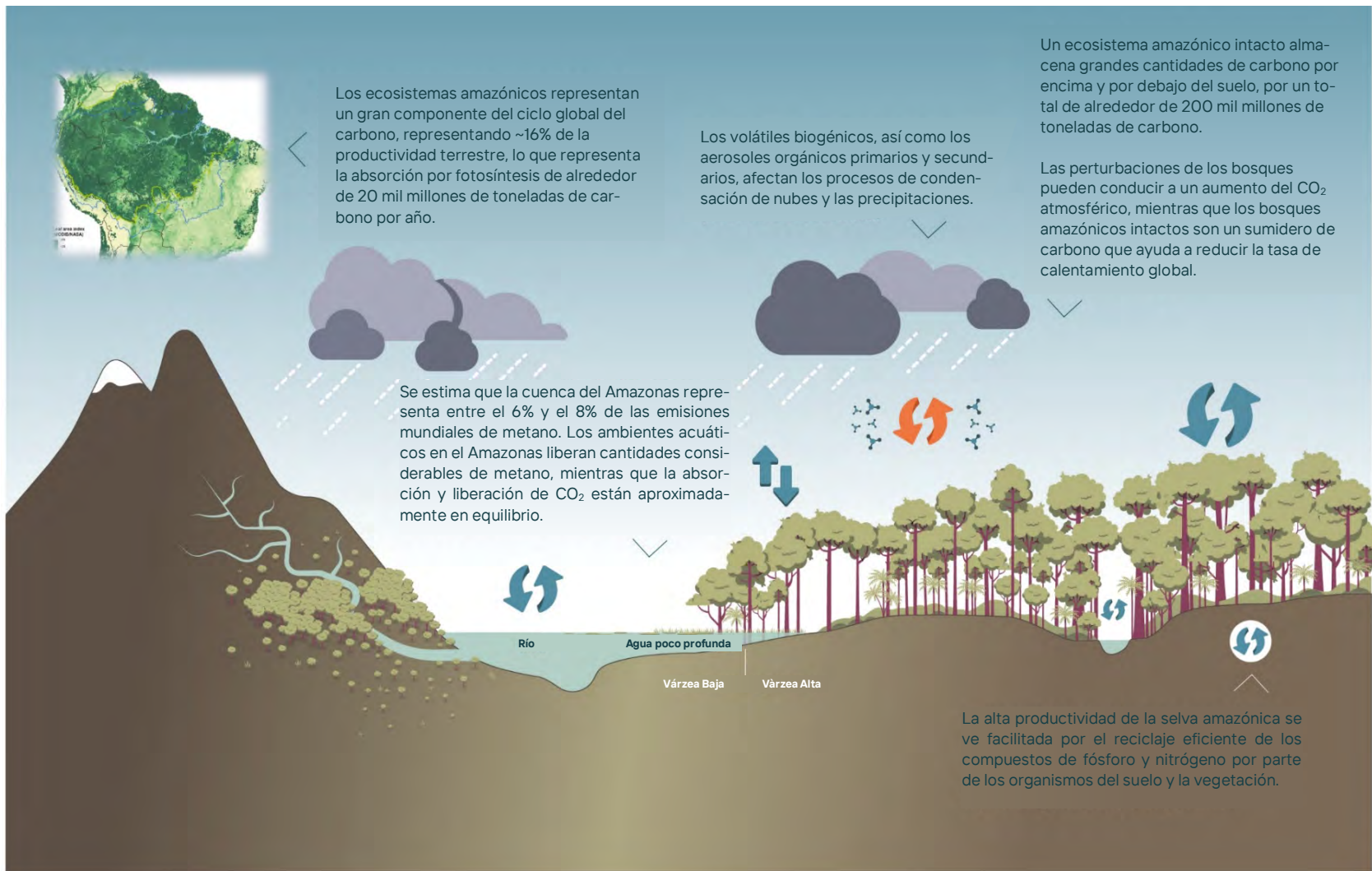


Figura 6.A Resumen Gráfico

## Ciclos Biogeoquímicos de la Amazonía

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

### Mensajes clave

- El bosque amazónico es un almacén importante y un sumidero continuo de carbono que contribuye modestamente a reducir los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera. Este sumidero de carbono se ha ido debilitando en las últimas décadas.
- Las estimaciones disponibles de aportes de carbono de plantas que crecen en hábitats inundados estacionalmente son de orden similar a las estimaciones de CO<sub>2</sub> desgasificado de estos hábitats. Por lo tanto, los ambientes acuáticos parecen estar aproximadamente en equilibrio, aunque los aportes de las tierras altas agregan algo de carbono inorgánico y orgánico.
- Se estima que las emisiones de metano de la cuenca Amazónica representan entre el 6% y el 8% de las emisiones mundiales de metano, aunque persisten grandes incertidumbres tanto en las fuentes como en los sumideros.
- La región amazónica aporta una gran fracción de las emisiones globales de N<sub>2</sub>O de los ecosistemas naturales; la fijación biológica de N es una fuente importante de nitrógeno disponible para la biosfera regional.
- La liberación de volátiles biogénicos del bosque juega un papel importante en la condensación de nubes, lo que afecta las precipitaciones.

### Resumen

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

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

<sup>b</sup> Bren School of Environmental Science and Management, University of California, Bren Hall 2400, Santa Barbara CA 93117, USA

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

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

<sup>e</sup> Multiphase Chemistry Department, Max Planck Institute for Chemistry, Hahn-Meitner-Weg 1, 55128 Mainz, Germany

<sup>f</sup> College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, Stocker Road, Exeter EX4 4PY, UK

<sup>g</sup> Department of Agricultural Engineering, Federal University of Viçosa, Av. Peter Henry Rolfs, Viçosa MG 36570-900, Brazil

<sup>h</sup> Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson AZ 85721, USA

<sup>i</sup> Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Library Avenue, Bailrigg, Lancaster LA1 4YQ, UK

<sup>j</sup> Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Travessa Dr Eneas Pinheiro, Belém PA, Brazil

<sup>k</sup> School of Life Sciences, University of Technology Sydney, 15 Broadway, Ultimo NSW 2007, Australia

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



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

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

### 6.1 Introducción

La cuenca Amazónica representa alrededor del 16% de todo el metabolismo de la biosfera terrestre y es la cuenca de drenaje más grande del mundo, contribuyendo con alrededor de una quinta parte de la descarga mundial de agua dulce. Estas características la convierten en un importante contribuyente a los ciclos biogeoquímicos regionales y globales, incluyendo los ciclos de carbono, nitrógeno, fósforo y otros nutrientes. Este capítulo destaca y resume algunos de los principales aspectos de la biogeoquímica de la región amazónica. El objetivo es comprender los procesos biogeoquímicos naturales o de referencia en regiones relativamente intactas de la Amazonía. La Parte II de este informe analiza los paisajes deforestados y otros modificados por el hombre. Sin embargo, cuando elaboramos presupuestos para toda la región (de carbono o metano), incluimos las emisiones antropogénicas para tener una imagen completa. Este capítulo inicia considerando primero el ciclo del carbono de la Amazonía, su variabilidad estacional y el papel del bosque amazónico intacto como sumidero de carbono. Las secciones siguientes describen el ciclo de nutrientes clave en la Amazonía (nitrógeno y fósforo). Luego consideramos la contribución de la región a los presupuestos globales de otros importantes gases de efecto invernadero, metano y N<sub>2</sub>O. Finalmente, pasamos a las emisiones de otros gases biogénicos y aerosoles, y su papel en la forma como afecta la física y dinámica de las nubes y la química del ozono.

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

áreas fuera de la cuenca Amazónica (por ejemplo, las Guayanas), pero excluyen los biomas forestales que no pertenecen a las tierras bajas, como el planalto y las regiones montañosas de los Andes. En contraste, los estudios hidrológicos tienden a enfocarse en toda la cuenca. Aquí, adoptamos las definiciones de Eva *et al.* (2005). Las cinco regiones de la Amazonía *sensu lato* (toda la cuenca Amazónica-Tocantins más las regiones de bosques de tierras bajas adyacentes) son los bosques de tierras bajas de la cuenca Amazónica (5.569 174 km<sup>2</sup>), los bosques de tierras bajas de Guyana (970.161 km<sup>2</sup>), los bosques de tierras bajas de Gurupi (161 463 km<sup>2</sup>), el bioma no forestal de la cuenca amazónica en el planalto (864.951 km<sup>2</sup>) y los andes montanos en la cuenca amazónica (555.564 km<sup>2</sup>). La definición más estrecha (bioma de bosque de tierras bajas dentro de la cuenca Amazónica) también se conoce como la Amazonía *sensu stricto*. Consulte el Anexo sobre límites geográficos y significados para obtener una mayor exploración de este tema.

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

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

### 6.2 Ciclo del Carbono en la Amazonia

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

El bioma del bosque tropical latifoliado sudamericano probablemente comenzó a tomar su estructura moderna, de dosel cerrado y dominada por angiospermas, a raíz del impacto del asteroide Chicxulub hace 66 millones de años, y la extinción asociada de los dinosaurios de megafauna (Carvalho *et al.* 2021) (ver el Capítulo 1). En los climas cálidos y húmedos del Paleógeno (66-23 Ma), los bosques “tropicales” (o megatérmicos, es decir, no afectados por las heladas) cubrían gran parte de América del Sur, conectando los biomas protoamazónicos y del Bosque Atlántico y extendiéndose mucho más al sur, a la Patagonia (Maslin *et al.* 2005). El clima adecuado y las altas concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> de este “mega-amazónico” primitivo podrían haber dado como resultado una productividad y una biomasa general sustancialmente más altas que las del bioma neotropical moderno. Durante los últimos 50 millones de años, las concentraciones de CO<sub>2</sub> han disminuido ampliamente y ha habido un enfriamiento y secado asociado del clima global y regional. Los bosques tropicales se han retirado, el Bosque Atlántico se separó del bioma amazónico (Maslin *et al.* 2005), y los pastos se extendieron desde África en el Mioceno tardío (~10 Ma), lo que resultó en la creación de nuevos biomas de sabana dominados por el fuego, como el cerrado, y la mayor retirada del bosque (Osborne *et al.* 2007). Es probable que las reservas de carbono y la productividad de los ecosistemas hayan disminuido junto con estos cambios atmosféricos.

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

blecimiento de grandes casquetes polares en el norte amplificó enormemente la inestabilidad climática. Estos casquetes polares permitieron retroalimentaciones del albedo del hielo. Un ligero enfriamiento (calentamiento) condujo a una mayor expansión (retirada) de las capas de hielo, lo que provocó un aumento (disminución) de la reflexión de la radiación solar y, por extensión, la amplificación de pequeños cambios en la rotación y la órbita de la Tierra en cambios dramáticos en el clima. El último millón de años ha estado dominado por un ciclo de aproximadamente 100.000 años, el 90% del cual es en gran medida un clima frío con un nivel bajo de CO<sub>2</sub> en la atmósfera (~180 ppm) y una alta variabilidad climática, dividida por periodos cortos (~10.000 años) de condiciones más cálidas y húmedas, mayor cantidad de CO<sub>2</sub> (~280 ppm) y menor variabilidad climática (el Holoceno es un buen ejemplo). Las bajas concentraciones de CO<sub>2</sub> de los periodos glaciales (180 ppm) pueden estar cerca del umbral de viabilidad de la fotosíntesis y habrían reducido la productividad del ecosistema.

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

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

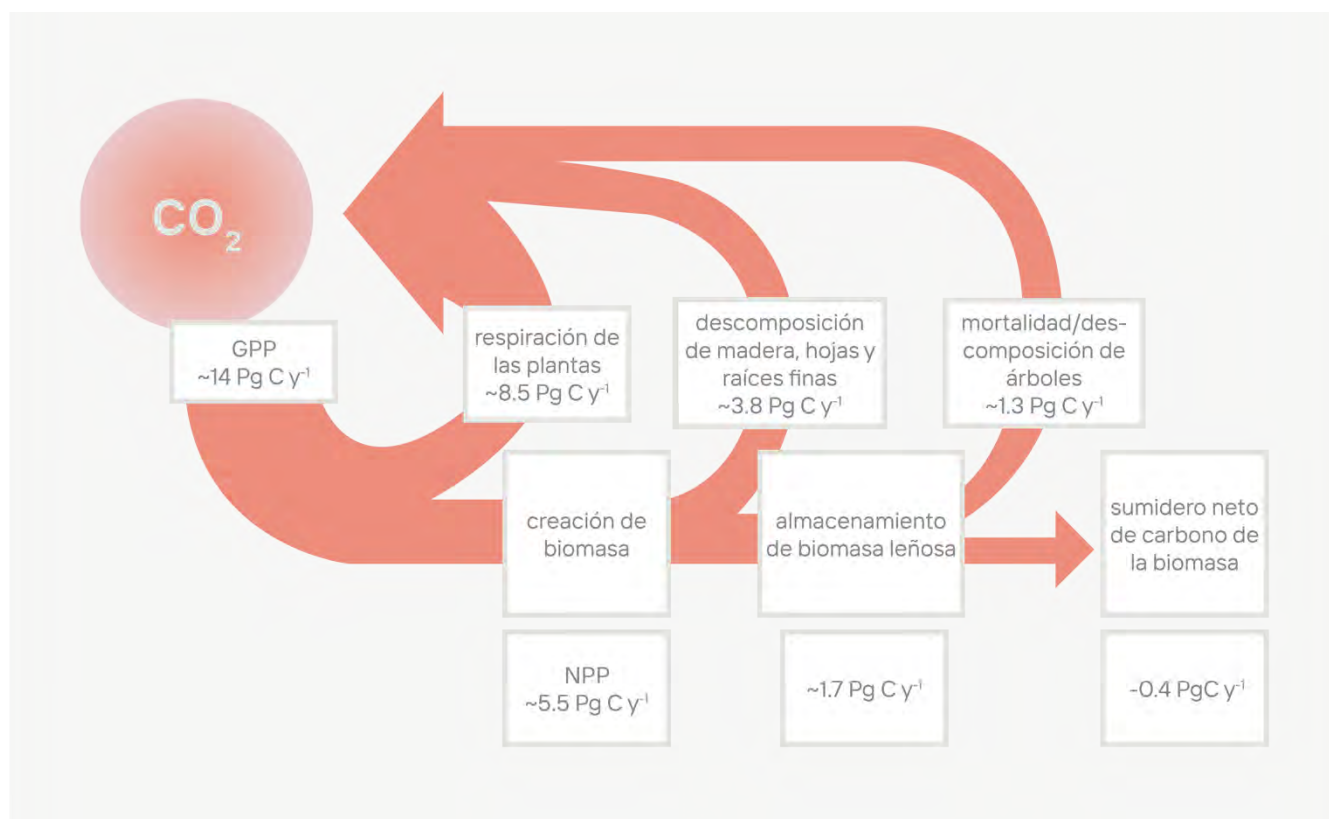
En el último período interglacial, el Holoceno (11,7 Ka – presente), la productividad de la selva tropical y las reservas de carbono aumentaron inicialmente con condiciones más cálidas, más húmedas y de CO<sub>2</sub> más alto. Sin embargo, entre principios y mediados del Holoceno (ca. 8.500-3.600 años AP), la reducción de las precipitaciones y el aumento de la frecuencia de los incendios afectaron gran parte del sur de la región, lo que provocó el retroceso de los bosques y la expansión de la sabana y el bosque

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

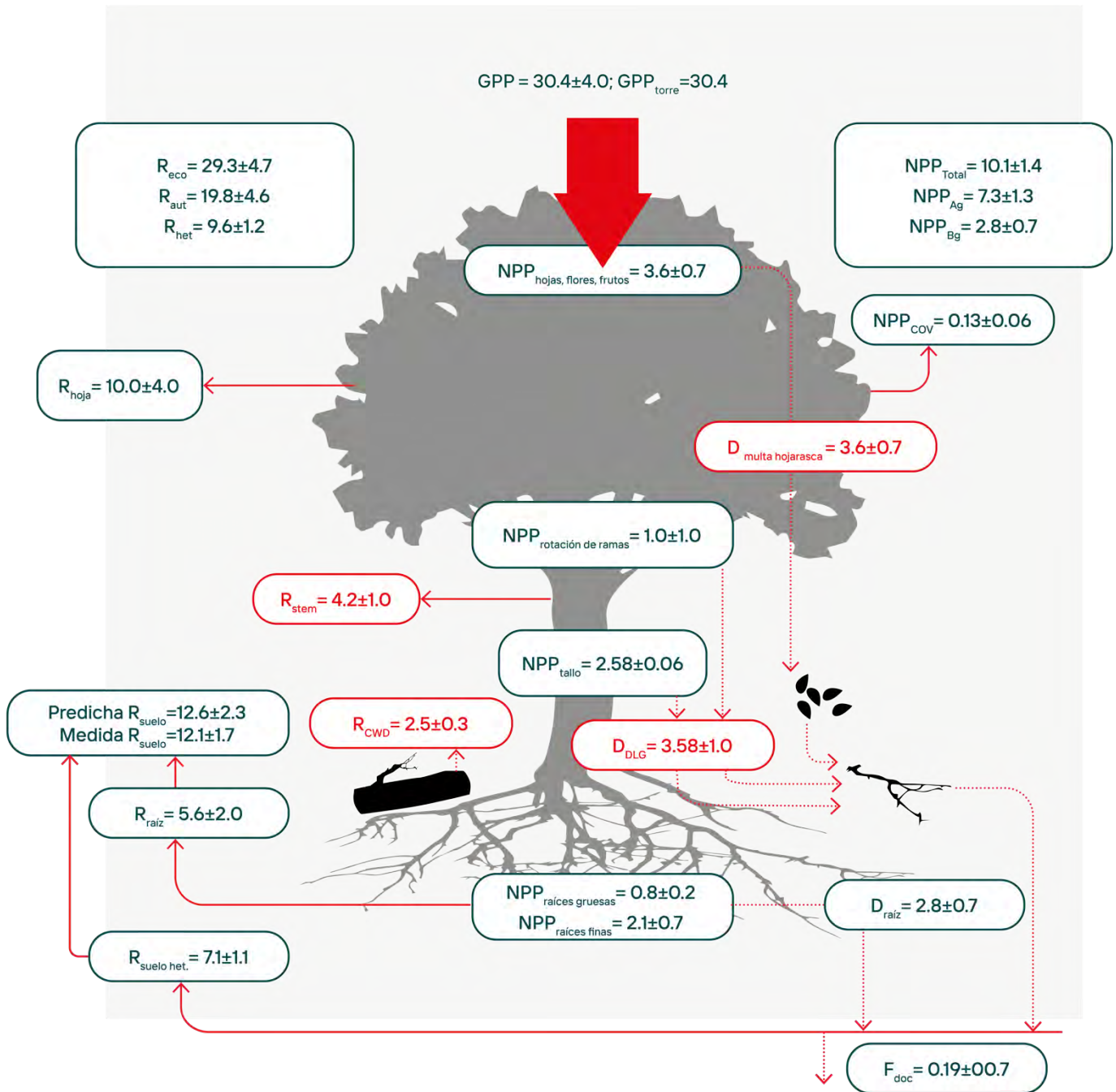
### 6.2.2 Procesos del ciclo de carbono en los bosques amazónicos terrestres

#### 6.2.2.1 Ciclo del Carbono del Bosque Amazónico

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



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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 6.2.2.3 Variación estacional del ciclo de carbono

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

cia de las hojas (Wu *et al.* 2016, Lopes *et al.* 2016, Wagner *et al.* 2017), mientras que la respiración del suelo probablemente esté relacionada con la estacionalidad del clima y la fenología de las hojas y la dinámica de las raíces finas (Keller *et al.* 2004, Raich 2017, Girardin *et al.* 2016). La estacionalidad de la respiración del suelo también está amortiguada por la producción de CO<sub>2</sub> en el suelo profundo, que se queda atrás en la producción de CO<sub>2</sub> en el suelo superficial debido al secado más lento de los horizontes del suelo profundo en la estación seca (Davidson *et al.* 2004). Comprender cómo interactúan los ritmos estacionales de la biología, el clima y los recursos para regular los flujos de carbono es, por lo tanto, una parte clave para comprender y predecir la respuesta a la sequía, la resiliencia y el cambio futuro de los bosques.

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

La variación estacional en el funcionamiento de la biosfera acopla los intercambios de carbono y agua con la atmósfera y contribuye a las variaciones estacionales a escala mundial en el CO<sub>2</sub> y el H<sub>2</sub>O atmosféricos. Debido a que los estomas de las hojas vinculan la evapotranspiración con la GPP, los má-

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

### 6.2.2.4 El sumidero neto de carbono en los bosques amazónicos intactos

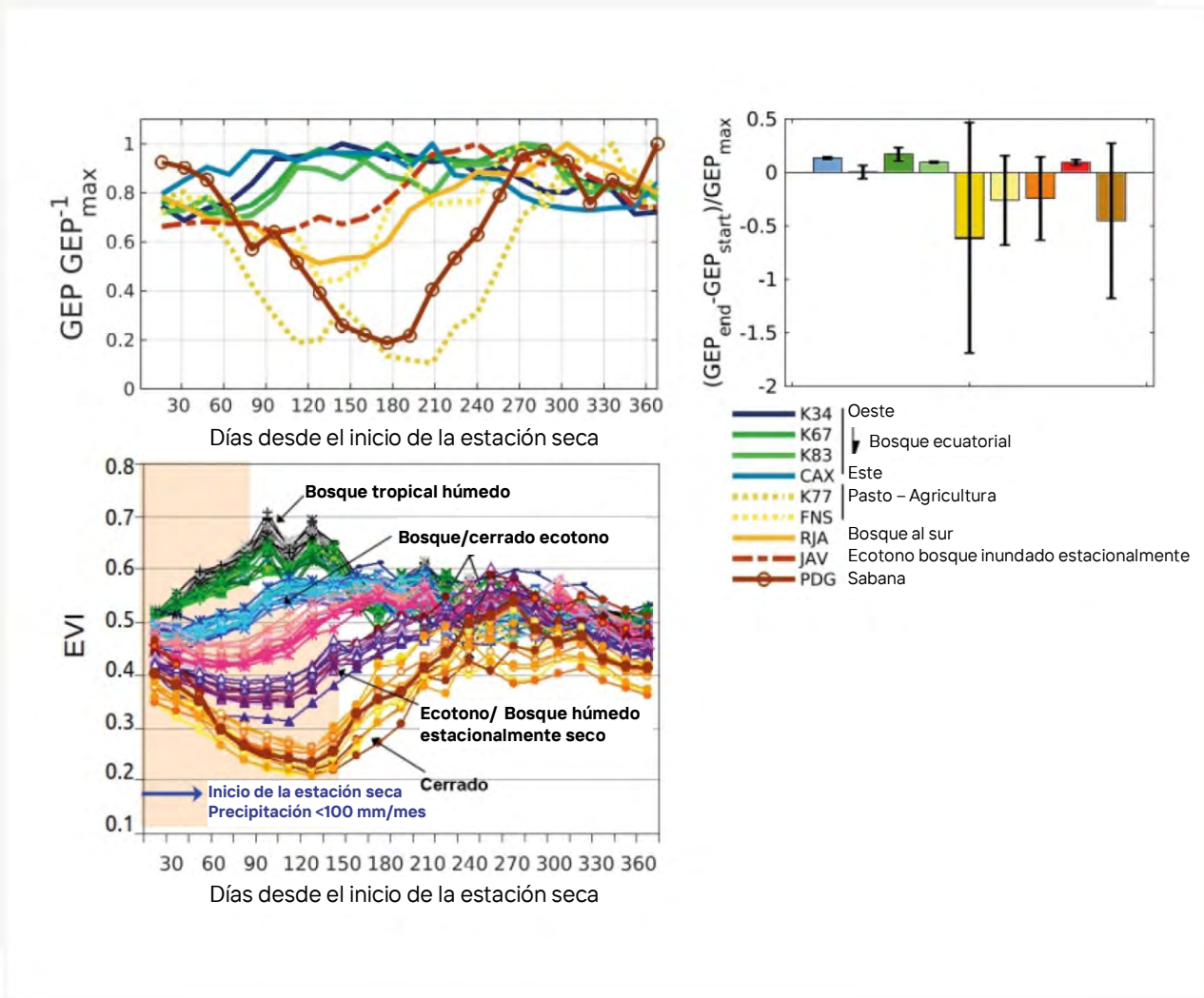
En principio, los bosques maduros están en equilibrio a largo plazo, con un crecimiento de la biomasa leñosa equilibrado por la mortalidad y una fotosíntesis igual a la suma de la respiración autótrofa y heterótrofa más una cantidad menor exportada a arroyos y ríos (Figura 6.2), con un balance neto de carbono de cero. En la práctica, un rodal de bosque antiguo puede no ser neutro en carbono debido a (i) perturbaciones y recuperación episódicas a largo plazo; (ii) árboles grandes y longevos que pueden continuar acumulando biomasa durante muchos siglos o incluso milenios; (iii) los cambios atmosféricos seculares, como el aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> o los cambios en la temperatura o las precipitaciones, pueden dar lugar a tendencias a largo plazo en la productividad y/o la respiración. La red RAINFOR ha monitoreado los cambios de biomasa sobre el suelo en la Amazonía y actualmente abarca más de 400 parcelas en toda la región. Las observaciones de la red sugieren un aumento en la biomasa en los bosques maduros a lo largo del tiempo, sumando 0,38 (0,28-0,49 C.I. del 95 %) Pg C año<sup>-1</sup> si se extrapola sobre el bioma del bosque amazónico en la década de 2000 (Brienen *et al.* 2015) (Figura 6.4). Esta acumulación parece detenerse en años de sequía (Phillips *et al.* 2009) y parece estar disminuyendo con el tiempo (Brienen *et al.* 2015). El aumento de la duración de la estación seca puede llevar a que los bosques intactos de la Amazonía se conviertan en una fuente de carbono en un futuro cercano (ver Capítulo 19). La naturaleza generalizada de la acumulación de biomasa observada (más observaciones similares de África y Borneo) sugiere que un factor global

como el aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico podría ser responsable de este sumidero neto de carbono (Hubau *et al.* 2020, Qie *et al.* 2019). Una posibilidad alternativa es la recuperación de perturbaciones antropogénicas pasadas (con sitios accesibles que probablemente hayan sido perturbados en el pasado), aunque las escalas de tiempo involucradas (>100 años) y la observación de tasas de crecimiento crecientes a lo largo del tiempo argumentan en contra de esta posibilidad.

### 6.2.2.5 La contribución de la Amazonía al oxígeno atmosférico

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

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



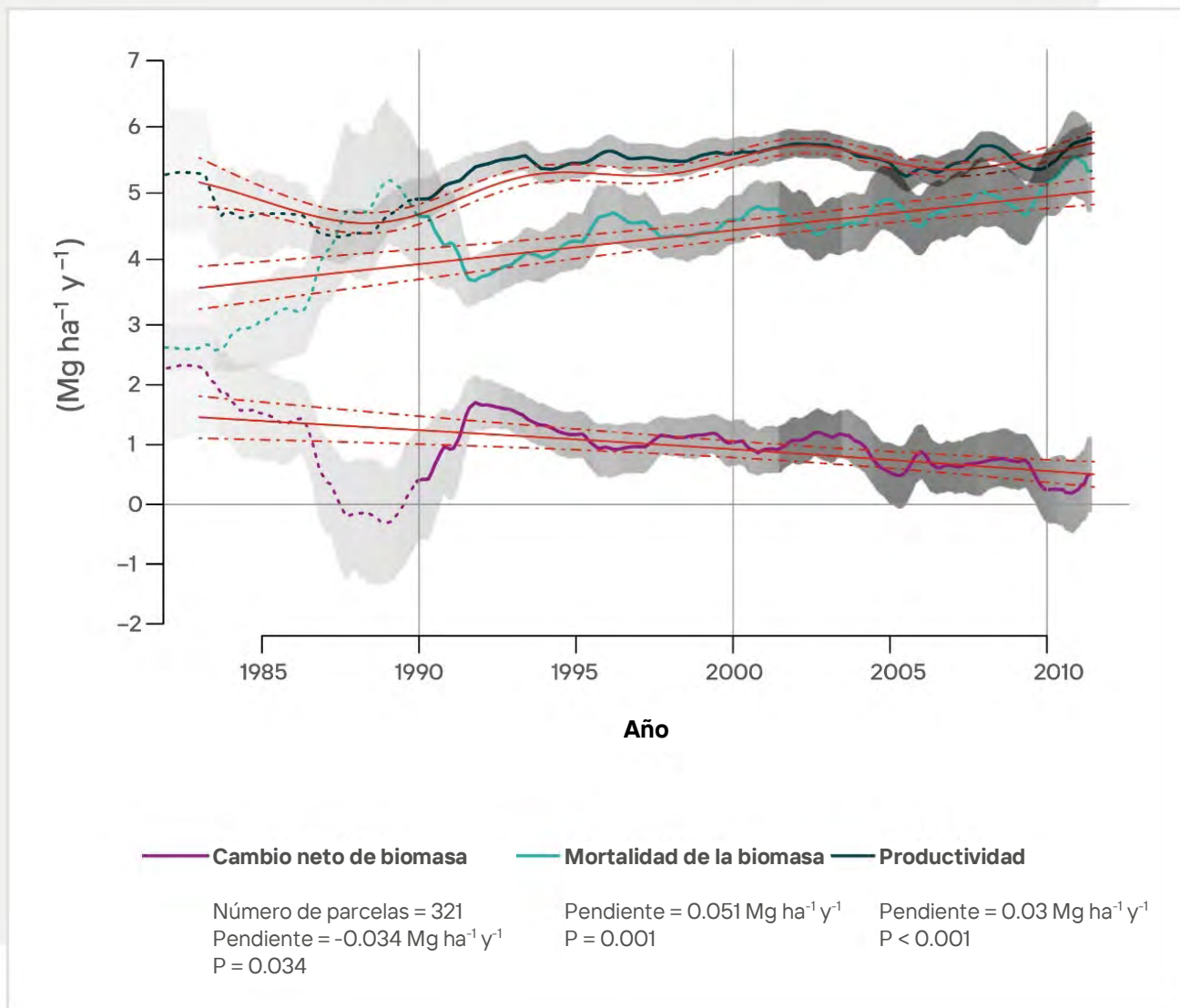
**Figura 6.3** (panel superior izquierdo) Productividad primaria bruta (GPP) de la estación seca, flujo fotosintético, relativo a las dinámicas máximas en cada sitio ( $GPP_{max}^{-1}$ ) versus el número de días desde el inicio de la estación seca, en diferentes sitios de la Amazonía (ver la leyenda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

### 6.2.3 Perturbaciones como Modificadoras del Ciclo de Carbono en la Amazonía

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

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





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

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

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

### 6.2.3.1 Efecto climático directo sobre el ciclo del carbono

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

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

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

El estrés inducido por la sequía debido a la limitación de agua en los bosques de *terra firme* puede reducir la capacidad general del sistema forestal para absorber el  $\text{CO}_2$  atmosférico y aumentar la mortalidad de los árboles en los bosques amazónicos maduros (Phillips *et al.* 2010, van der Molen *et al.* 2011) (ver la Sección 23.1.3 en el Capítulo 23). La sequía puede reducir directamente la capacidad fotosintética de los bosques al promover el cierre estomático (Santos *et al.* 2018, Smith *et al.* 2020, Garcia *et al.* 2021) y/o inducir la caída de hojas (Doughty *et al.* 2015, Anderson *et al.* 2010), y puede contribuir al exceso de mortalidad. Sin embargo, la vulnerabilidad de los árboles a la sequía varía según la diversidad funcional de las especies de árboles, con especies que tienen una arquitectura hidráulica más resiliente (p. ej., mayor resistencia a la embolia de su xilema que transporta el agua) menos propensas a sucumbir a la sequía (Rowland *et al.* 2015). Esto es consistente con el desarrollo de teorías ecohidrológicas de la respuesta de los árboles a la sequía (Anderegg *et al.* 2018, Wu *et al.* 2020, Wang *et al.* 2020) que sugiere que la vulnerabilidad de los bosques a la sequía es heterogénea en toda la Amazonía, dependiendo de la composición de las especies forestales, los rasgos funcionales y los entornos locales (Cosme *et al.* 2017, Oliveira *et al.* 2019, Esquivel-Muelbert *et al.* 2020, Barros *et al.* 2019, Aleixo *et al.* 2019, Castro *et al.* 2020).

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

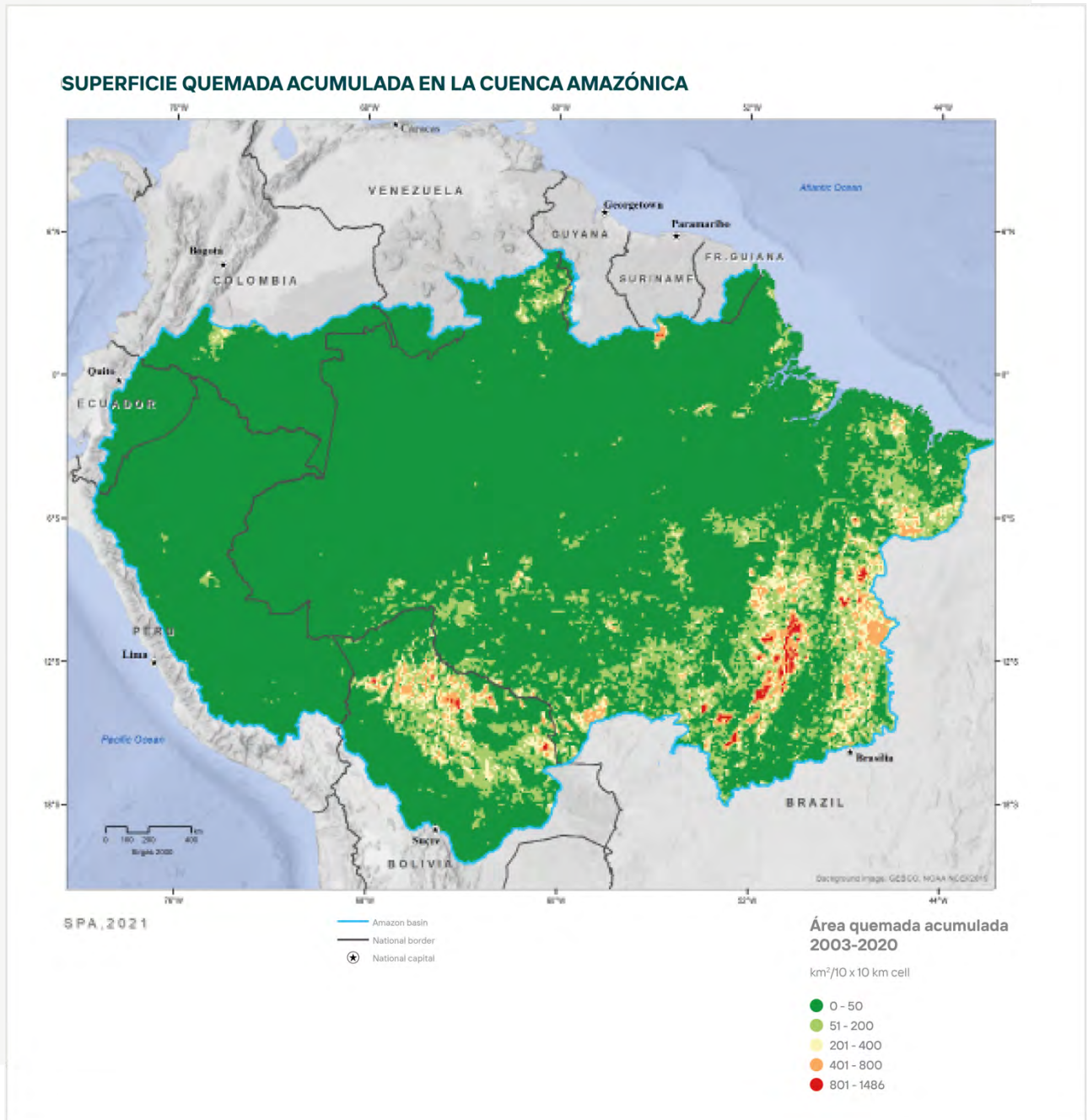
incluso revertir el sumidero neto de los bosques amazónicos (Gatti *et al.* 2014). El sumidero neto de carbono se cuantifica como la productividad neta del bioma (NBP; Figura 6.1) y su reducción es el resultado del efecto aditivo de las disminuciones en la fotosíntesis durante la sequía y los aumentos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

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

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

### 6.2.3.2 Perturbaciones de incendios inducidos por el hombre

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



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

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

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

### 6.2.4 Procesos del Ciclo de Carbono en Ecosistemas Acuáticos Amazónicos

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

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

El intercambio de dióxido de carbono y metano entre el agua superficial y la atmósfera superior depende del gradiente de concentración entre el aire y el agua y de los procesos físicos en la interfase, generalmente parametrizados como velocidad de transferencia de gas ( $k$ ). El metano también puede salir a través de burbujas y pasar a través de los tejidos de plantas acuáticas enraizadas, tanto herbáceas como leñosas. Los flujos de agua a la atmósfera de dióxido de carbono de todos los ambientes acuáticos en las cuencas de los sistemas de los ríos Amazonía y Tocantins, que cubren aproximadamente 970 500 km<sup>2</sup>, se estiman en aproximadamente 722 Tg C y<sup>-1</sup> (donde Tg es 10<sup>12</sup> gramos) (Tabla 6.1).

Los flujos de los embalses hidroeléctricos suman 8,85 Tg C y<sup>-1</sup>. Del total, excluyendo los embalses hidroeléctricos, los flujos de los canales de los ríos representan alrededor del 19%, los arroyos alrededor del 14%, los bosques inundables el 36% y otros humedales más una pequeña contribución de las aguas abiertas de los lagos y embalses alrededor del 30%. Si bien las fuentes terrestres de carbono orgánico disuelto (DOC) y carbono orgánico particulado (POC) contribuyen a estos flujos, la mayoría del carbono liberado a la atmósfera probablemente se deriva de la materia orgánica en las plantas acuáticas que realizan la fotosíntesis con el CO<sub>2</sub> atmosférico (Melack y Inglés 2009). Por lo tanto, la mayoría de estos flujos de agua a la atmósfera representan la respiración del carbono fijado dentro de los hábitats acuáticos, no el carbono transportado desde las tierras altas. Para estimar los flujos netos de los hábitats acuáticos, se debe restar una parte de la PPN acuática de los flujos totales enumerados en la Tabla 6.1.

Las llanuras aluviales y otros humedales son ambientes acuáticos productivos que exportan cantidades considerables de carbono a los ríos, acumulan sedimentos y proporcionan una parte del carbono orgánico que conduce a la evasión de CO<sub>2</sub> y CH<sub>4</sub> a la atmósfera. Melack *et al.* (2009) resumieron las estimaciones de la productividad primaria neta (PPN) de las plantas y algas en las llanuras aluviales de la Amazonía central. La producción neta total atribuida a los bosques inundados (excluyendo los incrementos de madera), macrófitos acuáticos, fitoplancton y perifiton dentro de la porción de 1,77 millones de km<sup>2</sup> de la cuenca caracterizada por Hess *et al.* (2003) es de unas 300 Tg C y<sup>-1</sup>. Los bosques inundados representan el 62% del total, los macrófitos acuáticos el 34% y el 4% restante está asociado con perifiton y fitoplancton.

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

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

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

Los arroyos y ríos pequeños probablemente reciban casi todo el CO<sub>2</sub> liberado por la respiración de origen terrestre en los suelos y la respiración de C orgánico de la hojarasca ribereña y de las tierras altas, como se resume en Richey *et al.* (2009). El carbono inorgánico y orgánico en los grandes ríos es proporcionado por una combinación de fuentes de carbono terrestres y acuáticas (con una proporción desconocida), y gran parte de este carbono orgánico se metaboliza en los ríos (Mayorga *et al.* 2005; Ellis *et al.* 2012; Ward *et al.* 2013, 2016). La fotooxidación del carbono orgánico parece hacer pequeñas contribuciones al CO<sub>2</sub> en los grandes ríos (Amaral *et al.* 2013, Remington *et al.* 2011).

### 6.3 Ciclo de nutrientes en la cuenca Amazónica

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

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

por el fósforo (Nardoto *et al.* 2013). Debido al predominio de suelos más erosionados en la región, los resultados del modelo sugieren que tener en cuenta la limitación de fósforo puede resultar en una reducción en la respuesta de la PPN al aumento de CO<sub>2</sub> en la atmósfera (fertilización con CO<sub>2</sub>) hasta en un 50% en la Amazonía (Fleischer *et al.* 2019).

#### 6.3.1 Nitrógeno

El nitrógeno es abundante en la atmósfera de la Tierra en forma de molécula de N<sub>2</sub>, pero esta forma estable no está directamente disponible para los procesos biológicos. La conversión de N<sub>2</sub> en formas reactivas (p. ej., NH<sub>3</sub>, NO<sub>x</sub>, entre otras) es esencial para la vida, ya que el nitrógeno es la base de los compuestos necesarios, como proteínas, enzimas y aminoácidos. Dentro de los ecosistemas naturales, esta conversión se realiza por fijación biológica de nitrógeno y, en mucha menor medida, por rayos. Otro proceso clave para la vida y el funcionamiento biológico es la conversión del nitrógeno orgánico en formas minerales, que son preferibles a las plantas (amonio [NH<sub>4</sub><sup>+</sup>] y nitrato [NO<sub>3</sub><sup>-</sup>]). Este proceso, llamado mineralización de nitrógeno, es una parte vital de la fertilidad del suelo y clave en los sistemas tropicales terrestres considerando la alta intensidad de descomposición de la materia orgánica. La mineralización también conduce a la inmovilización del N, cuando el N se incorpora a la biomasa microbiana del suelo, y a la desnitrificación, la reducción de nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) o nitrito (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) en los gases óxido nítrico (NO), óxido nitroso (N<sub>2</sub>O) o dinitrógeno (N<sub>2</sub>), con la consiguiente pérdida de nitrógeno del ecosistema. Los aportes de nitrógeno a la Amazonía se derivan en gran medida de la fijación biológica de nitrógeno por parte de microorganismos, que es un proceso mediado por microorganismos en asociación simbiótica con familias específicas de plantas y como microorganismos de vida libre. Otros insumos derivados de la deposición atmosférica son relevantes en áreas específicas de la región.

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

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

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

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

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

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

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

[6] Los 159 embalses hidroeléctricos actualmente en la cuenca Amazónica cubren aproximadamente 5350 km<sup>2</sup> (Almeida *et al.* 2019). Los embalses hidroeléctricos de la cuenca de Tocantins cubren aproximadamente 5.380 km<sup>2</sup>. Muchos son pequeños y los pocos grandes representan la mayor parte del área. En Bolivia (50 km<sup>2</sup>), Ecuador (35 km<sup>2</sup>) y Perú (103 km<sup>2</sup>) casi todos están por encima de los 1.000 m snm. Todos en Brasil están en tierras bajas (<~500 msnm; 10.730 km<sup>2</sup>) con varios en bosques tropicales y muchos otros en sabanas tropicales y paisajes agrícolas. Muy pocos cuentan con un muestreo adecuado para caracterizar las emisiones de CO<sub>2</sub>. En contraste con el metano, casi toda la evasión a la atmósfera ocurre desde la superficie del reservorio con poca desgasificación en las turbinas, aunque parte del CO<sub>2</sub> generado en el reservorio se emite aguas abajo (Kemenes *et al.* 2016). La estimación de las emisiones de los embalses brasileños se realizó en dos partes: Flujos y áreas promedio (total 4.615 km<sup>2</sup>) de Kemenes *et al.* (2011) mas ligeros flujos aguas abajo adicionales (Kemenes *et al.* 2016) para Balbina, Samuel, Curua-Una y Tucuruí para obtener 5.7 Tg C y<sup>-1</sup>. El valor promedio para los embalses amazónicos de 510 gm<sup>2</sup> y<sup>-1</sup>, aproximado de Barros *et al.* (2011) se aplicó a los 6.115 km<sup>2</sup> restantes de los embalses brasileños para producir 3,1 Tg C y<sup>-1</sup>. Estimar las emisiones de los embalses en Bolivia, Ecuador y Perú es más difícil porque no existen mediciones y en elevaciones más altas las temperaturas serán más bajas y las cuencas hidrográficas tendrán condiciones diferentes a las de Brasil. Por lo tanto, la mitad de la tasa aplicada a los embalses del sur de Brasil se utiliza para producir una emisión de 0,5 Tg C y<sup>-1</sup>. En total, las emisiones de los embalses hidroeléctricos se pueden estimar en aproximadamente 8,85 Tg C y<sup>-1</sup> con una incertidumbre considerable y una necesidad definitiva de muchas más mediciones, especialmente porque se planean más represas. Se desconoce hasta qué punto esta estimación representa emisiones netas, es decir, emisiones adicionales a las asociadas con los ríos sin represas, pero es probable que las emisiones de los embalses sean mucho más altas que las de los ríos naturales.



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

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

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

### 6.3.2 Fósforo

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

más solubles de P se encuentran en bajas concentraciones (Markewitz *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2001) y las formas gaseosas son casi inexistentes (La fosfina [PH<sub>3</sub>] es una excepción muy rara). El efecto de la baja disponibilidad de P se exagera aún más porque muchos suelos tropicales pueden ocluir el P del suelo y hacer que no esté disponible para las plantas. Los principales aportes de P a los ecosistemas amazónicos provienen de (i) la meteorización, ya sea de los suelos locales o del material andino transportado por los ríos y depositado en las llanuras aluviales, y (ii) la deposición en forma de polvo (p. ej., del Sahara) o ceniza (de la quema de biomasa). El P en aerosoles biogénicos y de la quema de biomasa representa el reciclaje de P en gran medida dentro del sistema amazónico, mientras que la deposición de P del polvo del Sahara representa una nueva entrada atmosférica de P.

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

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

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

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

### 6.4 Otros gases de efecto invernadero importantes

#### 6.4.1 Metano

##### 6.4.1.1. Flujos de metano terrestre

El metano es un fuerte gas de efecto invernadero debido a su importancia en el forzamiento radiativo, contribuyendo al cambio climático y con un potencial de calentamiento relativo al CO<sub>2</sub> de 28-34 para un horizonte temporal de 100 años. Además, el metano es el principal compuesto orgánico volátil antropogénico (COV) en la troposfera global (Fiore *et al.* 2002), contribuyendo a la formación de O<sub>3</sub> troposférico por reacciones fotoquímicas (West *et al.* 2006). En la estratosfera, el metano reacciona con los átomos de cloro, que es un agotador del ozono estratosférico (Cicerone 1987). El metano es producido por diferentes procesos (es decir, biogé-

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

Los suelos bien drenados del bosque alto amazónico son a menudo un sumidero neto de CH<sub>4</sub>, estimado en 1-3 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> (Davidson y Artaxo 2004, Dutaur y Verchot 2007). Sin embargo, la lluvia, el drenaje deficiente y las propiedades del suelo pueden crear micrositios anóxicos localizados que pueden facilitar la producción de metano, lo que hace que los bosques pasen de ser sumideros a pequeñas fuentes (Verchot *et al.* 2000). Se sabe que la disponibilidad de oxígeno en los suelos de los bosques influye en la producción de metano, con emisiones de 0.5-2.3 mg de CH<sub>4</sub> m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup> observadas en un bosque montano en Puerto Rico (Teh *et al.* 2005). La descomposición anaeróbica de madera anegada (Zeikus y Ward 1974) y madera muerta (Covey *et al.* 2016) también es una fuente de metano. El metano puede ser producido por una variedad de hongos y arqueas dentro de los tallos de los árboles, un proceso identificado por Zeikus y Ward (1974) y ahora reconocido como común y quizás presente en árboles vivos sin deterioro visual (Covey & Megonigal 2018).

Se han detectado fuentes de metano dentro del dosel de los bosques (Carmo *et al.* 2006). Se sabe que las bromelias de tanque (Martinson *et al.* 2010) y termitas (Martius *et al.* 1993) producen metano y también albergan metanógenos. Se han reportado grandes emisiones específicas del sitio de las termitas (25,9 ± 11,2 mg CH<sub>4</sub>g termita<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>; Martius *et al.* 1993) y bromelias de tanque (3,6 g CH<sub>4</sub> ha<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup>; Andes ecuatorianos, Martinson *et al.* 2010). Un es-

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

El metano puede ser producido por una vía abiótica novedosa a partir de tejidos vegetales, con una fuerza de fuente global estimada de hasta 1 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> (Bloom *et al.* 2010). Se sabe que las especies reactivas de oxígeno en los tejidos vegetales que se producen comúnmente en respuesta al estrés de las plantas impulsan estas emisiones abióticas de metano. Se postula que las superficies de los tallos y las hojas de los árboles de las tierras altas ofrecen sumideros terrestres adicionales (Covey y Megonigal 2018); sin embargo, actualmente faltan observaciones directas.

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

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

#### 6.4.1.2. Flujos de metano de agua dulce

La emisión de metano a la atmósfera desde ambientes acuáticos (Cuadro 6.2) refleja diferencias entre la producción de CH<sub>4</sub> por metanógenos, principalmente en sedimentos anóxicos, y el consumo por metanótrofos, así como procesos físicos. Estos procesos están influenciados por variables ambientales como la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, el estado trófico y la disponibilidad de sustrato. El CH<sub>4</sub> puede llegar a la atmósfera por tres vías: a través de flujos de difusión en la interfase aire-agua; a través de burbujas que se forman en el sedimento, ascienden por la columna de agua y se emiten a la atmósfera (ebullición); ya través de los sistemas vasculares de las plantas herbáceas y leñosas. Se sabe que los árboles adaptados a los humedales transportan y emiten metano producido en el suelo a la atmósfera a través del tronco de los árboles y las superficies de las hojas (Pangala *et al.* 2017). Los flujos de ebullición dependen de la formación de burbujas y la presión hidrostática sobre el sedimento, mientras que los flujos de difusión dependen de los gradientes de concentración y la turbulencia, que varían en múltiples escalas temporales y espaciales. Se sabe que factores como la velocidad del viento, la variación de la estructura térmica y los procesos físicos como la mezcla convectiva y advectiva influyen en las distribuciones de gas y las velocidades de transferencia y, en consecuencia, en los flujos de gas.

La Tabla 2 resume los flujos de metano de los principales ambientes acuáticos en la cuenca Amazónica. Los flujos de metano de todos los ambientes acuáticos dentro de las cuencas de los sistemas de los ríos Amazonas y Tocantins, que cubren 970.500 km<sup>2</sup>, se estiman en aproximadamente 51 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup>. Dada la variedad de enfoques y las incertidumbres asociadas en estos valores, el procedimiento utilizado para cada categoría se describe

brevemente, incluyendo tanto el área de cada categoría como el flujo anual promedio por km<sup>2</sup>, basado en estudios seleccionados con los datos más completos o representativos, cuando sea posible.

Las áreas del canal del río (85.500 km<sup>2</sup>) se basan en Allen y Pavelsky (2018) más L. Hess (comunicación personal) y Castello *et al.* (2013) para el delta, y Sawakuchi *et al.* (2017) para las bocas de Xingu y Tapajós. Los flujos promedio (8 Mg CH<sub>4</sub> km<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>) son de Sawakuchi *et al.* (2014) y Barbosa *et al.* (2016). El área del canal de la corriente (50.000 km<sup>2</sup>) se estima a partir de las características geomorfológicas (Richey *et al.* 2002, Beighley y Gummadi 2001) y los flujos promedio (6,6 Mg CH<sub>4</sub> km<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>) para arroyos tropicales y subtropicales son de Stanley *et al.* (2016). El área de aguas abiertas de los lagos es la diferencia entre el área total de aguas abiertas (Hess *et al.* 2015) y el área del canal del río (Allen & Pavelsky 2018) guiados por las estimaciones del área del lago de Sippel *et al.* (1992). El área del lago incluye estimaciones de áreas con plantas flotantes. Los flujos se promedian de Barbosa *et al.* (2020). El área de bosque inundable (615.000 km<sup>2</sup>) se deriva de Melack & Hess (2010) y Hess *et al.* (2015). Los flujos ponderados estacionalmente de superficies de agua bajo bosques inundados (26,6 Mg CH<sub>4</sub> km<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>) se derivan de Barbosa *et al.* (2020), Barbosa *et al.* (2021) para *várzea* y de Rosenqvist *et al.* (2002) para *igapó*. Los flujos a través de los árboles en los bosques inundados se estiman en 21,2 ± 2,5 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup>; los suelos de humedales boscosos son responsables de 1,1 ± 0,7 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> adicionales (Pangala *et al.* 2017).

Las categorías acuáticas agrupadas como otros humedales (195.000 km<sup>2</sup>) incluyen humedales interfluviales en la cuenca del Río Negro (21.000 km<sup>2</sup>); llanuras aluviales de sabana en Roraima (4.000 km<sup>2</sup>), Moxos (35.000 km<sup>2</sup>), Bananal y otras en la cuenca de Tocantins (35.000 km<sup>2</sup>); Isla Marajós y otros humedales costeros de agua dulce (50.000 km<sup>2</sup>); y otros humedales dispersos por toda la cuenca (50.000 km<sup>2</sup>). Las áreas inundables están basadas en Hess *et al.* (2015); los promedios estacionales para Roraima, Moxos, Bananal y otros en

la cuenca de Tocantins son de Hamilton *et al.* (2002) y Castello *et al.* (2013), más L. Hess (comunicación personal). Los flujos se estiman de la siguiente manera: humedales interfluviales en la cuenca del Río Negro 28 Mg CH<sub>4</sub> km<sup>-2</sup>y<sup>-1</sup> (Belger *et al.* 2011), Roraima 5,3 Mg CH<sub>4</sub> km<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup> (Jati 2014), Pantanal, como sustituto de áreas herbáceas en Moxos y otros lugares) 80 Mg CH<sub>4</sub> km<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup> (Hamilton *et al.* 1995), y estimaciones para la isla de Marajós y otros humedales costeros de agua dulce (27 Mg C km<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>).

Los embalses hidroeléctricos (158) en la cuenca Amazónica actualmente cubren aproximadamente 5.350 km<sup>2</sup> (Almeida *et al.* 2019; ver notas al pie en la Tabla 6.2). Los embalses hidroeléctricos de la Cuenca de Tocantins cubren aproximadamente 5.380 km<sup>2</sup>. Muy pocos cuentan con un muestreo adecuado para caracterizar las emisiones de metano. Un ejemplo es Balbina, donde se realizaron mediciones durante un año de flujos de difusión y ebullición de múltiples estaciones dentro del yacimiento, desgasificación en las turbinas y aguas abajo (Kemenes *et al.* 2007). Otro ejemplo es el estudio de varios años en Petit Saut (Guayana Francesa) que incluyó mediciones en el embalse y aguas abajo (Abril *et al.* 2005). Ambos estudios indican la importancia de la desgasificación del metano a través de las turbinas y aguas abajo. Mediciones adicionales en los embalses Tucurui, Samuel y Curua-Una indicaron la importancia de la desgasificación en las turbinas y aguas abajo (Kemenes *et al.* 2016). Extrapolando todas las emisiones con base en las áreas del embalse combinadas con las emisiones de la turbina y aguas abajo se obtiene un total de 0.4 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> para Balbina, Curua-Una, Samuel y Tucurui. Para estimar las emisiones de los otros embalses brasileños, una emisión difusiva y ebulitiva promedio general de las superficies de diez embalses dentro de las porciones del sur de la cuenca (~29 g CH<sub>4</sub> m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>, como se resume en Deemer *et al.* 2016) y las áreas superficiales combinadas de todos los embalses brasileños adicionales arrojan 0,18 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup>.

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

mediciones y en elevaciones más altas las temperaturas serán menores y las cuencas hidrográficas tendrán condiciones diferentes a las de Brasil. Por lo tanto, la mitad de la tasa aplicada a los embalses del sur de Brasil se utiliza para producir una emisión de ~0,002 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup>. En total, las emisiones de metano de los embalses hidroeléctricos se pueden estimar en aproximadamente 0,58 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> (Tabla 6.2) con una incertidumbre considerable y una necesidad definitiva de muchas más mediciones, incluyendo la desgasificación a través de turbinas y aguas abajo, especialmente porque se planean más represas. Se desconoce hasta qué punto esta estimación representa emisiones netas, es decir, emisiones adicionales a las asociadas con los ríos sin represas, aunque es probable que los suelos de los bosques de las tierras altas sean sumideros de metano.

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

6.4.1.3. *Presupuesto de metano de la Amazonía*

Tanto las estimaciones de abajo hacia arriba como las de arriba hacia abajo con diferentes escalas espaciales y temporales están disponibles para la cuenca Amazónica. Bergamaschi *et al.* (2009) utilizaron datos de SCIAMACHY para calcular las emisiones totales de la Amazonía de 47,5 a 53,0 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> en 2004 para un área de 8,6 × 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>. Sobre la base de un modelo de inversión utilizando observaciones *in situ* y de teledetección, Fraser *et al.* (2014) estimaron emisiones de 59,0 ± 3,1 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> de América del Sur tropical (aproximadamente ~9,7 × 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>) en 2010. utilizando estimaciones de modelos inversos derivadas de mediciones satelitales GOSAT combinadas con datos de superficie y el modelo de transporte atmosférico regional de alta resolución NAME, Tunnicliffe *et al.* (2020), informaron emisiones medias para humedales en la Amazonía brasileña sustancialmente más bajas que otras estimaciones (9,2 ± 1,8 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup>). Wilson *et al.* (2016) realizaron una inversión con el modelo TOMCAT usando observaciones de perfil vertical de aeronaves y estimaron emisiones de metano de 36.5 a 41.1 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> en 2010 y 31,6 a 38,8 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> en 2011 (área de 5,8 x 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>), con emisiones de no combustión que representan el 92-98% de las emisiones totales. Pangala *et al.* (2017) dieron una estimación regional de las emisiones de metano de 42,7 ± 5,6 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> (área de 6,77 x 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>) con base en perfiles verticales regulares de la troposfera inferior que cubren el período 2010-2013, donde el 10% provino de la quema de biomasa. Esta estimación es similar a las estimaciones ascendentes para la misma área. Las estimaciones de flujos de metano totales basadas en mediciones de perfiles verticales de aeronaves para el nororiente de la Amazonía (2,8°S, 54,9°O; considerando un área de 0,6 x 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>) están entre 7,5 y 11,7 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> (Miller *et al.* 2007, Basso *et al.* 2016, Pangala *et al.* 2017), donde las fuentes naturales, como los humedales, son probablemente importantes, y la quema de biomasa representa casi el 10% del flujo medio anual total y las emisiones antropogénicas representan alrededor del 11% del flujo medio anual (Basso *et al.* 2016). Esta región tiene flujos más altos que otras regiones (Wilson *et*

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

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

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

El presupuesto general de metano incluye múltiples fuentes y sumideros cuyas contribuciones son sensibles a la retroalimentación de las condiciones de sequía, y aún quedan brechas significativas en la comprensión de cómo las sequías afectarán los presupuestos de metano (Saito *et al.* 2016). Durante la sequía de 2010, las emisiones de metano por la quema de biomasa fueron alrededor de 5-6 veces mayores que en 2011, variando de 0,5 a 7,0 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> dependiendo de la condición climática (años de sequía), de qué parte de la Amazonía se estaba considerando, y de la severidad de la temporada de quemadas (Wilson *et al.* 2016, Saito *et al.* 2016).

Las estimaciones de arriba hacia abajo de las emisiones de metano indican que la Amazonía es una fuente importante; extrapolando estas estimaciones para la misma área (un área amazónica de 6,77 x 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>) las emisiones totales de metano varían entre 36,9 y 48,0 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> (Bergamaschi *et al.* 2009, Fraser *et al.* 2014, Wilson *et al.* 2016, Pangala

*et al.* 2017). Esto sugiere que la región contribuye el 6-8% de las emisiones globales de metano, considerando emisiones globales de 576 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup> (Saunio *et al.* 2020).

## 6.4.2 Óxido Nitroso (N<sub>2</sub>O)

### 6.4.2.1 Procesos de N<sub>2</sub>O de la biosfera terrestre

El óxido nitroso (N<sub>2</sub>O) es, después del dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) y el metano (CH<sub>4</sub>), el tercer gas de efecto invernadero de larga duración más importante y una de las principales sustancias que agotan el ozono estratosférico. La mayor parte del N<sub>2</sub>O antropogénico es producido por el sector agrícola, aunque los sistemas naturales emiten óxido nitroso a través de procesos de descomposición de la materia orgánica, particularmente en el suelo. Las emisiones de N<sub>2</sub>O, predominantemente por desnitrificación, están relacionadas con las características biológicas y físico-químicas del suelo. Los procesos microbianos del suelo modulan la mineralización de la materia orgánica y las condiciones ambientales, como el contenido de agua del suelo, la disponibilidad de N, la textura del suelo, el pH y el contenido de carbono orgánico lábil, son condiciones importantes para la transformación de la materia orgánica y los nutrientes disueltos en las plantas y la biota del suelo. El ciclo rápido de nutrientes relacionado con temperaturas más altas, disponibilidad de agua y relaciones altas de N:P dan como resultado que los bosques tropicales emitan altas tasas de N<sub>2</sub>O a la atmósfera. Las regiones tropicales representan el 71% de las emisiones de los ecosistemas naturales globales (Yu y Zhuang 2019). Ciais *et al.* (2014) informaron emisiones globales de N<sub>2</sub>O de la vegetación natural de 6,6 Tg N y<sup>-1</sup> (rango de 3,3 a 9,0 Tg N y<sup>-1</sup>, IPCC AR5). Recientemente, Tian *et al.* (2020) reportaron emisiones globales de suelos naturales (con fuertes aportes de los trópicos) en el período 2007-2016 del orden de 4,9 a 6,5 TgN y<sup>-1</sup>. Syakila y Kroeze (2011) simularon un aumento de 8 veces de las emisiones antropógenas totales de N<sub>2</sub>O, desde el inicio de la revolución industrial hasta 2006, de 1,1 TgN y<sup>-1</sup>, en 1850 a 8,3 Tg N y<sup>-1</sup> en 2006, con las emisiones de los sistemas naturales globales mantenidas en 10,5 Tg N

y<sup>-1</sup>. Durante el mismo período, las simulaciones globales del N<sub>2</sub>O Model Intercomparison Project (NMIP) (desde 1860 en adelante) indican las emisiones globales más altas de N<sub>2</sub>O derivadas de áreas tropicales y de América del Sur tropical (particularmente la región amazónica), representando el 20% de las emisiones globales (Tian *et al.* 2018). Los modelos consideran el uso de la tierra natural y humano transformado (p. ej., agricultura, pastos) en las simulaciones.

### 6.4.2.2. Procesos de la Biosfera de Agua Dulce de N<sub>2</sub>O

La mayoría de las emisiones de N<sub>2</sub>O de los sistemas de agua dulce se producen en los humedales. Guilhen *et al.* (2020), en un estudio de los humedales a lo largo de los ríos Amazonía, Madeira y Branco, alrededor de 1,3 x 10<sup>6</sup>km<sup>2</sup>, modelaron emisiones de N<sub>2</sub>O por desnitrificación del orden de 1,8 kg N<sub>2</sub>O ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>, alcanzando su punto máximo en marzo. Las emisiones totales de la desnitrificación en las llanuras aluviales de la cuenca Amazónica se estiman en 1,03 Tg N-N<sub>2</sub>O y<sup>-1</sup>. Debido a la abundancia de nitrógeno en los suelos amazónicos, es posible que el nitrato no limite la desnitrificación en la cuenca Amazónica (Guilhen *et al.* 2020).

### 6.4.2.3. El presupuesto de N<sub>2</sub>O de la Amazonía

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

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

### 6.5 Aerosoles y gases traza

#### 6.5.1 Compuestos orgánicos volátiles biogénicos distintos del metano (COVNM)

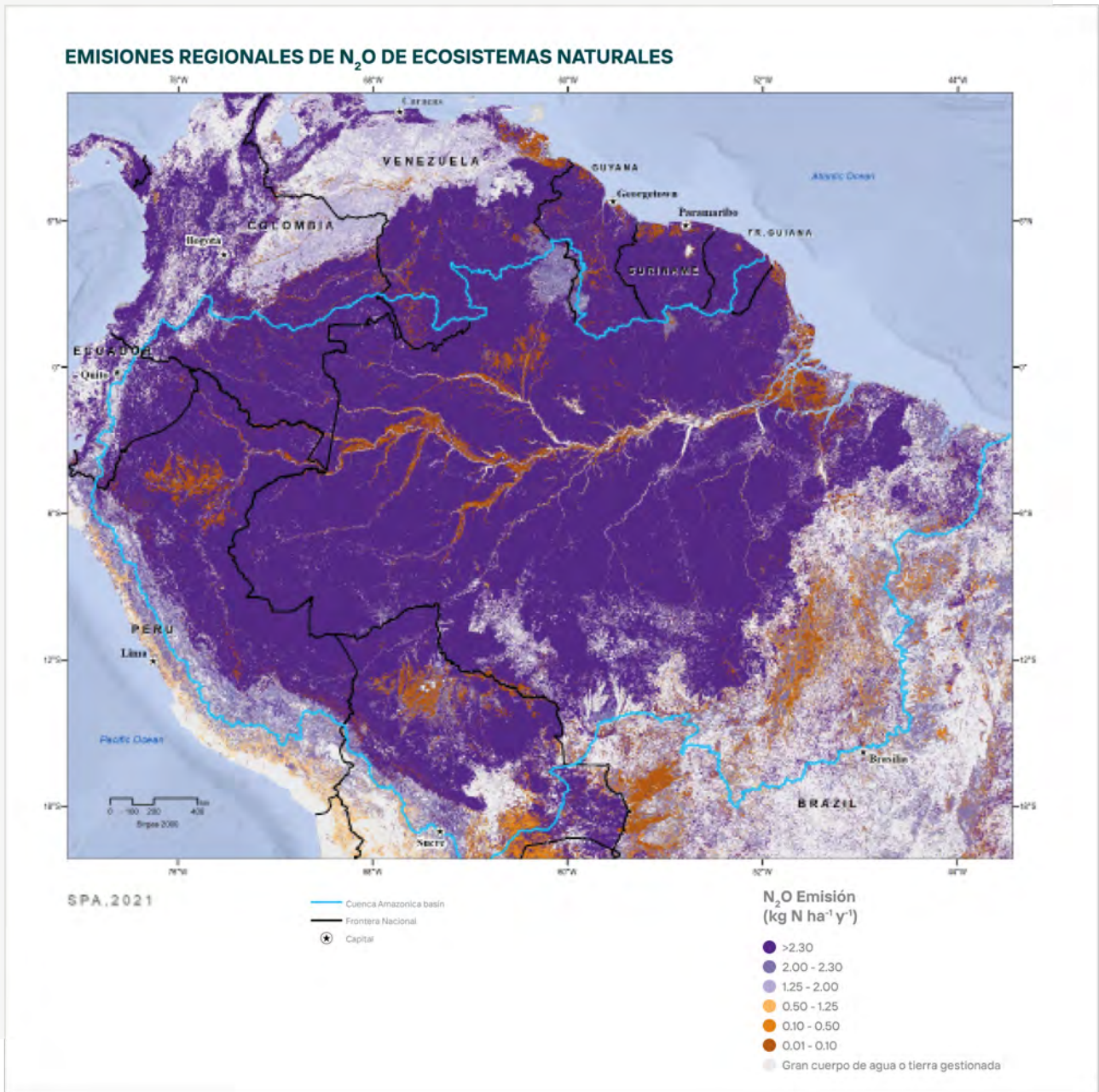
El ecosistema amazónico se considera la mayor fuente de compuestos orgánicos volátiles biogénicos distintos del metano (COVNM), también conocidos como compuestos orgánicos volátiles biogénicos (COVB) (Figura 6.7). Las emisiones de COVDM hacen una contribución menor al ciclo del carbono (Figura 6.2, Kesselmeier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

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

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

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





**Figura 6.6** Emisiones de N<sub>2</sub>O en la Amazonía. Datos producidos por Felipe Pacheco, basados en datos y análisis del International Nitrogen Management Assessment (INMS).

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

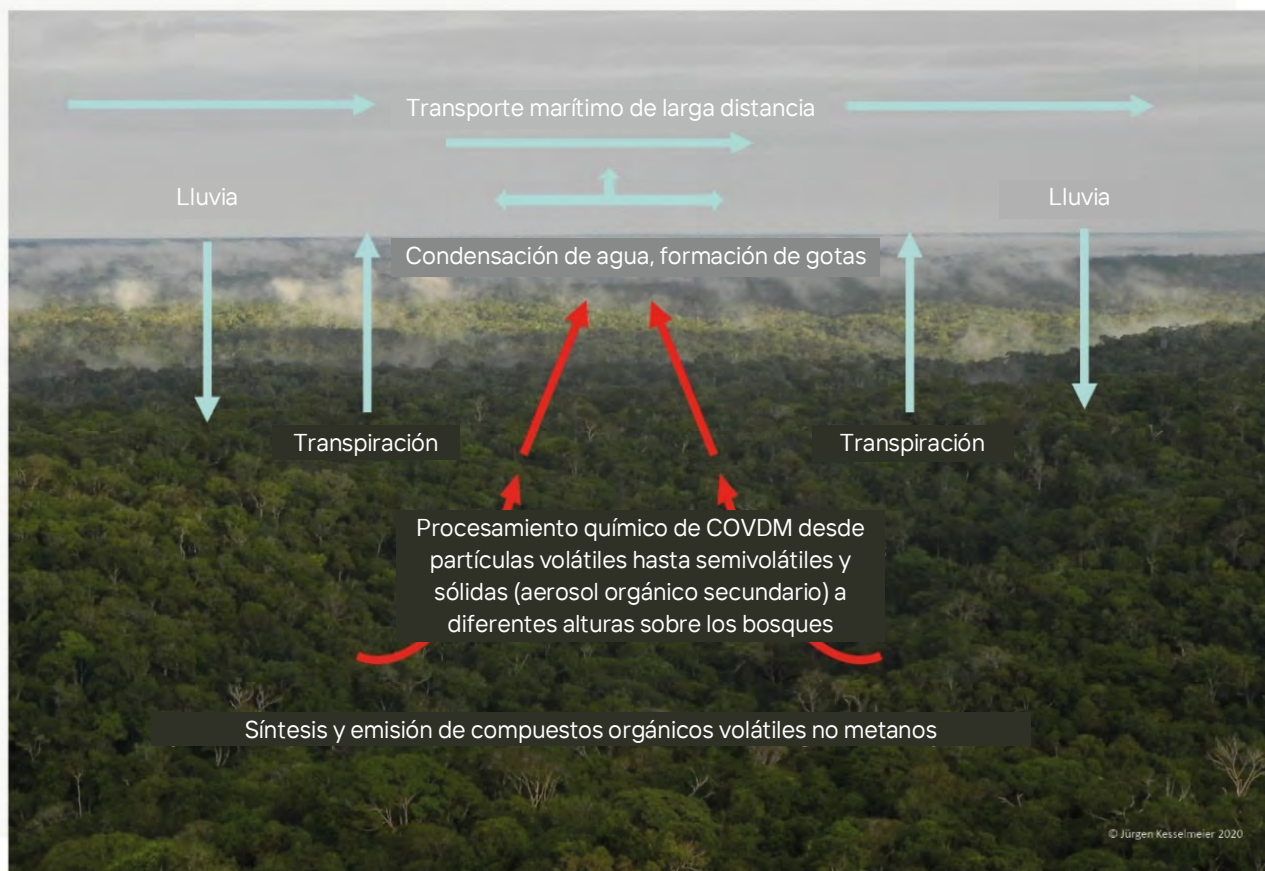
### 6.5.2 Física y Química de Aerosoles y Núcleos de Condensación de Nubes (CCN)

Además de influir en los ciclos del agua y los nutrientes, los aerosoles afectan la radiación directamente mediante la dispersión y absorción de la luz, así como indirectamente mediante la condensación y el procesamiento de las nubes. En condiciones naturales, la Amazonía es una de las pocas regiones continentales donde las concentraciones de aerosoles se asemejan a las de la era preindustrial, en el rango de 300-500 partículas por  $\text{cm}^3$  y  $9\text{-}12\mu\text{g}/\text{m}^3$  (Andreae 2007, Martin *et al.* 2010). El carbono orgánico domina la composición de los aerosoles submicrómetros en la Amazonía en la estación lluviosa y comprende alrededor del 70% de la masa, seguido por el sulfato (10-15%) y el equivalente de carbono negro (5-10%) (Andreae *et al.* 2015, Chen *et al.* 2015). Las observaciones indican que alrededor del 90% de la masa de aerosoles orgánicos submicrónicos resulta de la producción secundaria (Chen *et al.* 2009). La oxidación de COVBS por  $\text{O}_3$  y OH conduce a la formación de especies orgánicas semivolátiles, con presión de vapor suficientemente baja para condensar sobre partículas preexistentes y producir aerosoles orgánicos secundarios (SOA) (Graham *et al.* 2003, Pöhlker *et al.* 2012). Otra vía para la producción de SOA a partir de emisiones de COBV consiste en la oxidación en fase acuosa y la absorción reactiva catalizada por ácido de productos de oxidación de isopreno dentro de las gotas de nubes y niebla (Lim *et al.* 2010, Surratt *et al.* 2010). La caracterización de ae-

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

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

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

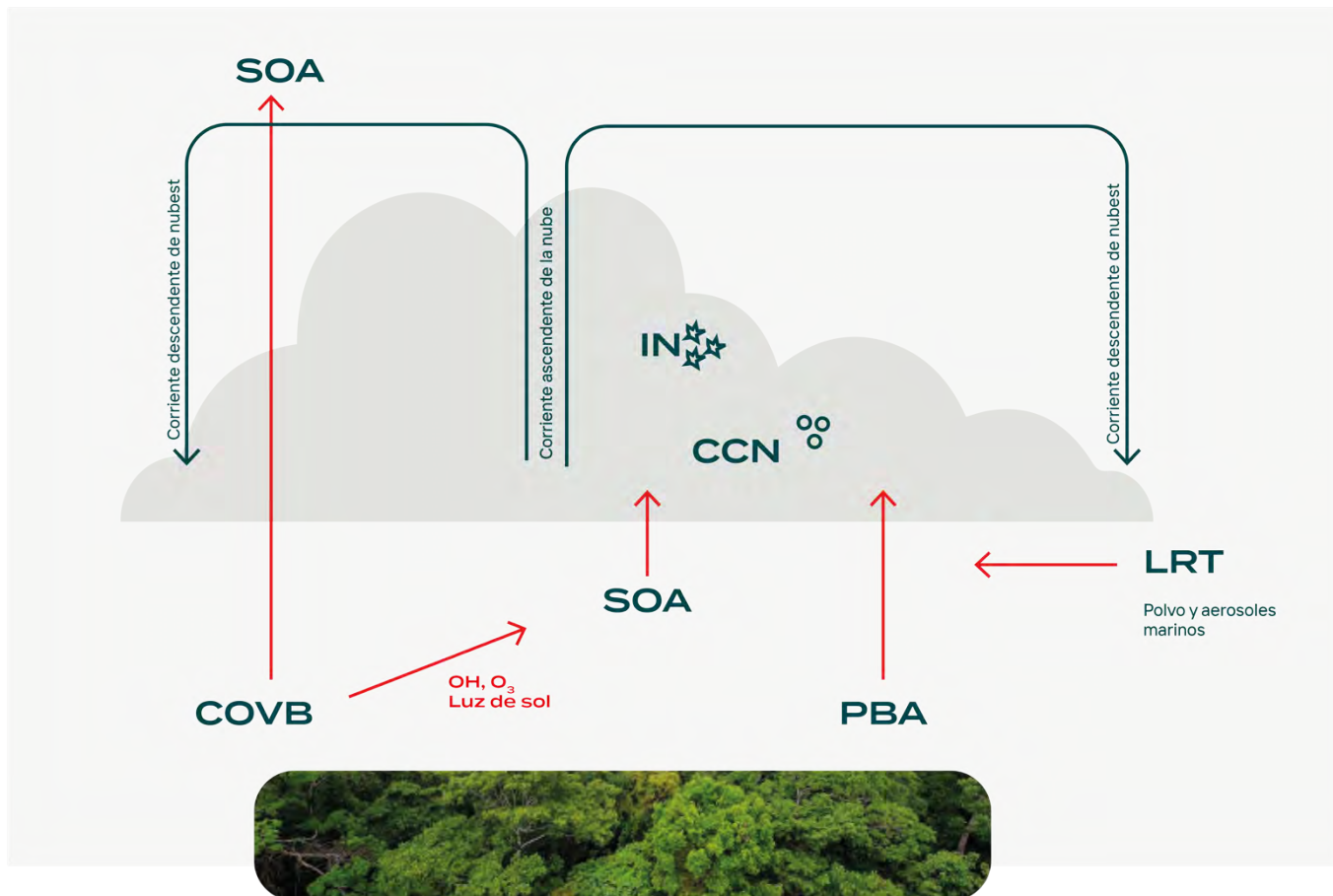


**Figura 6.7** Las emisiones de COVDM del bosque amazónico actúan como un sistema orgánico de captación y transporte de agua mediante el procesamiento químico y físico de gases traza biogénicos a aerosoles orgánicos secundarios que sirven como núcleos de condensación para el vapor de agua.

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

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

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



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

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

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

### 6.5.3 Ozono y Fotoquímica

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

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

### 6.6 Conclusiones

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

### 6.7 Recomendaciones

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

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

- Existe la necesidad de cuantificar y mapear mejor las fuentes y sumideros de metano y N<sub>2</sub>O en el sistema amazónico.
- El papel potencial del bioma amazónico y su química atmosférica asociada para influir en las propiedades de las nubes y el clima regional y global debe cuantificarse mejor y puede estar entre las contribuciones más significativas de la Amazonía a la función planetaria.

## 6.8 Referencias

- Abril G, Guérin F, Richard S, et al. 2005. Carbon dioxide and methane emissions and the carbon budget of a 10-year old tropical reservoir (Petit Saut, French Guiana). *Global Biogeochem Cycles* **19**: GB4007.
- Albert LP, Restrepo-Coupe N, Smith MN, et al. 2019. Cryptic phenology in plants: Case studies, implications, and recommendations. *Glob Chang Biol* **25**: 3591–608.
- Aleixo I, Norris D, Hemerik L, et al. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nat Clim Chang* **9**: 384–8.
- Alencar AAC, Solórzano LA, and Nepstad DC. 2004. Modeling Forest understory fires in an eastern Amazonian landscape. *Ecol Appl* **14**: 139–49.
- Allen GH and Pavelsky TM. 2018. Global extent of rivers and streams. *Science* **361**: 585–8.
- Almeida RM, Shi Q, Gomes-Selman JM, et al. 2019. Reducing greenhouse gas emissions of Amazon hydropower with strategic dam planning. *Nat Commun* **10**: 4281.
- Amaral JHF, Farjalla VF, Melack JM, et al. 2019. Seasonal and spatial variability of CO<sub>2</sub> in aquatic environments of the central lowland Amazon basin. *Biogeochemistry* **143**: 133–49.
- Amaral JHF, Melack JM, Barbosa PM, et al. 2020. Carbon dioxide fluxes to the atmosphere from waters within flooded forests in the Amazon basin. *J Geophys Res Biogeosciences* **125**: e2019JG005293.
- Amaral JHF, Suhett AL, Melo S, and Farjalla VF. 2013. Seasonal variation and interaction of photodegradation and microbial metabolism of DOC in black water Amazonian ecosystems. *Aquat Microb Ecol* **70**: 157–68.
- Amaral JHF. 2017. Dinâmica do CO<sub>2</sub> em ecossistemas aquáticos na bacia Central Amazônica: uma abordagem em múltiplas escalas. *Dissertation*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus
- Ancellet G, Beekmann M, and Papayannis A. 1994. Impact of a cutoff low development on downward transport of ozone in the troposphere. *J Geophys Res Atmos* **99**: 3451–68.
- Anderegg WRL, Konings AG, Trugman AT, et al. 2018. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature* **561**: 538–41.
- Anderson LO, Malhi Y, Aragão LEOC, et al. 2010. Remote sensing detection of droughts in Amazonian forest canopies. *New Phytol* **187**: 733–50.
- Andreae MO and Rosenfeld D. 2008. Aerosol-cloud-precipitation interactions. Part 1. The nature and sources of cloud-active aerosols. *Earth-Science Rev* **89**: 13–41.
- Andreae MO, Acevedo OC, Araújo A, et al. 2015. The Amazon Tall Tower Observatory (ATTO): overview of pilot measurements on ecosystem ecology, meteorology, trace gases, and aerosols. *Atmos Chem Phys* **15**: 10723–76.
- Andreae MO, Afchine A, Albrecht R, et al. 2018. Aerosol characteristics and particle production in the upper troposphere over the Amazon Basin. *Atmos Chem Phys* **18**: 921–61.
- Andreae MO. 2007. Atmosphere. Aerosols before pollution. *Science* **315**: 50–1.
- Andreae MO. 2019. Emission of trace gases and aerosols from biomass burning--an updated assessment. *Atmos Chem Phys* **19**: 8523–46.
- Aragão LEOC, Anderson LO, Fonseca MG, et al. 2018. 21st Century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. *Nat Commun* **9**: 536.
- Aragão LEOC, Malhi Y, Barbier N, et al. 2008. Interactions between rainfall, deforestation and fires during recent years in the Brazilian Amazonia. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **363**: 1779–85.
- Aragão LEOC, Malhi Y, Roman-Cuesta RM, et al. 2007. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophys Res Lett* **34**: L07701.
- Aragão LEOC, Poulter B, Barlow JB, et al. 2014. Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. *Biol Rev* **89**: 913–31.
- Aragão LEOC, Malhi Y, Metcalfe DB, et al. 2009. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences* **6**: 2759–78.
- Araujo RF, Nelson BW, Celes CHS, and Chambers JQ. 2017. Regional distribution of large blowdown patches across Amazonia in 2005 caused by a single convective squall line. *Geophys Res Lett* **44**: 7793–8.
- Artaxo P, Hansson H-C, and Andreae, MO. Tropical and Boreal Forests - Atmosphere interactions. *Submit to Tellus*.
- Baars H, Ansmann A, Althausen D, et al. 2011. Further evidence for significant smoke transport from Africa to Amazonia. *Geophys Res Lett* **38**.
- Baker IT, Prihodko L, Denning AS, et al. 2008. Seasonal drought stress in the Amazon: Reconciling models and observations. *J Geophys Res Biogeosciences* **113**.
- Barbosa PM, Melack JM, Amaral JHF, et al. 2020. Dissolved methane concentrations and fluxes to the atmosphere from a tropical floodplain lake. *Biogeochemistry* **148**: 129–51.
- Barbosa PM, Melack JM, Amaral JHF, et al. 2021. Large Seasonal and Habitat Differences in Methane Ebullition on the Amazon Floodplain. *J Geophys Res Biogeosciences* **126**.
- Barbosa PM, Melack JM, Farjalla VF, et al. 2016. Diffusive methane fluxes from Negro, Solimões and Madeira rivers and fringing lakes in the Amazon basin. *Limnol Oceanogr* **61**: S221--S237.
- Barichivich J, Gloor E, Peylin P, et al. 2018. Recent intensification of Amazon flooding extremes driven by strengthened Walker

- circulation. *Sci Adv* **4**: eaat8785.
- Barros F de V, Bittencourt PRL, Brum M, *et al.* 2019. Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. *New Phytol* **223**: 1253–66.
- Barros N, Cole JJ, Tranvik LJ, *et al.* 2011. Carbon emission from hydroelectric reservoirs linked to reservoir age and latitude. *Nat Geosci* **4**: 593–6.
- Basso LS, Gatti L V, Gloor M, *et al.* 2016. Seasonality and interannual variability of CH<sub>4</sub> fluxes from the eastern Amazon Basin inferred from atmospheric mole fraction profiles. *J Geophys Res Atmos* **121**: 168–84.
- Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, *et al.* 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science* **329**: 834–8.
- Beighley RE and Gummadi V. 2011. Developing channel and floodplain dimensions with limited data: a case study in the Amazon Basin. *Earth Surf Process Landforms* **36**: 1059–71.
- Belger L, Forsberg BR, and Melack JM. 2011. Carbon dioxide and methane emissions from interfluvial wetlands in the upper Negro River basin, Brazil. *Biogeochemistry* **105**: 171–83.
- Bergamaschi P, Frankenberg C, Meirink JF, *et al.* 2009. Inverse modeling of global and regional CH<sub>4</sub> emissions using SCIAMACHY satellite retrievals. *J Geophys Res Atmos* **114**.
- Bessagnet B, Menut L, Curci G, *et al.* 2008. Regional modeling of carbonaceous aerosols over Europe—focus on secondary organic aerosols. *J Atmos Chem* **61**: 175–202.
- Bloom AA, Lee-Taylor J, Madronich S, *et al.* 2010. Global methane emission estimates from ultraviolet irradiation of terrestrial plant foliage. *New Phytol* **187**: 417–25.
- Bracho-Nunez A, Knothe NM, Costa WR, *et al.* 2012. Root anoxia effects on physiology and emissions of volatile organic compounds (VOC) under short-and long-term inundation of trees from Amazonian floodplains. *Springerplus* **1**: 1–16.
- Brando PM, Goetz SJ, Baccini A, *et al.* 2010. Seasonal and interannual variability of climate and vegetation indices across the Amazon. *Proc Natl Acad Sci* **107**: 14685–90.
- Breuer L, Papen H, and Butterbach-Bahl K. 2000. N<sub>2</sub>O emission from tropical forest soils of Australia. *J Geophys Res Atmos* **105**: 26353–67.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, *et al.* 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344–8.
- Brum M, Vadeboncoeur MA, Ivanov V, *et al.* 2019. Hydrological niche segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. *J Ecol* **107**: 318–33.
- Buendía C, Kleidon A, Manzoni S, *et al.* 2018. Evaluating the effect of nutrient redistribution by animals on the phosphorus cycle of lowland Amazonia. *Biogeosciences* **15**: 279–95.
- Buscardo E, Nardoto G, Luizão F, *et al.* 2016. The Biogeochemistry of the Main Forest Vegetation Types in Amazonia. In: Interactions between biosphere, atmosphere and human land use in the Amazon basin. Springer.
- Bush MB. 2017. The resilience of Amazonian forests. *Nature* **541**: 167–8.
- Bustamante MMC, Keller M, and Silva DA. 2009. Sources and sinks of trace gases in Amazonia and the Cerrado. In: In Amazonia and Global Change. Wiley Blackwell.
- Cano-Crespo A, Oliveira PJC, Boit A, *et al.* 2015. Forest edge burning in the Brazilian Amazon promoted by escaping fires from managed pastures. *J Geophys Res Biogeosciences* **120**: 2095–107.
- Cardoso MF, Hurtt GC, Moore B, *et al.* 2003. Projecting future fire activity in Amazonia. *Glob Chang Biol* **9**: 656–69.
- Carmo JB do, Keller M, Dias JD, *et al.* 2006. A source of methane from upland forests in the Brazilian Amazon. *Geophys Res Lett* **33**.
- Carvalho MR, Jaramillo C, la Parra F de, *et al.* 2021. Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests. *Science* **372**: 63–8.
- Castello L, McGrath DG, Hess LL, *et al.* 2013. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conserv Lett* **6**: 217–29.
- Castro AO, Chen J, Zang CS, *et al.* 2020. OCO-2 Solar-Induced Chlorophyll Fluorescence Variability across Ecoregions of the Amazon Basin and the Extreme Drought Effects of El Niño (2015–2016). *Remote Sens* **12**: 1202.
- Chambers JQ, Higuchi N, Schimel JP, *et al.* 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia* **122**: 380–8.
- Chambers JQ, Negron-Juarez RI, Marra DM, *et al.* 2013. The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth central Amazon forest landscape. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**: 3949–54.
- Chen Q, Farmer DK, Rizzo L V, *et al.* 2015. Submicron particle mass concentrations and sources in the Amazonian wet season (AMAZE-08). *Atmos Chem Phys* **15**: 3687–701.
- Chen Q, Farmer DK, Schneider J, *et al.* 2009. Mass spectral characterization of submicron biogenic organic particles in the Amazon Basin. *Geophys Res Lett* **36**.
- Chen Y, Randerson JT, Werf GR Van Der, *et al.* 2010. Nitrogen deposition in tropical forests from savanna and deforestation fires. *Glob Chang Biol* **16**: 2024–38.
- China S, Wang B, Weis J, *et al.* 2016. Rupturing of biological spores as a source of secondary particles in Amazonia. *Environ Sci & Technol* **50**: 12179–86.
- Ciais P, Sabine C, Bala G, *et al.* 2014. Carbon and other biogeochemical cycles. In: Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.
- Cicerone RJ. 1987. Changes in Stratospheric Ozone. *Science* **237**: 35–42.
- Clifton OE, Fiore AM, Massman WJ, *et al.* 2020. Dry deposition of ozone over land: processes, measurement, and modeling. *Rev Geophys* **58**: e2019RG000670.
- Cochrane MA and Laurance WF. 2002. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *J Trop Ecol*: 311–25.
- Cochrane MA and Laurance WF. 2008. Synergisms among fire, land use, and climate change in the Amazon. *Ambio*: 522–7.
- Cochrane MA. 2001. Synergistic interactions between habitat fragmentation and fire in evergreen tropical forests. *Conserv Biol* **15**: 1515–21.
- Coe MT, Costa MH, and Howard EA. 2008. Simulating the surface waters of the Amazon River basin: impacts of new river geomorphic and flow parameterizations. *Hydrol Process An Int J* **22**: 2542–53.
- Conrad R. 2009. The global methane cycle: recent advances in understanding the microbial processes involved. *Environ Microbiol Rep* **1**: 285–92.

- Cooper OR, Parrish DD, Ziemke J, *et al.* 2014. Global distribution and trends of tropospheric ozone: An observation-based review. *Global distribution and trends of tropospheric ozone. Elem Sci Anthr* **2**.
- Cosme LHM, Schiatti J, Costa FRC, and Oliveira RS. 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol* **215**: 113–25.
- da Costa ACL, Galbraith D, Almeida S, *et al.* 2010. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytol* **187**: 579–91.
- Covey KR and Megonigal JP. 2019. Methane production and emissions in trees and forests. *New Phytol* **222**: 35–51.
- Covey KR, Mesquita CPB de, Oberle B, *et al.* 2016. Greenhouse trace gases in deadwood. *Biogeochemistry* **130**: 215–26.
- Cruvinel ÉBF, Bustamante MMC da, Kozovits AR, and Zepp RG. 2011. Soil emissions of NO, N<sub>2</sub>O and CO<sub>2</sub> from croplands in the savanna region of central Brazil. *Agric Ecosyst Environ* **144**: 29–40.
- Cuevas E and Medina E. 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forests. *Oecologia* **76**: 222–35.
- Dal Maso M, Kulmala M, Riipinen I, *et al.* 2005. Formation and growth of fresh atmospheric aerosols: eight years of aerosol size distribution data from SMEAR II, Hyytiälä, Finland. *Boreal Environ Res* **10**: 323.
- Davidson EA and Artaxo P. 2004. Globally significant changes in biological processes of the Amazon Basin: results of the Large-scale Biosphere--Atmosphere Experiment. *Glob Chang Biol* **10**: 519–29.
- Davidson EA and Kanter D. 2014. Inventories and scenarios of nitrous oxide emissions. *Environ Res Lett* **9**: 105012.
- Davidson EA, Bustamante MMC, and Siqueira Pinto A de. 2001. Emissions of Nitrous Oxide and Nitric Oxide from Soils of Native and Exotic Ecosystems of the Amazon and Cerrado Regions of Brazil. *Sci World J* **1**: 312–9.
- Davidson EA, Carvalho CJR de, Figueira AM, *et al.* 2007. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature* **447**: 995–8.
- Davidson EA, Ishida FY, and Nepstad DC. 2004. Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Glob Chang Biol* **10**: 718–30.
- Davidson EA, Nepstad DC, Ishida FY, and Brando PM. 2008. Effects of an experimental drought and recovery on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Glob Chang Biol* **14**: 2582–90.
- Deemer BR, Harrison JA, Li S, *et al.* 2016. Greenhouse gas emissions from reservoir water surfaces: a new global synthesis. *Bioscience* **66**: 949–64.
- Devol AH, Richey JE, and Forsberg BR. 1991. Phosphorus in the Amazon River mainstem: Concentrations, forms, and transport to the ocean. *Phosphorus Cycles Terr Aquat Ecosyst*: 9–23.
- Doughty CE, Metcalfe DB, Girardin CAJ, *et al.* 2015. Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. *Nature* **519**: 78–82.
- Doughty CE, Wolf A, and Malhi Y. 2013. The legacy of the Pleistocene megafauna extinctions on nutrient availability in Amazonia. *Nat Geosci* **6**: 761–4.
- Dutaur L and Verchot L V. 2007. A global inventory of the soil CH<sub>4</sub> sink. *Global Biogeochem Cycles* **21**: 4013.
- Ellis EE, Richey JE, Aufdenkampe AK, *et al.* 2012. Factors controlling water-column respiration in rivers of the central and southwestern Amazon Basin. *Limnol Oceanogr* **57**: 527–40.
- Espírito-Santo FDB, Gloor M, Keller M, *et al.* 2014. Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nat Commun* **5**: 3434.
- Esquivel-Muelbert A, Phillips OL, Brienen RJW, *et al.* 2020. Tree mode of death and mortality risk factors across Amazon forests. *Nat Commun* **11**: 5515.
- Esteban 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.
- Eva HD, Huber O., Achard F., *et al.* 2005. A proposal for defining the geographical boundaries of Amazonia [Synthesis of the results from an Expert Consultation Workshop organized by the European Commission in collaboration with the Amazon Cooperation Treaty Organization-JRC Ispra, 7-8 June 2005].
- Figueiredo V, Enrich-Prast A, and Rütting T. 2019. Evolution of nitrogen cycling in regrowing Amazonian rainforest. *Sci Rep* **9**: 1–8.
- Fiore AM, Jacob DJ, Field BD, *et al.* 2002. Linking ozone pollution and climate change: The case for controlling methane. *Geophys Res Lett* **29**: 25-1-25-4.
- Fleischer K, Rammig A, Kauwe MG De, *et al.* 2019. Amazon forest response to CO<sub>2</sub> fertilization dependent on plant phosphorus acquisition. *Nat Geosci* **12**: 736–41.
- Fonseca LDM, Dalagnol R, Malhi Y, *et al.* 2019. Phenology and seasonal ecosystem productivity in an Amazonian floodplain forest. *Remote Sens* **11**: 1530.
- Fraser A, Palmer PI, Feng L, *et al.* 2014. Estimating regional fluxes of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> using space-borne observations of XCH<sub>4</sub>: XCO<sub>2</sub>. *Atmos Chem Phys* **14**: 12883–95.
- Fu R and Li W. 2004. The influence of the land surface on the transition from dry to wet season in Amazonia. *Theor Appl Climatol* **78**: 97–110.
- Galford GL, Melillo JM, Kicklighter DW, *et al.* 2010. Greenhouse gas emissions from alternative futures of deforestation and agricultural management in the southern Amazon. *Proc Natl Acad Sci* **107**: 19649–54.
- Garcia MN, Ferreira MJ, Ivanov V, *et al.* 2021. Importance of hydraulic strategy trade-offs in structuring response of canopy trees to extreme drought in central Amazon. *Oecologia*: 1–12.
- Gatti L V., Gloor M, Miller JB, *et al.* 2014. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. *Nature* **506**: 76–80.
- Girardin CAJ, Malhi Y, Doughty CE, *et al.* 2016. Seasonal trends of Amazonian rainforest phenology, net primary productivity, and carbon allocation. *Global Biogeochem Cycles* **30**: 700–15.
- Gouveia NA, Gherardi DFMM, and Aragão LEOC. 2019. The role of the Amazon river plume on the intensification of the hydrological cycle. *Geophys Res Lett* **46**: 12221–9.
- Graham B, Guyon P, Taylor PE, *et al.* 2003. Organic compounds present in the natural Amazonian aerosol: Characterization by gas chromatography--mass spectrometry. *J Geophys Res Atmos* **108**.



- Guan K, Pan M, Li H, *et al.* 2015. Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. *Nat Geosci* **8**: 284–9.
- Guilhen J, Bitar A Al, Sauvage S, *et al.* 2020. Denitrification and associated nitrous oxide and carbon dioxide emissions from the Amazonian wetlands. *Biogeosciences* **17**: 4297–311.
- Gut A, Dijk SM Van, Scheibe M, *et al.* 2002a. NO emission from an Amazonian rain forest soil: Continuous measurements of NO flux and soil concentration. *J Geophys Res Atmos* **107**: LBA24.
- Gut A, Scheibe M, Rottenberger S, *et al.* 2002b. Exchange fluxes of NO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> at soil and leaf surfaces in an Amazonian rain forest. *J Geophys Res Atmos* **107**: 8060.
- Haffer J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* **165**: 131–7.
- Hamilton SK, Sippel SJ, and Melack JM. 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry* **30**: 115–41.
- Hamilton SK, Sippel SJ, and Melack JM. 2002. Comparison of inundation patterns among major South American floodplains. *J Geophys Res Atmos* **107**: LBA--5.
- Hasler N and Avissar R. 2007. What controls evapotranspiration in the Amazon basin? *J Hydrometeorol* **8**: 380–95.
- Hess LL, Melack JM, Affonso AG, *et al.* 2015. Wetlands of the lowland Amazon basin: Extent, vegetative cover, and dual-season inundated area as mapped with JERS-1 synthetic aperture radar. *Wetlands* **35**: 745–56.
- Hess LL, Melack JM, Novo EMLM, *et al.* 2003. Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the central Amazon basin. *Remote Sens Environ* **87**: 404–28.
- Hu X-M, Fuentes JD, and Zhang F. 2010. Downward transport and modification of tropospheric ozone through moist convection. *J Atmos Chem* **65**: 13–35.
- Huete AR, Didan K, Shimabukuro YE, *et al.* 2006. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophys Res Lett* **33**: 6405.
- Hubau W, Lewis SL, Phillips OL, *et al.* 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nat* **579**: 80–7.
- Huffman J, Sinha B, and Garland R. 2012. Zotino Tall Tower Observatory (ZOTTO) View project Seasonal variation in Primary Marine Aerosol source due to Physical and Bio/Chemical processes View project Atmospheric Chemistry and Physics Size distributions and temporal variations of biological aer. *Atmos Chem Phys* **12**: 11997–2019.
- Ivanov VY, Hutyrá LR, Wofsy SC, *et al.* 2012. Root niche separation can explain avoidance of seasonal drought stress and vulnerability of overstory trees to extended drought in a mature Amazonian forest. *Water Resour Res* **48**: 12507.
- Jankowski K, Neill C, Davidson EA, *et al.* 2018. Deep soils modify environmental consequences of increased nitrogen fertilizer use in intensifying Amazon agriculture. *Sci Rep* **8**: 1–11.
- Janssen T, Velde Y van der, Hofhansl F, *et al.* 2021. Drought effects on leaf fall, leaf flushing and stem growth in Neotropical forest; reconciling remote sensing data and field observations. *Biogeosciences Discuss*: 1–41.
- Jati SR and others. 2013. Emissao de CO<sub>2</sub> e CH<sub>4</sub> nas savanas úmidas de Roraima.
- Johnson CM, Vieira ICG, Zarin DJ, *et al.* 2001. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forests in eastern Amazônia. *For Ecol Manage* **147**: 245–52.
- Johnson MO, Galbraith D, Gloor M, *et al.* 2016. Variation in stem mortality rates determines patterns of above-ground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models. *Glob Chang Biol* **22**: 3996–4013.
- Johnson MS, Lehmann J, Riha SJ, *et al.* 2008. CO<sub>2</sub> efflux from Amazonian headwater streams represents a significant fate for deep soil respiration. *Geophys Res Lett* **35**.
- Jones MO, Kimball JS, and Nemani RR. 2014. Asynchronous Amazon forest canopy phenology indicates adaptation to both water and light availability. *Environ Res Lett* **9**: 124021.
- Junk WJ, Piedade MTF, Schöngart J, *et al.* 2011. A classification of major naturally-occurring Amazonian lowland wetlands. *Wetlands* **31**: 623–40.
- Keller M, Alencar A, Asner GP, *et al.* 2004. Ecological research in the large-scale biosphere-atmosphere experiment in Amazonia: early results. *Ecol Appl* **14**: 3–16.
- Kemenes A, Forsberg BR, and Melack JM. 2007. Methane release below a tropical hydroelectric dam. *Geophys Res Lett* **34**.
- Kemenes A, Forsberg BR, and Melack JM. 2011. CO<sub>2</sub> emissions from a tropical hydroelectric reservoir (Balbina, Brazil). *J Geophys Res Biogeosciences* **116**.
- Kemenes A, Forsberg BR, and Melack JM. 2016. Downstream emissions of CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> from hydroelectric reservoirs (Tucuruí, Samuel, and Curuá-Una) in the Amazon basin. *Inl Waters* **6**: 295–302.
- Kesselmeier J and Staudt M. 1999. Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *J Atmos Chem* **33**: 23–88.
- Kesselmeier J, Ciccioli P, Kuhn U, *et al.* 2002. Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochem Cycles* **16**: 71–3.
- Lähteenoja O, Flores B, and Nelson B. 2013. Tropical peat accumulation in Central Amazonia. *Wetlands* **33**: 495–503.
- Lähteenoja O, Reátegui YR, Räsänen M, *et al.* 2012. The large Amazonian peatland carbon sink in the subsiding Pastaza-Marañón foreland basin, Peru. *Glob Chang Biol* **18**: 164–78.
- Laohawornkitkul J, Taylor JE, Paul ND, and Hewitt CN. 2009. Biogenic volatile organic compounds in the Earth system. *New Phytol* **183**: 27–51.
- Lee J-E, Oliveira RS, Dawson TE, and Fung I. 2005. Root functioning modifies seasonal climate. *Proc Natl Acad Sci* **102**: 17576–81.
- Lenhart K, Weber B, Elbert W, *et al.* 2015. Nitrous oxide and methane emissions from cryptogamic covers. *Glob Chang Biol* **21**: 3889–900.
- Lent J van, Hergoualch K, and Verchot L V. 2015. Reviews and syntheses: Soil N<sub>2</sub>O and NO emissions from land use and land-use change in the tropics and subtropics: a meta-analysis. *Biogeosciences* **12**: 7299–313.
- Less DFS, Cunha AC, Sawakuchi HO, *et al.* 2018. The role of hydrodynamic and biogeochemistry on CO<sub>2</sub> flux and pCO<sub>2</sub> at the Amazon River mouth. *Biogeosciences Discuss*: 1–26.
- Levine NM, Zhang K, Longo M, *et al.* 2016. Ecosystem heterogeneity determines the ecological resilience of the Amazon to climate change. *Proc Natl Acad Sci* **113**: 793–7.
- Lim YB, Tan Y, Perri MJ, *et al.* 2010. Aqueous chemistry and its role

- in secondary organic aerosol (SOA) formation. *Atmos Chem Phys* **10**: 10521–39.
- Liu Y, Seco R, Kim S, et al. 2018. Isoprene photo-oxidation products quantify the effect of pollution on hydroxyl radicals over Amazonia. *Sci Adv* **4**: eaar2547
- Liu Y, Brito J, Dorris MR, et al. 2016. Isoprene photochemistry over the Amazon rainforest. *Proc Natl Acad Sci* **113**: 6125–30.
- Longo M, Knox RG, Levine NM, et al. 2018. Ecosystem heterogeneity and diversity mitigate Amazon forest resilience to frequent extreme droughts. *New Phytol* **219**: 914–31.
- Lopes AP, Nelson BW, Wu J, et al. 2016. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sens Environ* **182**: 90–8.
- Lu X, Zhang L, and Shen L. 2019. Meteorology and climate influences on tropospheric ozone: a review of natural sources, chemistry, and transport patterns. *Curr Pollut Reports* **5**: 238–60.
- Macedo MN, Coe MT, DeFries R, et al. 2013. Land-use-driven stream warming in southeastern Amazonia. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* **368**: 20120153.
- Machacova K, Borak L, Agyei T, et al. 2021. Trees as net sinks for methane (CH<sub>4</sub>) and nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) in the lowland tropical rain forest on volcanic Réunion Island. *New Phytol* **229**: 1983–94.
- Mahowald NM, Artaxo P, Baker AR, et al. 2005. Impacts of biomass burning emissions and land use change on Amazonian atmospheric phosphorus cycling and deposition. *Global Biogeochem Cycles* **19**.
- Malhi Y, Aragao LEOC, Metcalfe DB, et al. 2009a. Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. *Glob Chang Biol* **15**: 1255–74.
- Malhi Y, Saatchi S, Girardin C, and Aragão LEOC. 2009b. The production, storage, and flow of carbon in Amazonian forests. In: Amazonia and Global Change. Wiley Blackwell.
- Malhi Y, Baker TR, Phillips OL, et al. 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Glob Chang Biol* **10**: 563–91.
- Malhi Y, Doughty CE, Goldsmith GR, et al. 2015. The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. *Glob Chang Biol* **21**: 2283–95.
- Malhi Y, Girardin CAJ, Goldsmith GR, et al. 2017. The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: a whole carbon budget perspective. *New Phytol* **214**: 1019–32.
- Markewitz D, Davidson E, Moutinho P, and Nepstad D. 2004. Nutrient loss and redistribution after forest clearing on a highly weathered soil in Amazonia. *Ecol Appl* **14**: 177–99.
- Martin ST, Andreae MO, Artaxo P, et al. 2010. Sources and properties of Amazonian aerosol particles. *Rev Geophys* **48**.
- Martinelli LA, Pinto A de S, Nardoto GB, et al. 2012. Nitrogen mass balance in the Brazilian Amazon: an update. *Brazilian J Biol* **72**: 683–90.
- Martinson GO, Werner FA, Scherber C, et al. 2010. Methane emissions from tank bromeliads in neotropical forests. *Nat Geosci* **3**: 766–9.
- Martius C, Waßmann R, Thein U, et al. 1993. Methane emission from wood-feeding termites in Amazonia. *Chemosphere* **26**: 623–32.
- Maslin M, Malhi Y, Phillips O, and Cowling S. 2005. New views on an old forest: Assessing the longevity, resilience and future of the Amazon rainforest. *Trans Inst Br Geogr* **30**: 477–99.
- Matson PA and Vitousek PM. 1990. Ecosystem approach to a global nitrous oxide budget. *Bioscience* **40**: 667–72.
- Mayle FE, Beerling DJ, Gosling WD, and Bush MB. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. In: Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. Royal Society.
- Mayorga E, Aufdenkampe AK, Masiello CA, et al. 2005. Young organic matter as a source of carbon dioxide outgassing from Amazonian rivers. *Nature* **436**: 538–41.
- Melack JM and Hess LL. 2010. Remote Sensing of the Distribution and Extent of Wetlands in the Amazon Basin. In: Junk W., Piedade M., Wittmann F., Schöngart J., Parolin P. (eds) *Amazonian Floodplain Forests. Ecological Studies* (Analysis and Synthesis), vol **210**. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6\\_3](https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_3).
- Melack JM and Engle DL. 2009. An organic carbon budget for an Amazon floodplain lake. *Int Vereinigung für Theor und Angew Limnol Verhandlungen* **30**: 1179–82.
- Melack JM, Hess LL, Gastil M, et al. 2004. Regionalization of methane emissions in the Amazon Basin with microwave remote sensing. *Glob Chang Biol* **10**: 530–44.
- Melack JM, Novo E, Forsberg BR, et al. 2009. Floodplain ecosystem processes. *Amaz Glob Chang* **186**: 525–41.
- Melack JM. 2016. Aquatic ecosystems. In: Nagy L, Forsberg B, Artaxo P (Eds). Interactions between biosphere, atmosphere and human land use in the Amazon Basin. *Ecological Studies* **227**. Springer.
- Melillo JM, Steudler PA, Feigl BJ, et al. 2001. Nitrous oxide emissions from forests and pastures of various ages in the Brazilian Amazon. *J Geophys Res Atmos* **106**: 34179–88.
- Metcalfe DB, Meir P, Aragão LEOC, et al. 2008. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest. *Plant Soil* **311**: 189–99.
- Meurer KHE, Franko U, Stange CF, et al. 2016. Direct nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) fluxes from soils under different land use in Brazil—a critical review. *Environ Res Lett* **11**: 23001.
- Miller JB, Gatti L V, d'Amelio MTS, et al. 2007. Airborne measurements indicate large methane emissions from the eastern Amazon basin. *Geophys Res Lett* **34**.
- Moran-Zuloaga D, Ditas F, Walter D, et al. 2018. Long-term study on coarse mode aerosols in the Amazon rain forest with the frequent intrusion of Saharan dust plumes. *Atmos Chem Phys* **18**: 10055–88.
- Morton DC, Nagol J, Carabajal CC, et al. 2014. Amazon forests maintain consistent canopy structure and greenness during the dry season. *Nature* **506**: 221–4.
- Nardoto GB, Quesada CA, Patiño S, et al. 2014. Basin-wide variations in Amazon forest nitrogen-cycling characteristics as inferred from plant and soil 15 N: 14 N measurements. *Plant Ecol Divers* **7**: 173–87.
- Nelson BW, Kapos V, Adams JB, et al. 1994. Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon. *Ecology* **75**: 853–8.
- Nepstad D, Lefebvre P, Silva U da, et al. 2004. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: A basin-wide analysis. *Glob Chang Biol* **10**: 704–17.

- Nepstad DC, Carvalho CR De, Davidson EA, *et al.* 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* **372**: 666–9.
- Nölscher AC, Yáñez-Serrano AM, Wolff S, *et al.* 2016. Unexpected seasonality in quantity and composition of Amazon rainforest air reactivity. *Nat Commun* **7**: 1–12.
- Oliveira Marques JD, Luizão FJ, Teixeira WG, *et al.* 2017. Soil Carbon Stocks under Amazonian Forest: Distribution in the Soil Fractions and Vulnerability to Emission. *Open J For* **07**: 121–42.
- Oliveira RS, Costa FRC, Baalen E van, *et al.* 2019. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytol* **221**: 1457–65.
- Oliveira RS, Dawson TE, Burgess SSO, and Nepstad DC. 2005. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* **145**: 354–63.
- Osborne CP. 2008. Atmosphere, ecology and evolution: What drove the Miocene expansion of C4 grasslands? *J Ecol* **96**: 35–45.
- Pacheco FS, Ometto J, Gomes L, *et al.* Nutrient balance and use efficiency in agricultural lands in the Vermelho River watershed, Upper Pantanal, Brazil. *J Geophys Res Biogeosciences*: e2020JG005673.
- Pacifico F, Folberth GA, Sitch S, *et al.* 2015. Biomass burning related ozone damage on vegetation over the Amazon forest: a model sensitivity study. *Atmos Chem Phys* **15**: 2791–804.
- Paiva RCD, Buarque DC, Collischonn W, *et al.* 2013. Large-scale hydrologic and hydrodynamic modeling of the Amazon River basin. *Water Resour Res* **49**: 1226–43.
- Pangala SR, Enrich-Prast A, Basso LS, *et al.* 2017. Large emissions from floodplain trees close the Amazon methane budget. *Nature* **552**: 230–4.
- Parrens M, Bitar A Al, Frappart F, *et al.* 2019. High resolution mapping of inundation area in the Amazon basin from a combination of L-band passive microwave, optical and radar datasets. *Int J Appl Earth Obs Geoinf* **81**: 58–71.
- Peñuelas J and Staudt M. 2010. BVOCs and global change. *Trends Plant Sci* **15**: 133–44.
- Pfannerstill EY, Nölscher AC, Yáñez-Serrano AM, *et al.* 2018. Total OH reactivity changes over the Amazon rainforest during an El Niño event. *Front For Glob Chang* **1**: 12.
- Phillips OL, Aragão LEOCOC, Lewis SL, *et al.* 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* **323**: 1344–7.
- Phillips OL, Heijden G Van Der, Lewis SL, *et al.* 2010. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytol* **187**: 631–46.
- Pöhlker C, Walter D, Paulsen H, *et al.* 2019. Land cover and its transformation in the backward trajectory footprint region of the Amazon Tall Tower Observatory. *Atmos Chem Phys* **19**: 8425–70.
- Pöhlker C, Wiedemann KT, Sinha B, *et al.* 2012. Biogenic potassium salt particles as seeds for secondary organic aerosol in the Amazon. *Science* **337**: 1075–8.
- Pöhlker ML, Ditas F, Saturno J, *et al.* 2018. Long-term observations of cloud condensation nuclei over the Amazon rain forest-Part 2: Variability and characteristics of biomass burning, long-range transport, and pristine rain forest aerosols. *Atmos Chem Phys* **18**: 10289–331.
- Pöhlker ML, Pöhlker C, Klimach T, *et al.* 2016. Long-term observations of atmospheric aerosol, cloud condensation nuclei concentration and hygroscopicity in the Amazon rain forest-Part 1: Size-resolved characterization and new model parameterizations for CCN prediction. *Atmos Chem Phys Discuss*.
- Pöschl U, Martin ST, Sinha B, *et al.* 2010. Rainforest aerosols as biogenic nuclei of clouds and precipitation in the Amazon. *Science* **329**: 1513–6.
- Poulter B, Aragão L, Heyder U, *et al.* 2010. Net biome production of the Amazon Basin in the 21st century. *Glob Chang Biol* **16**: 2062–75.
- Prenni AJ, Petters MD, Kreidenweis SM, *et al.* 2009. Relative roles of biogenic emissions and Saharan dust as ice nuclei in the Amazon basin. *Nat Geosci* **2**: 402–5.
- Prigent C, Jimenez C, and Bousquet P. 2020. Satellite-Derived Global Surface Water Extent and Dynamics Over the Last 25 Years (GIEMS-2). *J Geophys Res Atmos* **125**: e2019JD030711.
- Qie L, Lewis SL, Sullivan MJP, *et al.* 2017. Long-term carbon sink in Borneo's forests halted by drought and vulnerable to edge effects. *Nat Commun* **8**: 1–11.
- Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, *et al.* 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* **7**: 1515–41.
- Quesada CA, Paz C, Oblitas Mendoza E, *et al.* 2020. Variations in soil chemical and physical properties explain basin-wide Amazon forest soil carbon concentrations. *Soil* **6**: 53–88.
- Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, *et al.* 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* **9**: 2203–46.
- Raich JW. 2017. Temporal variability of soil respiration in experimental tree plantations in lowland Costa Rica. *Forests* **8**: 40.
- Rasera M de FFL, Ballester MVR, Krusche A V, *et al.* 2008. Estimating the Surface Area of Small Rivers in the Southwestern Amazon and Their Role in CO2 Outgassing. *Earth Interact* **12**: 1–16.
- Ratana P, Huete A, and Didan K. 2006. MODIS EVIbased Variability in Amazon Phenology across the Rainforest-Cerrado Ecotone. In: 2006 IEEE International Symposium on Geoscience and Remote Sensing: 1942–1944.
- Ratana P, Huete AR, Restrepo-Coupe N, and Shimabukuro YE. 2012. MODIS EVI Landscape Phenology across Amazon Rainforest-Cerrado Ecotone. In: AGU Fall Meeting Abstracts.
- Ray D, Nepstad D, and Moutinho P. 2005. Micrometeorological and canopy controls of fire susceptibility in a forested Amazon landscape. *Ecol Appl* **15**: 1664–78.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, *et al.* 2004. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: a census of 40 000 leaves of 23 tree species. *Ecol Monogr* **74**: 3–23.
- Reis CRG, Pacheco FS, Reed SC, *et al.* 2020. Biological nitrogen fixation across major biomes in Latin America: Patterns and global change effects. *Sci Total Environ* **746**: 140998.
- Remington S, Krusche A, and Richey J. 2011. Effects of DOM photochemistry on bacterial metabolism and CO2 evasion during falling water in a humic and a whitewater river in the Brazilian Amazon. *Biogeochemistry* **105**: 185–200.
- Resende AF, Piedade MTF, Feitosa YO, *et al.* 2020. Flood-pulse disturbances as a threat for long-living Amazonian trees. *New Phytol* **227**: 1790–803.
- Restrepo-Coupe N, Levine NM, Christoffersen BO, *et al.* 2017. Do

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

- of termite CH<sub>4</sub> emissions on the ecosystem scale: A case study in the Amazon rainforest. *Biogeosciences* **18**: 2609–25.
- van der Molen MK, Dolman AJ, Ciais P, et al. 2011. Drought and ecosystem carbon cycling. *Agric For Meteorol* **151**: 765–73.
- Verchot L V., Davidson EA, Cattáneo JH, and Ackerman IL. 2000. Land-use change and biogeochemical controls of methane fluxes in soils of eastern Amazonia. *Ecosystems* **3**: 41–56.
- Vitousek PM, Sanford RL, Vitousek PM, and Sanford Jr RL. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu Rev Ecol Syst* **17**: 137–67.
- Wagner FH, Hérault B, Rossi V, et al. 2017. Climate drivers of the Amazon forest greening. *PLoS One* **12**: e0180932.
- Wang J, Krejci R, Giangrande S, et al. 2016. Amazon boundary layer aerosol concentration sustained by vertical transport during rainfall. *Nature* **539**: 416–9.
- Wang J, Yang D, Detto M, et al. 2020. Multi-scale integration of satellite remote sensing improves characterization of dry-season green-up in an Amazon tropical evergreen forest. *Remote Sens Environ* **246**: 111865.
- Wang X, Edwards RL, Auler AS, et al. 2017. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature* **541**: 204–7.
- Ward ND, Bianchi TS, Sawakuchi HO, et al. 2016. The reactivity of plant-derived organic matter and the potential importance of priming effects along the lower Amazon River. *J Geophys Res Biogeosciences* **121**: 1522–39.
- Ward ND, Keil RG, Medeiros PM, et al. 2013. Degradation of terrestrially derived macromolecules in the Amazon River. *Nat Geosci* **6**: 530–3.
- Werf GR van der, Randerson JT, Giglio L, et al. 2010. Global fire emissions and the contribution of deforestation, savanna, forest, agricultural, and peat fires (1997–2009). *Atmos Chem Phys* **10**: 11707–35.
- West JJ, Fiore AM, Horowitz LW, and Mauzerall DL. 2006. Global health benefits of mitigating ozone pollution with methane emission controls. *Proc Natl Acad Sci* **103**: 3988–93.
- Williams J, Keßel SU, Nölscher AC, et al. 2016. Opposite OH reactivity and ozone cycles in the Amazon rainforest and megacity Beijing: Subversion of biospheric oxidant control by anthropogenic emissions. *Atmos Environ* **125**: 112–8.
- Williamson GB, Laurance WF, Oliveira AA, et al. 2000. Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conserv Biol* **14**: 1538–42.
- Wilson C, Gloor M, Gatti L V, et al. 2016. Contribution of regional sources to atmospheric methane over the Amazon Basin in 2010 and 2011. *Global Biogeochem Cycles* **30**: 400–20.
- Wright JS, Fu R, Worden JR, et al. 2017. Rainforest-initiated wet season onset over the southern Amazon. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 8481–6.
- Wu J, Albert LP, Lopes AP, et al. 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science* **351**: 972–6.
- Wu J, Serbin SP, Ely KS, et al. 2020. The response of stomatal conductance to seasonal drought in tropical forests. *Glob Chang Biol* **26**: 823–39.
- Yáñez-Serrano AM, Bourtsoukidis E, Alves EG, et al. 2020. Amazonian biogenic volatile organic compounds under global change. *Glob Chang Biol* **26**: 4722–51.
- Yáñez-Serrano AM, Nölscher AC, Bourtsoukidis E, et al. 2018. Monoterpene chemical speciation in a tropical rainforest: variation with season, height, and time of day at the Amazon Tall Tower Observatory (ATTO). *Atmos Chem Phys* **18**: 3403–18.
- Yáñez-Serrano AM, Nölscher AC, Williams J, et al. 2015. Diel and seasonal changes of biogenic volatile organic compounds within and above an Amazonian rainforest. *Atmos Chem Phys* **15**: 3359–78.
- Young PJ, Archibald AT, Bowman KW, et al. 2013. Pre-industrial to end 21st century projections of tropospheric ozone from the Atmospheric Chemistry and Climate Model Intercomparison Project (ACCMIP). *Atmos Chem Phys* **13**: 2063–90.
- Yu T and Zhuang Q. 2019. Quantifying global N<sub>2</sub>O emissions from natural ecosystem soils using trait-based biogeochemistry models. *Biogeosciences* **16**: 207–22.
- Zeikus JG and Ward JC. 1974. Methane formation in living trees: a microbial origin. *Science* **184**: 1181–3.
- Zemp DC, Schleussner C-F, Barbosa H, and Rammig A. 2017. Deforestation effects on Amazon forest resilience. *Geophys Res Lett* **44**: 6182–90.
- Zeng N, Yoon J-H, Vintzileos A, et al. 2008. Dynamical prediction of terrestrial ecosystems and the global carbon cycle: A 25-year hindcast experiment. *Global Biogeochem Cycles* **22**.

## **Capítulo transversal**

### **El presupuesto de carbono de la Amazonía**



Rio Parima na Terra Indígena Yanomami (Foto: Bruno Kelly/Amazônia Real)

## ÍNDICE

<b>CT1.1. CAPTURA Y EMISIONES DE CO<sub>2</sub></b> .....	<b>CT1.3</b>
<b>CT1.2. EMISIONES DE METANO</b> .....	<b>CT1.8</b>
<b>CC1.3. REFERENCIAS</b> .....	<b>CT1.8</b>

## Capítulo transversal: El presupuesto de carbono de la Amazonía

*Luciana V. Gatti<sup>a,b</sup>, John Melack<sup>ac</sup>, Luana S. Basso<sup>a</sup>, Natalia Restrepo-Coupe<sup>d</sup>, Ana Paula Aguiar<sup>a</sup>, Sunitha Pangala<sup>e</sup>, Scott R. Saleska<sup>d</sup>, Luiz Aragão<sup>a</sup>, Oliver L. Phillips<sup>f</sup>, Dolors Armenteras<sup>g</sup>*

### Resumen

El objetivo principal de este capítulo transversal es resumir el estado de la Amazonía como fuente o sumidero de carbono (C). Los procesos y estudios involucrados se detallan en otros capítulos del SPA. El principal desafío de determinar el estado de la Amazonía como fuente o sumidero neto de C a escala continental es que muchos procesos complejos contribuyen a los flujos de C. A diferencia de otras regiones, las emisiones de la quema de combustibles fósiles son contribuyentes menores a los flujos amazónicos. En cambio, los principales sumideros y fuentes de C a la atmósfera están asociados con la acumulación o pérdida neta de biomasa, con pérdidas que incluyen deforestación, quema de biomasa y mortalidad de árboles seguida de descomposición. La biomasa se acumula en áreas donde el crecimiento de los árboles supera las pérdidas. La Amazonía incluye no solo bosques intactos, sino también bosques degradados y explotados, bosques naturales no forestales, áreas agrícolas y urbanas, y sistemas acuáticos que incluyen humedales que contribuyen al ciclo regional del carbono.

Dos métodos son utilizados para estimar el balance de carbono tierra-atmósfera a amplias escalas espaciales. Las estimaciones ascendentes utilizan mediciones de campo de la acumulación y pérdida de biomasa (a través de la mortalidad) en las parcelas, y las escalan en función de la teledetección y el modelado para caracterizar regiones amplias de tipo de vegetación similar. Los enfoques descendentes utilizan mediciones de las concentraciones de CO<sub>2</sub> tomadas por satélites y aeronaves junto con modelos de transporte atmosférico para estimar los flujos netos tierra-atmósfera. Estos flujos representan todos los procesos, incluyendo la deforestación, la degradación, la mortalidad forestal, los desequilibrios entre la respiración y la fotosíntesis durante el estrés de la estación seca, la quema de biomasa, las actividades agrícolas, las emisiones de combustibles fósiles, la regeneración de bosques secundarios y el crecimiento de bosques intactos (primarios). Si bien las mediciones de diagramas de bosque han existido durante varias décadas, solo en la última década más o menos han estado disponibles las mediciones del cambio de biomasa de satélites, aeronaves o sensores aéreos. Así, las estimaciones del balance neto de C a escala de toda la Amazonía solo se han producido en la última década, y existen altos niveles de incertidumbre asociados a la integración de diferentes enfoques, procesos y regiones.

Los resultados de los estudios descendentes y ascendentes para el período 2010 a 2019 indican que la región amazónica en su conjunto, incluyendo todos los procesos de captura y pérdida descritos anteriormente, es una fuente de carbono del orden de  $0,30 \pm 0,20$  Pg C  $y^{-1}$  y  $0,23 \pm 0,20$  Pg C  $y^{-1}$ , respectivamente. Es importante reconocer y comprender las suposiciones detrás de estos dos enfoques, y se necesita más investigación para comprender y reducir las diferencias entre ellos.

---

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

<sup>b</sup> Nuclear and Energy Research Institute, IPEN-CNEN/SP, Av. Prof. Lineu Prestes, 2242, Butantã, São Paulo SP 05508-000, Brazil

<sup>c</sup> Bren School of Environmental Science and Management, University of California, Santa Barbara CA 93117, USA

<sup>d</sup> Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson AZ 85721, USA

<sup>e</sup> Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Library Avenue, Bailrigg, Lancaster LA1 4YQ, UK

<sup>f</sup> School of Geography, University of Leeds, Leeds, United Kingdom

<sup>g</sup> Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas ECOLMOD, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Cra 45 #2685, Bogotá, Colombia



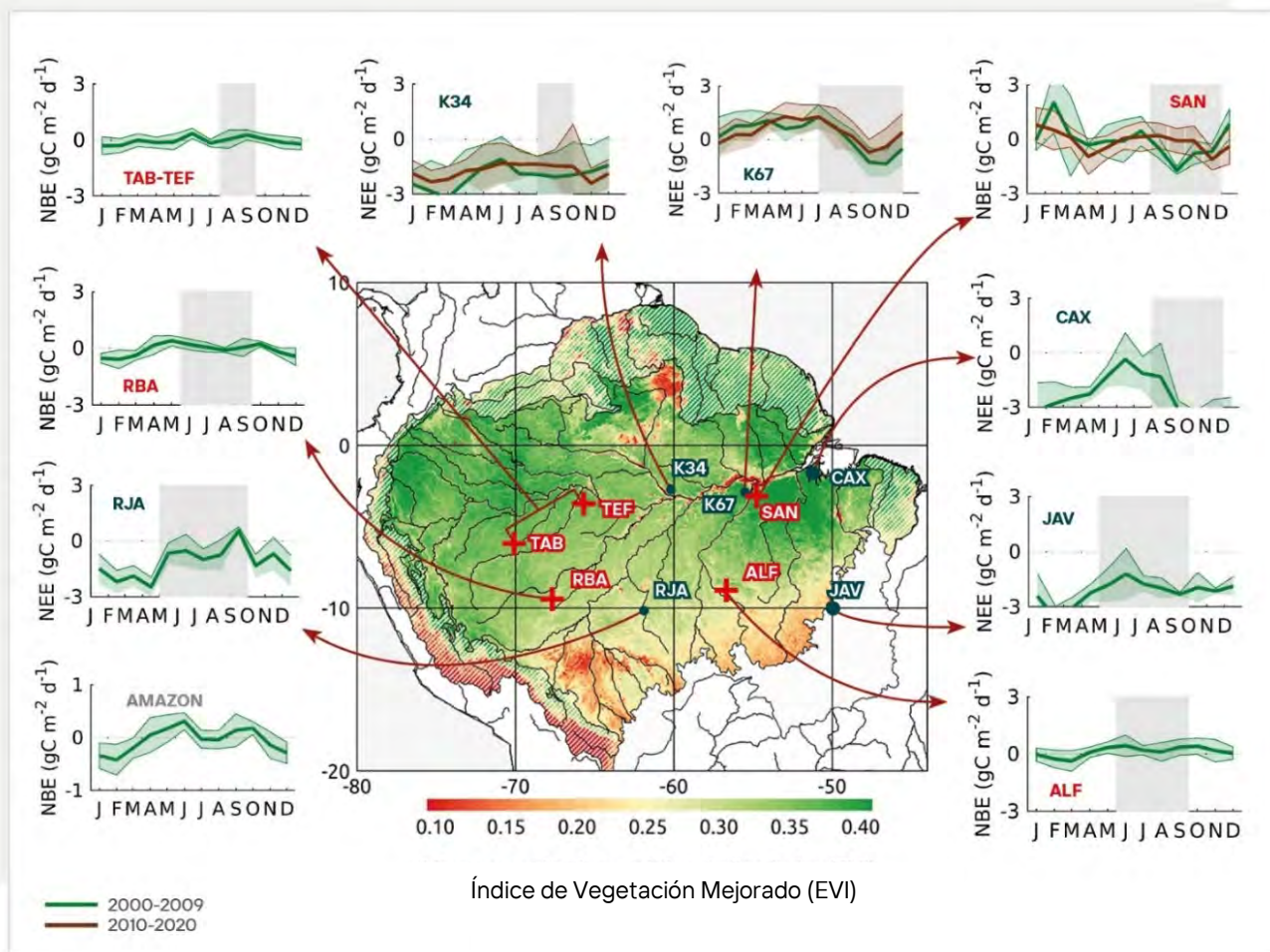
### CT1.1. Captura y emisiones de CO<sub>2</sub>

Durante los últimos 40 a 50 años, la Amazonía ha experimentado fuertes impactos humanos por la deforestación y el cambio de uso del suelo. Según el Proyecto Brasileño de Mapeo Anual de Uso y Cobertura del Suelo (Mapbiomas Amazonia 2020), un total acumulado de 17% fue deforestado en 2019, de los cuales la agricultura representa el 14% (89% pastos y 11% cultivos) (MapBiomas Amazonia 2020). Los inventarios de redes de parcelas forestales a largo plazo (p. ej., RAINFOR), muchos de los cuales comenzaron en la década de 1980, brindan datos sobre la dinámica del carbono para bosques intactos y maduros en casi 300 sitios. Estas parcelas individuales, escaladas al área boscosa total, indican que los bosques intactos son un sumidero neto de carbono, aunque la tasa de captura de carbono ha disminuido en las últimas tres décadas, principalmente debido al aumento de la mortalidad (Brienen *et al.* 2015; Phillips y Brienen, 2017; Hubau *et al.* 2020) (ver el Capítulo 6). El sumidero o la captura de carbono (es decir, la eliminación de carbono de la atmósfera, notificada aquí con un signo negativo) estimado para bosques maduros de tierras altas, escalado a un área de  $7,25 \times 10^6 \text{ km}^2$ , da como resultado una estimación de la captura neta media de carbono en bosques intactos para la década de 1990 de  $-0,59 \pm 0,18 \text{ Pg C y}^{-1}$ . En la primera década de 2000, la captura de carbono disminuyó a  $-0,41 \pm 0,20 \text{ Pg C y}^{-1}$ , y en la década de 2010 fue de  $-0,22 \pm 0,30 \text{ Pg C y}^{-1}$  (ver la Tabla CC1; tener en cuenta que todos los estudios se escalaron a la misma zona). Las incertidumbres informadas son las que se reportan en las publicaciones y están basadas en la variabilidad entre los estudios. Según estos estudios, el sumidero de carbono se ha debilitado alrededor de 60% en el transcurso de las últimas tres décadas; sin embargo, esta disminución no se distribuyó uniformemente en la cuenca Amazónica (Phillips y Brienen 2017). La deforestación y la degradación históricas afectan la estación seca, produciendo una estación seca más seca, más cálida y más larga; esto está asociado con las tendencias climáticas que hacen que los bosques sean más susceptibles a los incendios y una mayor mortalidad de los árboles, lo que afecta los sumideros de carbono, incluso en los bosques adyacentes que no se ven afectados directamente por los incendios. Estos flujos también varían geográficamente (Gatti *et al.* 2021).

En la última década, estudios ascendentes complementarios se han enfocado en estimar las emisiones y la captura de carbono de diferentes cambios en el uso y la cobertura del suelo (LUCC) (Aguiar *et al.* 2016; Assis *et al.* 2020; Aragão *et al.* 2018; Silva Junior *et al.* 2020; Crippa *et al.* 2019; Smith *et al.* 2020). Estos estudios combinaron conocimientos derivados del trabajo de campo y la teledetección en modelos. El modelo INPE-EM (Aguiar *et al.* 2016; Assis *et al.* 2020) consideró todos los componentes de LUCC, y los resultados son similares a los de los estudios de componentes específicos (Assis *et al.* 2020; Baccini *et al.* 2017), que indican emisiones netas positivas relacionadas con los procesos LUCC de alrededor de  $0,37$  a  $0,48 \text{ Pg C y}^{-1}$ . Sin embargo, existen muchas incertidumbres en tales medidas, relacionadas con la estimación de las emisiones reales de C durante la quema de biomasa, los procesos de pérdida y la captura posterior a la perturbación. Todos los estudios en la Tabla CC1 y CC2 están escalados al área de la Amazonía *sensu latissimo*, es decir, toda la ecorregión del Bosque Amazónica sin el Planalto (cerrado) (como se muestra en la Figura CC.2b) (Eva *et al.* 2005). Los estudios realizados en la Amazonía brasileña se escalaron a la Amazonía *sensu latissimo* sin el Planalto brasileño, en función de la proporción de área deforestada según los análisis de MapBioma para ambas regiones.

Basado en torres de flujo de Foucault (Restrepo-Coupe *et al.* 2013; Saleska *et al.* 2013) y perfiles verticales de aeronaves (Gatti *et al.* 2021), la Figura CC.1 ilustra las diferencias regionales en el flujo de carbono relacionadas con el cambio de uso de la tierra y la presencia de bosques intactos. En general, se absorbe más carbono en la Amazonía occidental que en la oriental (Malhi *et al.* 2015; Gatti *et al.* 2021) (ver los Capítulos 4 y 6). Las distribuciones regionales de las emisiones y la captura de carbono se muestran en la Figura CC.2 (adaptado de Phillips y Brienen 2017), y están asociadas con las diferencias geográficas en el clima (principalmente la estación seca), la deforestación y los sumideros o fuentes de carbono (Gatti *et al.* 2021).

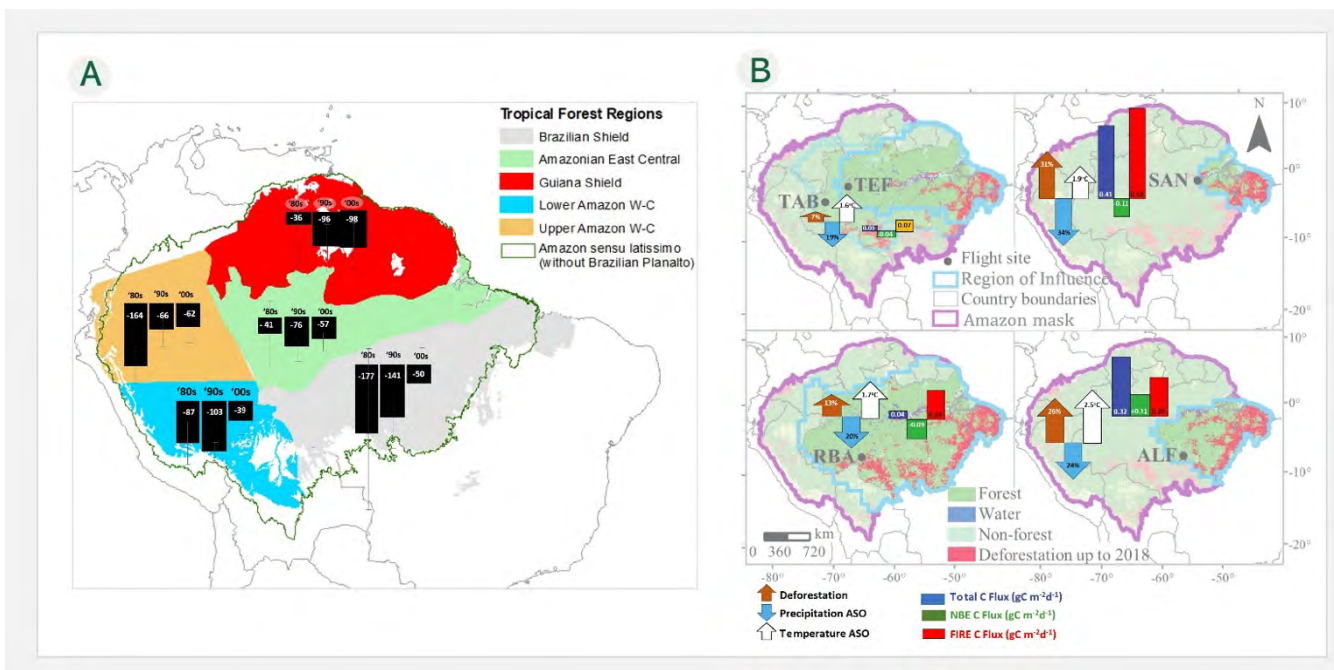
Como se señaló en el Capítulo 6, los ríos y las llanuras aluviales asociadas mueven y distribuyen el carbono lateralmente a través de la Amazonía. Altas tasas de producción primaria bruta y neta (GPP



**Figura CT.1** Mapa del Índice de Vegetación Mejorado (EVI, por sus siglas en inglés) promedio anual en la Amazonía (escala en la parte inferior, con colores más verdes que indican más fotosíntesis; producto MCD43C1 corregido por BRDF para un ángulo cenital solar de 15° y observado en vista nadir (Schaaf y Wang 2015). Ubicación de los sitios de torres forestales de covarianza de eddy (Restrepo-Coupe *et al.* 2013, Saleska *et al.* 2013) (puntos negros) donde se incluyeron en este análisis las mediciones de los ciclos promedio anuales de intercambio neto de ecosistemas (INE) (los gráficos en el margen, la el sombreado gris indica los meses de la estación seca): Bosque de Manaus (K34) 1999–2006, Bosque de Santarém (K67) 2001–2005, 2008–2011 y 2015–2019, Bosque de Caxiuana (CAX) 1999–2003, Bosque austral de Reserva Jarú (RJA) 2000–2002 y el bosque estacional inundado de Bananal (JAV) 2003–2006. Ubicación de sitios de perfiles verticales (cruces rojas) e intercambio de bioma neto medio mensual (INB) de los perfiles verticales de aeronaves (2010–2018) en Santarém (SAN), Alta Floresta (ALF), Rio Branco, Acre (RBA) y Tabatinga (TAB; medidas tomadas desde 2010 a 2012) y Tefé (TEF; medidas tomadas desde 2013). El INB media mensual amazónica (2010–2018) se basó en la media ponderada de los flujos para los 4 sitios de perfil vertical de aeronaves (Gatti *et al.* 2021). Las regiones de influencia para cada sitio de perfil vertical se presentan en la Figura CC2b.

y PPN) de las plantas ocurren en los ambientes acuáticos amazónicos, y grandes cantidades de dióxido de carbono son emitidas por ríos, lagos y humedales (Richey *et al.* 2002; Melack *et al.* 2009). La actividad fotosintética de los árboles emergentes y las plantas herbáceas fija el CO<sub>2</sub> atmosférico y agrega carbono orgánico o CO<sub>2</sub> respirado a los

ambientes acuáticos. La PPN de algas (fitoplancton y perifiton) derivada del carbono inorgánico disuelto es más pequeña y en su mayoría recicla carbono dentro del entorno acuático. Hay pocas mediciones de la productividad de los bosques inundados, y la fotosíntesis de las plantas herbáceas es difícil de extrapolar espacialmente de sitios espe-



**Figura CT.2** A) Flujos de carbono de la Amazonía en bosques maduros 1980-2000 por región (barras negras), medidos en parcelas a largo plazo de la red RAINFOR. Los valores negativos representan la captación. Las unidades están en Tg de carbono por año ( $10^{12}g C y^{-1}$ ). Adaptado de Phillips y Brienens (2017) y Feldpausch *et al.* (2011). B) Deforestación acumulada por región de influencia (limitada por líneas celestes) para sitios de perfiles verticales (flechas naranjas), reducción de 40 años de precipitación durante los meses de agosto, septiembre y octubre (ASO) (flechas azul claso), aumento de temperatura en ASO (flechas blancas) y flujos de carbono 2010-18 (Total: barras azul oscuro, intercambio neto de bioma (INB): barras verdes, Incendios: barras rojas) (Gatti *et al.* 2021).

cíficos. Por lo tanto, las estimaciones de flujos de agua a la atmósfera de  $0,7 Pg C y^{-1}$  en la Tabla CC1 tienen una incertidumbre considerable y una gran variabilidad estacional e interanual (Melack *et al.* 2009; Abril *et al.* 2014) (ver el Capítulo 6). Se estima que las entradas anuales de carbono son de orden similar a las estimaciones de  $CO_2$  desgasificado de estos hábitats. Por lo tanto, las entradas y emisiones de  $CO_2$  en ambientes acuáticos están aproximadamente en equilibrio, cuando se integran en toda la cuenca.

Durante la última década (2010 a 2019), los estudios descendientes basados en perfiles verticales, datos satelitales y modelos brindan estimaciones del balance de carbono de la Amazonía. Estos estudios muestran grandes variaciones interanuales. Las estimaciones descendientes indican que la Amazonía en su conjunto es una fuente de carbono (pérdidas a la atmósfera) del orden de  $+0,30 \pm 0,20 Pg C y^{-1}$  (Gatti *et al.* 2014; Feng *et al.* 2017; Baccini *et al.* 2017; Assis *et al.* 2020; Gatti *et al.* 2021), donde

las emisiones medias por Incendios representan  $0,44 \pm 0,10 Pg C y^{-1}$  (Gatti *et al.* 2014, 2021; van der Laan-Luijkx *et al.* 2015; Baccini *et al.* 2017) (Tabla CC1) y la captura forestal media es  $-0,15 \pm 0,20 Pg C y^{-1}$  (van der Laan-Luijkx *et al.* 2015; Alden *et al.* 2016; Baccini *et al.* 2017). Estos estudios incluyen todos los procesos en la Amazonía, incluyendo los sumideros en bosques maduros y secundarios, la recuperación de bosques perturbados y las emisiones de carbono por deforestación, degradación, tala, descomposición, incendios, combustibles fósiles y agricultura (pastos y cultivos).

Durante la última década (2010 a 2019), los estudios ascendentes indican que los bosques maduros son sumideros de carbono de  $-0,22 \pm 0,30 Pg C y^{-1}$  (Brienens *et al.* 2015; Phillips y Brienens, 2017; Hubau *et al.* 2020), y bosques secundarios  $-0,10 \pm 0,02 Pg C y^{-1}$ . Las emisiones de carbono incluyen incendios forestales de  $0,20 \pm 0,20 Pg C y^{-1}$  (van der Werf *et al.* 2010; van der Laan-Luijkx *et al.* 2015; Baccini *et al.* 2017; Aragão *et al.* 2018; Silva *et al.* 2020), degradación forestal, deforestación y otras emisiones

**Tabla CT.1** Amazon carbon balance, from bottom-up and top-down studies of various sources (C losses) and sinks (C uptake) for the area of 7.25 x 10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>.

	Período	Captura de C (PgC y <sup>-1</sup> )	Pérdidas de C (PgC y <sup>-1</sup> )	Saldo total de C (PgC y <sup>-1</sup> )
<b>Estudios ascendentes</b>				
Phillips y Brienen 2017 (Crecimiento de bosques maduros: captura; LUCC: pérdidas)	1990-99	- 0,54 ± 0,18	0,27 (LUCC) <sup>1</sup>	-0,27.
	2000-09	- 0,38 ± 0,20	0,28 (LUCC) <sup>1</sup>	-0,10.
	2010-19	- 0,20 <sup>2</sup>		
Brienen <i>et al.</i> 2015 (Crecimiento de bosques maduros: captura; LUCC: pérdidas)	1990-99	- 0,62 ± 0,09		
	2000-09	- 0,44 ± 0,10		
	2010-19	- 0,23 <sup>2</sup>		
Hubau <i>et al.</i> 2020 (Crecimiento de bosques maduros: captura; LUCC: pérdidas)	1990-99	-0,68 ± 0,15		
	2000-09	-0,45 ± 0,13		
	2010-19	-0,25 ± 0,30		
Sistema INPE-EM <sup>3,4</sup> (Deg+Def+BS, no BP)	2010-19	-0,16 ± 0,01	0,34 ± 0,09	0,18 ± 0,09
Assis <i>et al.</i> 2020 <sup>3</sup> (Deg+Def+BS, no BP)	2007-16	-0,15 ± 0,02	0,37 ± 0,08	0,23 ± 0,13
Aguiar <i>et al.</i> 2016 <sup>3</sup> (Deg+Def, no BP/BS)	2007-13	-0,06 ± 0,003	0,26 ± 0,06	0,20 ± 0,11
Silva Jr. <i>et al.</i> 2020 (Deg+Def)	2001-15		0,26 ± 0,05	
Smith <i>et al.</i> , 2020 <sup>3</sup> (Bosques Secundarios)	1985-17	- 0,10 ± 0,02		
GFED (Datos globales de incendios)	2010-18		0,18.	
Aragao <i>et al.</i> 2018 (Emisiones de incendios)	2003-15		0,21 ± 0,23	
Crippa <i>et al.</i> 2019 (base de datos EDGAR) <sup>5</sup>	2015.		0,03.	
<b>Saldo total ascendente 2010-2020</b>		<b>- 0,32 ± 0,20<sup>6</sup></b>	<b>0,55 ± 0,20<sup>7</sup></b>	<b>+ 0,23 ± 0,20</b>
<b>Sistemas acuáticos</b>				
Ríos			0,14 ± 0,04	
Lagos y plantas flotantes			0,03 ± 0,01	
Corrientes			0,10 ± 0,03	
Llanuras aluviales boscosas			0,26 ± 0,8	
Otros humedales			0,16 ± 0,5	
Embalses hidroeléctricos			0,01 ± 0,003	
<b>Equilibrio total de C acuático</b>		<b>-0,7 ± 0,3</b>	<b>0,7 ± 0,2</b>	<b>-0</b>
<b>Estudios descendentes</b>				
Gatti <i>et al.</i> 2021 (Modelado de Inv./aeronaes)	2010-18	- 0,12 ± 0,40 (INB) <sup>8</sup>	0,41 ± 0,05 (Incendios)	0,29 ± 0,40
Gatti <i>et al.</i> 2014 (Modelado de Inv./aeronaes)	2010-11	- 0,15 ± 0,18 (INB) <sup>8</sup>	0,43 ± 0,10 (Incendios)	0,28 ± 0,14
Alden <i>et al.</i> 2016 (Modelado de inversión bayesiana regional)	2010-12	-0,14 ± 0,32		
Van der Laan-Luijkx <i>et al.</i> 2015 (modelos: IASI, GFED4, GFAS, FINN, SIBCASA-GFED4)	2010-11	-0,27 ± 0,42 <sup>9</sup>	0,24 ± 0,42 (Incendios) <sup>9</sup>	
Feng <i>et al.</i> 2017 (satélite/aeronave/modelado)	2010-14			0,32 ± 0,14
Baccini <i>et al.</i> 2017 (MODIS satélite pantropical y modelado)	2003-14	-0,18 ± 0,02	0,48 ± 0,07	0,30 ± 0,07
<b>Saldo total descendente 2010-20</b>		<b>- 0,15 ± 0,20</b>	<b>0,44 ± 0,10</b>	<b>+ 0,30 ± 0,20</b>

1- Cambios en el uso de la tierra de LUCC, incluyendo los efectos de fragmentación y de borde, la tala, los incendios, la regeneración secundaria y la perturbación posterior

2- Extrapolado usando la tendencia

3- Escalado a la Amazonía *sensu latissimo*, sin Planalto utilizando deforestación de MapBiomias

4- Sistema Operativo INPE-EM: <http://inpe-em.ccst.inpe.br/en/>

5- Sector Energía, Procesos Industriales y Uso de Productos, y Quema de Residuos Agrícolas

6- Captación BP + BS (-0,22 + (-10)). Bosque Primario (BP), Bosque Secundario (BS);

7- Pérdidas Assis (2020) pérdidas por Deforestación (Def) + Degradación (Deg): 0,37 + Incendios: 0,15 (0,20 - 0,05 (calculado por Assis)) + energía: 0,03.

8- INB (Intercambio neto de bioma: flujo total de C menos Incendios);

9- Resultados cualitativos para comparación entre 2010 y 2011, no utilizados cuantitativamente.

**Tabla CT.2** Emisiones de Metano

	Período	Captación de CH <sub>4</sub>	Emisión de CH <sub>4</sub> por Incendios	Emisión total de CH <sub>4</sub>
Área normalizada 7,25 x 10 <sup>6</sup> km <sup>2</sup>		(TgCH <sub>4</sub> y <sup>-1</sup> )	(TgCH <sub>4</sub> y <sup>-1</sup> )	(TgCH <sub>4</sub> y <sup>-1</sup> )
<b>Estudios de ascendente</b>				
<b>Emisiones naturales</b>				
Ríos				0,7 ± 0,2
Lagos				0,7 ± 0,2
Corrientes				0,4 ± 0,2
Llanuras aluviales boscosas				
Flujo de la superficie del agua				16,4 ± 5
Flujo de árboles				18,2 ± 5,5
Flujo del suelo expuesto				1,1 ± 0,2
Otros humedales				7 ± 2
Suelos de montaña*		1,0 - 3,0		
<b>Antropogénico</b>				
Embalses hidroeléctricos				2,0 ± 0,6
Sector energético**	2015.			0,8.
Desperdicios**	2015.			0,5.
Agricultura**	2015.			4,7.
<b>Estudios descendientes</b>				
<b>Aeronaves/Estudios de Modelado</b>				
Basso <i>et al.</i> 2021.	2010-18		7,7 ± 1,6	46,2 ± 10,3
Wilson <i>et al.</i> 2021.	2010-13			40,1 ± 5,6
	2014-17			47,9 ± 5,5
Pangala <i>et al.</i> 2017 (Técnica de Presupuesto de Columna)	2010-13		4,2 ± 0,7	46,2 ± 6,1
Wilson <i>et al.</i> 2016 (modelo de transporte químico atmosférico tridimensional)	2010-11		2,2 ± 1,5	37,5 - 50,8
<b>Estudios de modelado/satélite</b>				
Bergamaschi <i>et al.</i> 2009 (modelado inverso + recuperaciones SCIAMACHY revisadas)	2004.			40,0 – 44,7
Fraser <i>et al.</i> 2014 (modelado inverso y GOSAT)	2010.			44,6 ± 2,4

\*Estimado por Davidson y Artaxo 2004

\*\*Emisiones basadas en la base de datos EDGAR para el año 2015

de carbono de  $0,32 \pm 0,10 \text{ Pg C y}^{-1}$  (Aguiar *et al.* 2016; Assis *et al.* 2020; Smith *et al.* 2020; Silva Junior *et al.* 2020), donde las emisiones por incendios por deforestación son  $0,05 \pm 0,01 \text{ Pg C y}^{-1}$  (Aguiar *et al.* 2016; Assis *et al.* 2020), que representan el 14% del total de incendios, incluidos en la estimación total de emisiones por incendios. Las emisiones estimadas del sector energético son de  $0,03 \text{ Pg C y}^{-1}$  (Crippa *et al.* 2019). Combinando el crecimiento de los bosques maduros, el rebrote secundario, los procesos LUCR y las emisiones por incendios (restando los incendios incluyendo en la deforestación), la Amazonía es actualmente una fuente de carbono que

representa  $0,23 \pm 0,20 \text{ Pg C y}^{-1}$ , un poco menos que las emisiones netas estimadas de estudios descendientes. Quedan grandes incertidumbres, especialmente debido a la falta de conocimiento sobre las emisiones de la degradación, la descomposición y las emisiones por incendios (ver el Capítulo 19).

Los resultados descendientes y ascendentes indican que la Amazonía en su conjunto es fuente de carbono,  $0,30 \pm 0,20 \text{ Pg C y}^{-1}$  y  $0,23 \pm 0,20 \text{ Pg C y}^{-1}$ , respectivamente.

### CT1.2. Emisiones de metano

Las descripciones de los flujos de metano terrestre y acuático, los procesos y el balance de CH<sub>4</sub> se muestran en el Capítulo 6. Para la comparación con el presupuesto de CO<sub>2</sub>, escalamos las estimaciones de CH<sub>4</sub> a la misma área (7,25x10<sup>6</sup> km<sup>2</sup>); un ajuste proporcional basado en las dos áreas y suponiendo que se representen hábitats suficientemente similares. Las estimaciones descendientes y ascendentes para esta región tienen un acuerdo razonable dadas las considerables incertidumbres en estos flujos (Tabla CC2). Los flujos de CH<sub>4</sub> de los ambientes acuáticos naturales en la cuenca Amazónica se estiman en aproximadamente 44,5 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup>. Variaciones interanuales en el área de hábitats inundados y los flujos altamente variables asociados con la ebullición desgasificada por los árboles, y diferencias temporales y espaciales en las concentraciones de CH<sub>4</sub> disuelto y las velocidades de intercambio de gases (Melack *et al.* 2004; Pangala *et al.* 2017; Barbosa *et al.* 2020) hacen que las estimaciones de incertidumbre solo sean aproximadas. Las estimaciones de las emisiones antropogénicas de CH<sub>4</sub> basadas en el modelo EDGAR v.5.0 incluyen la producción de energía, la agricultura, los procesos industriales, los usos de productos y el manejo de residuos. Estas fuentes aportan 6 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup>, siendo las emisiones de la agricultura responsables del 78% y la fermentación entérica la principal fuente de este sector (93%), destacando la importancia de la ganadería en las emisiones antropogénicas de metano amazónico. Los flujos del medio 159 a grandes embalses hidroeléctricos actualmente en la cuenca Amazónica, excluyendo los de la cuenca baja del Tocantins e incluyendo los principales en Venezuela, Surinam y la Guayana Francesa, totalizan 2 Tg CH<sub>4</sub> y<sup>-1</sup>.

### CC1.3. Referencias

- Abril G, Martínez J-M, Artigas LF, *et al.* 2014. Amazon River carbon dioxide outgassing fuelled by wetlands. *Nature* **505**: 395–8.
- Aguiar APD, Vieira ICG, Assis TO, *et al.* 2016. Land use change emission scenarios: anticipating a forest transition process in the Brazilian Amazon. *Glob Chang Biol* **22**: 1821–40.
- Alden CB, Miller JB, Gatti L V., *et al.* 2016. Regional atmospheric CO<sub>2</sub> inversion reveals seasonal and geographic differences in Amazon net biome exchange. *Glob Chang Biol* **22**: 3427–43.
- Aragão LEOC, Anderson LO, Fonseca MG, *et al.* 2018. 21st Century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. *Nat Commun* **9**: 536.
- Assis TO, Aguiar APD de, Randow C von, *et al.* 2020. CO<sub>2</sub> emissions from forest degradation in Brazilian Amazon. *Environ Res Lett* **15**: 104035.
- Baccini A, Walker W, Carvalho L, *et al.* 2017. Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science* **358**: 230–4.
- Barbosa PM, Melack JM, Amaral JHF, *et al.* 2020. Dissolved methane concentrations and fluxes to the atmosphere from a tropical floodplain lake. *Biogeochemistry* **148**: 129–51.
- Bergamaschi P, Frankenberg C, Meirink JF, *et al.* 2009. Inverse modeling of global and regional CH<sub>4</sub> emissions using SCIAMACHY satellite retrievals. *J Geophys Res* **114**: D22301.
- Basso, L.S., Marani, L., Gatti, L.V., *et al.* 2021. Amazon methane budget derived from multi-year airborne observations highlights regional variations in emissions. *Communications Earth and Environment*.
- Brienen RJW, Phillips OL, Feldpausch TR, *et al.* 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature* **519**: 344–8.
- Crippa, M, Guizzardi, D, Muntean, M, *et al.* 2019. EDGAR v5.0 Greenhouse Gas Emissions. European Commission, Joint Research Centre (JRC) [Dataset] PID: <http://data.europa.eu/89h/488dc3de-f072-4810-ab83-47185158ce2a>.
- Davidson EA and Artaxo P. 2004. Globally significant changes in biological processes of the Amazon Basin: results of the Large-scale Biosphere-Atmosphere Experiment. *Glob Chang Biol* **10**: 519–29.
- Eva HD, Huber O., Achard F., *et al.* 2005. A proposal for defining the geographical boundaries of Amazonia [Synthesis of the results from an Expert Consultation Workshop organized by the European Commission in collaboration with the Amazon Cooperation Treaty Organization-JRC Ispra, 7-8 June 2005]. Lux-embourg.
- 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.
- Feng L, Palmer PI, Bösch H, *et al.* 2017. Consistent regional fluxes of CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> inferred from GOSAT proxy XCH<sub>4</sub>:XCO<sub>2</sub> retrievals, 2010–2014. *Atmos Chem Phys* **17**: 4781–97.
- Feldpausch T., Banin L., Phillips O. L. *et al.* 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, **8**: 1081–1106.
- Fraser A, Palmer PI., Feng L, *et al.* 2014. Estimating regional fluxes of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> using space-borne observations of XCH<sub>4</sub>:XCO<sub>2</sub>. *Atmos Chem Phys Discuss* **14**: 15867–94.
- Gatti L V., Basso LS, Miller JB, *et al.* 2021. Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. *Nature* **595**: 388–93.
- Gatti L V., Gloor M, Miller JB, *et al.* 2014. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. *Nature* **506**: 76–80.
- Hubau W, Lewis SL, Phillips OL, *et al.* 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature* **579**: 80–7.
- Laan-Luijkx IT van der, Velde IR van der, Krol MC, *et al.* 2015. Response of the Amazon carbon balance to the 2010 drought

- derived with CarbonTracker South America. *Global Biogeochem Cycles* **29**: 1092–108.
- Malhi Y, Doughty CE, Goldsmith GR, et al. 2015. The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. *Glob Chang Biol* **21**: 2283–95.
- MapBiomass Amazonia. 2020. Collection 2.0 of annual maps of land cover, land use and land use changes between 1985 to 2018 in the Pan-Amazon. <https://amazonia.mapbiomas.org/>.
- Melack JM, Hess LL, Gastil M, et al. 2004. Regionalization of methane emissions in the Amazon Basin with microwave remote sensing. *Glob Chang Biol* **10**: 530–44.
- Melack JM, Novo EMLM, Forsberg BR, et al. 2009. Floodplain ecosystem processes. Pages 525-541. In J. Gash, M. Keller and P. Silva-Dias (eds.). Amazonia and Global Change. Geophysical Monograph Series 186. American Geophysical Union.
- Pangala SR, Enrich-Prast A, Basso LS, et al. 2017. Large emissions from floodplain trees close the Amazon methane budget. *Nature* **552**: 230–4.
- Phillips OL and Brienen RJW. 2017. Carbon uptake by mature Amazon forests has mitigated Amazon nations' carbon emissions. *Carbon Balance Manag* **12**: 1–9.
- Restrepo-Coupe N, Rocha HR da, Hutryra LR, et al. 2013. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. *Agric For Meteorol* **182**: 128–44.
- Richey JE, Melack JM, Aufdenkampe AK, et al. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature* **416**: 617–20.
- Saleska, S.R., H.R. da Rocha, A.R. Hueete et al. 2013. LBA-ECO CD-32 Flux Tower Network Data Compilation, Brazilian Amazon: 1999-2006. ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, USA.
- Schaaf C and Wang Z. 2015. MCD43C1 MODIS/Terra+Aqua BRDF/AlbedoModel Parameters Daily L3 Global 0.05Deg CMG V006 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC <https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd43c1v006/#citation>.
- Silva CVJ, Aragão LEOC, Young PJ, et al. 2020. Estimating the multi-decadal carbon deficit of burned Amazonian forests. *Environ Res Lett* **15**: 114023.
- Silva Junior CHL, Aragão LEOC, Anderson LO, et al. 2020. Persistent collapse of biomass in Amazonian forest edges following deforestation leads to unaccounted carbon losses. *Sci Adv* **6**: eaaz8360.
- Smith CC, Espírito-Santo FDB, Healey JR, et al. 2020. Secondary forests offset less than 10% of deforestation-mediated carbon emissions in the Brazilian Amazon. *Glob Chang Biol* **26**: 7006–20.
- van der Werf, G.R, Randerson JT, Giglio L, et al. 2010. Global fire emissions and the contribution of deforestation, savanna, forest, agricultural, and peat fires (1997–2009). *Atmos Chem Phys* **10**: 11707–35.
- van der Laan-Luijkx, I. T, Velde IR van der, Krol MC, et al. 2015. Response of the Amazon carbon balance to the 2010 drought derived with CarbonTracker South America. *Global Biogeochem Cycles* **29**: 1092–108.
- Wilson C, Chipperfield MP, Gloor M, et al. 2021. Large and increasing methane emissions from eastern Amazonia derived from satellite data, 2010–2018. *Atmos Chem Phys* **21**: 10643–69.

## **Capítulo 7**

### **Ciclos Biogeofísicos: Reciclaje de Agua, Regulación Climática**



Río Parima na Terra Indígena Yanomami (Foto: Bruno Kelly/Amazônia Real)



## INDEX

<b>RESUMEN GRÁFICO .....</b>	<b>7.2</b>
<b>MENSAJES CLAVE.....</b>	<b>7.3</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>7.3</b>
<b>7.1 INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>7.4</b>
<b>7.2 EL PAPEL DE LOS BOSQUES EN EL RECICLAJE DE AGUA .....</b>	<b>7.6</b>
7.2.1 RECICLAJE DE AGUA EN LA AMAZONÍA .....	7.6
7.2.1.1 <i>Conceptos generales sobre el reciclaje de agua.....</i>	7.6
7.2.1.2 <i>Perspectiva histórica de los estudios de reciclaje de agua en la cuenca amazónica .....</i>	7.6
7.2.1.3 <i>Estimaciones modernas .....</i>	7.8
7.2.2 MECANISMOS PARA CAPTURAR LA HUMEDAD DEL SUELO PROFUNDO POR PARTE DE LOS ÁRBOLES .....	7.11
7.2.2.1 <i>El papel de los bosques tropicales amazónicos en la producción de su propio clima.....</i>	7.12
7.2.2.2 <i>La bomba biótica y el papel del bosque en el inicio de la estación lluviosa .....</i>	7.14
7.2.3 EL PAPEL DEL BOSQUE COMO FUENTE DE VAPOR DE AGUA PARA OTRAS REGIONES .....	7.15
<b>7.3 REGULACIÓN CLIMÁTICA PROPORCIONADA POR LOS BOSQUES .....</b>	<b>7.15</b>
7.3.1 REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA .....	7.15
7.3.2 EFECTOS DE BORDE SOBRE LA TEMPERATURA Y LA HUMEDAD .....	7.18
<b>7.4 CONCLUSIONES.....</b>	<b>7.19</b>
<b>7.5 RECOMENDACIONES .....</b>	<b>7.19</b>
<b>7.6 REFERENCIAS .....</b>	<b>7.19</b>

Resumen Gráfico

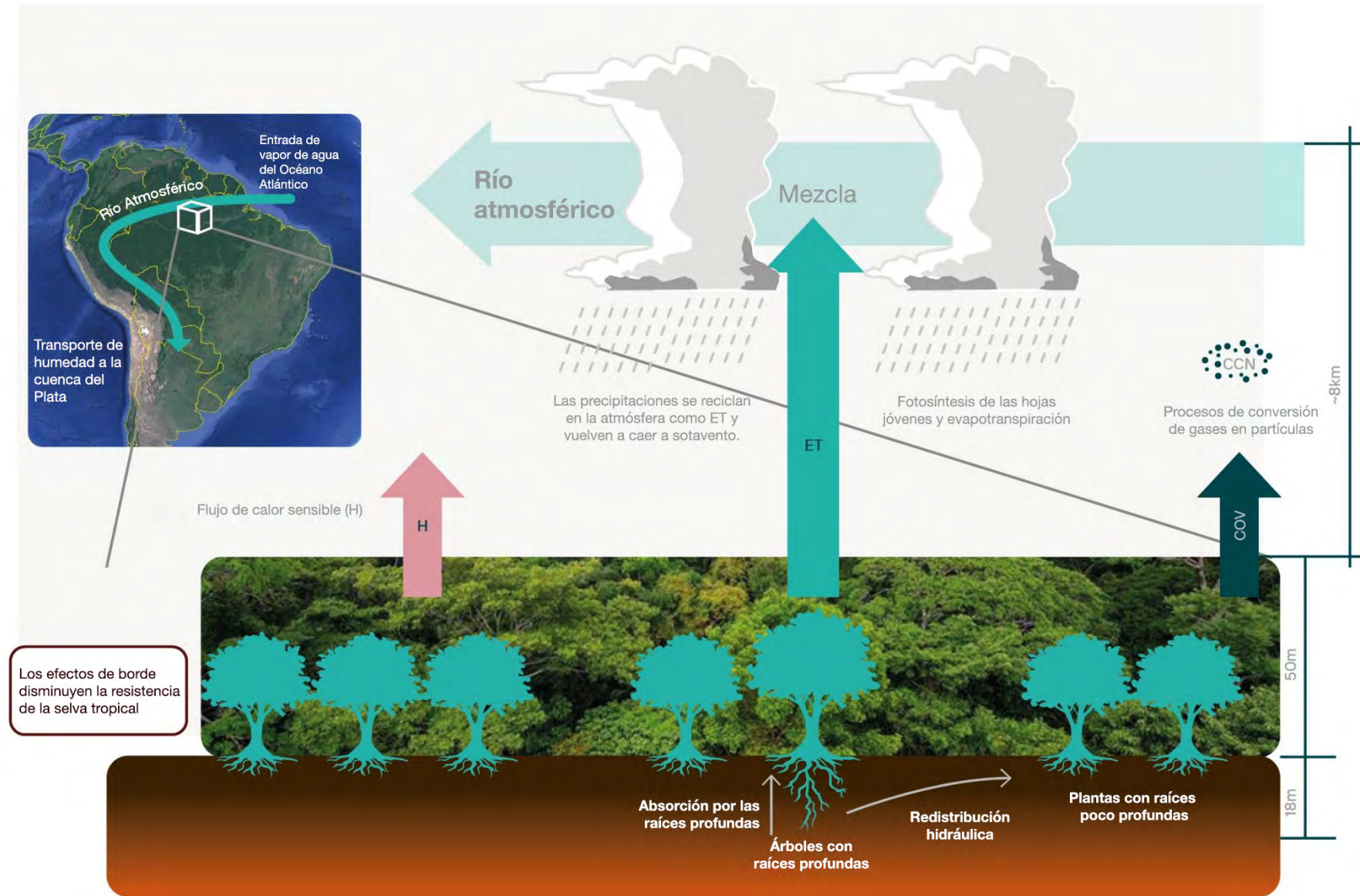


Figura 7.A Resumen Gráfico

## Ciclos Biogeofísicos: Reciclaje de Agua, Regulación Climática

Marcos H. Costa<sup>a</sup>, Laura Borma<sup>b</sup>, Paulo M. Brando<sup>c,d,e</sup>, José A. Marengo<sup>f</sup>, Scott R. Saleska<sup>g</sup>, Luciana V. Gatti<sup>b</sup>

### Mensajes Clave

- El bosque amazónico puede reciclar grandes cantidades de vapor de agua del suelo a la atmósfera a través de la evapotranspiración (ET). La tasa de reciclaje promedio de la cuenca amazónica varía de 24% a 35%, con un valor medio de 28%.
- Las partes central y noroccidental de la Amazonía exportan humedad a los Andes a través de diversos ríos atmosféricos (o aéreos) que abastecen de agua a los glaciares tropicales, páramos y ciudades. La parte suroeste de la cuenca amazónica es una importante fuente directa de humedad para la cuenca de La Plata durante todo el año, con humedad transportada a través del chorro de bajo nivel de América del Sur.
- La cantidad de cubierta forestal regula la temperatura local y la cantidad y el momento de las precipitaciones, y la pérdida (aumento) de bosques conduce a reducciones (aumentos) de las precipitaciones y los consiguientes impactos en la cubierta forestal. A nivel local, el reemplazo de árboles de raíces profundas del bosque lluvioso con pastos o cultivos calienta el microclima debido a una ET más baja, a pesar del mayor albedo de la vegetación senescente. Si las áreas afectadas son lo suficientemente grandes, esto puede afectar las precipitaciones, especialmente al final de la estación seca, con implicaciones para la degradación forestal, la inflamabilidad de los bosques y el rendimiento de los cultivos.
- Los cambios más importantes en el sistema hidroclimático ocurren en la transición entre las estaciones seca y lluviosa, con un alargamiento de la estación seca en las regiones afectadas por la deforestación de meso a gran escala (10-1.000 km<sup>2</sup>), con importantes consecuencias ecológicas e hidrológicas. Los estudios futuros deberían estar enfocados en estas transiciones estacionales.
- Muy pocos de los nuevos avances (si es que los hay) en la degradación de los bordes de los bosques se han incluido en los procesos simulados por los Modelos del Sistema Terrestre (MST). Proyectar el futuro de los bosques amazónicos requiere una mejor representación de los efectos de borde del bosque en los MST.

### Resumen

Los climas cálidos y húmedos que sustentan los bosques amazónicos son en parte consecuencia de las interacciones entre el bosque y la atmósfera. Este capítulo evalúa los procesos biogeofísicos mediante los cuales el bosque tropical provee humedad y energía para mantener su propio clima. Una combinación de varios rasgos y procesos de la planta (albedo bajo, copas ásperas, enraizamiento profundo, elevación hidráulica de la planta y regulación biológica del flujo de agua a través de las hojas) permite capturar el agua almacenada en las capas profundas del suelo. Estos mecanismos proveen un flujo constante de vapor de agua a la atmósfera, que se recicla internamente en la Amazonía y es una fuente importante de vapor de agua para otras regiones de América del Sur. En promedio regional, alrededor del 28% de la lluvia en la Amazonía ha caído

<sup>a</sup> Dept. of Agricultural Engineering, Federal University of Viçosa (UFV), Viçosa, MG, Brazil

<sup>b</sup> National Institute for Space Research (INPE), S. J. Campos, SP, Brazil

<sup>c</sup> Woodwell Climate Research Center, Falmouth, MA, United States

<sup>d</sup> University of California – Irvine (UCI), Irvine, CA, United States

<sup>e</sup> Institute for Environmental Research in Amazonia (IPAM), Brasilia, DF, Brazil

<sup>f</sup> National Center for Monitoring and Alerts of Natural Disasters (CEMADEN), S. J. Campos, SP, Brazil

<sup>g</sup> Dept. of Ecology and Evolutionary Ecology, University of Arizona, Tucson, AZ, United States

al menos una vez, y esta fracción aumenta hacia el occidente, hasta superar el 50% al pie de los Andes. El bosque tropical también juega un papel importante en la regulación del clima en el sur de la Amazonía durante la transición de la estación seca a la lluviosa (septiembre-octubre). Las áreas boscosas tienen un comienzo temprano y un final tardío de la temporada de lluvias (octubre-abril). También están asociados con una baja frecuencia de sequías de cualquier duración en los meses de transición entre las estaciones seca y lluviosa (marzo-abril, septiembre-octubre) en comparación con áreas altamente deforestadas. Finalmente, la intensa pérdida de calor latente a través de la ET mantiene la temperatura del aire por debajo de los 30°C, lo que es casi óptimo para la fotosíntesis y, en consecuencia, para la absorción de carbono.

*Palabras clave: Ríos aéreos, captura de humedad del suelo profundo, regulación de la temperatura*

## 7.1 Introducción

La Amazonía es bien conocida por dos características notables: el bosque tropical y su clima cálido y húmedo. El bosque amazónico es quizás el bioma más exuberante del mundo, con alta biomasa, dosel alto y rica biodiversidad (Capítulo 3). El promedio anual de largo plazo de precipitación oscila entre 2.000 y 2.300 mm, dependiendo del periodo utilizado para el cálculo y si se incluye o no la cuenca de Tocantins (Cuadro 1, Capítulo 5). En las partes más lluviosas de la región, las precipitaciones pueden alcanzar los 6.000-7.000 mm/año a los pies de los Andes (Sección 5.3.5, Capítulo 5). Una “estación relativamente seca” se encuentra en lugares específicos, como la frontera sur de la Amazonía, cerca de la transición al cerrado (sabanas del centro de Brasil), y en el eje sur-norte alrededor de Santarém (en el estado de Pará, Brasil). La “temporada relativamente seca” describe una temporada en la que la precipitación media mensual está por debajo de las tasas mensuales de ET, pero aún presenta cantidades altas de precipitación (~100 mm/mes, según lo definido por Sombroek 2001). Se presenta una estación seca de seis meses de duración en las zonas aguas arriba de los afluentes del sur del río Amazonas (ríos Tapajós y Xingu), en la mayor parte de la cuenca del Tocantins, en el estado de Roraima (Brasil), y al norte de Boa Vista (ciudad capital de Roraima), donde la precipitación anual puede ser tan baja como 1.500 mm. Las temperaturas medias mensuales varían entre 26°C y 28°C para las tierras bajas de la Amazonía central, y la media anual disminuye con la altitud. En el altiplano andino, la temperatura media anual es de 12,6°C en Sucre, Bolivia (altitud 2.800 m), 12,8°C en Cajamarca, Perú (2.740 m), y 6,8°C en

La Paz, Bolivia (3.650 m). La estacionalidad (amplitud de la temperatura media mensual) aumenta con la latitud, variando desde alrededor de 2°C cerca del ecuador hasta alrededor de 4°C en Brasilia (16°S). Para conocer las ubicaciones de las fronteras de ciudades, ríos, cuencas y biomas, ver la Figura 7.1.

Estas dos características notables, el bosque exuberante y el clima cálido y húmedo, están intrínsecamente conectadas por interacciones o ciclos biogeofísicos de dos vías. Evidentemente, la presencia del bosque tropical en la Amazonía es consecuencia del clima lluvioso que allí se vive; el bosque tropical no podría crecer en un ambiente fresco o seco. Sin embargo, el funcionamiento del bosque tropical también ayuda a producir el clima cálido y húmedo necesario para su permanencia. El bosque tropical interactúa con la atmósfera de varias maneras, lo que afecta el clima local, continental y global. Un proceso importante es el reciclaje del agua (Sección 7.2.1). Siguiendo el proceso del ciclo del agua, los vientos cerca de la superficie del océano traen humedad del Océano Atlántico tropical al Amazonas. Parte de esta humedad cae en forma de lluvia, y una parte de la lluvia caída puede ser devuelta rápidamente a la atmósfera por el bosque a través de la evapotranspiración (ET). Parte de este vapor de agua regresará como lluvia sobre el bosque tropical y otra parte se transportará a las regiones vecinas.

Esta inyección de vapor de agua no presenta una variabilidad estacional o interanual significativa, lo que puede ser explicado por varios rasgos y procesos asociados con el bosque tropical, como la captura de raíces profundas, la redistribución hidráulica y la sincronización biológica de la emergencia



**Figura 7.1** Mapa de orientación. Mapa del bioma de América del Sur, con los principales ríos y pueblos. Fuentes: WWF (<https://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world>), RAISG (2020), WCS- Venticinque (2016).

de hojas nuevas con la estación seca (Sección 7.2.2).

Este capítulo evalúa las interacciones biogeofísicas entre el bosque amazónico y el clima. Se presenta una perspectiva histórica, destacando los avances que mejoraron nuestra comprensión de los mecanismos por los cuales el bosque tropical interactúa con la atmósfera.

## 7.2 El Papel de los Bosques en el Reciclaje de Agua

### 7.2.1 Reciclaje de agua en la Amazonía

#### 7.2.1.1 Conceptos generales sobre el reciclaje de agua

El reciclaje de agua es el proceso por el cual la ET en un lugar específico del continente contribuye a la precipitación en otro lugar del continente (Zemp *et al.* 2014). El índice de reciclaje ( $\rho$ ) es el índice de precipitación de origen continental dividido por la precipitación total. Depende de varias condiciones, incluyendo la escala espacial, la relación entre la ET local y otras fuentes de vapor de agua y la extensión de la región a favor del viento.

Primero, considere la escala. En un extremo, a escala global, todas las moléculas de agua se evaporan de la superficie de la Tierra, permanecen en la atmósfera durante unos días y luego vuelven a precipitarse. La tasa de reciclaje es entonces del 100%. En el otro extremo de la escala, un área infinitesimal en la superficie de la tierra, la probabilidad de que una molécula de agua que se evapore en esa área vuelva a precipitar en su interior es cercana a cero (Eltahir y Bras 1996). Una región grande como la Amazonía tiende a tener un alto índice de reciclaje, pero entre estas dos escalas, el reciclaje regional es más complejo.

La Figura 7.2 explica la dependencia del reciclaje de la extensión de la región a favor del viento. Considere dos áreas rectangulares del mismo tamaño, pero una tiene su dimensión principal a través de los vientos dominantes (Figura 7.2a), mientras que la otra tiene su dimensión principal a lo largo de los vientos predominantes (Figura 7.2b). Todas las demás condiciones (transporte de humedad desde el

océano, precipitación y tasa de evapotranspiración) son iguales. Cuanto más larga sea la dimensión de la región junto con los vientos dominantes, mayor será el reciclaje.

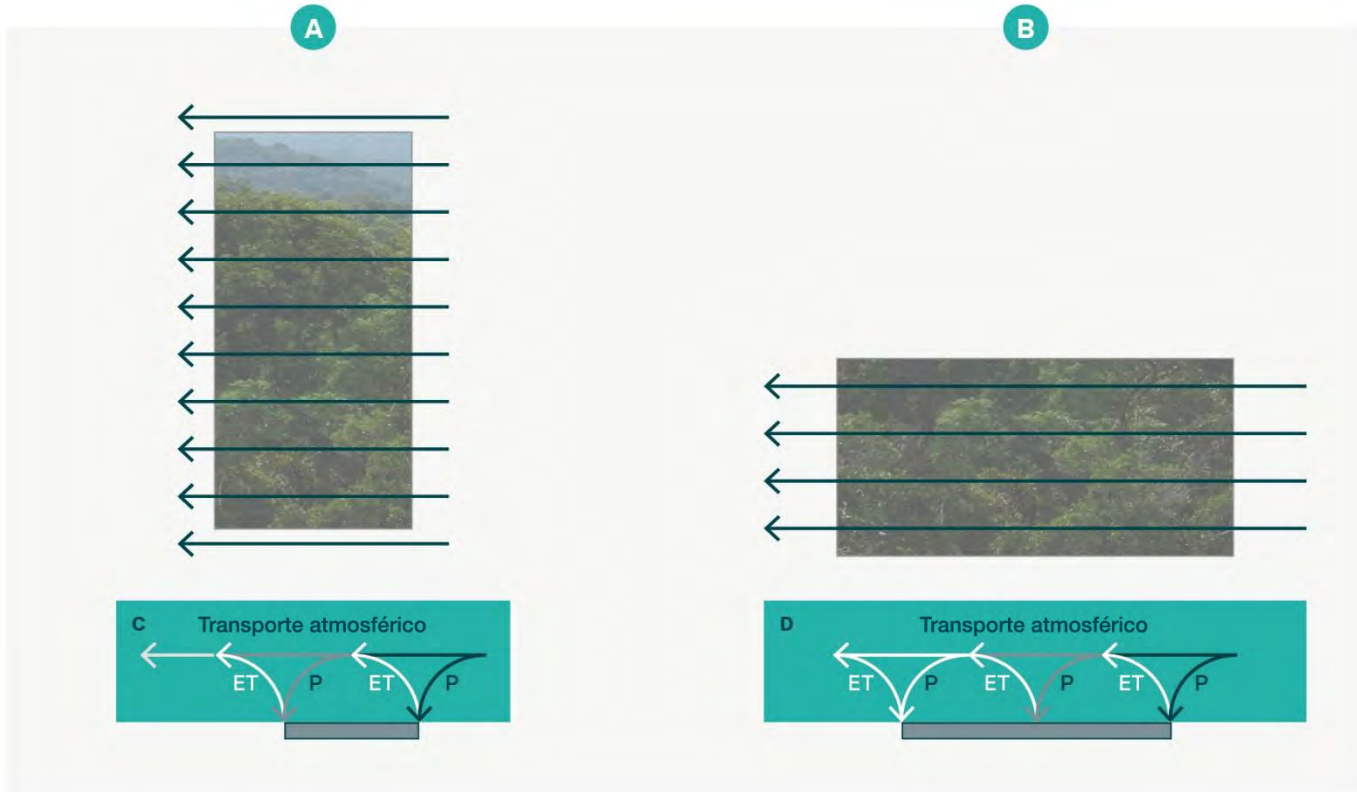
El reciclaje de humedad se puede calcular desde cualquier región de origen donde se evapora (es decir, la Amazonía) a cualquier región de destino donde se precipita (p.ej., la propia cuenca amazónica, incluyendo los Andes o la cuenca de La Plata). Esta sección primero explorará el papel del reciclaje dentro de la cuenca amazónica y luego su papel como fuente de agua para otras regiones.

#### 7.2.1.2 Perspectiva histórica de los estudios de reciclaje de agua en la cuenca amazónica

Los textos climatológicos clásicos (Sellers 1965; Budyko 1974) consideran que la ET local tiene una importancia menor como fuente de agua precipitable sobre los continentes. Sin embargo, esta suposición puede no ser precisa en un área continental donde la ET alcanza tasas altas, como los bosques tropicales.

La metodología clásica (ver, p.ej., Budyko 1974) para calcular el reciclaje de agua vía ET establece que, para un clima estable y a largo plazo, si no hay reciclaje, la advección neta de vapor de agua a una región se equilibraría con la escorrentía hidrológica. Así, utilizando sondeos atmosféricos y medidas hidrológicas, se puede calcular el reciclaje.

Molion (1975) sugirió por primera vez que la precipitación sobre la Amazonía depende en gran medida de la ET local. Usando la metodología clásica descrita anteriormente, concluyó que la advección del vapor de agua contribuye solo con el 44% de la lluvia de la cuenca amazónica, mientras que la ET local provee el 56% restante. Continuando con este trabajo, Lettau *et al.* (1979) presentaron datos sobre la variación de la relación entre el agua precipitable total y el agua precipitable de origen oceánico según la longitud. Dado que la dirección principal del viento es de oriente a occidente, el aumento en la proporción de agua precipitable de fuentes distintas al océano sugiere que esta fuente es la ET. También calcu-



**Figura 7.2** Diagrama esquemático del reciclaje de agua de dos regiones idénticas (A y B), que difieren solo con respecto a la dirección del viento. P es precipitación y ET es evapotranspiración. Las flechas negras representan el flujo de vapor de agua de origen oceánico y las flechas blancas indican el flujo de vapor de agua originado en la superficie terrestre. Las sombras de las flechas grises representan la proporción de vapor de agua superficial oceánica versus terrestre.

laron que el 88% de la lluvia en la parte más occidental de la Amazonía es vapor de agua que ha caído al menos una vez anteriormente.

Dall'Olio *et al.* (1979) utilizaron concentraciones de los isótopos estables  $^{18}\text{O}$  y  $^2\text{H}$  (deuterio) como trazadores para estudiar el origen del agua precipitable en la región amazónica. Las diferentes masas de isótopos en el agua provocan una destilación que concentra los isótopos más pesados ( $^{18}\text{O}$  y  $^2\text{H}$ ) más cerca de la fuente original de la precipitación y los isótopos cada vez más livianos ( $^{16}\text{O}$  y  $^1\text{H}$ ) con cada etapa de reciclaje en el camino. Llegaron a la conclusión de que el flujo del vapor de agua del océano es menor que la precipitación total sobre la cuenca, por lo que fue necesario considerar al menos otra fuente de vapor de agua. Ya que no hubo evidencia meteorológica de fuentes externas adicionales de vapor de agua,

sugirieron que ET podría suministrar la fuente de humedad adicional requerida. Sus datos indicaron que, en promedio, ambas fuentes (océano y bosque) son de la misma magnitud, lo que sugiere que la vegetación recicló el 50% del agua de precipitación.

Salati *et al.* (1979), utilizando los mismos datos de Dall'Olio *et al.* (1979), informaron que, a pesar de la apariencia de la cuenca amazónica como una unidad hidrometeorológica relativamente uniforme, la variabilidad estacional y geográfica de los datos isotópicos demuestra la heterogeneidad de la región desde el punto de vista hidrometeorológico, señalando variaciones relacionadas con la estacionalidad y la ubicación, siendo la Amazonía Central y Occidental las áreas donde se reciclan grandes cantidades de agua. En su revisión clásica, Salati y Vose (1984) dijeron que alrededor del 50% de la lluvia es

de ET a la atmósfera, de la cual alrededor del 48% vuelve a caer como lluvia.

Nobre *et al.* (1991) calcularon los balances de agua para la Amazonía utilizando datos de sondeos atmosféricos del Experimento Troposférico Global con al menos dos perfiles verticales por día durante un periodo prolongado. Llegaron a la conclusión de que alrededor del 50% de la lluvia se originó en ET y el 50% del transporte de humedad desde fuera de la cuenca.

Sin embargo, la solidez de estas primeras estimaciones se vio limitada por la baja disponibilidad de las mediciones de sondeo atmosférico, y quedaron varias preguntas pendientes. En primer lugar, no se disponía de cálculos climatológicos de la proporción de agua reciclada. Segundo, la variabilidad interanual de la precipitación (que oscila entre 2000 y 2800 mm año<sup>-1</sup> en un periodo de retorno de 10 años) es mucho más alta que la variabilidad interanual de la ET (ver la Sección 5.4 y el Capítulo 5), y no estaba claro cómo las fuentes de vapor de agua a precipitación varían simultáneamente con la variabilidad de año a año de la precipitación y la ET.

Además, estas estimaciones iniciales consideraban que tanto los Andes como la meseta central de Brasil eran barreras importantes para el flujo de vapor de agua. Por lo tanto, asumieron que el flujo de vapor de agua que salía de la cuenca era cercano a cero. Además, Savenije (1996) demostró que, bajo este supuesto,  $\rho = 1 - C$ , donde  $C$  es el coeficiente de escorrentía, que es de alrededor de 0,5 para el río Amazonas. En conclusión, esta suposición sobreestimó la tasa de reciclaje. La estimación de  $\rho$  no mejoró hasta el siguiente avance científico: conjuntos de datos globales de viento y humedad de cuatro dimensiones.

### 7.2.1.3 Estimaciones modernas

La llegada de conjuntos de datos de viento y humedad de cuatro dimensiones en la década de 1990 (tres dimensiones espaciales más una dimensión temporal), incluyendo los productos de reanálisis atmosférico, permitió el cálculo de patrones espa-

ciales y temporales de la tasa de reciclaje. Estos conjuntos de datos demostraron que, de hecho, hay un pequeño flujo de vapor de agua a través de los Andes y un flujo significativo de humedad hacia el sur, hacia el centro y el sur de América del Sur (Sección 7.2.3). Varios estudios utilizaron estos conjuntos de datos y diferentes métodos para calcular el reciclaje, que se resumen en la Tabla 7.1. La tasa de reciclaje promedio de la cuenca amazónica varía del 24% al 35%, con un valor medio del 28%, o aproximadamente la mitad de lo que se estimó anteriormente.

De las estimaciones en la Tabla 7.1, Staal *et al.* (2018) utilizan una definición ligeramente diferente de reciclaje de agua. Cuentan múltiples evaporaciones de la misma molécula de agua varias veces, lo que arroja  $\rho > 100\%$  en algunos meses (ver Staal *et al.* 2018, Fig. S5). Este método también sobrestima ligeramente la tasa de reciclaje en comparación con los otros estudios.

Incluso estas estimaciones más recientes pueden tener limitaciones. Los modelos de seguimiento de humedad varían ampliamente en complejidad, dependiendo de la cantidad de procesos físicos representados (Domínguez *et al.* 2020). Los modelos complejos son completos en su representación física, pero computacionalmente mucho más costosos. Los modelos simples son más rápidos de ejecutar, pero se enfocan en procesos físicos específicos y simplifican las suposiciones. Una suposición común en los modelos simples es que el vapor de agua está bien mezclado dentro de la columna vertical de la atmósfera. La suposición de buen-mezclado también se puede subdividir en varios componentes, es decir, bien-mezclado durante la evaporación, el transporte y la precipitación. Por ejemplo, la altura vertical desde donde el vapor de agua contribuye a la precipitación no es necesariamente proporcional a la humedad específica del nivel.

En regiones donde predomina la precipitación convectiva, como la Amazonía, el vapor de agua de los niveles atmosféricos inferiores contribuye significativamente más a la precipitación que la humedad de los niveles superiores, un proceso que se ha denominado “reciclado rápido” (Lettau *et al.* 1979) y



**Tabla 7.1** Studies to calculate recycling.

Estudio	Método	Conjunto de datos	Período	$\rho$ (%)
<b>Brubaker <i>et al.</i> (1993)</b>	Modelo a granel atmosférico	GFDL y NCAR	1963-1973	24.
<b>Eltahir y Bras (1994)</b>	Modelo a granel atmosférico	Análisis del CEPPMW	1985-1990	25.
<b>Trenberth (1999)</b>	Modelo a granel atmosférico	CMAF y NCEP-NCAR reanálisis	1979-1995	35.
<b>Costa y Foley (1999)*</b>	Modelo a granel atmosférico	NCEP/NCAR reanálisis	1976-1996	30.
<b>Bosilovich y Chern (2006)</b>	AGCM con trazadores pasivos de vapor de agua	Condiciones iniciales del modelo; sin condiciones de límite de evolución temporal	1948-1997	27,2.
<b>Dirmeyer <i>et al.</i> (2009).</b>	Trayectoria inversa cuasi-isentrópica (seguimiento de Lagrangian)	NCEP/DOE reanálisis	1979-2003	28.
<b>van der Ent <i>et al.</i> (2010)</b>	Método Euleriano de seguimiento de la humedad atmosférica	ERA-Interino reanálisis	1999-2008	28.
<b>Zemp <i>et al.</i> (2014)</b>	Método Euleriano de seguimiento de la humedad atmosférica	TRMM para (P) y MODIS para ET	2001-2010	28.
<b>Zemp <i>et al.</i> (2014)</b>	Método Euleriano de seguimiento de la humedad atmosférica	Modelo de superficie terrestre para ET, promedio de CRU, GPCC, GPCP y CPC para P	1990-1995	24.
<b>Staal <i>et al.</i> (2018)</b>	Método Euleriano de seguimiento de la humedad atmosférica/reciclaje en cascada	GLDAS	2003-2014	32.

conduce a una subestimación de las fuentes terrestres de humedad mediante modelos simples en comparación con los trazadores de vapor de agua en los modelos climáticos (Goessling y Reick 2013; Domínguez *et al.* 2020).

Por otro lado, existen modelos para rastrear fuentes y rutas de vapor de agua en la atmósfera que utilizan el seguimiento de partículas de Lagrange, como el modelo de trayectoria NOAA HYSPLIT (Stein *et al.* 2015) o el modelo climático regional Weather Research and Forecasting with Water Vapor Tracing (WRF-WVT) (Insua-Costa y Miguez-Macho 2018).

Estos modelos simulan o parametrizan explícitamente procesos como convección, microfísica, tur-

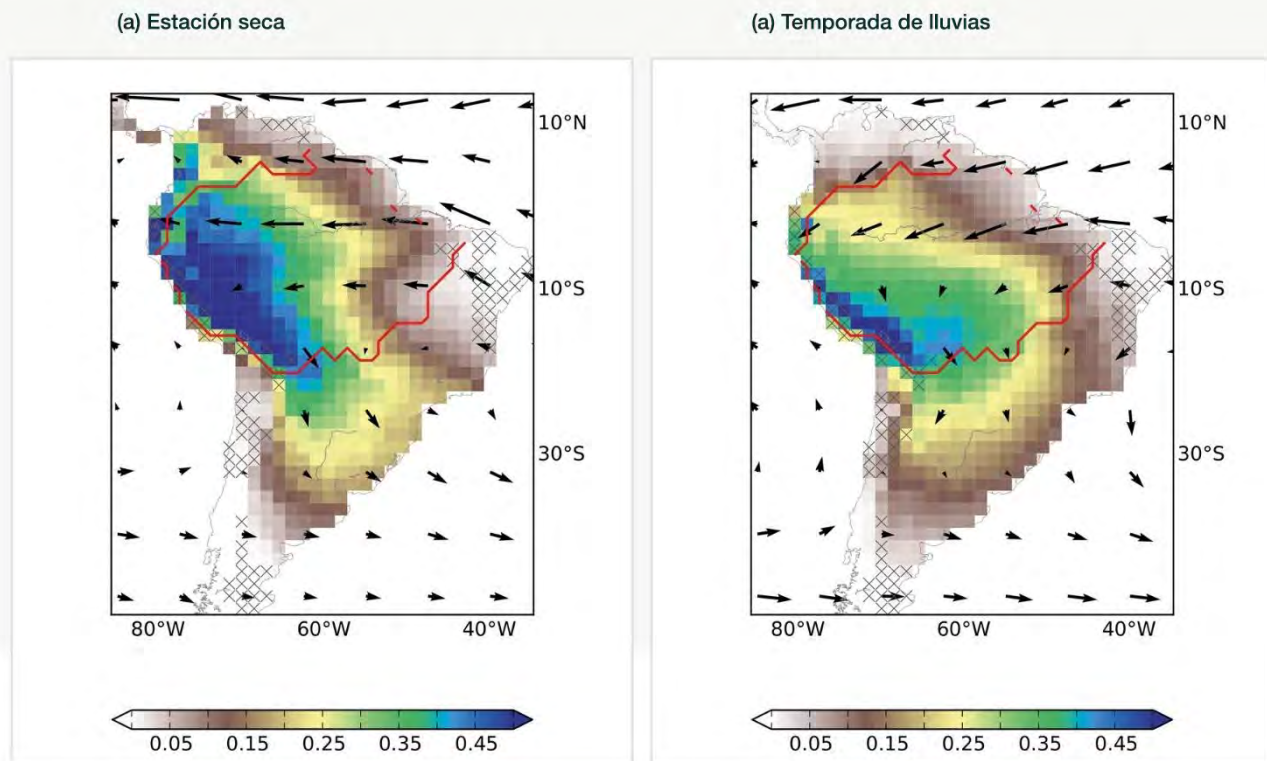
bulencia y seguimiento de partículas, pero tienen la desventaja de ser computacionalmente costosos. Ambos métodos (euleriano y lagrangiano) también se pueden subdividir en cálculos fuera de línea (realizados en conjuntos de datos generados previamente) o cálculos en línea (realizados mientras se ejecuta el modelo) (Domínguez *et al.* 2020). Los modelos Lagrangianos en línea, que están basados en trazadores de agua de pronóstico integrados en modelos climáticos globales o regionales, pueden suministrar valores más consistentes físicamente. Por otro lado, ejecutarlos durante mucho tiempo para calcular los valores de la tasa de reciclaje climatológica muy probablemente conducirá a graves sesgos si las condiciones de los límites no son actualizadas constantemente. En resumen, todos los métodos

tienen ventajas y desventajas. Hoy en día no está claro cuál sería el efecto de sustituir el supuesto de mezcla de pozos por el seguimiento de Lagrange en el cálculo de la tasa de reciclaje.

Sin embargo, estos estudios también concluyeron que la tasa de reciclaje varía espacial, estacional e interanualmente. Varios autores, como van der Ent *et al.* (2010), Zemp *et al.* (2014), y Staal *et al.* (2018), brindan cálculos espacialmente explícitos de la tasa de reciclaje. Muestran que  $\rho$  está cerca de cero cerca de la desembocadura del Amazonas, donde la humedad del océano ingresa a la Amazonía, a >50% cerca de los Andes (Figura 7.3). El levantamiento mecánico de las montañas y la forma cóncava de los Andes inducen la convergencia en niveles bajos varios cientos de kilómetros antes de los Andes, lo que facilita las altas tasas de precipitación y dificulta que la humedad cruce los Andes y abandone la cuenca.

El reciclaje también es mayor durante la estación seca que durante la estación lluviosa (comparar la Figura 7.3a con la Figura 7.3b). Durante la estación seca, la entrada de humedad del océano disminuye y el flujo constante de agua del bosque tropical aumenta la importancia de esta fuente local. Como se explica en la Sección 5.4 del Capítulo 5 y más abajo en la Sección 7.2.2, en la mayor parte de la Amazonía, la ET no está controlada por la disponibilidad de humedad del suelo sino por la disponibilidad de energía para evaporar el agua, de ahí la baja variabilidad estacional. Esto se debe a que los árboles amazónicos tienen acceso al agua almacenada en capas profundas del suelo y, en consecuencia, no sufren mucho estrés hídrico.

La estabilidad de la ET local también está asociada con la variabilidad de  $\rho$  a escalas temporales interanuales y decenales. Por ejemplo, Costa y Foley (1999) encontraron un debilitamiento de los vientos



**Figura 7.3** Fracción de precipitación que se origina dentro de la cuenca amazónica (contorno en rojo), utilizando datos de ET MOD16 y datos de precipitación TRMM para el periodo 2001-2010, y cálculos directos de reciclaje de humedad. (a) Estación seca (junio-septiembre); (b) Temporada de lluvias (diciembre-marzo). Redibujado de Zemp *et al.* (2014).

alisios que transportan vapor de agua desde el océano Atlántico tropical hacia la cuenca amazónica durante 1976-1996, lo que provocó una disminución en la entrada de vapor de agua a la cuenca amazónica. En este caso, la principal fuente de vapor de agua hacia la cuenca disminuyó alrededor de 720 mm/año en 20 años (de 3430 mm/año en 1976-77 a 2710 mm/año en 1995-96, o 36 mm/año<sup>2</sup>); sin embargo, la cuenca amazónica mantuvo la precipitación y la escorrentía al aumentar la contribución relativa de la fuente local de vapor de agua (ET regional) del 28% en 1976-77 al 33% en 1995-96.

### 7.2.2 Mecanismos para Capturar la Humedad del Suelo Profundo por parte de los Árboles

Otro avance en la comprensión del papel del bosque tropical en el clima regional fue la medición directa de la ET utilizando técnicas de covarianza de remolinos en varios sitios experimentales de bosques de tierras altas amazónicas. Estas observaciones indican que las tasas de ET de la estación seca en los bosques amazónicos centrales alcanzan su punto máximo durante la estación seca, superando constantemente los valores de la estación lluviosa (Shuttleworth 1988). Estas observaciones implican que la ET en estos bosques está regulada por el ciclo anual de la radiación entrante (que generalmente aumenta durante la estación seca debido a un sol más vertical y a una menor cobertura de nubes), con una ET de la estación seca comparable o incluso superior a los valores de la temporada lluviosa (Hasler y Avissar 2007). La dinámica de la ET estacional más compleja de los bosques de tierras altas del sur de la Amazonía con humedad limitada indica una regulación conjunta por factores ambientales (p.ej., radiación neta, déficit de presión de vapor) y biológicos (conductancia del dosel del bosque) en estos bosques (Da-Rocha *et al.* 2009; Costa *et al.* 2010; Restrepo-Coupe *et al.* 2021).

Estos hallazgos contradicen el entendimiento común (ver la discusión entre Werth y Avissar 2004; Costa *et al.* 2004), y los resultados de la simulación de la mayoría de los modelos de superficie terrestre, que muestran una disminución en la ET y la productividad durante la estación seca y los períodos de se-

quía debido a la limitación de agua (Christoffersen *et al.* 2014) (ver también la Sección 5.4 del Capítulo 5).

Esta discusión se enfoca en los mecanismos de absorción de aguas profundas de los bosques de tierras altas, ya que se supone que los bosques inundados estacionalmente tienen menos probabilidades de tener limitaciones de agua. Varios estudios han propuesto diferentes mecanismos para explicar la tolerancia a la sequía (estacional o extrema) de los bosques amazónicos. Estos mecanismos incluyen la absorción de agua por las raíces profundas, la elevación hidráulica de la planta y la regeneración de hojas en la estación seca.

Como se discutió en el Capítulo 5, los suelos amazónicos, debido a su textura arcillosa predominante en el área de la meseta, almacenan grandes cantidades de lluvia en la estación lluviosa que se libera a las plantas durante la estación seca (Bruno *et al.* 2006; Chauvel *et al.* 1992; Hodnett *et al.* 1995; Nepstad *et al.* 1994). A medida que avanza la estación seca, esta agua tiende a filtrarse y se almacena en capas profundas del suelo, que se compone principalmente del agua infiltrada en los períodos húmedos anteriores (Negrón-Juárez *et al.* 2007), y donde principalmente las raíces más profundas tienen la capacidad de absorberlo (Nepstad *et al.* 1994). Raíces finas muy profundas (>6 m), aunque raras, se han encontrado en algunos sitios en el este (Nepstad *et al.* 1994) y la Amazonía central (Chauvel *et al.* 1992; Negrón-Juárez *et al.* 2020). En la Amazonía oriental, donde la precipitación es más estacional, Nepstad *et al.* (1994) encontraron raíces que alcanzaban los 18 m. La existencia de estas raíces, asociada con el bajo nivel de agua disponible para las plantas en las capas superiores (<1 m) del suelo, da lugar a la comprensión del papel de las raíces profundas como estrategia principal de las plantas para hacer frente a las sequías estacionales y potencialmente severas (Bruno *et al.* 2006; Hodnett *et al.* 1995; Jipp *et al.* 1998; Nepstad *et al.* 1994).

A pesar de la existencia documentada de raíces profundas, es bien sabido que las raíces superficiales (<1 m) en la Amazonía son mucho más abundantes que las profundas (Chauvel *et al.* 1992; Nepstad *et al.*

1994). La densidad de raíces disminuye desde más de un kilogramo de raíces por metro cúbico cerca de la superficie hasta unas pocas decenas de gramos por metro cúbico por debajo de los dos metros, siendo relativamente constante por debajo de este nivel (Nepstad 1989, citado por Bruijnzeel 1996). Aunque las raíces profundas tienen baja densidad, la investigación realizada por Hodnett *et al.* (1995) cerca de Manaus ha demostrado que, en muchos años, es imposible cerrar el balance hídrico de la estación seca del bosque amazónico sin utilizar el agua almacenada a profundidades superiores a los 2 m. Utilizando datos de un experimento de exclusión de lluvia en Santarém, Marketwitz *et al.* (2010) también concluyeron que las contribuciones profundas a la absorción de agua por las raíces son cruciales. En condiciones de control, la capa de suelo de 250 a 550 cm contribuyó con ~20% de la demanda de agua, mientras que las capas más profundas (550–1150 cm) contribuyeron con ~10%. Bajo la exclusión, la absorción de agua por las raíces se mantuvo durante los primeros 2 años del experimento, pero disminuyó después de eso.

Otros estudios han sugerido la existencia de mecanismos para transportar el agua hacia arriba desde las capas profundas a las superficiales del suelo, ya sea a través del sistema de raíces, es decir, el levantamiento hidráulico de la planta (Dawson *et al.* 2002; Oliveira *et al.* 2005), o a través de suelos de textura fina por el mecanismo de ascenso capilar (Fan y Miguez-Macho 2010; Romero-Saltos *et al.* 2005). Sin embargo, la elevación hidráulica también está basada en la absorción de agua de las raíces profundas y, cuando se incluyó en un modelo de superficie terrestre, aumentó moderadamente las tasas de ET en la estación seca (Lee *et al.* 2005). El ascenso capilar, en general, solo impulsa el agua hacia arriba unos pocos centímetros (Romero-Saltos *et al.* 2005), y es más importante en las regiones donde el nivel freático es poco profundo (Fan y Miguez-Macho 2010), que no es el caso para la mayoría de las áreas de meseta donde el nivel freático es de 30-40 m de profundidad (Fan y Miguez-Macho 2010; Tomasella *et al.* 2008). Otros estudios han sugerido la existencia de un tercer mecanismo, la partición del nicho de la raíz (Brum *et al.* 2019; Ivanov *et al.* 2012), mediante

el cual las plantas absorben agua del suelo de diferentes fuentes, en función de su altura, la profundidad de la raíz y los atributos hidráulicos de la planta, como la resistencia a la embolia de los vasos del xilema (Rowland *et al.* 2015).

Los mecanismos de acceso de las raíces al agua del suelo también están acoplados a la regulación biológica del flujo de agua a través de las hojas. Debido a que los estomas de las hojas vinculan la ET con el flujo fotosintético (Productividad Primaria Bruta, PPB), la regulación estomática que permite aumentar la PPB en la estación seca (Huete *et al.* 2006; Wu *et al.* 2016; Saleska *et al.* 2016; ver también el Capítulo 6) también facilita los máximos de la estación seca en la ET forestal discutida anteriormente (Shuttleworth 1988; Hasler y Avissar 2007). Investigaciones recientes muestran que la alta capacidad fotosintética de la hoja en la estación seca y la alta conductancia estomática son impulsadas por la fenología de la hoja, es decir, la sincronización biológica del surgimiento de hojas nuevas y la senescencia de las hojas viejas durante la estación seca provoca grandes cambios en la composición de las hojas del dosel hacia hojas más jóvenes y más conductoras, lo que probablemente facilite los aumentos estacionales de la ET en la Amazonía central (Albert *et al.* 2018; Wu *et al.* 2016). Christoffersen *et al.* (2014) destacan los importantes roles complementarios de la dinámica de la raíz y la fenología de la hoja en la regulación de la ET.

En conclusión, si el bosque tropical es reemplazado por otra cobertura y otro uso de la tierra, la Amazonía no podría mantener la ET al mismo ritmo, particularmente durante la estación seca. Como resultado, la profundidad de las raíces sería mucho más pequeña, la redistribución hidráulica cesaría y la superficie de evaporación (área foliar) sería más pequeña y posiblemente presentaría un verdor más bajo que el actual.

#### 7.2.2.1 *El papel de los bosques tropicales amazónicos en la producción de su propio clima*

Como se dijo anteriormente, los bosques tropicales son una consecuencia obvia del clima cálido y hú-

medo de esa región. Sin embargo, en las últimas décadas, se está acumulando evidencia de que el bosque tropical y el clima cálido y húmedo están fuertemente conectados, formando un sistema de interacción bidireccional que se perpetúa mutuamente (retroalimentación positiva). En otras palabras, el clima tropical húmedo permite la existencia del bosque tropical que, a su vez, ayuda a producir el clima lluvioso que necesita.

Un clima lluvioso requiere dos condiciones necesarias: una atmósfera lluviosa y suficiente movimiento vertical ascendente para formar nubes e inducir la precipitación.

Como se indicó en secciones anteriores, en promedio anual en la Amazonía, alrededor del 72% del vapor de agua que ingresa a la columna atmosférica es de origen oceánico y el 28% se evapora localmente (Cuadro 7.1). Además de este papel como fuente de vapor de agua, el bosque tropical siempre verde tiene otro papel en el clima local. Los estudios teóricos (Eltahir 1996; Zeng y Neelin 1999) y de modelado (Dirmeyer y Shukla 1994) demuestran que el bajo albedo del bosque tropical favorece la convección sobre la cuenca, mientras que un aumento en el albedo superficial provoca una anomalía de hundimiento en la región. Además, los bosques también emiten compuestos orgánicos volátiles (COV, p.ej., terpenos) que se convierten en núcleos de condensación de nubes (NCC) y favorecen la formación de gotas de lluvia (ver también Capítulo 6). Debido a que el vapor de agua y la convección son contribuyentes clave a la precipitación, es probable que los bosques tropicales a gran escala tengan cierta capacidad para mantener su propio clima.

Es desconcertante por qué los mecanismos de captura de humedad profunda fueron seleccionados en algunos bosques tropicales en un clima tan húmedo. En un entorno competitivo, las especies que asignan innecesariamente una gran fracción de carbono fijo para hacer crecer las raíces, a expensas de las hojas y las ramas, estarían en desventaja al competir con especies que concentran la asignación de carbono en la superficie (Stephenson *et al.* 2011).

Aunque los rasgos evolutivos extremos, como las raíces de 18 m de profundidad, pueden ser innecesarios hoy en día, podrían haber representado una ventaja en el pasado. Durante el Último Máximo Glacial (21.000 años AP) y hasta mediados del Holoceno (14.000 años AP), los vientos alisios fueron más zonales, las tasas de precipitación fueron más bajas y partes del bosque tropical fueron reemplazadas por sabanas (Haffer 1969; Vander-Hammen y Absy 1994; Kubatski y Claussen 1998; Maslin y Burns 2000; Mayle *et al.* 2000). Si las presiones ambientales resultaron en la selección de árboles con raíces muy profundas para competir por el agua durante el Último Máximo Glacial, es probable que el clima entonces también tuviera una fuerte variabilidad interanual. Los períodos secos pueden haber sido lo suficientemente largos como para requerir raíces profundas (varios años), seguidos de largos períodos húmedos que recargarían el suelo. Bajo tal clima, las raíces profundas pueden haber representado un rasgo decisivo para la supervivencia de los árboles tropicales (Kleidon y Lorenz 2001).

Mecanismos como el desarrollo de raíces profundas, el levantamiento hidráulico de las plantas y la regeneración de hojas en la estación seca sugieren que los bosques amazónicos pueden resistir sequías extremas. Con estos mecanismos, el bosque tropical puede tener acceso a alrededor de 3.000 mm de agua almacenada en una gruesa capa de suelo. Estos mecanismos pueden no estar presentes en todos los bosques tropicales. En primer lugar, todavía no sabemos si la capacidad de desarrollar raíces profundas se limita a unas pocas especies o es compartida por muchas. Además, Canadell *et al.* (1996) informan que la profundidad máxima promedio de las raíces de los bosques tropicales caducifolios es de solo 3,7 m. Además, la profundidad máxima de la raíz puede estar geológicamente limitada. Por ejemplo, en una parte de las Guayanas, las raíces no pueden penetrar más allá de unos pocos metros debido a rocas menos erosionadas (Brouwer 1996, p.22).

A pesar de estas incertidumbres, Singh *et al.* (2020) pudieron mapear la capacidad de almacenamiento de la zona de raíces y analizarla de forma cruzada con transectos de cobertura arbórea a lo largo de la

frontera entre el bosque y la sabana en América del Sur. Sus resultados indican que actualmente, partes del bosque amazónico tienen acceso a hasta 800 mm de agua almacenada en la zona de raíces, aunque las mediciones locales sugieren valores más altos (ver arriba). Concluyen que las especies del bosque tropical invierten en su estrategia de enraizamiento y modifican la asignación sobre el suelo en respuesta al estrés hídrico. Estas respuestas se enfocan en la asignación de carbono de la manera más eficiente posible para maximizar el beneficio hidrológico.

#### 7.2.2.2 La bomba biótica y el papel del bosque en el inicio de la estación lluviosa

El papel fundamental del bosque en el transporte y equilibrio regional de la humedad se ha discutido en el contexto de la teoría de la bomba biótica. Esta teoría sugiere que la condensación atmosférica del vapor de agua suministrado por la transpiración de las plantas de los bosques es un mecanismo que no solo contribuye al reciclaje de la lluvia (como se describe en la sección 7.2.1 anterior), sino que también ejerce una gran influencia sobre la dinámica atmosférica (Makarieva y Gorshkov 2007; Makarieva *et al.* 2013). Específicamente, la recondensación del agua evapotranspirada del bosque es una extracción masiva de agua de la fase gaseosa que induce una disminución de la presión del aire en la atmósfera inferior, con los consiguientes gradientes de presión horizontales que aceleran el movimiento del aire. Por lo tanto, el vapor de agua suministrado por la ET brinda una reserva de energía potencial disponible para impulsar vientos adicionales (más allá de lo que se esperaría de la circulación atmosférica general) que luego contribuyen al transporte del vapor de agua evaporado por el océano a los bosques continentales. Existe un debate sobre si esta es una teoría fundamentalmente diferente u otra perspectiva de la teoría clásica de la circulación atmosférica, que difiere en el papel de las fuentes internas y externas de vapor de agua (Meesters *et al.* 2009; Makarieva y Gorshkov 2009; Makarieva *et al.* 2014; Makarieva *et al.* 2017; Jaramillo *et al.* 2018). En cualquier caso, esta teoría ha sido cada vez más adoptada en la literatura para explicar el aumento exponencial de las

precipitaciones sobre las áreas boscosas de la Amazonía (Poveda *et al.* 2014; Sheil 2018; Molina *et al.* 2019).

Estrechamente relacionado con la bomba biótica está el concepto de que los altos flujos de agua de la transpiración del bosque tropical durante la estación seca estimulan un regreso más temprano de las lluvias de la estación lluviosa de lo que se esperaría solo a partir de la dinámica atmosférica (Wright *et al.* 2017). Específicamente, la transpiración del bosque tropical aumenta la convección superficial que humedece y desestabiliza la atmósfera durante las etapas iniciales de la transición de la estación seca a la lluviosa, condicionando la atmósfera regional para un rápido aumento de la convección profunda con lluvia. A su vez, este proceso impulsa la convergencia de la humedad y el inicio de la estación lluviosa 2 o 3 meses antes de la llegada de la Zona de Convergencia de la Amazonía. La evidencia reciente que utiliza datos de pluviómetros y de la Misión de Medición de Lluvias Tropicales (TRMM, por sus siglas en inglés) demuestra empíricamente el papel de los bosques tropicales en varias características críticas de la temporada de lluvias del sur de la Amazonía. Leite-Filho *et al.* (2020) han demostrado que la presencia de bosques está asociada con un inicio más temprano y un final más tardío de la temporada de lluvias, lo que lleva a una temporada de lluvias más larga. Además, Leite-Filho *et al.* (2019) han demostrado que una mayor cobertura forestal está asociada con una baja frecuencia de períodos secos de cualquier duración en septiembre, octubre, abril y mayo, los meses de transición entre las estaciones seca y lluviosa. En otras palabras, en áreas bien conservadas, la temporada de lluvias comienza antes y es menos probable que se vea interrumpida por una sequía prolongada en sus primeros días. Por otro lado, en áreas muy deforestadas, la temporada de lluvias comienza tarde y es más probable que se interrumpa.

Los estudios observacionales de Spracklen *et al.* (2012) confirman la dependencia de las cantidades de lluvia de la exposición acumulativa de las trayectorias inversas del aire de 10 días al índice de área foliar (IAF) de la vegetación. Utilizaron datos de sen-

sores remotos satelitales de precipitación tropical y IAF, combinados con patrones de transporte atmosférico simulado, y concluyeron que el aire que ha pasado sobre vegetación extensa en los 10 días anteriores produce al menos el doble de lluvia que el aire que ha pasado sobre vegetación pequeña. Esta correlación empírica es consistente con que la ET mantenga la humedad atmosférica en el aire que pasa sobre una vegetación extensa.

Estos mecanismos implican una retroalimentación activa y positiva. La cantidad de cubierta forestal regula la cantidad y el momento de la precipitación recibida por esos bosques, con la pérdida/el aumento de bosques que conduce a reducciones/aumentos en las precipitaciones y posteriores impactos adicionales en la cubierta forestal (ver también la discusión en el Capítulo 21).

### 7.2.3 El papel del bosque como fuente de vapor de agua para otras regiones

La región amazónica también es una fuente importante de humedad para varias regiones de América del Sur, ya que suministra humedad y precipitaciones a los glaciares de los Andes, los páramos, las principales ciudades y la cuenca del Río de la Plata (Marengo *et al.* 2004; Arraut *et al.* 2012; Zemp *et al.* 2014; Drumond *et al.* 2014; Poveda *et al.* 2014; Gimeno *et al.* 2019). Sobre la cuenca del río de La Plata, y posiblemente sobre el Pantanal (humedales en Brasil) y las regiones andinas, la Amazonía es el segundo mayor contribuyente continental a la precipitación media anual (Martínez y Domínguez 2014), con el reciclaje local sobre la cuenca de La Plata siendo la fuente principal. Este transporte de vapor de agua ocurre en espacios relativamente estrechos de la atmósfera llamados “ríos aéreos” (Cuadro 7.1). Además, las fuentes externas de los océanos Pacífico sur y Atlántico tropical también contribuyen a la precipitación en la cuenca (Drumond *et al.* 2008). Drumond *et al.* (2008) destacaron que la influencia del océano Atlántico tropical varía estacionalmente desde las regiones del norte en los meses de verano austral (Martínez y Domínguez 2014).

La parte suroeste de la cuenca amazónica es una im-

portante fuente directa de humedad entrante sobre la cuenca de La Plata, la Amazonía andina y las regiones del Pantanal durante todo el año. El agua de la Amazonía se exporta fuera de la cuenca y se transporta a través del Jet Sudamericano de Bajo Nivel (South American Low-Level Jet) (SALLJ, por sus siglas en inglés) a lo largo de los Andes (Marengo *et al.* 2004; Drumond *et al.* 2008, 2014; Arraut *et al.* 2012; van der Ent *et al.* 2010; Poveda *et al.* 2014). Esta característica de circulación regional de estación cálida representa un núcleo de fuertes vientos de bajo nivel (Ver el Capítulo 5, Sección 5.2) en medio del transporte de humedad por los vientos alisios provenientes del océano Atlántico tropical. Este sistema transporta y distribuye humedad desde toda la cuenca amazónica hacia la cuenca de La Plata y la región amazónica andina, produciendo precipitaciones, así como sobre el Pantanal y las tierras agrícolas del centro-occidente de Brasil. El transporte de humedad asociado con el SALLJ y el papel del Jet de Bajo Nivel (LLJ, por sus siglas en inglés) al este de los Andes en los eventos de precipitación que ocasionalmente conducen a precipitaciones extremas e inundaciones importantes son analizados en estudios como el de Gimeno *et al.* (2016, 2019) y Marengo *et al.* (2020). Este sistema también transporta humo y aerosoles de la quema de biomasa en la Amazonía a regiones adyacentes favoreciendo la contaminación atmosférica sobre las ciudades de esas regiones (Mendez-Espinosa *et al.* 2019).

## 7.3 Regulación climática proporcionada por los bosques

### 7.3.1 Regulación de la temperatura

¿Por qué los bosques amazónicos son mucho más fríos que los usos de la tierra que a menudo los reemplazan? La respuesta a esta pregunta es crucial para comprender la capacidad de la Amazonía para brindar servicios ecosistémicos y cómo esta capacidad puede disminuir con la deforestación, la degradación forestal y el cambio climático global (Foley *et al.* 2007; Coe *et al.* 2016). Estudios recientes sobre la regulación de la temperatura de la superficie terrestre indican que los bosques amazónicos actúan como aires acondicionados gigantes (Silvério *et al.*

2015; Coe *et al.* 2017). Esta característica está relacionada principalmente con la capacidad de los bosques para reciclar grandes cantidades de agua del suelo a la atmósfera a través de ET (Nobre *et al.* 2016) (ver secciones anteriores). En comparación con la mayoría de los cultivos de la región, los bosques amazónicos tienen copas más ásperas, una cubierta de copas más densa durante la mayor parte del año, raíces más profundas y una mayor capacidad general para absorber energía solar y devolverla a la atmósfera de manera aplastante como calor latente (Coe *et al.* 2016). Combinadas con la alta radiación superficial neta y la precipitación inherentes a la región, estas características dan como resultado una capacidad desproporcionada de los bosques para enfriar sus hojas. Por ejemplo, la temperatura de la superficie terrestre durante el día en las áreas boscosas del suroriente de la Amazonía tiende a ser 5°C más baja que en las áreas deforestadas durante la estación seca, como resultado de que la ET disminuye, en promedio, en un tercio a medida que los bosques son reemplazados por pastos y tierras de cultivo (Silvério *et al.* 2015).

La superficie relativamente fría de los bosques amazónicos se relaciona con interacciones complejas entre procesos biológicos, físicos y químicos (Still *et al.* 2019). La mayoría de las especies de árboles amazónicos evitan que la temperatura de las hojas aumente por encima de los niveles críticos, lo que puede evitar el sobrecalentamiento y las reducciones asociadas en la asimilación, el crecimiento y el almacenamiento de carbono, todo lo cual influye en las probabilidades de supervivencia de las plantas (Brando *et al.* 2019). Algunos estudios sugieren que la temperatura óptima para la fotosíntesis de la hoja es inferior a 30°C, y la fotosíntesis de la hoja cae abruptamente cuando las temperaturas superan los 35°C (Doughty y Goulden 2008), aunque existe debate sobre si el mecanismo de limitación de la fotosíntesis es la temperatura o el déficit de presión de vapor asociado (Smith *et al.* 2020). Un estudio reciente a largo plazo encontró que las reservas de carbono y las ganancias de carbono de los bosques tropicales de América del Sur disminuyen significativamente ( $P < 0.001$ ) con la temperatura máxima diaria promedio en el mes más cálido (Sullivan *et al.*

2020). Este proceso ayuda a explicar por qué la temperatura superficial promedio de los bosques amazónicos suele estar por debajo de los 30°C (Coe *et al.* 2016). Si bien la ET controla gran parte de esta capacidad para regular las temperaturas de la superficie, otras características foliares que contribuyen al enfriamiento de las hojas incluyen el ángulo, el tamaño, la forma y la pubescencia de las hojas; posición del dosel; número de hojas por tallo; y la estructura del dosel (Brando *et al.* 2019).

La ET y las temperaturas de la superficie terrestre parecen ser relativamente constantes en toda la cuenca amazónica. Sin embargo, existe una importante variabilidad espacial y temporal a escala más fina en las propiedades del dosel, la ET y la temperatura de la superficie terrestre. El principal proceso ambiental que controla esta variabilidad espacial es la radiación solar (Fisher *et al.* 2009). Aunque la radiación de onda corta entrante potencial es alta en toda la región, algunas partes de la Amazonía (p. ej., cerca de los Andes) reciben menos radiación debido a las condiciones más nubladas que otras (la Amazonía sudoriental). El segundo factor está relacionado con la disponibilidad de agua del suelo. Donde hay una estación seca intensa (o en años extremadamente secos como el evento de El Niño 2015-2016), la baja disponibilidad de agua en el suelo hacia el final de la estación seca puede limitar la ET y causar aumentos relacionados en la temperatura de la superficie terrestre (Gimenez *et al.* 2019). En la cuenca suroriente, donde la cobertura terrestre dominante es el cerrado (principalmente sabanas), la ET de la estación seca puede ser menos de la mitad de la de la estación lluviosa (Costa y Pires 2010), con temperaturas superficiales que aumentan proporcionalmente a la disminución de la ET durante el final de la estación seca. De manera similar, cuando la humedad del suelo cae por debajo de los niveles críticos durante los años de sequía, el estrés hídrico de las plantas puede desencadenar reducciones en la conductancia estomática y la ET, lo que resulta en un aumento de las temperaturas de la superficie terrestre (Toomey *et al.* 2011)). Por lo tanto, si bien el clima en gran parte de la Amazonía es adecuado para que las plantas mantengan una ET alta y temperaturas más bajas asociadas, existen patrones am-



### Cuadro 7.1 Ríos Aéreos

En los últimos años, el término río atmosférico ha evolucionado y ahora se establece que describe una banda estrecha de humedad atmosférica, que generalmente se origina en los trópicos y toca tierra en las latitudes medias. Los chorros de bajo nivel (LLJ) se definen como regiones de velocidades de viento anómalamente altas que ocurren dentro del primer kilómetro de la troposfera (consulte la Sección 5.2, Capítulo 5). En el caso de la cuenca del Amazonas, estas columnas de vapor se mueven con el clima, transportando una cantidad de vapor de agua aproximadamente equivalente al flujo promedio de agua en la desembocadura del río Amazonas (Arraut *et al.* 2012), y se denominan ríos aéreos, apodo del sudamericano LLJ al este de los Andes (SALLJ).

Cuando los ríos atmosféricos tocan tierra, a menudo liberan este vapor de agua en forma de lluvia. La figura muestra una representación esquemática del transporte de humedad en la región amazónica. La humedad evaporada del Océano Atlántico es transportada por los vientos superficiales hacia la región, con un transporte más fuerte a lo largo del SALLJ. Los vientos obtienen aún más humedad del reciclaje de humedad proporcionado por el bosque. El aire húmedo primero se mueve hacia el oeste, pero a medida que se acerca al flanco oriental de los Andes, se desvía hacia el sureste de América del Sur, generando el SALLJ. Este transporte de humedad es como un río en el aire que trae humedad y lluvia al sur de la Amazonía, Pantanal y la Cuenca del Plata, siendo el SALLJ el núcleo del río (Arraut *et al.* 2012). Es por ello que a este transporte se le denomina “ríos aéreos” sobre tierra, donde el flujo de humedad es en forma de vapor de agua y nubes.



Fuente: Proyecto Río Voadores: [www.riovoadores.com](http://www.riovoadores.com) y Marengo 2020.

plios en toda la región.

La temperatura del aire y la temperatura de la superficie terrestre, aunque con la misma tendencia, a menudo difieren, y las diferencias entre ellas resultan de diferencias en los valores de calor específico del aire, suelo y agua, y de interacciones complejas entre propiedades atmosféricas, humedad del suelo, radiación neta, y elevación. En general, las temperaturas del aire y de la superficie terrestre convergen a valores similares durante la noche, pero divergen durante las horas más calurosas del día, cuando las temperaturas de la superficie terrestre suelen superar la temperatura del aire en varios grados (Still *et al.* 2019). A medida que se deforestan grandes extensiones de bosques amazónicos, esperamos grandes aumentos en las temperaturas superficiales (Silvério *et al.* 2015), dado que la deforestación resulta en una disminución de la ET. Este calentamiento puede ser mayor que los efectos de enfriamiento que causa la deforestación al aumentar el albedo.

### 7.3.2 Efectos de borde sobre la temperatura y la humedad

Más del 70% del bosque que queda en el mundo está a menos de 1 km de un borde (borde adyacente a un campo), y el 20% está a menos de 100 m de un borde (Haddad *et al.* 2015). En paisajes tropicales dominados por los seres humanos, los bordes de los bosques y sus efectos son omnipresentes (Skole y Tucker 1993, Pfeifer *et al.* 2017). A medida que las personas talan bosques para expandir los pastos, las tierras de cultivo y las plantaciones de aceite de palma, los cambios asociados en los regímenes de perturbación y el balance energético regional pueden degradar gran parte del bosque residual. Por lo tanto, esperamos pérdidas adicionales de carbono por cada hectárea deforestada, especialmente a lo largo de los bordes de los bosques vecinos a los campos agrícolas. En el 'arco de la deforestación' en el suroccidente de la Amazonía, casi el 14% de los bosques amazónicos ahora crecen a menos de 100 m de un área deforestada (Brando *et al.* 2014).

Los bordes de los bosques adyacentes a los campos

despejados están sujetos a una degradación forestal prolongada. Estos bordes y parches de bosque están expuestos a condiciones más cálidas, secas y ventosas (Didham y Lawton 1999; Schwartz *et al.* 2017). Estos efectos de borde degradan los bosques con el tiempo y tienen implicaciones importantes para la estructura forestal, especialmente porque tienden a aumentar desproporcionadamente la mortalidad de los árboles dominantes del dosel a corto plazo (Laurance *et al.* 2000). Los cambios resultantes en el microclima facilitan el establecimiento de especies pioneras de madera clara (baja densidad de madera), tamaño pequeño y rápido crecimiento (Laurance *et al.* 2002), provocando reducciones regionales en las reservas de carbono forestal a largo plazo (Chaplin-Kramer *et al.* 2015; Silva Junior *et al.* 2020).

Los bosques tropicales son muy resistentes a las perturbaciones ocasionales, pero se espera que el aumento de la frecuencia o la intensidad de los eventos de perturbación cambien drásticamente la estructura, la composición y la función del bosque (Brando *et al.* 2014; Lewis *et al.* 2015; Nobre *et al.* 2016). Cuando se combinan con el cambio climático, estas perturbaciones pueden dejar atrás los procesos de adaptación (Lewis *et al.* 2015; Trumbore *et al.* 2015). Los efectos combinados de la deforestación continua y un clima cambiante colocan a grandes áreas de la Amazonía en riesgo de una mayor degradación en las próximas décadas (Maxwell *et al.* 2019), particularmente a lo largo de los bordes de los bosques vecinos a los campos deforestados y en parches de bosques aislados (Gascon *et al.* 2000; Matricardi *et al.* 2020).

Cuantificar los impulsores de la degradación forestal en la Amazonía (ver el Capítulo 19) es clave para desarrollar, validar y parametrizar modelos del sistema terrestre (MST) que simulen mecánicamente los cambios en las reservas de carbono y los flujos entre la biosfera y la atmósfera (Rödig *et al.* 2018). Los avances en el mapeo de la degradación forestal y sus impulsores han permitido mejoras sustanciales en la capacidad de los MST para proyectar posibles rutas de los bosques amazónicos. Sin embargo, muy pocos (si es que hay alguno) de estos nuevos avances han abordado el problema de la degradada-

ción de los bordes de los bosques. Por lo tanto, proyectar el futuro de los bosques amazónicos requiere una mejor representación de los efectos de borde del bosque en los MST.

#### 7.4 Conclusiones

Los procesos biogeofísicos internos controlan fuertemente el sistema hidrológico y climático de la cuenca amazónica. Esto es posible porque se seleccionaron varios mecanismos para acceder al agua almacenada en las capas profundas del suelo en las especies de árboles del bosque tropical y proporcionar la energía necesaria para activar y mantener la convección. Estos mecanismos combinados conducen a un clima más húmedo en promedio y un comienzo más temprano y un final más tardío de la temporada de lluvias. Simultáneamente, mantienen el aire superficial lo suficientemente caliente para la inestabilidad y la convección, pero dentro de límites que no entorpecen la capacidad fotosintética de los árboles.

Dichos mecanismos, junto con el control de la temperatura y la humedad del microclima en los bordes del bosque, son características fundamentales del sistema biósfera-atmósfera acoplado en la Amazonía, que ayudan a definir el clima de la Amazonía y el clima en otras partes de América del Sur. Además, estos mecanismos aseguran la capacidad de este sistema acoplado para soportar la estación seca a lo largo de sus fronteras del sur y proporcionar una fuente constante de vapor de agua a la atmósfera de la Amazonía cuando se debilitan los aportes del océano Atlántico.

#### 7.5 Recomendaciones

- La cubierta forestal regula la cantidad y el momento de la precipitación recibida por esos bosques, y la pérdida/el aumento de bosques conduce a reducciones/aumentos en las precipitaciones y posteriores reducciones adicionales en la cubierta forestal. Si el bosque tropical se reemplaza con otra cobertura terrestre, la Amazonía tendría un clima más cálido y no mantendría la ET al mismo ritmo, particularmente durante la estación seca,

cambiando las cantidades de lluvia y disminuyendo la duración de la estación lluviosa, con implicaciones para la degradación forestal, la inflamabilidad de los bosques y el rendimiento de los cultivos.

- Los cambios más importantes en el sistema hidrológico están ocurriendo en la transición entre las estaciones seca y lluviosa, con un alargamiento de la estación seca, lo que tiene importantes consecuencias para la ecología de los ecosistemas, la hidrología superficial y la agricultura intensiva de la región. En particular, el alargamiento de la estación seca hace que el clima sea más estacional: un clima de sabana tropical en lugar de un clima de bosque tropical. Los futuros estudios de interacción biosfera-atmósfera deberían enfocarse en estas estaciones particulares.

#### 7.6 Referencias

- Albert LP, Wu J, Prohaska N, *et al.* 2018. Age-dependent leaf physiology and consequences for crown-scale carbon uptake during the dry season in an Amazon evergreen forest. *New Phytol* **219**: 870–84.
- Algarra I, Eiras-Barca J, Nieto R, and Gimeno L. 2019. Global climatology of nocturnal low-level jets and associated moisture sources and sinks. *Atmos Res* **229**: 39–59.
- Arraut JM, Nobre C, Barbosa HMJ, *et al.* 2012. Aerial Rivers and Lakes: Looking at Large-Scale Moisture Transport and Its Relation to Amazonia and to Subtropical Rainfall in South America. *J Clim* **25**: 543–56.
- Benton GS and Estoque MA. 1954. Water-Vapor Transfer Over the North American Continent. *J Meteorol* **11**: 462–77.
- Bosilovich MG and Chern J-D. 2006. Simulation of Water Sources and Precipitation Recycling for the MacKenzie, Mississippi, and Amazon River Basins. *J Hydrometeorol* **7**: 312–29.
- 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, Paolucci L, Ummenhofer CC, *et al.* 2019. Droughts, Wildfires, and Forest Carbon Cycling: A Pantropical Synthesis. *Annu Rev Earth Planet Sci* **47**: 555–81.
- Brouwer LC. 1996. Nutrient cycling in pristine and logged tropical rain forest a study in Guyana - Tropenbos Guyana Series 1.
- Brubaker KL, Entekhabi D, and Eagleson PS. 1993. Estimation of Continental Precipitation Recycling. *J Clim* **6**: 1077–89.
- Bruijnzeel LA. 1996. Predicting the hydrological impacts of land cover transformations in the humid tropics: the need for integrated research. In: Gash JHC (Ed). Amazonian Deforestation and Climate. J. Wiley & Sons.
- Brum M, Vadeboncoeur MA, Ivanov V, *et al.* 2019. Hydrological ni-

- che segregation defines forest structure and drought tolerance strategies in a seasonal Amazon forest. *J Ecol* **107**: 318–33.
- Bruno RD, Rocha HR da, Freitas HC de, *et al.* 2006. Soil moisture dynamics in an eastern Amazonian tropical forest. *Hydrol Process* **20**: 2477–89.
- Budyko MI, Miller DH, and Miller DH. 1974. Climate and life. Academic press New York.
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JB, *et al.* 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* **108**: 583–95.
- Chaplin-Kramer R, Sharp RP, Mandle L, *et al.* 2015. Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proc Natl Acad Sci* **112**: 7402–7.
- Chauvel A, Vital ART, Lucas Y, *et al.* 1992. O papel das raízes no ciclo hidrológico da floresta amazônica. *VII Congr Bras Meteorol*: 298–302.
- Christoffersen BO, Restrepo-Coupe N, Arain MA, *et al.* 2014. Mechanisms of water supply and vegetation demand govern the seasonality and magnitude of evapotranspiration in Amazonia and Cerrado. *Agric For Meteorol* **191**: 33–50.
- Coe MT, Brando PM, Deegan LA, *et al.* 2017. The Forests of the Amazon and Cerrado Moderate Regional Climate and Are the Key to the Future. *Trop Conserv Sci* **10**: 194008291772067.
- Coe MT, Macedo MN, Brando PM, *et al.* 2016. The Hydrology and Energy Balance of the Amazon Basin. In: Interactions Between Biosphere, Atmosphere and Human Land Use in the Amazon Basin. Ecological Studies (Analysis and Synthesis). Springer, Berlin, Heidelberg: Springer, Berlin, Heidelberg.
- Costa MH, Biajoli MC, Sanches L, *et al.* 2010. Atmospheric versus vegetation controls of Amazonian tropical rain forest evapotranspiration: Are the wet and seasonally dry rain forests any different? *J Geophys Res* **115**: G04021.
- Costa MH and Foley JA. 1999. Trends in the hydrologic cycle of the Amazon Basin. *J Geophys Res Atmos* **104**: 14189–98.
- Costa MH and Pires GF. 2010. Effects of Amazon and Central Brazil deforestation scenarios on the duration of the dry season in the arc of deforestation. *Int J Climatol* **30**: 1970–9.
- Costa MH, Souza-Filho JC, and Ribeiro A. 2004. Comments on “The Regional Evapotranspiration of the Amazon.” *J Hydrometeorol* **5**: 1279–80.
- Dall’Olio A, Salati E, Azevedo CT de, and Matsui E. 1979. Modelo de fracionamento isotópico da água na bacia Amazônica (Primeira aproximação). *Acta Amaz* **9**: 675–87.
- Da-Rocha HR, Manzi AO, Cabral OM, *et al.* 2009. Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil. *J Geophys Res* **114**: G00B12.
- Dawson TE, Mambelli S, Plamboeck AH, *et al.* 2002. Stable Isotopes in Plant Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* **33**: 507–59.
- Didham RK and Lawton JH. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* **31**: 17–30.
- Dirmeyer PA, Brubaker KL, and DelSole T. 2009. Import and export of atmospheric water vapor between nations. *J Hydrol* **365**: 11–22.
- Dirmeyer PA and Shukla J. 1994. Albedo as a modulator of climate response to tropical deforestation. *J Geophys Res* **99**: 20863.
- Dominguez F, Hu H, and Martinez JA. 2020. Two-Layer Dynamic Recycling Model (2L-DRM): Learning from Moisture Tracking Models of Different Complexity. *J Hydrometeorol* **21**: 3–16.
- Doughty CE and Goulden ML. 2008. Are tropical forests near a high temperature threshold? *J Geophys Res Biogeosciences* **113**: n/a-n/a.
- Drumond A, Marengo J, Ambrizzi T, *et al.* 2014. The role of the Amazon Basin moisture in the atmospheric branch of the hydrological cycle: a Lagrangian analysis. *Hydrol Earth Syst Sci* **18**: 2577–98.
- Drumond A, Nieto R, Gimeno L, and Ambrizzi T. 2008. A Lagrangian identification of major sources of moisture over Central Brazil and La Plata Basin. *J Geophys Res Atmos* **113**.
- Eltahir EAB and Bras RL. 1994. Precipitation recycling in the Amazon basin. *Q J R Meteorol Soc* **120**: 861–80.
- Eltahir EAB. 1996. Role of vegetation in sustaining large-scale atmospheric circulations in the tropics. *J Geophys Res Atmos* **101**: 4255–68.
- Eltahir EAB and Bras RL. 1996. Precipitation recycling. *Rev Geophys* **34**: 367–78.
- Fan Y and Miguez-Macho G. 2010. Potential groundwater contribution to Amazon evapotranspiration. *Hydrol Earth Syst Sci* **14**: 2039–56.
- Fisher JB, Malhi Y, Bonal D, *et al.* 2009. The land-atmosphere water flux in the tropics. *Glob Chang Biol* **15**: 2694–714.
- Foley JA, Asner GP, Costa MH, *et al.* 2007. Amazonia revealed: Forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Front Ecol Environ* **5**: 25–32.
- Gascon C, Williamson GB, and Fonseca GAB Da. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* **288**: 1356–8.
- Gimenez BO, Jardine KJ, Higuchi N, *et al.* 2019. Species-Specific Shifts in Diurnal Sap Velocity Dynamics and Hysteretic Behavior of Ecophysiological Variables During the 2015–2016 El Niño Event in the Amazon Forest. *Front Plant Sci* **10**.
- Gimeno L, Dominguez F, Nieto R, *et al.* 2016. Major mechanisms of atmospheric moisture transport and their role in extreme precipitation events. *Annu Rev Environ Resour* **41**: 117–41.
- Gimeno L, Vázquez M, Eiras-Barca J, *et al.* 2019. Recent progress on the sources of continental precipitation as revealed by moisture transport analysis. *Earth-Science Rev* **201**: 103070.
- Goessling HF and Reick CH. 2013. On the “well-mixed” assumption and numerical 2-D tracing of atmospheric moisture. *Atmos Chem Phys* **13**: 5567–85.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, *et al.* 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. *Sci Adv* **1**: e1500052.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* **165**: 131–7.
- Hasler N and Avissar R. 2007. What controls evapotranspiration in the Amazon basin? *J Hydrometeorol* **8**: 380–95.

- Hodnett MG, Silva LP da, Rocha HR da, and Cruz Senna R. 1995. Seasonal soil water storage changes beneath central Amazonian rainforest and pasture. *J Hydrol* **170**: 233–54.
- Huete AR, Didan K, Shimabukuro YE, *et al.* 2006. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophys Res Lett* **33**.
- Insuata-Costa D and Miguez-Macho G. 2018. A new moisture tagging capability in the Weather Research and Forecasting model: formulation, validation and application to the 2014 Great Lake-effect snowstorm. *Earth Syst Dyn* **9**: 167–85.
- Ivanov VY, Hutyra LR, Wofsy SC, *et al.* 2012. Root niche separation can explain avoidance of seasonal drought stress and vulnerability of overstorey trees to extended drought in a mature Amazonian forest. *Water Resour Res* **48**: 12507.
- Jaramillo, A., O. J. Mesa, and D. J. Raymond. 2018. Is condensation-induced atmospheric dynamics a new theory of the origin of the winds? *J. Atmos. Sci.* Vol 75 (10): 3305-3312. <https://doi.org/10.1175/JAS-D-17-0293.1>
- Jipp PH, Nepstad DC, Cassel DK, and Reis De Carvalho C. 1998. Deep Soil Moisture Storage and Transpiration in Forests and Pastures of Seasonally-Dry Amazonia. *Clim Change* **39**: 395–412.
- Juárez RIN, Hodnett MG, Fu R, *et al.* 2007. Control of Dry Season Evapotranspiration over the Amazonian Forest as Inferred from Observations at a Southern Amazon Forest Site. *J Clim* **20**: 2827–39.
- Kleidon A and Lorenz S. 2001. Deep roots sustain Amazonian rainforest in climate model simulations of the last ice age. *Geophys Res Lett* **28**: 2425–8.
- Kubatzki C and Claussen M. 1998. Simulation of the global biogeophysical interactions during the Last Glacial Maximum. *Clim Dyn* **14**: 461–71.
- Laurance WF, Delamônica P, Laurance SG, *et al.* 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* **404**: 836–836.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, *et al.* 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv Biol* **16**: 605–18.
- Lee J-E, Oliveira RS, Dawson TE, and Fung I. 2005. Root functioning modifies seasonal climate. *Proc Natl Acad Sci* **102**: 17576–81.
- Leite-Filho AT, Costa MH, and Fu R. 2020. The southern Amazon rainy season: The role of deforestation and its interactions with large-scale mechanisms. *Int J Climatol* **40**: 2328–41.
- Leite-Filho AT, Sousa Pontes VY, and Costa MH. 2019. Effects of Deforestation on the Onset of the Rainy Season and the Duration of Dry Spells in Southern Amazonia. *J Geophys Res Atmos* **124**: 5268–81.
- Lettau H, Lettau K, and Molion LCB. 1979. Amazonia's Hydrologic Cycle and the Role of Atmospheric Recycling in Assessing Deforestation Effects. *Mon Weather Rev* **107**: 227–38.
- Lewis SL, Edwards DP, and Galbraith D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* **349**: 827–32.
- Makarieva AM and Gorshkov VG. 2009. Reply to A. G. C. A. Meesters *et al.*'s comment on "Biotic pump of atmospheric moisture as driver of the hydrological cycle on land." *Hydrol Earth Syst Sci* **13**: 1307–11.
- Makarieva AM and Gorshkov VG. 2007. Biotic pump of atmospheric moisture as driver of the hydrological cycle on land. *Hydrol Earth Syst Sci* **11**: 1013–33.
- Makarieva AM, Gorshkov VG, Sheil D, *et al.* 2013. Where do winds come from? A new theory on how water vapor condensation influences atmospheric pressure and dynamics. *Atmos Chem Phys* **13**: 1039–56.
- Makarieva, A. M., Gorshkov, V. G., Sheil, D., Nobre, A. D., Bunyard, P., & Li, B. (2014). Why Does Air Passage over Forest Yield More Rain? Examining the Coupling between Rainfall, Pressure, and Atmospheric Moisture Content, *Journal of Hydrometeorology*, 15(1), 411-426.
- Makarieva AM, Gorshkov VG, Nefiodov A V., *et al.* 2017. The equations of motion for moist atmospheric air. *J Geophys Res Atmos* **122**: 7300–7.
- Marengo JA. 2020. Drought, Floods, Climate Change, and Forest Loss in the Amazon Region: A Present and Future Danger? *Front Young Minds* **7**.
- Marengo JA, Soares WR, Saulo C, and Nicolini M. 2004. Climatology of the low-level jet east of the Andes as derived from the NCEP--NCAR reanalyses: Characteristics and temporal variability. *J Clim* **17**: 2261–80.
- Markewitz D, Devine S, Davidson EA, *et al.* 2010. Soil moisture depletion under simulated drought in the Amazon: Impacts on deep root uptake. *New Phytol* **187**: 592–607.
- Martinez JA and Dominguez F. 2014. Sources of Atmospheric Moisture for the La Plata River Basin\*. *J Clim* **27**: 6737–53.
- Maslin MA and Burns SJ. 2000. Reconstruction of the Amazon Basin effective moisture availability over the past 14,000 years. *Science* **290**: 2285–7.
- Matricardi EAT, Skole DL, Costa OB, *et al.* 2020. Long-term forest degradation surpasses deforestation in the Brazilian Amazon. *Science* **369**: 1378–82.
- Maxwell SL, Evans T, Watson JEM, *et al.* 2019. Degradation and forgone removals increase the carbon impact of intact forest loss by 626%. *Sci Adv* **5**: eaax2546.
- Mayle FE. 2000. Millennial-Scale Dynamics of Southern Amazonian Rain Forests. *Science* **290**: 2291–4.
- Meesters AGCA, Dolman AJ, and Bruijnzeel LA. 2009. Comment on "Biotic pump of atmospheric moisture as driver of the hydrological cycle on land." *Hydrol Earth Syst Sci* **13**: 1299–305.
- Mendez-Espinosa JF, Belalcazar LC, and Morales Betancourt R. 2019. Regional air quality impact of northern South America biomass burning emissions. *Atmos Environ* **203**: 131–40.
- Molion LCB and Lettau HH. 1975. A climatonic study of the energy and moisture fluxes of the Amazonas basin with considerations of deforestation effects.
- Molina, R. D., Salazar, J. F., Martínez, J. A., Villegas, J. C., & Arias, P. A. (2019). Forest-induced exponential growth of precipitation along climatological wind streamlines over the Amazon. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 124, 2589– 2599. <http://doi.org/10.1029/2018JD029534>
- Negrón-Juárez R, Ferreira SJF, Mota MC, *et al.* 2020. Calibration, measurement, and characterization of soil moisture dynamics in a central Amazonian tropical forest. *Vadose Zo J* **19**: 0–16.

- 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.
- Nobre CA, Sellers PJ, and Shukla J. 1991. Amazonian Deforestation and Regional Climate Change. *J Clim* **4**: 957–88.
- 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* **113**: 10759–68.
- Oliveira RS, Dawson TE, Burgess SSO, and Nepstad DC. 2005. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* **145**: 354–63.
- Pfeifer M, Lefebvre V, Peres CA, *et al.* 2017. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* **551**: 187–91.
- Poveda G, Jaramillo L, and Vallejo LF. 2014. Seasonal precipitation patterns along pathways of South American low-level jets and aerial rivers. *Water Resour Res* **50**: 98–118.
- RAISG. 2020. Amazonian Network of Georeferenced Socio-Environmental Information <https://www.amazoniasocioambiental.org/en/>.
- Restrepo-Coupe N, Albert LP, Longo M, *et al.* 2021. Understanding water and energy fluxes in the Amazonia: Lessons from an observation-model intercomparison. *Glob Chang Biol: gcb*.15555.
- Rödiger E, Cuntz M, Rammig A, *et al.* 2018. The importance of forest structure for carbon fluxes of the Amazon rainforest. *Environ Res Lett* **13**: 054013.
- Romero-Saltos H, Sternberg LDSL, Moreira MZ, and Nepstad DC. 2005. Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *Am J Bot* **92**: 443–55.
- 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.
- Salati E and Vose PB. 1984. Amazon Basin: A System in Equilibrium. *Science* **225**: 129–38.
- Salati E, Dall'Olio A, Matsui E, and Gat JR. 1979. Recycling of water in the Amazon Basin: An isotopic study. *Water Resour Res* **15**: 1250–8.
- Saleska SR, Wu J, Guan K, *et al.* 2016. Dry-season greening of Amazon forests. *Nature* **531**: E4–5.
- Savenije HHG. 1996. The runoff coefficient as the key to moisture recycling. *J Hydrol* **176**: 219–25.
- Schwartz NB, Uriarte M, DeFries R, *et al.* 2017. Fragmentation increases wind disturbance impacts on forest structure and carbon stocks in a western Amazonian landscape. *Ecol Appl* **27**: 1901–15.
- Sellers WD. 1965. Physical climatology. University of Chicago Press.
- Sheil D. 2018. Forests, atmospheric water and an uncertain future: the new biology of the global water cycle. *For Ecosyst* **5**: 19.
- Shuttleworth WJ. 1988. Evaporation from Amazonian rainforest. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci* **233**: 321–46.
- Silva Junior CHL, Aragão LEOC, Anderson LO, *et al.* 2020. Persistent collapse of biomass in Amazonian forest edges following deforestation leads to unaccounted carbon losses. *Sci Adv* **6**: eaaz8360.
- Silvério D V, Brando PM, Macedo MN, *et al.* 2015. Agricultural expansion dominates climate changes in southeastern Amazonia: the overlooked non-GHG forcing. *Environ Res Lett* **10**: 104015.
- Singh C, Wang-Erlandsson L, Fetzer I, *et al.* 2020. Rootzone storage capacity reveals drought coping strategies along rainforest-savanna transitions. *Environ Res Lett* **15**: 124021.
- Skole D and Tucker C. 1993. Tropical Deforestation and Habitat Fragmentation in the Amazon: Satellite Data from 1978 to 1988. *Science* **260**: 1905–10.
- 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.
- Sombroek W. 2001. Spatial and Temporal Patterns of Amazon Rainfall. *AMBIO A J Hum Environ* **30**: 388–96.
- 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, Tuinenburg OA, Bosmans JHC, *et al.* 2018. Forest-rainfall cascades buffer against drought across the Amazon. *Nat Clim Chang* **8**: 539–43.
- Stein AF, Draxler RR, Rolph GD, *et al.* 2015. NOAA's HYSPLIT Atmospheric Transport and Dispersion Modeling System. *Bull Am Meteorol Soc* **96**: 2059–77.
- Stephenson NL, Mantgem PJ van, Bunn AG, *et al.* 2011. Causes and implications of the correlation between forest productivity and tree mortality rates. *Ecol Monogr* **81**: 527–55.
- Still C, Powell R, Aubrecht D, *et al.* 2019. Thermal imaging in plant and ecosystem ecology: applications and challenges. *Ecosphere* **10**.
- Sullivan MJP, Lewis SL, Affum-Baffoe K, *et al.* 2020. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. *Science* **368**: 869–74.
- Tomasella J, Hodnett MG, Cuartas LA, *et al.* 2008. The water balance of an Amazonian micro-catchment: the effect of inter-annual variability of rainfall on hydrological behaviour. *Hydrolog Process* **22**: 2133–47.
- Toomey M, Roberts DA, Still C, *et al.* 2011. Remotely sensed heat anomalies linked with Amazonian forest biomass declines. *Geophys Res Lett* **38**: n/a-n/a.
- Trenberth KE. 1999. Atmospheric Moisture Recycling: Role of Advection and Local Evaporation. *J Clim* **12**: 1368–81.
- Trumbore S, Brando P, and Hartmann H. 2015. Forest health and global change. *Science* **349**: 814–8.
- van der Ent R, Savenije HHG, Schaeffli B, and Steele-Dunne SC. 2010. Origin and fate of atmospheric moisture over continents. *Water Resour Res* **46**.
- van der Hammen T and Absy ML. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **109**: 247–61.
- Venticinque E, Forsberg B, Barthem R *et al.* 2016. An explicit GIS-based river basin framework for aquatic ecosystem conservation in the Amazon. *Earth Systematic Sciences Data* **8**: 651-661. doi:10.5194/essd-8-651-Venticinque 58

- Werth D and Avissar R. 2004. The Regional Evapotranspiration of the Amazon. *J Hydrometeorol* **5**: 100–9.
- Wright JS, Fu R, Worden JR, *et al.* 2017. Rainforest-initiated wet season onset over the southern Amazon. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 8481–6.
- Wu J, Albert LP, Lopes AP, *et al.* 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science* **351**: 972–6.
- 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.
- Zeng N and Neelin JD. 1999. A Land–Atmosphere Interaction Theory for the Tropical Deforestation Problem. *J Clim* **12**: 857–72.

## **Capítulo 8**

### **Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea**



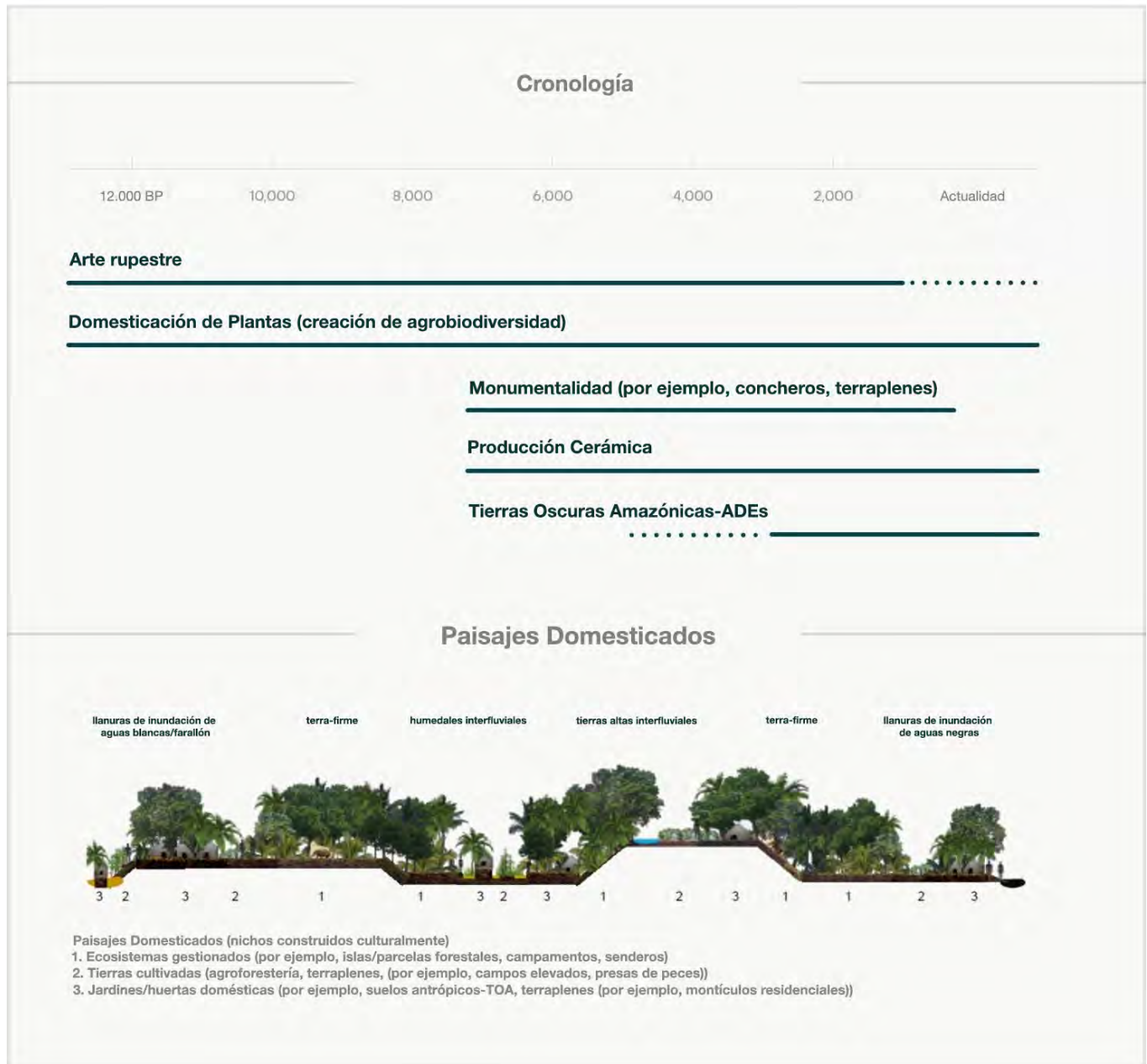
O cacique Adílio Kanamari , cujo nome na sua língua é Arapónã (Foto: Bruno Kety / Amazônia Real)



## ÍNDICE

<b>RESUMEN GRÁFICO .....</b>	<b>8.2</b>
<b>8.1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>8.4</b>
<b>8.2. ASENTAMIENTO INICIAL DE LA AMAZONÍA .....</b>	<b>8.6</b>
<b>8.3. INTERACCIONES CULTURA-CLIMA.....</b>	<b>8.10</b>
<b>8.4. TRANSFORMANDO LA NATURALEZA: LA AMAZONÍA COMO PUNTO DE ACCESO PARA LA DOMESTICACIÓN .....</b>	<b>8.11</b>
<b>8.5. LA AMAZONÍA COMO CENTRO DE LAS PRIMERAS CERÁMICAS DE AMÉRICA .....</b>	<b>8.17</b>
<b>8.6. LA FORMACIÓN DE SUELOS ANTRÓPICOS (TERRAS PRETAS) Y LA EVIDENCIA DE LA CONSTRUCCIÓN GENERALIZADA DE NICHOS HUMANOS EN EL HOLOCENO MEDIO/TARDÍO.....</b>	<b>8.17</b>
<b>8.10. ARQUEOLOGÍAS DE LOS PUEBLOS INDÍGENAS Y LAS COMUNIDADES LOCALES .....</b>	<b>8.29</b>
<b>8.11. EN LA AMAZONÍA, EL PATRIMONIO NATURAL ES PATRIMONIO CULTURAL: RECOMENDACIONES PARA LOS FORMULADORES DE POLÍTICAS.....</b>	<b>8.30</b>
<b>8.12. CONCLUSIONES.....</b>	<b>8.31</b>
<b>8.13. RECOMENDACIONES .....</b>	<b>8.31</b>
<b>8.14. REFERENCES .....</b>	<b>8.32</b>

Resumen Gráfico



**Figura 8.A** Representación esquemática de las transformaciones del paisaje asociadas a la historia de la ocupación Indígena de la Amazonía. Las prácticas de manejo y domesticación de plantas se intensifican con una mayor proximidad a los lugares residenciales (Fuente: Carolina Levis).

## Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

*Eduardo G. Neves<sup>a\*</sup>, Laura P. Furquim<sup>b</sup>, Carolina Levis<sup>c</sup>, Bruna C. Rocha<sup>d</sup>, Jennifer G. Watling<sup>e</sup>, Fernando Ozorio de Almeida<sup>f</sup>, Carla Jaimes Betancourt<sup>g</sup>, Andre B. Junqueira<sup>h</sup>, Claide P. Moraes<sup>d</sup>, Gaspar Morcote-Rios<sup>i</sup>, Myrtle P. Shock<sup>d</sup>, Eduardo K. Tamanaha<sup>j</sup>*

### Mensajes clave

- La Amazonía ha sido ocupada por pueblos Indígenas durante más de 12.000 años.
- Durante esta larga historia, las sociedades Indígenas amazónicas desarrollaron tecnologías altamente adaptadas a las condiciones locales y que optimizaron su desarrollo y la expansión de los sistemas de producción de alimentos, incluyendo los suelos antrópicos, los campos elevados y los agrobosques.
- Tales tecnologías tienen impactos duraderos que se incorporan a los paisajes amazónicos contemporáneos.
- Estas tecnologías pueden inspirar nuevas formas de urbanismo, gestión de residuos y sistemas de uso del suelo altamente integrados con las condiciones naturales de la Amazonía, con el potencial de impulsar soluciones sostenibles para el desarrollo amazónico.
- La arqueología amazónica muestra cómo la historia Indígena temprana de la región se caracteriza por la producción de diversidad cultural y agrobiológica.
- La Amazonía fue un importante foco de innovación cultural y tecnológica en América del Sur. Es uno de los pocos centros independientes de domesticación de plantas del mundo y el hogar de la producción de cerámica más antigua de las Américas.
- La historia evolutiva de los biomas amazónicos durante el Holoceno se vio significativamente afectada por las prácticas de gestión de los pueblos Indígenas.
- Las reservas naturales de protección estricta cuyo interior ha sido ocupado tradicionalmente deben reconfigurarse para permitir que los pueblos tradicionales permanezcan y continúen con sus formas de vida, preservando su patrimonio natural-cultural.
- La sociedad en general debe tomar conciencia de las contribuciones intelectuales fundamentales de los pueblos amazónicos al desarrollo nacional y mundial.

<sup>a</sup> Laboratório de Arqueologia dos Trópicos, Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo. Av. Prof. Almeida Prado, 1466, Cidade Universitária - São Paulo SP 05508-070, Brasil, edgneves@usp.br

<sup>b</sup> Laboratório de Arqueologia dos Trópicos, Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo. Av. Prof. Almeida Prado, 1466, Cidade Universitária - São Paulo SP 05508-070, Brasil, laura.furquim@usp.br

<sup>c</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Campus Universitário, s/n, Sala 208, Bloco E, Prédio Administrativo, Córrego Grande Florianópolis SC 88040-900, Brasil

<sup>d</sup> Programa de Antropologia e Arqueologia, Instituto de Ciências da Sociedade, Universidade Federal do Oeste do Pará Campus Santarém, Unidade Boulevard Av. Mendonça Furtado, n° 2946, CEP 68040-070 Bairro Fátima, Santarém PA, Brasil

<sup>e</sup> Laboratório de Arqueologia dos Trópicos, Museu de Arqueologia e Etnologia, Universidade de São Paulo. Av. Prof. Almeida Prado, 1466, Cidade Universitária - São Paulo SP 05508-070, Brasil

<sup>f</sup> Departamento de Arqueologia, Instituto de Filosofia e Ciências Humanas, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rua São Francisco Xavier, 524, Rio de Janeiro RJ, Brazil

<sup>g</sup> Department for the Anthropology of the Americas, University of Bonn, Oxfordstr. 15 D, 53111 Bonn, Germany

<sup>h</sup> Laboratory for the Analysis of Social-Ecological Systems in a Globalized world (LASEG), Institute of Environmental Science and Technology, Universitat Autònoma de Barcelona Edifici ICTA-ICP Carrer de les Columnes s/n Campus de la UAB 08193 Cerdanyola del Vallès Barcelona, Spain

<sup>i</sup> Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Av. Carrera 30 # 45-03 Edif. 476 - Facultad de Ciencias Bogotá D.C. Colombia

<sup>j</sup> Grupo de Pesquisa de Arqueologia e gestão do Patrimônio Cultural da Amazônia, Instituto Mamirauá. Estrada do Bexiga, 2.584 Bairro Fonte Boa Tefé (AM), Brasil

## Resumen

La ocupación Indígena de la Amazonía comenzó hace unos 12.000 años. La evidencia arqueológica muestra que estos primeros pobladores ya exhibieron diversidad cultural, expresada en diferentes estilos de arte rupestre y artefactos de piedra. Estas sociedades tempranas tenían economías diversificadas que incluían el consumo generalizado de diferentes plantas y animales, junto con el cultivo temprano de plantas. Tales prácticas de cultivo de plantas transformaron a la Amazonía en uno de los centros independientes de domesticación de plantas en el mundo, así como en una cuna para la producción de agrobiodiversidad, incrustada en sistemas de conocimiento que aún conservan las sociedades Indígenas y otras tradicionales en el presente. La Amazonía también fue cuna de otras innovaciones culturales, como la producción de la cerámica más antigua de América, la arquitectura monumental temprana y los suelos oscuros y fértiles conocidos como “*terras pretas*”. A lo largo de esta larga historia se ve la expresión continua de la diferenciación cultural manifestada, por ejemplo, en distintos estilos cerámicos con iconografías y tecnologías de producción sofisticadas, así como por la impresionante cantidad de diferentes idiomas y familias de idiomas hablados, que se encuentran entre los más altos en el mundo. La arqueología nos cuenta cómo los pueblos Indígenas transformaron la naturaleza en la Amazonía durante milenios hasta el punto de que hoy en día es difícil separar el patrimonio natural del cultural. También muestra que cualquier tipo de futuro sostenible debe tener en cuenta la rica herencia Indígena que se manifiesta en los sitios arqueológicos, los paisajes contemporáneos y el conocimiento contemporáneo de las sociedades tradicionales.

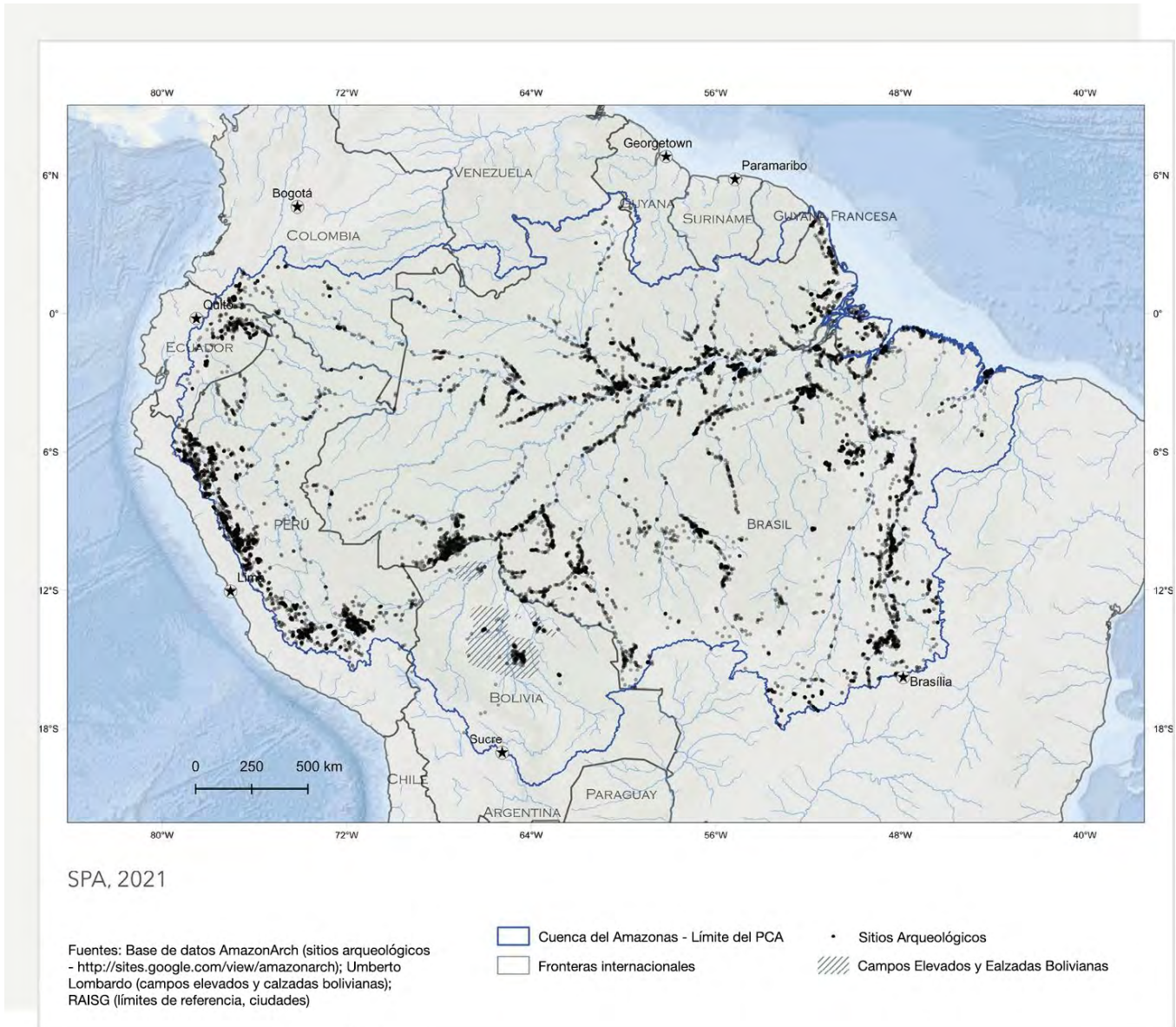
*Palabras clave: Arqueología, historia profunda, pueblos del bosque, domesticación del paisaje, diversidad cultural pasada, patrimonio natural como patrimonio cultural, conocimientos tradicionales*

### 8.1. Introducción

Hay varias maneras de aprender sobre el pasado. Los textos, documentos, mapas y fotografías antiguos, por ejemplo, se consideran tradicionalmente los alimentos básicos de la historia. Pero el alcance geográfico y temporal de tales fuentes en la Amazonía está restringido a los lugares visitados u ocupados por europeos y sus descendientes; además, dichos artículos a menudo fueron producidos por estos actores externos, cuyo compromiso principal era con la Iglesia Católica, las administraciones coloniales o, a medida que avanzaba el siglo XIX, la construcción de identidades nacionales y/o un ideal científico emergente. En contraste, las historias orales de los pueblos Indígenas y comunidades locales (IPLC por sus siglas en inglés), basadas en la memoria humana colectiva, contrarrestan las perspectivas eurocéntricas, a pesar de que muchos grupos sufrieron un colapso demográfico después de la conquista y colonización europea, interfiriendo con la transmisión de la historia entre generaciones. Afortunadamente, las contribuciones de los intelectuales Indígenas ahora están aumentando; estos reflexionan

sobre sus historias pasadas y presentes, el cambio climático y las políticas de Estado dirigidas a las áreas forestales, entre otros temas (Kopenawa y Albert 2013; Krenak 2019, 2020; Baniwa 2006; Lima Barreto 2013; Benites 2014; Jacupe 2000). Dado que la pandemia del coronavirus se ha cobrado la vida de un gran número de ancianos en un corto espacio de tiempo, gran parte de este conocimiento todavía se está perdiendo.

Al estudiar los restos materiales de la presencia y las acciones humanas, la arqueología brinda una oportunidad singular para comprender el pasado humano desde sus manifestaciones más tempranas hasta el presente, en varias escalas temporales y espaciales, lo que nos permite examinar continuidades y procesos históricos que de otro modo podrían eludir la observación (Heckenberger 2005). De naturaleza interdisciplinaria, las investigaciones arqueológicas pueden incorporar métodos de investigación y/o información de los campos de la historia, la antropología, la lingüística, la geología, la biología, la genética y la ecología, entre otros, para profundizar en la comprensión del pasado.



**Figura 8.1** Sitios arqueológicos de la Amazonía (Fuente: AmazonArch).

Las estimaciones indican que la población Indígena de la Amazonía hoy es solo una pequeña fracción de lo que era en vísperas de la invasión europea (Koch et al 2019). En el siglo XVI, había aproximadamente 10 millones de personas que vivían en pequeños asentamientos semipermanentes o en grandes aldeas permanentes de más de 50 hectáreas (Tamaña 2018). Gracias a la construcción de nichos culturales se lograron grandes poblaciones sin llegar a la capacidad de carga ambiental (Arroyo-Kalin y Ri-

ris 2020); es decir, sin la sobreexplotación de los recursos.

La investigación arqueológica en la Amazonía se ha incrementado considerablemente durante las últimas décadas. La arqueología académica cobró impulso en la región tras el desarrollo de grandes colaboraciones internacionales e interdisciplinarias y la consolidación de grupos de investigación con sede en la Amazonía y departamentos universitarios de

arqueología, todos los cuales han contribuido significativamente a ampliar y profundizar nuestro conocimiento de las historias de las poblaciones Indígenas amazónicas (Figura 8.1). Estos desarrollos se debieron, en parte, a un aumento en la arqueología por contrato, que se expandió sustancialmente en Brasil luego de un decreto federal de 2002 que exige que se completen inventarios arqueológicos, estudios de impacto y operaciones de rescate antes de la construcción de proyectos de infraestructura. Tanto en Brasil como en otros países amazónicos, tales investigaciones arqueológicas han revelado miles de sitios arqueológicos, muchos de los cuales han sido documentados antes de su destrucción.

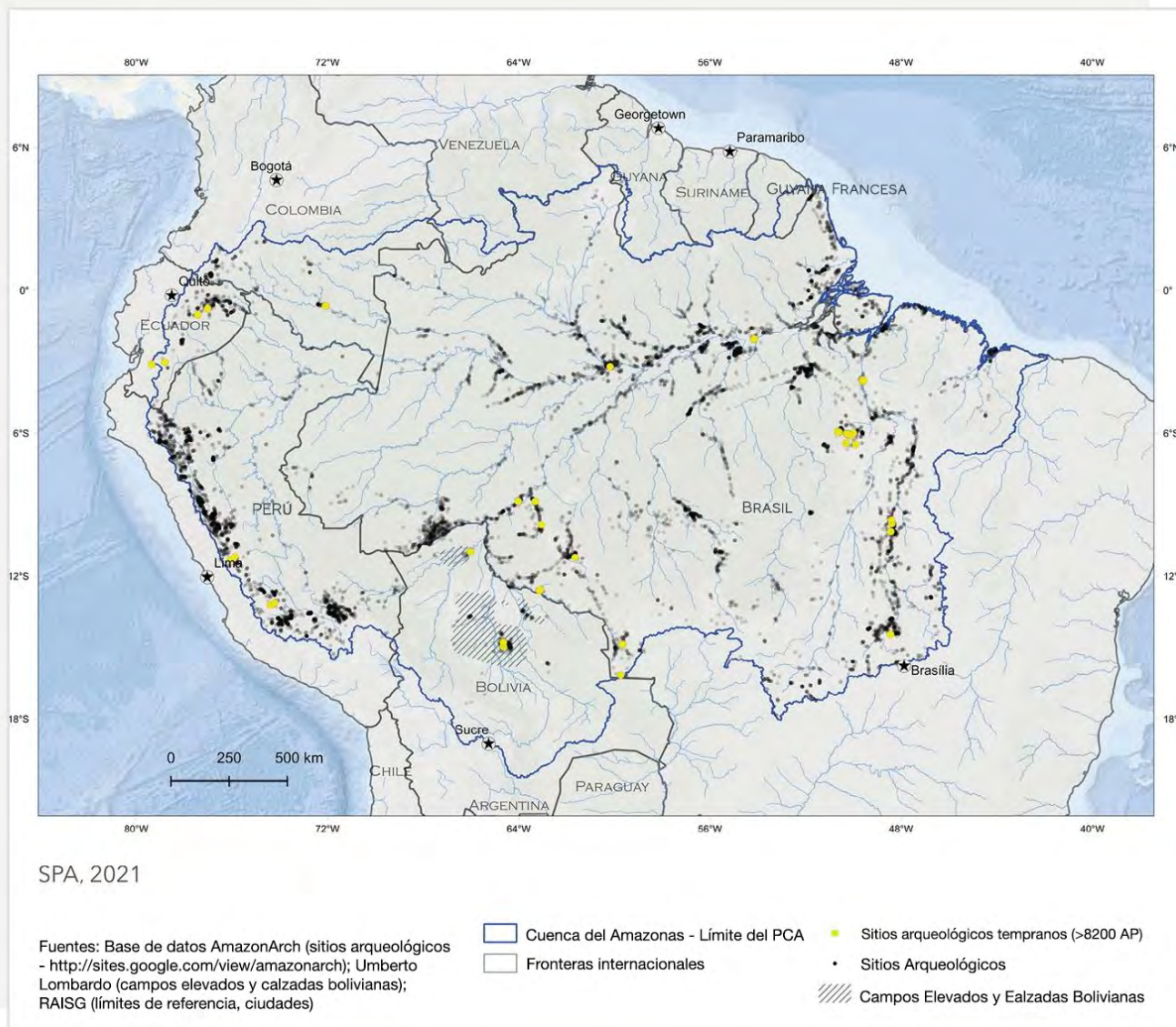
En este capítulo ofrecemos un panorama de la historia amazónica que se remonta a por lo menos 12.000 años. Aunque sesgado hacia Brasil, donde hay comparativamente más investigaciones, nuestro objetivo es traer datos de otros países amazónicos. Aunque se encuentran en la cuenca amazónica, algunos sitios arqueológicos y algunas culturas interesantes e importantes, como Machu Picchu y Chachapoyas (Kuelap) en Perú, o Samaipata en Bolivia, no se incluyeron debido a su clara conexión con los Andes, así como a la falta de espacio.

Demostramos cómo la historia humana de la región está estrechamente entrelazada con importantes transformaciones ambientales que afectaron la distribución de recursos vitales en la actualidad. De esta manera, presentamos los notables logros culturales de los pueblos amazónicos y la profunda historia de su impresionante diversidad lingüística y cultural. Para ello, emplearemos ciertos conceptos que presentamos a continuación. Hacia el final del capítulo, consideramos cómo la arqueología en la Amazonía está viva y es realizada por los IPLC, y brinda una ruta privilegiada para comprender la historia de la región desde el pasado lejano hasta el presente reciente. Aunque el enfoque de este capítulo recae principalmente en los períodos anteriores a 1492, nuestro objetivo es mostrar que la arqueología es una herramienta invaluable para evaluar la aplicación de políticas que afectan los territorios de los IPLC. Esto nos lleva a las recomendaciones para los formuladores de políticas al final del capítulo.

## 8.2. Asentamiento Inicial de la Amazonía

A fines de la década de 1980, se propuso que las selvas tropicales no podrían haber sido ocupadas por grupos de cazadores-recolectores antes del advenimiento de la agricultura (Headland 1987; Bailey *et al.* 1989). También se propuso que las sociedades de cazadores-recolectores amazónicas actuales descendieron de agricultores que se asentaron a lo largo de los ríos principales después de ser expulsados de estas áreas hacia el interior del país, lo que resultó en el abandono de la agricultura debido a las presiones ambientales (Lathrap 1968). La noción de que la hostilidad ambiental y las fuerzas de la naturaleza desencadenaron un proceso de decadencia en las poblaciones amazónicas se remonta a principios del siglo XIX e influyó en la primera investigación arqueológica realizada a mediados del siglo XX. La alta visibilidad de los sitios arqueológicos que contienen cerámicas elaboradas y estructuras monumentales sugirió una llegada tardía de los humanos a la Amazonía desde áreas culturalmente más 'avanzadas', como los Andes. Estas reconstrucciones han sido falsificadas por datos de diversas regiones amazónicas que evidencian asentamientos humanos desde el Pleistoceno Terminal, mucho antes del advenimiento de la agricultura.

Los registros de estos primeros colonos son aún relativamente escasos debido a que algunos de sus asentamientos están enterrados bajo metros de sedimentos o fueron arrastrados por la erosión fluvial. Hasta la fecha se han registrado al menos dieciséis sitios del Pleistoceno Terminal y Holoceno Temprano, especialmente en Brasil y Colombia (Figura 8.2). La evidencia arqueológica muestra que en el Pleistoceno Terminal y Holoceno temprano (15.000-8.200 AP), pequeños grupos se asentaron en abrigos rocosos, cuyas paredes normalmente están cubiertas con pinturas (Ver Cuadro 8.1). Desde el principio, no hubo una sola tradición cultural que pudiera asociarse con estas primeras ocupaciones, al menos con base en los artefactos líticos (herramientas de piedra) encontrados en estos sitios. En la cuenca superior del Guaporé, el abrigo rocoso Abrigo do Sol arrojó fechas de radiocarbono entre 14.700 y 8.930 AP (Miller 1987: 63-4), asociadas a un conjunto lítico



**Figure 8.1** Terminal Pleistocene and Early Holocene Archaeological sites of the Amazon (source AmazonArch)

unifacial diversificado. Los restos líticos de la cueva de Pedra Pintada, en la región de la baja Amazonía, arrojaron artefactos líticos bifaciales que datan a c. 11.200 AP (Roosevelt *et al.* 1996). En Cerro Azul, en el medio del río Guaviare, en Colombia, se reportaron restos líticos que datan de 10.200 AP en un área con arte rupestre de potencialmente la misma edad (Morcote-Ríos *et al.* 2020; Cuadro 8.1). En Llanos de Mojos, Bolivia, hay evidencia de ocupación Indígena y cultivo de plantas en 9420 BP (Lombardo *et al.* 2020). En el medio del río Caquetá, también en la

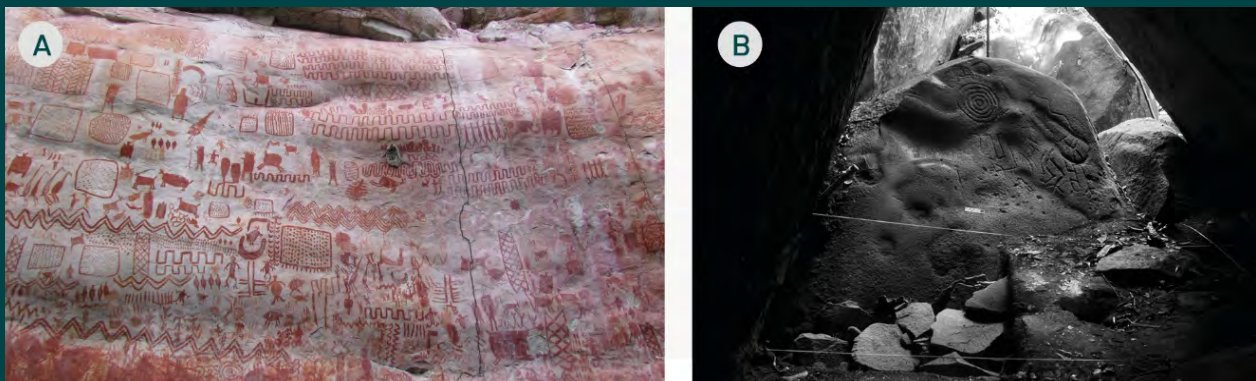
Amazonía colombiana, los sitios al aire libre de Peña Roja y San Isidro produjeron lítica unifacial que data de c. 9.000 AP (Gnecco y Mora 1997). En las colinas de Carajás de Pará, Amazonía Oriental, una tradición lítica unifacial encontrada en abrigos rocosos ha sido fechada en c. 8.800 años AP (Magalhães 2016). En la cuenca superior del Madeira, hay un largo registro de producción de herramientas líticas unifaciales y hachas en lascas que datan del Holoceno temprano (Miller *et al.* 1992). En gran parte de la Amazonía, la disponibilidad de piedra apta para la

### Cuadro 8.1 Arte Rupestre Amazónico Antiguo

El arte rupestre es la manifestación más omnipresente de la historia temprana de la humanidad y se encuentra en todo el mundo excepto en la Antártida. Las pinturas más antiguas conocidas de objetos reconocibles se remontan a 45.500 años, cuando se encontraron pinturas que representan cerdos en una cueva en Sulawesi, Indonesia (Brumm *et al.* 2021). Los registros más antiguos de pinturas abstractas se encuentran en cuevas en España asociadas con ocupaciones neandertales que datan de hace 64.000 años (Hoffmann *et al.* 2018). Los sitios de arte rupestre están muy extendidos por toda la Amazonía, y algunos de ellos parecen ser contemporáneos con la ocupación inicial del área.

El arte rupestre amazónico se produjo con dos conjuntos básicos de técnicas: la pintura y el grabado (Pereira 2017). Los grabados, también conocidos como petroglifos, son el tipo de arte rupestre más común en la Amazonía y fueron producidos mediante técnicas que incluían raspado, líneas finas e incisiones profundas y picoteo. Los petroglifos se encuentran en afloramientos rocosos a lo largo de los rápidos y cataratas de los ríos y también en refugios rocosos y cuevas. La fuerte correlación entre petroglifos y rápidos aumenta su visibilidad arqueológica (Pereira 2017). Las pinturas se preparaban con pigmentos hechos de minerales naturales, como el óxido de hierro para el rojo y el amarillo, el carbón y el manganeso para el negro y el caolín para el blanco. Estos eran pulverizados y mezclados con bases gelatinosas hechas de compuestos orgánicos como resinas, huevos, grasa y agua. Las pinturas se encuentran normalmente en cantos rodados expuestos, abrigos rocosos o cuevas, en este último caso en lugares alejados y por encima de los cuerpos de agua.

Los sitios de arte rupestre son difíciles de datar con técnicas arqueológicas estándar. El establecimiento de las edades de los petroglifos es casi imposible en este momento, ya que los grabados no dejan ningún rastro orgánico que pueda ser fechado por radiocarbono. Asimismo, los materiales orgánicos que se mezclaron con pigmentos normalmente se encuentran en niveles de trazas, lo que dificulta el establecimiento de fechas de radiocarbono seguras. En consecuencia, una forma de datar las pinturas es establecer la edad de las costras de carbonato que crecen sobre ellas, o datar los estratos enterrados que tienen bloques caídos de roca pintada incrustados en ellos. A pesar de estas deficiencias, algunas de las manifestaciones más conocidas de arte rupestre pintado de la Amazonía provienen de lugares donde se encuentran las primeras evidencias seguras de ocupación Indígena; La Lindosa y Chiribiquete, en Colombia, y Monte Alegre, en Brasil (Morcote-Ríos *et al.* 2020; Roosevelt *et al.* 1996).



**Figura 8.B1** A) Panel con motivos zoomorfos, antropomorfos y geométricos que datan de la transición Pleistoceno/Holoceno, abrigo rocoso Cerro Azul, río Guaviare, Colombia (crédito de la foto Gaspar Morcote-Ríos); B) Panel con motivos geométricos (ca. 4000 AP) sitio de Arara Vermelha, Roraima, Brasil (crédito Marta S. Cavallini).



**Cuadro 8.1 (continuación)**

En la ahora remota zona de Chiribiquete, grupos espectaculares de motivos pintados cubren grandes áreas de abrigos rocosos. La mayoría de las actividades pictóricas datan de 3.500 a 2.500 a. C., pero aquí hay contextos que datan indirectamente de 19.500 a. C. (Castaño-Uribe y Van der Hammen 2005). En Cerro Azul, en el área de la Serranía La Lindosa, una formación de arenisca en el río Guaviare, hay evidencia tentativa de una ocupación Indígena de más de 20.000 años, pero es desde ca. 12.100 años AP que se ve el inicio de la presencia humana estable y repetida (Morcote-Ríos *et al.* 2020: 6). Entre los motivos pintados que se encuentran en este y otros sitios de la zona se encuentran representaciones realistas de la megafauna extinta del Pleistoceno, como el perezoso gigante, el mastodonte, el camélido, el caballo y la macrauchenia. Esta combinación de factores sugiere que las pinturas datan del Pleistoceno terminal o del Holoceno temprano.

La cueva de Pedra Pintada (literalmente “Piedra Pintada”) se encuentra en un macizo de arenisca que domina la llanura aluvial del río Amazonas, cerca de la ciudad de Monte Alegre en el Bajo Amazonas. Allí, se encuentran astillas de pintura sobre bloques caídos en un estrato fechado en 11.200 AP (Roosevelt *et al.* 1996). No muy lejos de la cueva, hay hermosas pinturas policromadas que se realizaron en un acantilado expuesto en Serra da Lua, cuya edad se desconoce. Estudios detallados de la composición de los paneles, los motivos gráficos y la presencia de evidencias de producción de pigmentos encontradas en las excavaciones sugieren que el arte rupestre impregna toda la historia de ocupación de la región (Pereira y Moraes 2019). En algunos casos, los motivos pintados sobre rocas y los de cerámica presentan llamativas similitudes (Pereira 2010).

La diversidad del arte rupestre en la Amazonía se hace eco de la diversidad que se observa en otras formas arqueológicas. Los sitios con pintura se concentran en áreas alejadas entre sí con sus propias tradiciones artísticas independientes. Los petroglifos, por otro lado, quizás porque muchos de ellos están ubicados en rápidos o cascadas, tienen una distribución más amplia y muestran patrones recurrentes que incluyen rostros, figuras humanas enteras, adornos como máscaras y motivos geométricos.

Aunque es difícil fechar, existen intentos de correlacionar los petroglifos en lugares como los ríos Caquetá, Negro y Tapajós con las narrativas míticas de los pueblos Indígenas que actualmente viven allí, como los tukanoans y los mundurukú (Urbina 2004; Valle 2012). De hecho, para muchos Indígenas, el arte rupestre juega hoy un importante papel simbólico y político (Pereira 2017). En el río Apaporis en Colombia, se encuentra el sitio Nyi Rock, cuyos grabados son sagrados para los grupos Indígenas locales, como es el caso de los Takana respecto a los petroglifos del río Beni, en Bolivia. En Roraima, Brasil, los Macuxi, Wapishana y Taurepang que viven en la Tierra Indígena de São Marcos ven una conexión directa entre el arte rupestre local y sus ancestros, un hecho utilizado para respaldar sus reclamos territoriales.

La reciente ola de construcción de centrales hidroeléctricas masivas representa una inmensa amenaza para estos sitios. Aunque registrados por trabajos arqueológicos preventivos, los petroglifos han sido inundados o literalmente explotados, como en el río Alto Madeira para la construcción de la presa de Santo Antonio. Lo mismo puede suceder si se llevan a cabo otros proyectos de represas a lo largo de la frontera entre Bolivia y Brasil en el río Mamoré.

fabricación de herramientas es desigual. Esto posiblemente provocó una rápida dispersión de las

poblaciones en busca de estos recursos y, al mismo tiempo, impulsó otras alternativas y estrategias tec-

nológicas en las vastas extensiones donde estos recursos no estaban disponibles.

Se encuentran restos de fauna junto con herramientas de piedra, incluyendo las de pequeños y medianos mamíferos, peces, reptiles, aves y gasterópodos. Los restos de plantas incluyen frutas de palma, legumbres y otros árboles frutales. En contraste con las diferencias de cultura material, se nota un patrón dietético de amplio espectro entre estas poblaciones, al contrario de algunos otros lugares de las Américas donde los primeros pobladores adoptaron estrategias especializadas. La gran diversidad de biomas dentro de la Amazonía fue probablemente uno de los impulsores del surgimiento de la diversidad cultural entre los primeros pobladores, estableciendo temprano un patrón que prevaleció durante todo el Holoceno.

Este patrón se correlaciona hoy con la gran diversidad de lenguas, alrededor de 300, y unidades genéticas (familias lingüísticas y lenguas aisladas), alrededor de 50, que se encuentran en la Amazonía (Epps y Salanova 2013). Los datos genéticos muestran que prácticamente todas las poblaciones Indígenas estadounidenses al sur del círculo polar ártico comparten el mismo trasfondo genético derivado del noreste de Asia, y este es el caso de los pueblos Indígenas amazónicos también (Posth *et al.* 2018).

### 8.3. Interacciones Cultura-Clima

Los académicos intentaron desde el principio explicar la variabilidad espacial y temporal dentro del registro arqueológico como resultado del cambio climático y/o ambiental del pasado. Se planteó la hipótesis de que las sequías a escala milenaria y decadal (y la expansión de la sabana asociada bajo la hipótesis del refugio forestal [Haffer 1969], ahora rechazada [Bush 2017]) causaron la diversificación de las lenguas amazónicas, así como el auge y la caída de diferentes culturas (Meggers 1975, 1993).

Tales teorías perdieron el favor con el reconocimiento de que los pueblos Indígenas pasados y contemporáneos utilizan múltiples estrategias para superar las limitaciones ambientales. Los programas

de investigación que combinan arqueología y paleoecología permiten repensar las interacciones entre las personas, el clima y el medio ambiente en la Amazonía.

El clima durante el Pleistoceno tardío, cuando los humanos llegaron por primera vez a la Amazonía, era ~5°C más frío y, en algunos lugares, hasta un 50% más seco que en la actualidad. Los primeros pobladores se habrían encontrado con bosques más secos o vegetación de sabana en las franjas más estacionales de la cuenca amazónica (Anhuf 2006; Piperno 2011), así como megafauna, cuya extinción (posiblemente agravada por la depredación humana) tuvo una miríada de consecuencias ecológicas (Doughty *et al.* 2016). Con el inicio del Holoceno (11.200 AP), las condiciones más cálidas y húmedas llevaron a la expansión de los bosques, a medida que las poblaciones humanas comenzaron a aumentar a escala continental (Goldberg *et al.* 2016).

En el Holoceno Medio (8.200-4.200 AP), el enfriamiento en el Hemisferio Norte condujo a cambios en el Monzón de Verano Sudamericano (MVSA), causando sequías en la Amazonía occidental (Baker *et al.* 2001), un cambio hacia el norte del ecotono bosque/sabana a lo largo de las franjas del sur (Pessenda *et al.* 2001), y condiciones más húmedas en la Amazonía oriental (Wang *et al.* 2017). Se postula que este período se caracterizará por una disminución de las poblaciones humanas en todo el continente (Riris y Arroyo-Kalin 2019).

Los parámetros de MVSA modernos establecidos durante el Holoceno tardío dieron como resultado un clima más húmedo y la expansión del bosque siempre verde húmedo, que alcanzó su límite sur actual en la Amazonía boliviana hace apenas 2.000 años (Carson *et al.* 2014). Las expansiones hacia el sur de grupos que practican la agrosilvicultura de habla tupi-guaraní en la cuenca del Plata entre 2.000 y 500 años también se han relacionado con la expansión forestal (Noelli 1996; Iriarte *et al.* 2016).

En el último milenio, el secado asociado con la Anomalía Climática Medieval (950-700 AP) puede haber estimulado un trastorno a gran escala en el registro

arqueológico de la Amazonía (De Souza *et al.* 2019), mientras que se postula que el aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico detrás del enfriamiento global durante la Pequeña Edad de Hielo (450-100 AP) fue provocado por la conversión de los asentamientos Indígenas en bosques después de la despoblación masiva de las Américas tras el contacto europeo (Koch *et al.* 2019), aunque no exentos de polémica (Boretti 2020).

#### 8.4. Transformando la Naturaleza: La Amazonía como Punto de Acceso para la Domesticación

Los estudios de las prácticas actuales entre los IPLC y los ensamblajes biológicos que resultan de ellos brindan a los arqueólogos pistas sobre cómo las prácticas pasadas afectaron la biodiversidad (Levis *et al.* 2017; Loughlin *et al.* 2018). Las comunidades de plantas actuales son el resultado de la interacción entre los procesos ecológicos naturales (es decir, las fuerzas evolutivas y las presiones de selección ambiental; p. ej., ter Steege *et al.* 2006) y las actividades humanas (denominadas prácticas de manejo), que juntas dan forma a la capacidad de dispersión de las especies de plantas, las condiciones ambientales locales y las interacciones biológicas (Balée 1989a, 1989b, 2013; Clement *et al.* 2015; Levis *et al.* 2018).

Al construir culturalmente sus nichos, los IPLC han domesticado los paisajes amazónicos al aumentar la disponibilidad de alimentos cerca de sus hogares a través de prácticas que incluyen (1) la eliminación de plantas no deseadas, (2) la protección de árboles útiles durante su desarrollo, (3) la atracción de animales dispersores, (4) la dispersión directa semillas, (5) seleccionar fenotipos específicos, (6) controlar el fuego, (7) cultivar plantas útiles y (8) aumentar la fertilidad y la estructura del suelo, como la creación de suelos antropogénicos y movimientos de tierra (Levis *et al.* 2018). Incluso grupos relativamente pequeños con alta movilidad y una gran dependencia de las plantas recolectadas, como los Nukak de Colombia, actúan para aumentar las concentraciones de especies útiles para ellos alrededor de los campamentos y a lo largo de los senderos, creando parches de recursos dentro de sus territorios (Cabrera *et al.* 1999; Politis 2007).

El uso y manejo de las plantas por parte de los pueblos Indígenas comenzó hace más de 12.000 años (Cuadro 8.2). Restos arqueobotánicos de frutos, semillas y frutos secos, especialmente de plantas arbóreas como nance (*Byrsonimaspp.*), pan (*Brosimum spp.*), pequiá (*Caryocar spp.*), castaña (*Bertholletia excelsa*) y palmas (*Acrocomiasp.*, *Astrocaryum spp.*, *Attalea spp.*, *Bactris spp.*, *Euterpespp.*, *Mauritia flexuosa*, *Oenocarpusspp.*, *Syagrusspp.*) son abundantes en los sitios arqueológicos más antiguos (>10 ka) de la Amazonía (p.ej., Pedra Pintada, Carajás, Cerro Azul, Peña Roja; Recuadro 8.1) (Lombardo *et al.* 2020; Mora 2003; Morcote-Rios *et al.* 2014, 2017, 2020; Roosevelt 1998; Roosevelt *et al.* 1996; Shock y Moraes 2019). Este patrón muestra cómo las especies de árboles y palmeras fueron altamente valoradas y que el uso de los recursos vegetales fue lo suficientemente persistente a nivel local como para provocar el uso redundante de lugares, lo que resultó en lugares con alta visibilidad arqueológica (Shock y Moraes 2019). La recolección, el consumo y el desecho de ciertas frutas (y sus semillas), y las prácticas de manejo que implica la ocupación humana, como la creación de mosaicos de áreas boscosas y abiertas (Cuadro 8.2), eventualmente crearon parches de bosques de múltiples especies, ricos en recursos y persistentes consecuencias para la estructura y función de las comunidades biológicas. Conjuntos arqueobotánicos de sitios del Holoceno temprano y medio ubicados en regiones de transición o ecotonales, p. ej., Pedra Pintada (Roosevelt *et al.* 1996) y Monte Castelo (Furquim *et al.* 2021) muestran que los diferentes microambientes a menudo se manejan de manera concomitante.

La genética también ubica tentativamente a los ancestros silvestres de cultivos de raíces/rizomas como el arrurruz (*Maranta arundinacea*), la canna (*Canna indica*), el ñame (*Dioscorea trifida*), la batata (*Ipomoea batatas*) y el leren, así como la calabaza (*Cucurbita moschata*), en las periferias norte y noroccidente de la Amazonía. Se cultivaron el leren y la calabaza (*Lagenariasp.*) en Peña Roja en la Amazonía colombiana por 9.000 AP, y varias de estas especies han sido documentadas en sitios del Holoceno temprano a lo largo de los Andes, el Caribe y América Central (Piperno 2011; Pagán-Jiménez *et al.* 2015,

2016; Aceituno y Loaiza 2018; Castillo y Aceituno 2014). En la Amazonía, así como en el trópico global en general (Denham *et al.* 2020), las plantas reproducidas vegetativamente con raíces comestibles se encuentran entre las primeras especies cultivadas por humanos (Neves y Heckenberger 2019). Estas plantas habrían prosperado en los bosques más abiertos en las periferias de la Amazonía durante la transición Pleistoceno/Holoceno, convirtiéndolas en un recurso atractivo para los primeros pobladores humanos (Piperno y Pearsall 1998). Por el contrario, el maíz (*Zea mays*), uno de los dos únicos cereales autóctonos cultivados en la Amazonía (el otro es el arroz americano; Hilbert *et al.* 2017), se extendió a América del Sur desde México y se incorporó a los sistemas de producción de alimentos mucho más tarde (ca. 6850 AP) (Lombardo *et al.* 2020). No obstante, la domesticación del maíz continuó después de su llegada al suroccidente de la Amazonía y resultó en la creación de nuevas razas locales (Kistler *et al.* 2018).

Hasta ahora tenemos evidencia de un solo animal domesticado en la Amazonía, el pato real (*Cairina moschata*), cuyos restos se encuentran en sitios del Holoceno tardío en el suroccidente de la Amazonía (Driesch y Hutterer 2012; Stahl 2005). Otros animales pueden haber recibido cuidados de humanos sin ser domesticados; por ejemplo, existe una extensa documentación de corrales de tortugas en relatos coloniales y restos arqueológicos de estanques artificiales en la isla de Marajó y los Llanos de Mojos (Prestes-Carneiro *et al.* 2020; Schaan 2010). Los sitios del Pleistoceno tardío/Holoceno temprano de la Amazonía colombiana (p. ej., Cerro Azul, (Morcote-Ríos *et al.* 2017, 2020) demuestran un amplio espectro de consumo animal, incluyendo peces, reptiles y pequeños mamíferos. El registro del Holoceno Medio del túmulo de conchas de Monte Castelo en el suroccidente de la Amazonía muestra predominantemente peces (80% de los taxones de vertebrados), especies específicamente tolerantes a la sequía adaptadas a la sequía estacional de los humedales circundantes (Prestes-Carneiro *et al.* 2020). La explotación predominante de diversos recursos acuáticos también está documentada en sitios a lo largo del río Amazonas en el Holoceno medio a tardío (p.

ej., Taperinha y Hatahara) (Prestes-Carneiro *et al.* 2015; Roosevelt *et al.* 1991). Los mamíferos fueron explotados de manera diferencial a lo largo de la cuenca, con algunas especies ganando importancia en ciertas áreas en momentos particulares (p. ej., el venado tejón en Loma Salvatierra, Bolivia; Driesch y Hutterer 2012).

Al cambiar la morfología, la demografía y la distribución de las especies de plantas y animales a través de sus prácticas de manejo, los pueblos Indígenas transformaron cada vez más los ecosistemas locales durante el Holoceno, domesticando diferentes ambientes como bosques, sabanas y humedales y usando y manejando miles de especies de plantas (Rostain 2013; Mayle e Iriarte 2014; Clement *et al.* 2015; Erickson y Balée 2006). El progreso reciente realizado por arqueólogos y ecologistas en la documentación de las influencias humanas sobre la vegetación, tanto pasadas como presentes, apunta a un escenario en el que, después de al menos 13.000 años de coevolución entre humanos, plantas, animales, clima y paisajes, las comunidades de vegetación del Pleistoceno desaparecieron y los entornos prístinos se volvieron cada vez más escasos (Erickson 2006; Roosevelt 2014; Balée 2013). Los estudios muestran que al menos 155 especies de plantas nativas de la Amazonía, Mesoamérica, el norte de Sudamérica y el noreste de Brasil; en su mayoría árboles y otras especies perennes; fueron domesticados hasta cierto punto por los pueblos precolombinos (Clement 1999; Levis *et al.* 2017; Cuadro 8.2). Estas especies ocurren con mayor frecuencia cerca de sitios arqueológicos (Junqueira *et al.* 2010; Levis *et al.* 2017; Franco-Moraes *et al.* 2019), y veinte de ellos se consideran hiperdominantes (es decir, sobrerrepresentados en las comunidades de árboles amazónicos) (ter Steege *et al.* 2013), lo que plantea interrogantes sobre la influencia de los procesos culturales en su distribución (Figura 8.3). Alrededor de 200 especies de árboles adicionales también se cultivan deliberadamente, y aún más se manejan, en paisajes forestales (Balée 1989; Peters 2000; Levis *et al.* 2012, 2018), mientras que más de 2200 especies son utilizadas hoy en día para diferentes propósitos por los IPLC (Coelho 2018).

## Cuadro 8.2 Restos arqueobotánicos

Las plantas que las poblaciones humanas utilizaron en el pasado pueden ser conservadas en el registro arqueológico en forma de diferentes restos macro y microscópicos. Los granos de almidón y los fitolitos pueden estar adherido a las superficies de los artefactos, mientras que los fitolitos y las partes carbonizadas de las plantas, incluyendo las semillas y la madera, se conservan en los sedimentos tanto dentro como fuera de los sitios arqueológicos. Estos proxies se originan de diferentes formas; los granos de almidón quedan por el uso o procesamiento de plantas ricas en carbohidratos (Torrence y Barton 2006), los fitolitos se depositan después de que las plantas que los producen se descomponen (Piperno 2006) y los restos carbonizados se crean bajo una combustión con poco oxígeno, con temperaturas más altas seleccionando para partes de plantas con mayor cantidad de lignina (Pearsall 2015). El polen, los fitolitos y el carbón que se encuentran en los núcleos de los lagos también pueden ser indicativos de prácticas pasadas de manejo de recursos (p. ej., Maezumi *et al.* 2018; Whitney *et al.* 2013).

Sabemos con base en los pueblos Indígenas de hoy que los primeros amazónicos habrían tenido dietas variadas y cultura material en diferentes áreas de la Amazonía y, por lo tanto, las plantas utilizadas no eran todas iguales en un momento dado. La elección de alimentos depende de las costumbres locales y de la presencia de entornos en los que crecen mejor las diferentes especies. Más allá de la nutrición diaria, las plantas también se buscan para la medicina, la psicoactividad, la higiene, la construcción, los artefactos y los propósitos mágicos/rituales (Prance *et al.* 1987; Noelli *et al.* 2020). Gran parte de esta biodiversidad queda por estudiar en el registro arqueobotánico, que todavía está muy sesgado hacia las plantas de uso rutinario.

La variación en los conjuntos arqueobotánicos también está influenciada por la presencia diferencial, la preservación y la resolución taxonómica de cada proxy; en general, los granos de almidón de diagnóstico se limitan a los órganos de almacenamiento (es decir, raíces y tubérculos) y semillas; los fitolitos son más frecuentes y diagnósticos en familias de monocotiledóneas, como gramíneas y palmeras, pero no son diagnósticos o están ausentes en la mayoría de las familias de dicotiledóneas leñosas; los huesos de frutos duros y las cubiertas de las semillas a menudo se representan en restos carbonizados; y el polen es más abundante en taxones polinizados por el viento, pero solo se conserva en condiciones anóxicas. Parte de la diversidad poco estudiada o poco preservada se encuentra en sitios con una conservación excepcional fuera de la Amazonía, como es el caso de las plantas psicoactivas que se encuentran en el norte de Chile (Ogalde *et al.* 2009) o el uso de chiles en el Holoceno medio en la costa del Pacífico de Perú (Chiou *et al.* 2014), mientras que se puede estimar más sobre las plantas tóxicas, enteogénicas y medicinales a partir de la documentación moderna o mediante técnicas químicas como la cromatografía (p. ej., Miller *et al.* 2019).

La Tabla 8.1 brinda un resumen de los datos arqueobotánicos disponibles hasta ahora para la Amazonía que, dados todos los factores anteriores, probablemente representan una fracción muy pequeña de la verdadera diversidad de especies utilizadas en estos sitios y en la Amazonía en general. La mayor diversidad de familias de plantas presentes en los sitios del Holoceno tardío podría revelar un patrón real, pero probablemente también sea el resultado de un tamaño de muestra mucho más grande (33 sitios, en comparación con 6 sitios del Holoceno medio y 7 del Holoceno temprano). Asimismo, la aparente disminución de la diversidad en el Holoceno medio es probablemente el resultado del tamaño de la muestra, así como del hecho de que algunos sitios del Pleistoceno tardío/Holoceno temprano (p. ej., Pedra Pintada y Cerro Azul) tienen una conservación excepcional de restos carbonizados. Además, los pocos restos de raíces, tubérculos y rizomas de períodos anteriores probablemente reflejan la dificultad con la que estos restos se carbonizan y se conservan en el registro arqueológico, así como la relativa falta de estudios de granos de almidón de estos sitios.

La identificación taxonómica de restos de plantas arqueológicas se basa en comparaciones anatómicas y morfológicas con material vegetal moderno y en la determinación de qué características son exclusivas de diferentes taxones a nivel de especies, géneros o familias de plantas. Las especies ausentes de las colecciones de referencia no pueden ser identificadas arqueológicamente. La recolección y el procesamiento de especies modernas para crear colecciones de referencia de fitolitos (e.g., Piperno 2006; Morcote-Rios *et al.* 2016, 2017; Watling *et al.* 2020a), granos de almidón (e.g., Pagán-Jiménez 2015), polen (Flantua *et al.* 2015), y semillas y

**Cuadro 8.2 (continuación)**

frutos carbonizados (e.g., Silva *et al.* 2015) es un proceso largo y continuo, debido a los miles de especies que deben componerlos. Las relativamente pocas colecciones que existen hoy en día para esta vasta región demuestran mejor que nada cómo la arqueobotánica amazónica es todavía una disciplina emergente cuyo verdadero potencial para comprender las relaciones entre personas y plantas aún no ha sido alcanzado.

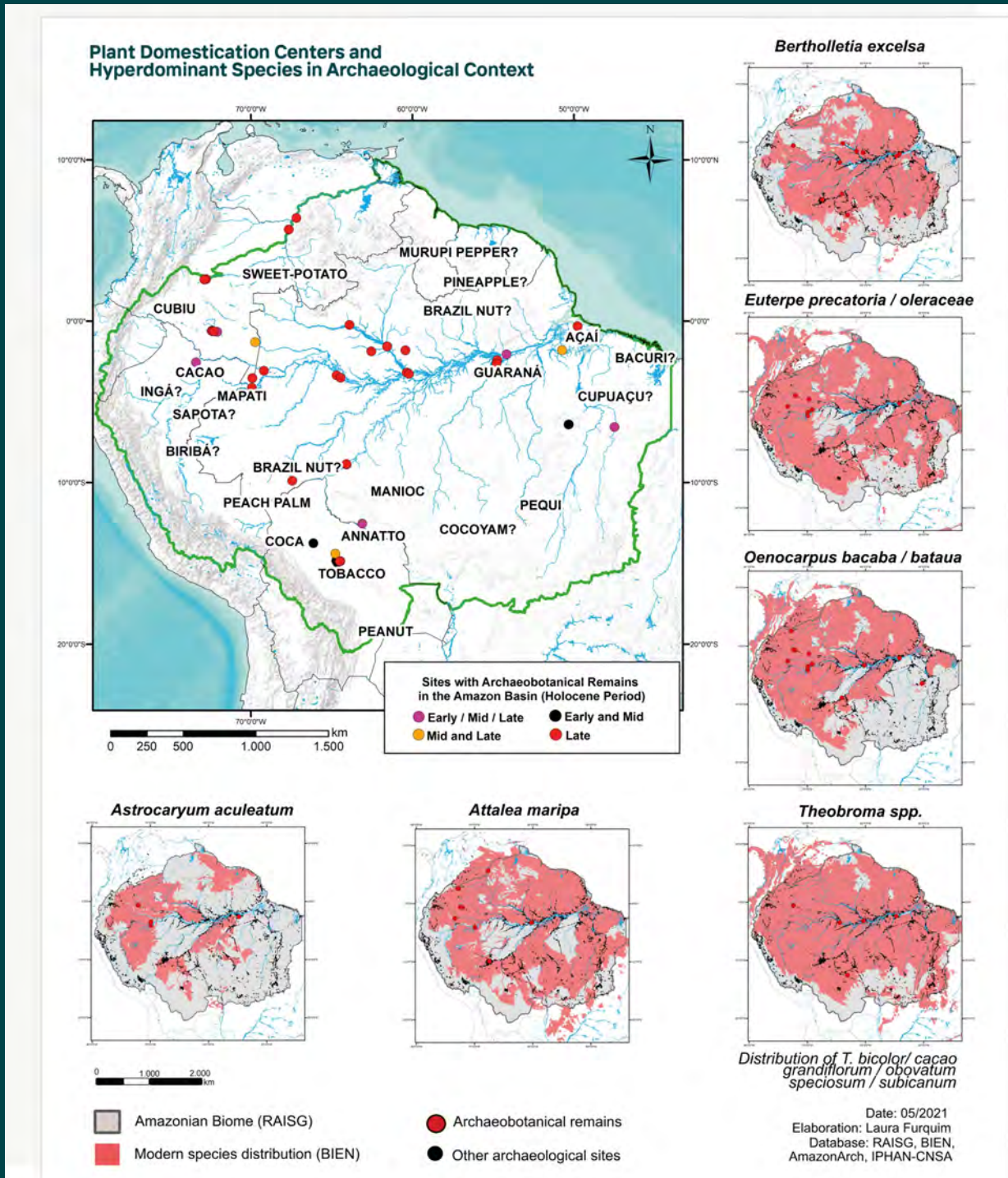


Figura 8.B2 Centros de domesticación de plantas y especies hiperdominantes en contexto arqueológico (dibujado por Laura Furquim).

**Tabla 8.1** Plantas alimenticias recuperadas de sitios arqueológicos en la Amazonía durante el Holoceno temprano, medio y tardío.

	<b>Pleistoceno tardío/Holoceno temprano (12.000-8.200 BP)</b>	<b>Holoceno Medio (8.200-4.200 AP)</b>	<b>Holoceno tardío (4.200-500 AP)</b>
	<b>7 sitios</b> (Isla Manechi, Caverna da Pedra Pintada, Cerro Azul, Peña Roja, Bacabal 1, Capela, Teotonio)	<b>7 sitios</b> (La Chacra, Isla del Tesoro, Teotonio, Monte Castelo, San Pablo, Abeja)	<b>50 sitios</b> (Abeja, Abrigo del Valle de las Pirámides, Abrigo Arco, Abrigo Bernardo, Abrigo Selva, Calicata, Campo España, Campo Esperança, Caverna da Pedra Pintada, Cedro, Cerro Azul, Chacra Teleria, Claudio Cutiã, Conjunto Vilas, Curare, El Cerro, El Circulo, Fazenda Iquiri, Finca Buenavista, Finca Limoncillos, Floresta, Hatahara, JK geoglyph, La Sardina, Lago das Pombas, Lago do Limão, Las Palmeras, Loma Bella Vista, Loma Mendoza, Loma Salvatierra, Maicura, Mangos del Parguaza, Meseta Araracuara, Monte Castelo, Ome, Parmana, Penã Roja, Porto, Pozo Azul Norte-1, Santa Paula, São João, Serra do Maguari, Sol de Maio, Takana, Teotônio, Tequinho, Tucumã, Tumichucua, Vila Nova I, Vila Nova II)
<b>Frutas y nueces</b>	Familias: 10; Géneros: 11	Familias: 6; Géneros: 6	Familias: 19; Géneros: 27
	Familias: Annonaceae, Cannabaceae, Caryocaraceae, Humiriaceae, Lamiaceae, Lecythidaceae, Malpighiaceae, Memecylaceae, Myrtaceae, Sapindaceae	Familias: Annonaceae, Cannabaceae, Caryocaraceae, Humiriaceae, Lecythidaceae, Malpighiaceae	Familias: Anacardiaceae, Annonaceae, Cannabaceae, Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dilleniaceae, Humiriaceae, Lamiaceae, Lauraceae, Lecythidaceae, Malpighiaceae, Malvaceae, Memecylaceae, Moraceae, Myrtaceae, Passifloraceae, Polygalaceae, Sapindaceae, Solanaceae
	Plantas populares: Nuez de Brasil, pequiá, murici, guayaba, pitomba	Plantas populares: Nuez de Brasil, pequiá, murici	Plantas populares: Nuez de Brasil, pequiá, murici, marañón, cacao, chile, maracuyá, ciruela, pitomba, uxi
	Proxy: semillas carbonizadas	Proxy: semillas carbonizadas; fitolitos	Proxy: semillas carbonizadas, fitolitos, granos de almidón
<b>Legumbres (Fabáceas)</b>	Géneros: 3	Géneros: 1	Géneros: 6, especies: 8
	Géneros: Hymenaea, Parkia, Phaseolus/Vigna	Especies: Phaseolus sp. (frijol común)	Géneros: Arachis, Canavalia, Hymenaea, Inga, Parkia, Phaseolus/Vigna
	Proxy: semillas carbonizadas	Proxy: granos de almidón	Proxy: semillas carbonizadas, polen
<b>Palmeras (Arecáceas)</b>	Géneros: 8, especies: 15	Géneros: 6, especies: 6	Géneros: 14, especies: 29
	Géneros: Acrocomia, Astrocaryum, Attalea, Bactris, Euterpe, Mauritia, Oenocarpus, Syagrus	Géneros: Astrocaryum, Attalea, Euterpe, Lepidocaryum, Mauritia, Oenocarpus	Géneros: Acrocomia, Astrocaryum, Attalea, Bactris, Chamaedorea, Euterpe, Geonoma, Iriarteia, Lepidocaryum, Manicaria, Mauritia, Mauritiella, Oenocarpus, Syagrus
	Plantas populares: babasú, açai, tucumã, bacaba, bataua, buriti, injá	Plantas populares: bacaba	Plantas populares: tucumã, injá, chontaduro, açai, buriti
	Proxies: endocarpos o semillas carbonizados, fitolitos	Proxies: endocarpos o semillas carbonizados, fitolitos, polen	Proxies: endocarpos o semillas carbonizados, fitolitos

Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

<b>Calabazas</b>	Géneros: 2	Géneros: 1	Géneros: 2
<b>(Cucurbitáceas)</b>	Cucurbita, Lagenaria	Cucurbita	Cucurbita, Lagenaria
	Proxy: fitolitos	Proxy: fitolitos	Proxy: fruta carbonizada, fitolitos, almidón
<b>Raíces/tubérculos</b>	Familias: 3, Géneros: 3	Familias: 3, Géneros: 3	Familias: 6, Géneros: 8
	Familias: Aráceas, Euforbiáceas, Marantáceas	Familias: Euforbiáceas, Marantáceas	Familias: Araceae, Convolvulaceae, Dioscoreaceae, Euphorbiaceae, Icacinaceae, Marantaceae
	Plantas populares: mandioca, leren, cocoyam	Plantas populares: mandioca, leren, cocoyam	Plantas populares: camote, ñame, mandioca, leren, arrurruz, papa mairá, cocoyam
	Proxy: fitolitos, almidón	Proxy: fitolitos	Proxy: semillas carbonizadas, fitolitos, almidón
<b>Granos (Poaceae)</b>	Géneros: 0	Géneros: 2	Géneros: 2
		Zea mays, Oryza sp. (maíz, arroz)	Zea mays (maíz), Oryza sp. (arroz)
		Proxy: fitolitos	Proxy: semillas carbonizadas, fitolitos, almidón
<b>Otros/múltiples usos</b>	Familias: Heliconiaceae, Marantaceae, Moraceae, Solanaceae, Strelitziaceae, Zingiberaceae	Familias: Heliconiaceae, marantáceas	Familias: Annonaceae; Asteraceae, Boraginaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Heliconiaceae, Humiriaceae, Marantaceae, Marcgraviaceae, Melastomataceae, Moraceae, Phytolaccaceae, Solanaceae, Strelitziaceae, Urticaceae, Zingiberaceae
	Proxy: semillas carbonizadas, fitolitos	Proxy: fitolitos	Proxies: semillas carbonizadas, fitolitos

Fuente: Datos recopilados de: Andrade 1986; Arroyo-Kalin *et al.* 2019; Bozarth *et al.* 2009; Cascon y Caromano 2012; Cassino 2018; Castaño-Uribe y Van der Hammen 2005; Dickau *et al.* 2012; Félix 2019; Furquim 2018; Herrera *et al.* 1980-1; Hilbert 2017; Hilbert *et al.* 2017; Lombardo *et al.* 2020, Kosztura-Nuñez 2020; Maezumi *et al.* 2018; Magalhães *et al.* 2019; Mora 2003; Mora *et al.* 2001; Morcote-Rios 2008; Morcote-Rios y Sicard 2009; Morcote-Rios *et al.* 2013, 2014, 2017, 2020; Pärssinen *et al.* 2020; Perry 2004, 2005; Roosevelt 1998, 2000; Roosevelt *et al.* 1996; Piperno 2011; Piperno y Pearsall 1998; Shock en preparación; Shock and Moraes 2019; Alves 2017; Watling *et al.* 2015, 2018, 2020b.



### 8.5. La Amazonía como Centro de las Primeras Cerámicas de América

Los análisis de la cerámica ocupan un lugar especial de investigación en la arqueología amazónica porque nos hablan de las tradiciones tecnológicas, las relaciones sociales y los universos simbólicos de los pueblos que los elaboraron y utilizaron. La cerámica no solo juega un papel importante en el procesamiento y consumo de bebidas y alimentos, sino que también actúa como medio de transmisión de ideas a través de sus patrones decorativos (Lima *et al.* 2016).

La producción de cerámica es una tecnología que se desarrolló de forma independiente en varios lugares del mundo desde el Pleistoceno terminal hasta el Holoceno medio. En las Américas, los primeros centros de producción de cerámica se ubican mayoritariamente lejos de los supuestos centros de surgimiento de sociedades jerárquicas y socialmente estratificadas, como los Andes Centrales y Mesoamérica. Algunos de estos centros están ubicados en la Amazonía, donde hubo al menos cuatro invenciones independientes de tecnología de la cerámica: la baja Amazonía, la costa atlántica, la cuenca del Alto Madeira y la cuenca Zamora-Chinchipec en Ecuador. En las primeras tres áreas, la cerámica temprana está asociada con la construcción de túmulos artificiales de concha y tierra (Figura 8.3).

En la baja Amazonía, cerca de la actual ciudad de Santarém, las excavaciones en el túmulo de conchas fluviales de Taperinha arrojaron las cerámicas más antiguas de América, que datan de c. 7.000 AP (Roosevelt 1995; Roosevelt *et al.* 1991). En la costa atlántica, al oriente de la desembocadura de la Amazonía, en la extensa área de manglares que cubre las costas de los estados de Pará y Maranhão, hay decenas de concheros costeros y otros sitios que contienen cerámicas de la llamada fase Mina, datadas en 5.500 años (Simões 1981; Roosevelt 1995; Silveira y Schaan 2010; Bandeira 2009; Lopes *et al.* 2018). En la cuenca del Medio Guaporé, en la frontera de Bolivia y Brasil, las excavaciones en el túmulo de conchas de Monte Castelo produjeron vasijas de cerámica que datan de ca. Hace 5.200 años (Pugliese *et*

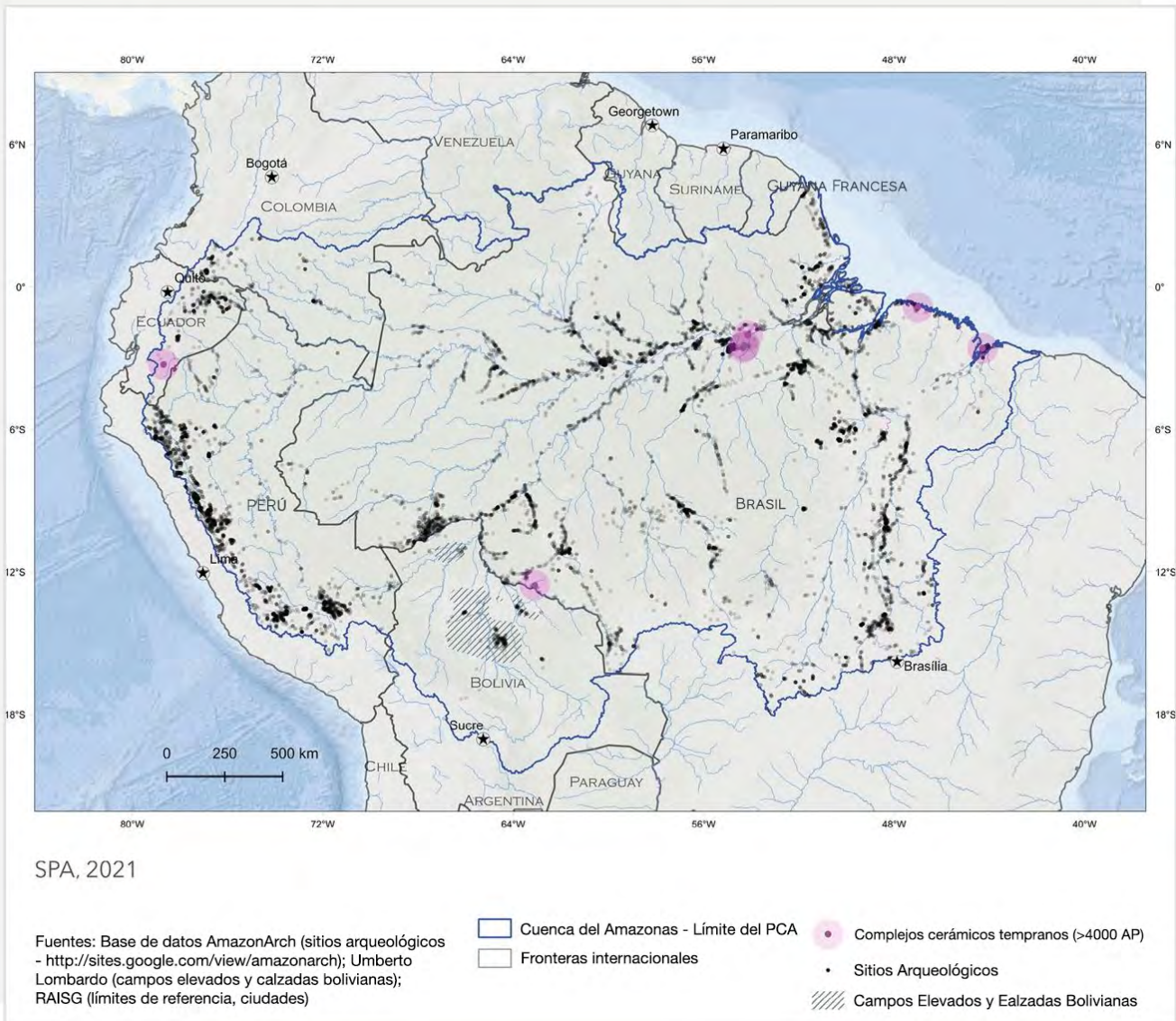
*al.* 2017). Finalmente, en el área Zamora-Chinchipec de la *ceja de selva* de Ecuador, las cerámicas fechadas hace unos 4.500 años tienen similitudes notables con los estilos posteriores de Chorrera y Cupinisque de la Costa del Pacífico (Valdez 2013), esta última asociada con el surgimiento de las primeras sociedades estratificadas en los Andes.

Aparte de la Amazonía, los otros centros de producción cerámica temprana independiente en América del Sur se encuentran en ambientes tropicales de tierras bajas, como la provincia de Santa Elena en la costa de Ecuador, la cuenca baja del Magdalena cerca de Barranquilla y la costa de Guayana (Roosevelt 1995; Oyuela-Caycedo 1995; Raymond y Oyuela-Caycedo 1994; pero ver Meggers [1997] para una perspectiva diferente). Tal evidencia debería ser lo suficientemente fuerte como para refutar la hipótesis, más política que científica, de que el trópico tienen una importancia marginal en la historia cultural temprana de América del Sur.

### 8.6. La formación de Suelos Antrópicos (*Terras Pretas*) y la Evidencia de la Construcción Generalizada de Nichos Humanos en el Holoceno Medio/Tardío

Las Tierras Oscuras Antrópicas (TOA) son antropoles ricos en materia orgánica, de color negro a marrón, que cubren áreas de hasta 90 ha y se encuentran en muchos sitios arqueológicos en la Amazonía que datan de ca. 2.500 años AP en adelante (Heckenberger *et al.* 1999; Kern *et al.* 2004; Neves *et al.* 2004; McMichael *et al.* 2014; Clement *et al.* 2015) (Figura 8.4). Estos son suelos estables y fértiles con mayor pH y contenido de nutrientes (P, N, Ca, Mg) que los suelos adyacentes, condiciones que se mantienen incluso bajo la intensa lixiviación de la Amazonía (Lehmann *et al.* 2003, Teixeira *et al.* 2009). Estas propiedades hacen que las TOA sean valiosos para el cultivo de las comunidades modernas (Clement *et al.* 2003; Junqueira *et al.* 2010).

A pesar de ser conocido por los científicos desde el siglo XIX, fue mucho más tarde que se estableció el origen indígena de estos suelos (Sombroek 1966; Smith 1980). Hoy en día, se acepta que las TOA se



**Figura 8.3** Sitios arqueológicos con cerámica temprana en la Amazonía (fuente AmazonArch).

encuentran entre los testimonios más visibles y difundidos de los antiguos asentamientos Indígenas en la Amazonía, a pesar de las afirmaciones recientes de su origen natural (Silva *et al.* 2021) (Figura 8.5). El establecimiento del origen Indígena de las TOA marcó un importante punto de inflexión en la arqueología amazónica, ya que atestiguan las transformaciones del paisaje del pasado a escalas que antes se creían imposibles (Petersen *et al.* 2001; Woods *et al.* 2009; Glaser y Birk 2012).

Aunque se expandieron después de 2.500 años AP, las TOA comenzaron a formarse hace unos 5.500 años en áreas como el río Alto Madeira en Brasil (Watling *et al.* 2018) y la zona del Medio Caquetá en Colombia (Morcote-Ríos *et al.* 2017), reflejando el patrón de la periferia de la Amazonía como centros de domesticación de plantas.

Es posible distinguir dos grandes tipos de TOA (Sombroek 1966); (i) suelos más profundos y negros, a menudo llenos de artefactos y restos de asenta-

mientos, y muy enriquecidos en nutrientes, y (ii) suelos menos profundos, marrones, menos enriquecidos (pero aún modificados), desprovistos de artefactos. Los estudios muestran que estos representan dos extremos de un continuo de modificación del suelo (que acompaña a un continuo de agrobiodiversidad Junqueira *et al.* 2016a, 2016b; Lins *et al.* 2015), con suelos más negros que probablemente se formaron como producto del manejo de desechos y actividades domésticas en el centro de las áreas de

asentamiento, y suelos más pardos probablemente como resultado del cultivo (tala y quema, mantillo orgánico) asociado con áreas de jardín en la periferia (Arroyo-Kalin *et al.* 2012; Schmidt *et al.* 2014; Alves 2017).

Todavía se debate hasta qué punto se crearon intencionalmente las TOA en la época precolombina (Arroyo-Kalin 2016). Todavía no hay acuerdo sobre si fueron producidos para mejorar los suelos infér-

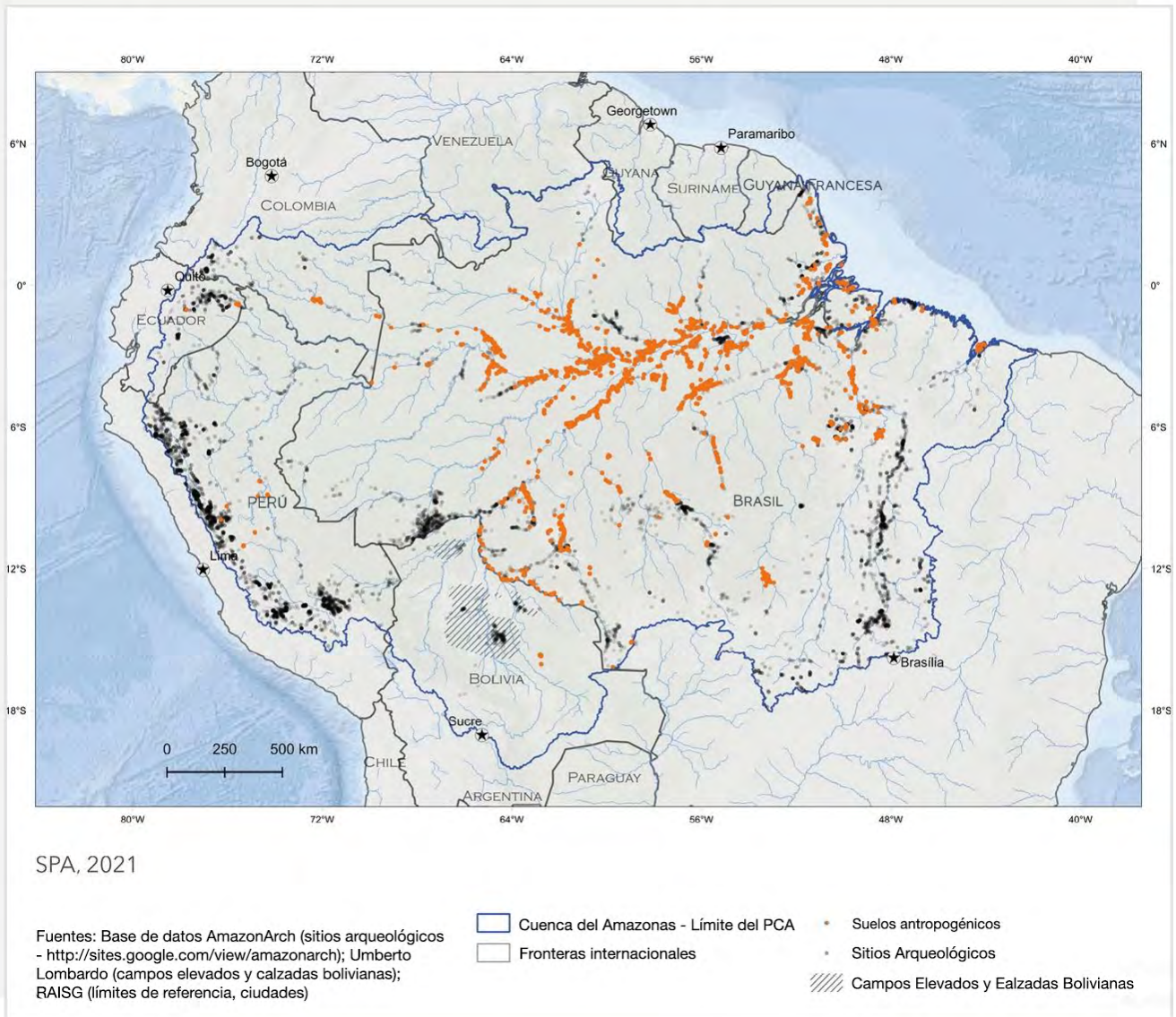


Figura 8.4 Sitios arqueológicos con TOA en la Amazonía (fuente AmazonArch).



**Figura 8.5** Corte de perfil de suelo de TOA formado por pozos cortados en oxisoles amarillentos naturales, fase Paredão (1.300 – 900 AP), sitio Laguinho, Amazonía Central (Foto: Eduardo Neves).

tiles de las tierras altas amazónicas o si resultaron de la acumulación pasiva de materia orgánica de los asentamientos sedentarios. La presencia de TOA en las llanuras aluviales del río Amazonas cerca de Manaus (Macedo *et al.* 2017) tiende a negar la primera hipótesis, ya que las TOA aquí se desarrollaron en suelos aluviales que tienen contenidos naturalmente elevados de P, Ca, Zn, Cu que están por encima de los niveles agronómicos críticos (Havlin *et al.* 2005). Sin embargo, también es probable que, una vez que se formaron en las tierras altas, estos suelos crearon nuevos nichos que permitieron el cultivo de plantas demandantes de nutrientes como el maíz (Rebellato *et al.* 2009; Arroyo-Kalin 2010).

Un estudio en Santarém que combina arqueobotánica en el sitio y paleoecología fuera del sitio muestra la aparición de TOA ca. 2.000 BP fue acompañada

por cambios sistemáticos en las comunidades de plantas regionales que incluyeron aumentos en las especies comestibles (Maezumi *et al.* 2018). Los fitolitos de las palmas *Bactris/Astrocaryum* son particularmente frecuentes en los suelos TOA ubicados a lo largo de los ríos Amazonas y Madeira, incluso en Teotônio, donde las ocupaciones sucesivas de diferentes culturas productoras de cerámica han comenzado a arrojar evidencia de variación diacrónica en el consumo de plantas y prácticas de cultivo a lo largo del tiempo (Watling *et al.* 2020b).

### 8.7. Monumentalidad y Diversidad Cultural en la Amazonía Precolombina

En la Amazonía, se puede decir que la variabilidad de la cultura material y los patrones de asentamiento coinciden con los de las lenguas Indígenas

(Neves 2011), aunque esta no es una correlación universal. Desde el inicio de la investigación sistemática en la región, la cerámica ha jugado un papel clave en el mapeo de la distribución de las culturas o unidades arqueológicas, en gran parte como consecuencia de las grandes cantidades en que se encuentran en comparación con otros restos culturales. Las cerámicas bellamente decoradas de la región del baja Amazonía rápidamente llamaron la atención de los naturalistas del siglo XIX, ganando un amplio espacio en las exhibiciones de los museos de diferentes países europeos en ese momento (Neves 1999/2000).

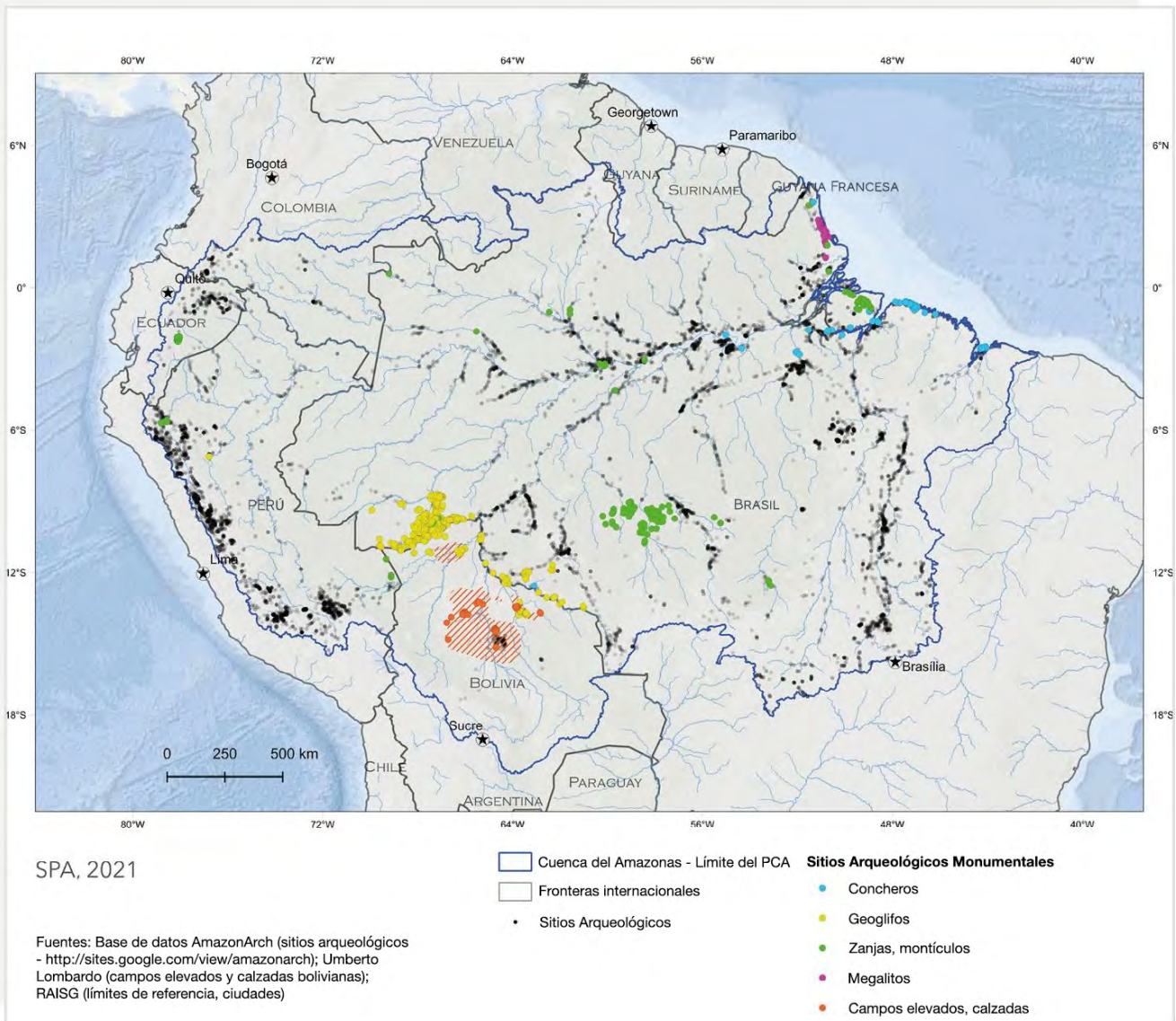
La ubicuidad de la cerámica contrasta con una menor presencia de artefactos de piedra, incluyendo herramientas líticas y arte rupestre (Neves 2006), así como con una casi ausencia de estructuras construidas con piedra. Este patrón probablemente refleja la disponibilidad irregular de piedra en toda la Amazonía, así como el uso universal de materiales perecederos como la madera y la palma para la construcción de viviendas (Novaes 1983), que se descomponen y desaparecen con el paso del tiempo, oscureciendo las dimensiones de los asentamientos Indígenas (ver Stampanoni 2016 para la excavación de una antigua casa larga cerca del río Urubu, en la Amazonía central). El clima tropical y los suelos ácidos que lo acompañan también pueden borrar con frecuencia restos óseos humanos y de fauna del registro arqueológico (Rapp Py-Daniel 2010), aunque dichos restos se conservan mucho mejor en TOA debido al pH casi neutro de estos suelos. Las estructuras megalíticas de Amapá son la excepción. Allí, se erigieron grandes losas de piedra sobre cámaras subterráneas llenas de urnas funerarias de Aristé, que muestran un ejemplo de la convergencia de la monumentalidad y las prácticas mortuorias (Saldanha y Cabral 2017). Algunos grupos Indígenas conservan la práctica de producir efigies mortuorias en la actualidad, como las representaciones de madera que se encuentran en los rituales de Kuarup en el Alto Xingu (Guerreiro 2011).

Aparte de los túmulos de conchas, la evidencia más temprana de monumentalidad en la Amazonía proviene de sitios como Santa Ana La Florida y Monte-

grande, ubicados en la frontera actual de Ecuador y Perú, a lo largo de la cuenca del Alto Marañón (Olivera Nuñez 2016; Valdez 2013). Allí se encuentran estructuras de piedra en espiral, la evidencia más antigua conocida de la domesticación del cacao (Zarrillo *et al.* 2018), bienes exóticos como conchas Strombus de la costa del Pacífico a través de los Andes (Valdez 2013), la evidencia más temprana de vasijas con pico de estribo (Valdez 2013) y murales policromados (Olivera Nuñez 2016). Estos elementos se vuelven comunes en la historia posterior, pero parecen tener algunas de sus primeras manifestaciones en estos contextos (Figura 8.6).

Si bien las vasijas de cerámica datan de 7.000 AP, se vuelven más comunes alrededor de 3.000 AP en adelante, cuando los complejos arqueológicos, como las tradiciones Pocó y Barrancoide amazónica, pueden vincularse con la expansión de poblaciones que hablan lenguas arahuacas (Lathrap 1970; Heckenberger 2002; Neves *et al.* 2014). Alrededor de este tiempo, una segunda ola de movimientos de tierra, después de los túmulos de conchas, comenzó a florecer. En el estado brasileño de Acre y los departamentos vecinos de Pando, en Bolivia, y Madre de Dios, en Perú, se han documentado más de 500 sitios arqueológicos que consisten en movimientos de tierra geométricos excavados, incluyendo zanjas circulares y cuadradas (hasta 7 m de profundidad), que datan de entre 3.000 AP y 800 AP (Ranzi *et al.* 2007; Schaan 2012; Saunaluoma 2012) (Figura 8.7). Sus posiciones en la parte superior y los bordes de las mesetas naturales (Schann 2012) sugieren que fueron construidos en lugares que tenían un buen control de su entorno, mientras que la relativa baja frecuencia de artefactos en su interior (y la presencia de cerámica cuidadosamente depositada cerca de las entradas de los movimientos de tierra) se ha argumentado para indicar que eran centros ceremoniales regionales, en lugar de sitios de asentamiento (Saunaluoma *et al.* 2018: 363-364).

La misma área general fue ocupada más tarde desde ca. 1.000 a 400 AP por personas que se asentaron en aldeas compuestas por túmulos desplazados alrededor de plazas centrales y conectados entre sí por redes viales (Iriarte *et al.* 2020; Saunaluoma *et al.*



**Figura 8.6** Áreas en la Amazonía que se sabe que tienen sitios arqueológicos monumentales (fuente AmazonArch).

2021). Casi al mismo tiempo, más al oriente en la Amazonía brasileña, también se identificó un patrón similar de vías que conectan asentamientos mucho más grandes (Heckenberger *et al.* 2008).

Moviéndose hacia el noroccidente, hacia la Amazonía ecuatoriana, la concentración de cientos de andenes, dispuestos en forma de paneles y conectados por sistemas viales, es el mejor ejemplo del urbanismo prehispánico en la Amazonía. Según los datos

actuales se construyeron entre 2.700 y 1.500 AP (Rostain 1999, 2012; Rostain y Pazmiño 2013; Salazar 2008). Las encuestas LiDAR identificaron un centro urbano llamado Kunguints, compuesto por cientos de túmulos que cubren un área de aproximadamente 4,5 km<sup>2</sup> y dos calles anchas que van desde la ciudad de occidente a oriente (Prümers 2017).

Durante los primeros siglos dC, la Amazonía expe-

rimentó un florecimiento de estilos culturales y un mayor flujo y mezcla de rasgos tecnológicos y materiales exóticos, lo que sugiere sociedades altamente conectadas (Heckenberger 2008). Los materiales comerciales eran múltiples, como los exóticos adornos de piedra conocidos como *muiraquitãs* (Amaral 2018), la cerámica (Van den Bel 2010) y las plantas. Estos sistemas de comercio especializados todavía se pueden encontrar en los sistemas sociales Indígenas regionales que se encuentran en el Alto Río Negro (Neves 2006; Ribeiro 1995) y el Alto Xingu (Franchetto y Heckenberger 2001).

Así como la diversidad de estilos de cerámica, la cantidad y variedad de movimientos de tierra también aumentó a lo largo del comienzo de la era común. Por ejemplo, la región de Iténez en Bolivia contiene una variedad de características que son testigos de redes complejas de interacción social, incluyendo sistemas de calzadas y canales (Erickson 2009), trampas para peces (McKey *et al.* 2016), y recintos con zanjas circulares (Prümers y Jaimes Betancourt 2014). Según la encuesta LiDAR (Prümers 2014), los 24 sistemas de zanjas están ubicados en elevaciones leves, donde ocurren corrientes intermitentes. El sitio más grande tenía unas 200 ha de tamaño y la mayoría de las zanjas probablemente se construyeron entre el 800 y el 600 AP.

Prospecciones intensivas en el vecino departamento de Beni, Bolivia, también revelaron la existencia de cientos de túmulos de asentamiento de hasta 20 m de altura y ca. 40 ha de superficie, generalmente situada sobre depósitos fluviales de ríos inactivos y ocupada entre 1.500 a 1.600 AP (Lombardo y Prümers 2010). Algunos de los sitios tienen terraplenes poligonales que quizás cumplían una función protectora. Los canales y calzadas conectan los sitios, y se construyeron estanques, probablemente para asegurar el suministro de agua durante la estación seca, pero también posiblemente para la captura de peces (Prestes-Carneiro *et al.* 2020).

El área centro-occidental de los Llanos de Mojos, al occidente del río Mamoré, contiene la concentración de paisajes agrícolas más grande, densa y diversa de la Amazonía (Erickson 2006, 2008; Erickson y Wal-

ker 2009). A lo largo del río Iruyáñez existen andenes de entre 5 y 20 metros de ancho, 300 metros de largo y de 0,5 a 1,0 metros de altura (Denevan 1966, 2001; Erickson 2006; Lombardo 2010; Walker 2004, 2011) (Figura 8.8). La construcción de campos elevados en esta área comenzó alrededor de 2500 años AP (Walker 2018). Es posible que los campos elevados constituyeran un complemento de otras formas de agricultura, ya que la mayoría de ellos están ubicados sobre suelos poco fértiles y, en los casos en que se dispone de datos relevantes, estos apuntan a que estuvieron en uso por un período corto, seguido de un tiempo de barbecho más largo (Rodrigues 2016).

También fue durante este período (1.600 a 700 a. C.) que la cultura Marajoara floreció en las sabanas de la parte oriental de la isla de Marajó (Schaan 2012: 31) (Figura 8.9A). Estos grupos construyeron túmulos a orillas de ríos y lagos, a veces en grupos de hasta cuarenta, que llenaron de exuberantes urnas funerarias. Algunos eruditos creen que la cultura Marajoara fue formada por varias sociedades de cacicazgos conectadas, que ejercían influencia política a través de la construcción y el control de estructuras hidráulicas como presas y estanques artificiales de peces (Schaan 2010). La cultura marajoara es conocida por vasijas, figurillas y parafernalia mortuoria con una iconografía formidable (Barreto 2016). Al oriente de Marajó, en el borde mismo del bioma amazónico, actualmente se están estudiando grandes aldeas compuestas por palafitos construidos sobre lagos estacionales alrededor del año 1.100 d. C. y que contienen materiales que evidencian redes comerciales a largo plazo con la desembocadura de la Amazonía (Navarro 2018).

Desde 1.200 hasta 400 AP en la Amazonía Central y Occidental, desde el área de Manaus hasta los ríos Ucayali, Napo, Içá-Putumayo y Japurá-Caquetá, así como aguas arriba del río Madeira, se ven sitios cubiertos por cerámica pertenecientes a la llamada Tradición Policromada Amazónica (TPA) (Figura 8.9B). Estas cerámicas, como su nombre lo indica, se caracterizan por tener una decoración pintada en distintos tonos de rojo, amarillo, naranja o negro sobre una base blanca. A pesar de las similitudes gene-



**Figura 8.7** Geoglifos cuadrados geométricos conectados por carretera en un área previamente cubierta por bosque y actualmente cubierta por pastizales en el estado oriental de Acre, Amazonía brasileña, 2.500-500 AP (Foto: Maurício de Paiva).

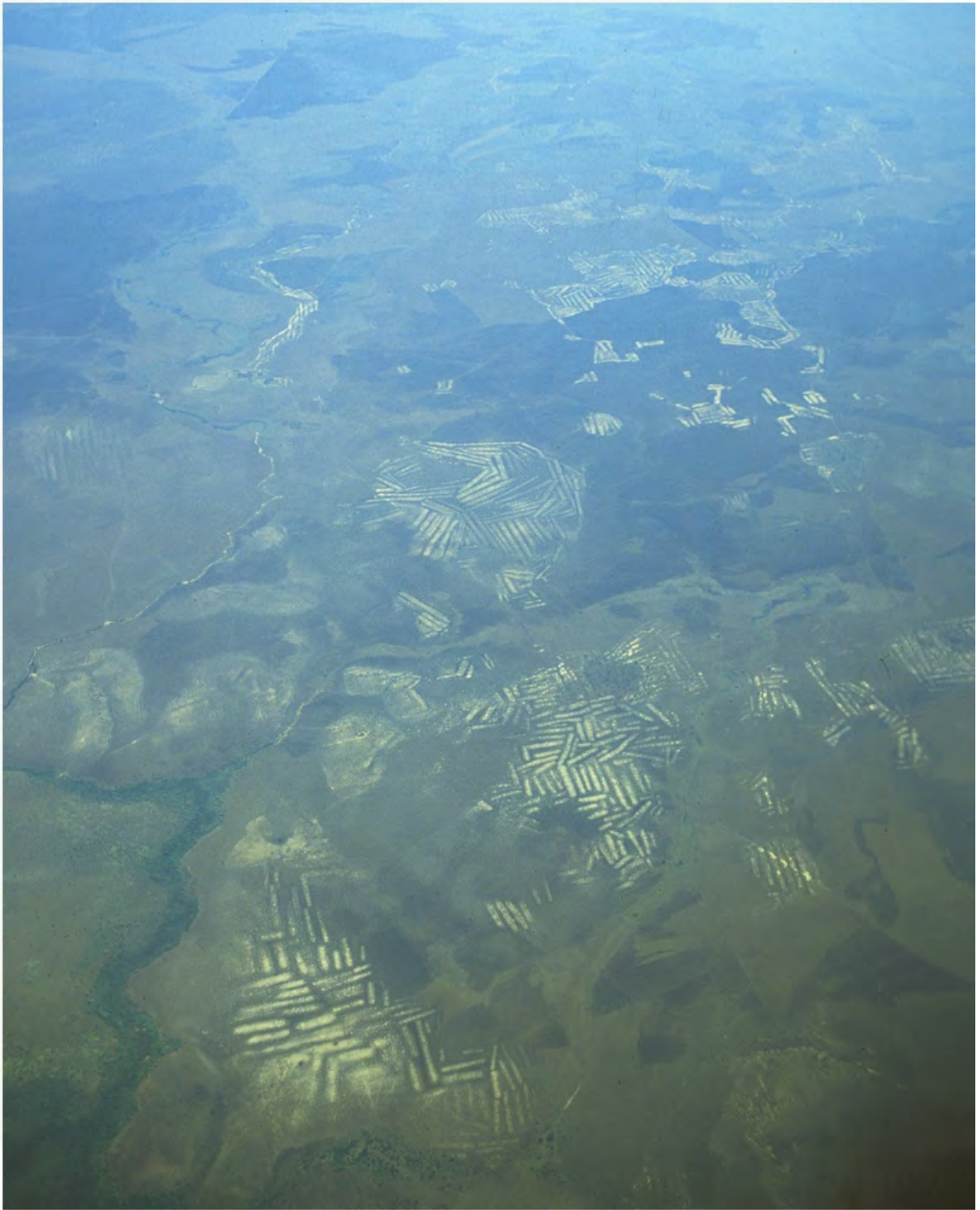
rales, existe una variabilidad considerable entre la cerámica y los sitios arqueológicos asociados con TPA. La cronología y la distribución geográfica de estos sitios muestran un patrón claro: más antiguos en la Amazonía Central, más nuevos en la Alta Amazonía.

Desde alrededor de 1.000 años AP en adelante, en el área de la ciudad de Santarém, Brasil, surgió otra tradición cerámica conocida como Incisa-Puntuada, de las cuales la más conocida es probablemente la cerámica Tapajónica o Santarém. Estas vasijas tienen decoración modelada con motivos antropomorfos y zoomorfos, como aves, murciélagos, reptiles y mamíferos. En la cerámica tapajónica también es común la presencia de estatuillas antropomórficas naturalistas, donde se pueden percibir detalles como pintura corporal, joyas y diferentes peinados

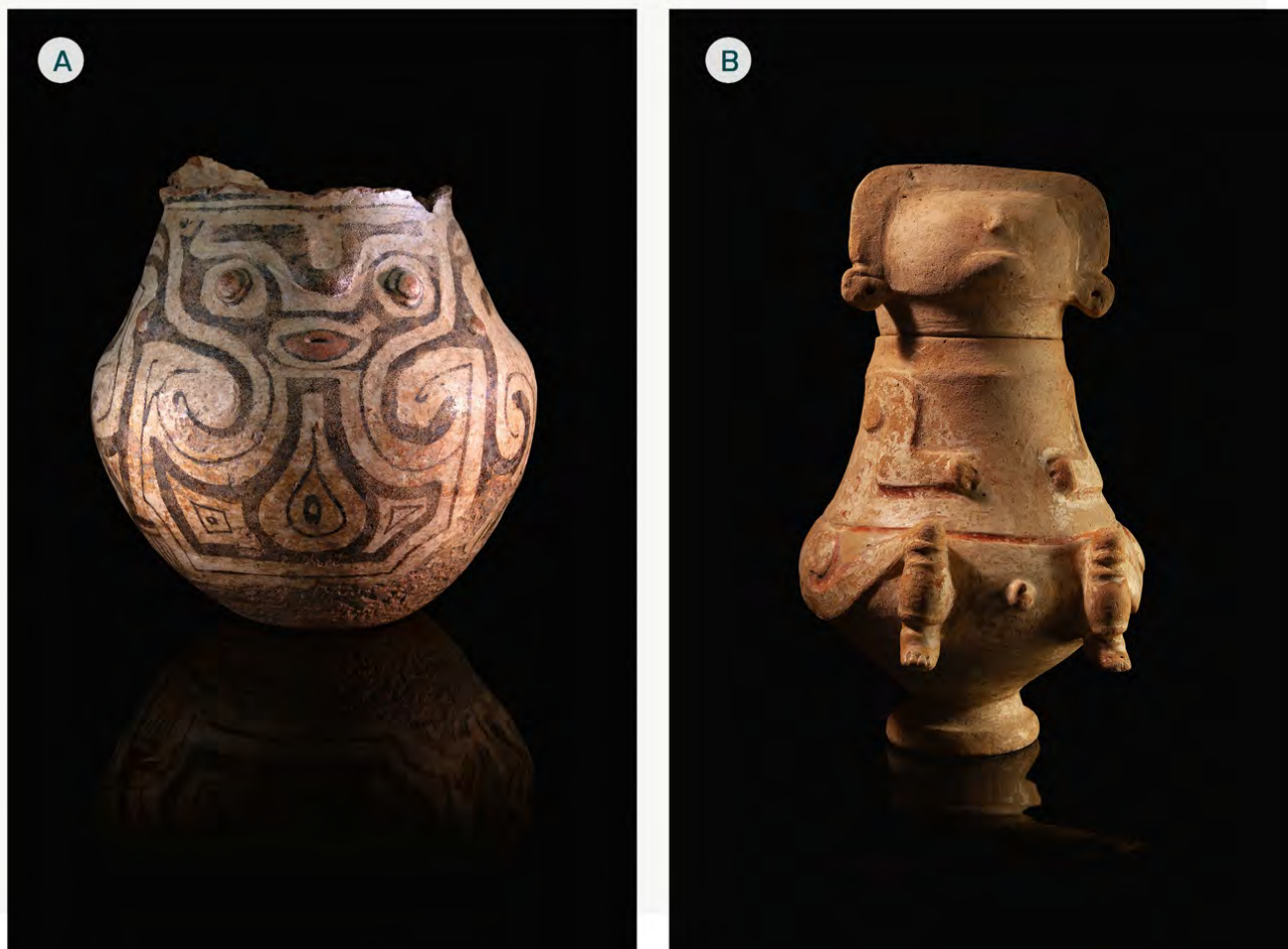
(Gomes 2011; Figura 8.10). La cerámica tapajónica se encuentra en una gran área cuyo centro es la actual ciudad de Santarém, en un gran sitio arqueológico destruido en su mayoría por el crecimiento urbano. Las pocas fechas disponibles indican que la ocupación tapajónica comenzó por lo menos a principios del segundo milenio dC, lo que convierte a Santarém probablemente en el lugar ocupado continuamente por más tiempo en la Amazonía brasileña.

Además de las conexiones fluviales, también existían en la época precolonial redes de caminos y senderos que conectaban vastas áreas de los interfluvios (Schmidt 2012; Figueiredo 2018; Saunaluoma *et al.* 2020, Iriarte *et al.* 2020; Erickson 2010; Heckenberger *et al.* 2008), que luego serían documentados por los primeros cronistas europeos (Po-





**Figura 8.8** Campos agrícolas elevados en las sabanas inundables del río Iruyañez, cuenca del río Beni, Llanos de Mojos, departamento del Beni, Bolivia (Foto: Heiko Prümmers).



**Figura 8.9** A) Urna funeraria policromada, fase Marajoara, isla de Marajó, desembocadura de la Amazonía, Brasil, 1.600-700 AP, Museo de Arqueología y Etnología, Universidad de São Paulo (Foto: Maurício de Paiva); B) Urna funeraria antropomorfa, fase Guarita, Amazonía Central, Brasil, 1.100-500 AP, Museo de Arqueología y Etnología, Universidad de São Paulo (Foto: Maurício de Paiva).

rro 1994; Pessoa *et al.* 2020). Los nodos que unían estos sistemas eran asentamientos que ocupaban posiciones estratégicas, como rápidos y cruces de ríos. En lugares como estos se encuentran grandes sitios arqueológicos, y es común que estén cubiertos por ciudades amazónicas contemporáneas como Manaus y Santarém (Almeida 2017). Asimismo, los objetos arqueológicos comúnmente se abren paso en la vida de las comunidades actuales, urbanas y rurales, quienes los conservan y resignifican (Bezerra 2013).

A pesar del colapso demográfico que tuvo lugar en toda la región tras el inicio de la conquista y coloni-

zación europea, podemos afirmar que, en los últimos 12.000 años, la Amazonía nunca ha sido un espacio vacío, desprovisto de personas, sino que ha sido moldeado por un archivo de la acción humana. Hoy en día, los pueblos Indígenas y las comunidades locales están distribuidos en áreas que probablemente estuvieron más densamente ocupadas e intensamente transformadas en el pasado, cerca de ríos y recursos terrestres y acuáticos, lo que los lleva a interactuar estrechamente con los legados de ocupaciones anteriores (Figura 8.11). Los parches de TOA están actualmente habitados y/o manejados por pueblos tradicionales, quienes han desarrollado conocimientos y prácticas detallados relacionados



**Figura 8.10** Estatuilla antropomorfa de figura masculina adornada con arete y tiara sentada en taburete, Santarém, baja Amazonía, 800-500 AP, Museo de Arqueología y Etnología, Universidad de São Paulo (Foto: Maurício de Paiva).



**Figura 8.11** La arqueóloga Márjorie Lima excavando un cementerio de urnas funerarias en la aldea de Tauary, lago Tefé, Amazonía central, Brasil (Foto: Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá).

con su cultivo y manejo (p.ej., Fraser *et al.* 2012; Junqueira *et al.* 2010, 2016a, b; Lins *et al.* 2015). Como resultado, los bosques actuales y los sistemas de producción de alimentos basados en TOA y otros sitios arqueológicos son diversos y muestran patrones singulares de diversidad de plantas (Lins *et al.* 2015; Odonne *et al.* 2019; Levis *et al.* 2020; Junqueira *et al.* 2016a, b; Watling *et al.* 2020a), derivada no solo de modificaciones pasadas de suelos y plantas asociadas, sino también de su constante transformación a través de prácticas de manejo actuales (Levis *et al.* 2020; Junqueira *et al.* 2016b).

La distribución de especies de plantas en la Amazonía se ha visto influenciada por acciones humanas a largo plazo, en particular especies que alguna vez fueron manejadas, cultivadas o domesticadas por pueblos Indígenas (Balée 1989, 2013; Clement *et al.* 2015; Levis *et al.* 2017). Los IPLC reconocen las acciones de sus ancestros en el paisaje y, a menudo, establecen relaciones cíclicas con los ecosistemas locales mediante la transformación de bosques primarios que alguna vez fueron cultivados hacia claros quemados o asentamientos (Politis 2007; Franco-Moraes *et al.* 2019). Los pueblos tradicionales también juegan un papel importante en el mantenimiento de los legados de ecosistemas pasados a través de sus prácticas tradicionales de gestión de recursos (Junqueira *et al.* 2016a; Levis *et al.* 2020). Los paisajes y las plantas domesticados forman un elemento esencial de los medios de vida actuales (Figura 8.12).

Por ejemplo, en el lago Amanã, afluente del bajo río Japurá/Caquetá, asentamiento humano c. 3.000 AP generó huertos, jardines y parches TOA hasta el período colonial temprano (Neves *et al.* 2014). Siguiendo la demanda en el período de posguerra, las comunidades de caucheros se mudaron al lago y comenzaron a manejar estos bosques antrópicos mientras creaban nuevos jardines. Favorecidas por sociedades pasadas, especies como la bacaba, el açaí, el cacao y la nuez del Brasil han persistido, pero diferentes razas locales de cacao, mandioca, legumbres y chile comenzaron a germinar cuando las comunidades del siglo XX co-

menzaron a utilizar el fuego como parte de la agricultura de tala y quema. Los TOA habían actuado como "bancos de semillas" preservando estas especies, que luego podían volver a crecer después de la quema (Tamanaha *et al.* 2019).

Los paisajes ocupados continuamente por los IPLC abarcan múltiples temporalidades y escalas de tiempo. Las múltiples conexiones entre las prácticas de manejo tradicionales precolombinas y contemporáneas evidencian cómo las plantas y los paisajes nos brindan un hilo de continuidad que se remonta a milenios, independientemente de las discontinuidades biológicas entre las poblaciones humanas. Esto nos lleva a afirmar que la arqueología está viva en la Amazonía y pertenece tanto al presente como al pasado.

### **8.9. El Papel de los Datos Arqueológicos y las Perspectivas en la Evaluación y Planificación de Áreas Protegidas**

La investigación arqueológica puede brindar perspectivas útiles para evaluar el uso actual de la tierra y brindar valiosos subsidios en la planificación de estrategias más eficientes y justas que reconozcan el papel y los derechos fundamentales de los IPLC. Aquí abordamos lo que consideramos que son algunos de los temas más problemáticos relacionados con la creación y gestión de las áreas protegidas actuales, incluyendo las tierras Indígenas, los territorios de los pueblos tradicionales y las unidades de conservación.

Todas las categorías de áreas protegidas se superponen a los territorios de los IPLC. Estos territorios están social e históricamente constituidos y abarcan diferentes paisajes en los que están presentes muchos usos de la tierra, incluyendo la habitación, la extracción de recursos, la recolección, el cultivo, la pesca, la caza, los barbechos y los lugares sagrados o significativos (p. ej., Posey 1985). Con demasiada frecuencia, los responsables políticos y los gobiernos ignoran el reconocimiento de los usos múltiples del territorio y, en consecuencia, excluyen áreas importantes para los IPLC, privándolos de sus derechos. Los límites de los terri-

terios tradicionalmente ocupados también pueden considerarse lugares de encuentro en lugar de barreras (Gallois 2005), a veces superpuestos con los de otros grupos sociales; tales interacciones se pueden observar en la cultura material antigua, así como a través de préstamos lingüísticos (p. ej., Rocha 2020b; Rodrigues 1985). La superposición de territorios de diferentes comunidades no suele ser considerada en la definición de áreas protegidas, generando conflictos entre vecinos.

Las unidades de conservación (UC) tienden a ser definidas por criterios relacionados con la "naturaleza", ignorando a menudo las dimensiones sociales. Las UC se dividen en dos categorías básicas, Reservas Naturales de protección estricta en las que la ocupación humana está prohibida y Unidades de Conservación de Uso Sostenible donde las personas viven siempre que cumplan con las regulaciones. En la Amazonía brasileña, existe un patrón sistemático de imposición de Reservas Naturales de protección estricta en territorios tradicionalmente ocupados por los IPLC (Almeida 2004; Almeida *et al.* 2018; Balée *et al.* 2020; Coelho *et al.* 2017; O'Dwyer 2002; Torres y Figueiredo 2005; IBDF 1984). Esto se ha justificado a través de la supuesta existencia de tierras 'vacías' y bosques 'vírgenes'; sin embargo, como hemos demostrado, la coexistencia de áreas bien conservadas y pueblos amazónicos tradicionales no es una coincidencia. Las restricciones impuestas han tenido el efecto de prohibir las prácticas tradicionales inextricablemente vinculadas a los hábitos alimentarios y formas de vida de los IPLCs. Estos, como hemos visto, pueden de hecho ser congruentes con los objetivos de conservación y contribuir a la promoción de la biodiversidad, los servicios ecosistémicos y la seguridad alimentaria (p. ej., Balée *et al.* 2020; Levis *et al.* 2018; Scoles y Gribel 2015; Torres 2011). La expropiación gradual y directa de las comunidades como resultado de estas políticas ha expuesto estas áreas a la invasión depredadora. Se ha demostrado que las UC que permiten la presencia de los pueblos tradicionales son más coherentes con el ya reconocido uso milenario de la biodiversidad por parte de los humanos, siempre que no se concedan a la empresa

privada en iniciativas de arriba hacia abajo, en contravención del C169 de la OIT (Nepomuceno *et al.* 2019).

En la actualidad, solo una fracción de los territorios tradicionalmente ocupados han sido reconocidos oficialmente. Con respecto a las comunidades *quilombolas* en la Amazonía brasileña, estas solo ascienden a ~899.000 hectáreas, lo que representa el 0,26% de todos los territorios *quilombolas* (Levis *et al.* 2020). Los territorios tradicionalmente ocupados por otros pueblos, muchas veces invisibles a los ojos del Estado, se encuentran en una situación similar. La inseguridad de la tierra expone a los IPLC al avance de actividades depredadoras, impuestas a través de la violencia y la intimidación, que a menudo se convierten en las únicas alternativas viables para su sustento. La arqueología nos ayuda aún más a comprender que los IPLC transmitieron oralmente el conocimiento de generación en generación sobre sus historias y territorios. Estos recuerdos a menudo están anclados en marcadores de paisaje específicos, destacando cómo en la Amazonía, el ecocidio y el epistemicidio son dos caras de la misma moneda.

### 8.10. Arqueologías de los Pueblos Indígenas y las Comunidades Locales

Desde sus inicios como disciplina, la arqueología se empleó como un elemento poderoso en la construcción de identidades étnicas, nacionales e imperiales. Hasta hace poco tiempo, este esfuerzo lo llevaban a cabo grupos de élite o para satisfacer los intereses políticos reinantes. Durante las últimas décadas, la presión de otros grupos, que comenzaron activamente a reclamar el pasado para sí mismos (Politis y Curtoni 2011: 496), al incluir sitios arqueológicos (y restos específicos) como parte de su discurso político (Bezerra 2012, 78), ha contribuido a cambiar este escenario, llevando a la disciplina a reconsiderar su rol y responsabilidades hacia los reclamantes, en particular los IPLC marginados.

En la Amazonía, la investigación arqueológica realizada en estrecha colaboración con los pueblos

Indígenas se inauguró con el cambio de milenio (p. ej., Heckenberger 1996; Silva 2002). La creación de cursos de pregrado en arqueología en universidades públicas de Brasil, como la Universidad Federal de Pará Occidental, la Universidad Federal de Rondônia y la Universidad Estatal de Amazonas, ha permitido a los miembros de los IPLC ingresar en la disciplina. Estos académicos han comenzado a apropiarse de herramientas arqueológicas mientras ofrecen críticas y contribuciones novedosas a los conceptos arqueológicos, además de abrir nuevas vías para la investigación (por ejemplo, Munduruku 2019; Parintintin 2019; Silva 2018; Wai Wai 2019; Wai Wai 2017). Entre estos conceptos, de suma importancia es el de lugar sagrado. Los lugares sagrados pueden estar presentes dentro de características potentes en el paisaje; pueden incluir restos arqueológicos como arte rupestre o concentraciones de plantas medicinales, o ser "invisibles" en términos arqueológicos. El acceso puede regularse según normas específicas y puede restringirse excepto a los iniciados. A menudo son características topográficas sobresalientes y pueden albergar entidades sobrenaturales, como madres espirituales de peces o animales de caza, o pueden estar donde ocurrieron eventos míticos-históricos significativos (Rocha 2020a). Se cree que la violación de los lugares sagrados provoca graves desgracias, accidentes y enfermedades (Baniwa 2018).

Los encuentros entre los IPLC y la arqueología también han ocurrido dentro de contextos más amplios de conflicto y violaciones de los derechos humanos encabezados por la expansión de las fronteras capitalistas (desarrollo de infraestructura como la construcción de represas y caminos) dentro de marcos de licencias ambientales (Bezerra 2015; Rocha *et al.* 2013) (Figura 8.13). La construcción de represas en el río Teles Pires, afluente del Tapajós en el sur de la Amazonía brasileña, provocó la destrucción de importantes lugares sagrados para los pueblos Munduruku, Apiaká y Kayabi. Aquí, el "salvamento" de urnas funerarias por parte de los arqueólogos fue considerado por los Mundurukú como una violación de los cementerios antiguos (Pugliese y Valle 2015,

2016). Esto ha resultado en quizás el primer caso de una acción directa relacionada con el patrimonio arqueológico en Brasil, ya que el día de Navidad de 2019 los Mundurukú ocuparon el Museo de Historia Natural de Alta Floresta, realizaron rituales y volvieron a enterrar las urnas funerarias. Esto sugiere que los arqueólogos deben seguir protocolos de consulta en línea con el Convenio de Pueblos Indígenas y Tribales de la Organización Internacional del Trabajo (OIT C169), que garantiza el derecho al consentimiento libre, previo e informado en relación con acciones y proyectos que impactarán sus territorios y patrimonio.

### **8.11. En la Amazonía, el Patrimonio Natural es Patrimonio Cultural: Recomendaciones para los Formuladores de Políticas**

El estudio de los desarrollos tecnológicos, la cultura material, la dispersión de idiomas, las construcciones monumentales y las redes que vinculan a los pueblos en lugares dispares deberían descartar la idea de la Amazonía como una región periférica "prístina" sin nada más que ofrecer que energía hidroeléctrica, recursos minerales y madera; como corredor de salida de mercancías; o un depósito de tierras estatales para eventualmente convertirlas en pastos o plantaciones de soya. Este modelo ha fracasado claramente y está poniendo en riesgo a los pueblos y ecosistemas amazónicos, así como al resto de la humanidad. La arqueología amazónica muestra que tenemos mucho que aprender de los pueblos amazónicos del pasado y del presente y proporciona un medio para ayudar a hacer justicia histórica a la región como centro de historia, conocimiento y cultura por derecho propio.

Al desenterrar el papel que jugaron los antiguos amazónicos en la configuración de los paisajes forestales y urbanos, y al estudiar las relaciones entre la agrobiodiversidad, los legados del paisaje y las sociedades plurales actuales de la región, la arqueología puede proporcionar una perspectiva a largo plazo y ejemplos concretos de caminos que conduzcan a la preservación y restauración de la región.

### 8.12. Conclusiones

El patrimonio arqueológico de la Amazonía, que, como hemos visto, incluye sus componentes naturales, ahora se está destruyendo a un ritmo más rápido que nunca. Desde la perspectiva de la arqueología, cualquier solución concebida para la Amazonía debe necesariamente tener en su centro a los pueblos Indígenas y las comunidades locales, cuyas identidades están estrechamente vinculadas a sus territorios tradicionalmente ocupados (Almeida 2004), de los cuales son guardianes. Ellos saben mejor cómo hacer un buen uso de estos. Garantizar los derechos territoriales colectivos para los IPLC es la forma más eficaz de conservar la biodiversidad en la Amazonía y en todo el mundo (Walker *et al.* 2020; Garnett *et al.* 2018).

### 8.13. Recomendaciones

- Los derechos territoriales de los IPLC deben ser reconocidos y garantizados urgentemente. No hacerlo los expone a ellos y a sus territorios a la violencia, la invasión, la degradación y las enfermedades, y puede acelerar la degradación de los bosques y la pérdida de biodiversidad. Además, debe respetarse su derecho a la libre determinación.
- Las reservas naturales de protección estricta cuyo interior ha sido ocupado tradicionalmente deben reconfigurarse para permitir que los pueblos tradicionales permanezcan y continúen con sus formas de vida, preservando su patrimonio natural-cultural.
- El hecho de que diferentes pueblos tradicionales y/o Indígenas puedan tener áreas de uso común dentro de sus diferentes territorios debe ser contemplado en la legislación, ya que no hacerlo ha generado conflictos entre comunidades vecinas.
- Previo a la demarcación territorial, la investigación profunda y la inclusión de los pueblos afectados y su patrimonio natural-cultural es una condición *sine qua non* para que las relaciones entre las comunidades afectadas, la tierra y sus vecinos sean debidamente tenidas en cuenta. y se evitan futuros conflictos.
- En la configuración de áreas protegidas (que incluyen tierras Indígenas, unidades de conservación y territorios de pueblos tradicionales), se debe tener en cuenta el uso de la tierra más allá de las zonas de habitación (por ejemplo, áreas de caza y extracción de recursos y lugares sagrados) y los bosques antropogénicos deben entenderse como patrimonio natural-cultural.
- La inclusión de los científicos sociales, así como de los IPLC (de forma respetuosa con sus formas de organización social) en los planes de creación y gestión de las áreas protegidas es necesaria para contemplar adecuadamente las especificidades comunitarias y el uso territorial.
- Se necesitan más iniciativas de las agencias estatales y del tercer sector para ayudar a los IPLC a generar ingresos a partir de la agrobiodiversidad que han creado y gestionado durante milenios y permitirles seguir proporcionando servicios ecosistémicos vitales.
- El uso de fuegos controlados, localizados y de baja temperatura por parte de los IPLC es una estrategia de gestión histórica, importante para sus prácticas de cultivo y gestión forestal, que previene los incendios forestales en los períodos más secos. Fomentamos la incorporación de los pueblos tradicionales y sus conocimientos sobre el uso del fuego en las estrategias de gestión ambiental lideradas por las agencias estatales dentro de las áreas protegidas.
- Los territorios de los IPLC concentran “islas de bosques” rodeadas de campos agropastoriles. Debido al cambio climático y la deforestación (particularmente por invasiones) alrededor de sus territorios, se crean bordes de bosque abruptos y más inflamables. Recomendamos la creación de zonas de protección y amortiguamiento alrededor de estos territorios, particularmente la creación de corredores de tierras protegidas que permitan la preservación de los ambientes y aseguren una adecuada comunicación entre sus habitantes humanos y no humanos.
- Los paradigmas educativos dentro y fuera de

la región deben cambiar para incorporar el conocimiento arqueológico de la Amazonía, a fin de proporcionar a la sociedad en general una concepción histórica más precisa de la región que tenga en cuenta las contribuciones fundamentales de los pueblos amazónicos al desarrollo nacional y global.

- Los proyectos de educación intercultural y museos construidos con los IPLC deben instalarse para que las historias y los conocimientos locales sirvan como una referencia central para empoderar a los IPLC, en lugar de centrarse únicamente en los desarrollos históricos de las sociedades nacionales que están muy alejadas de las realidades locales.
- Debe fomentarse la financiación de la investigación arqueológica local y otras investigaciones interdisciplinarias, que incluya y esté diseñada por los IPLC y orientada a sus necesidades, lo que permitirá la coproducción de conocimientos.
- Las sociedades Indígenas precolombinas desarrollaron tecnologías con impactos duraderos y altamente adaptadas a las condiciones amazónicas, como TOA, campos elevados y agrobosques, que optimizaron el desarrollo y la expansión de los sistemas de producción de alimentos. Estas tecnologías pueden inspirar nuevas formas de urbanismo, gestión de residuos y sistemas de uso del suelo altamente integrados con las condiciones naturales de la Amazonía, con el potencial de impulsar soluciones sostenibles para la Amazonía.
- Las decisiones sobre infraestructura y otros proyectos de desarrollo deben tomarse teniendo en cuenta el C169 de la OIT. Esto implica evaluaciones colaborativas de los impactos en el patrimonio de los IPLC. Por lo tanto, las licencias ambientales deberían permitir tales decisiones por motivos técnicos, en lugar de políticos (Fearnside 2015), en lugar de servir como un "ritual burocrático de ocupación territorial" (Folhes 2016).
- Los países de la cuenca amazónica tendrán que buscar los medios para adoptar variables de estas medidas de manera comunitaria, favoreciendo así no solo la protección de

muchos pueblos Indígenas sino también la conservación de la biodiversidad amazónica.

Estas recomendaciones apoyan el objetivo general de consolidar la autonomía de los IPLC, para que puedan decidir sobre su futuro colectivo, que necesariamente involucre la estabilidad e integridad de la Amazonía.

### 8.14. References

- Aceituno J and Loaiza N. 2014. Early and Middle Holocene evidence for plant use and cultivation in the Middle Cauca River Basin, Cordillera Central (Colombia). *Quat Sci Rev* 86: 49–62.
- Aceituno, J. and Loaiza, N. 2018. The origins and early development of plant food production and farming in Colombian tropical forests. *Journal of Anthropological Archaeology*, vol. 49, p. 169-172.
- Affonso H. 2018. Reservas de capital: a disputa das unidades de conservação como territórios tradicionalmente ocupados e espaço destinado a concessões minerais e madeiras. Estudo de caso a partir dos conflitos na Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Oriximiná, Pará.
- Almeida, A. W. 2004. Terras Tradicionalmente Ocupadas: processos de territorialização e movimentos sociais. *Revista Brasileira de Estudos Urbanos e Regionais*, vol.6(1).
- Almeida F and Neves E. 2015. Evidências arqueológicas para a origem dos tupi-guarani no leste da Amazônia. *Mana* 21: 499–525.
- Almeida FO de. 2017. The organics of settlement patterns in Amazonia. In: Kellett LC, Jones EE (Eds). *Settlement Ecology of the Ancient Americas*. New York: Routledge.
- Almeida M, Guerrero N, Francesco A, *et al.* 2018. Laudo pericial sobre a situação das Famílias residentes no interior da Estação Ecológica da Terra do Meio. Santarém, PA.
- Alves DT. 2017. Dark Earth Plant Management in the Lower Tapajos Dark Earth Plant Management in the Lower Tapajos.
- Amaral M. 2018. A ecologia de assentamentos, interações sociais ameríndias e o contexto geográfico dos muiraquitãs no baixo Amazonas. *Cad do LEPAARQ* 15: 121.
- Anderson DG and Sassaman KE. 2012. *Recent Developments in Southeastern Archaeology: From Colonization to Complexity*. Washington: The SAA Press.
- Andrade A. 1986. Investigación arqueológica de los antropoles de Araracuara (Amazonas). Bogotá: Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República.
- Andrade V, Flores B, Levis C, *et al.* 2019. Growth rings of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) as a living record of historical human disturbance in Central Amazonia. *PLoS One* 14: e0214128.
- Anhuf D, Ledru MP, Behling H, *et al.* 2006. Paleo-environmental change in Amazonian and African rainforest during the LGM. *PalaeogeogrPalaeoclimatolPalaeoecol* 239: 510–27.
- Arroyo-Kalin, M. 2012. Slash-burn-and-churn: landscape history and crop cultivation in pre-Columbian Amazonia.



- Quaternary International, vol. 249, 4-18.
- Arroyo-Kalin M and Riris P. 2020. Did pre-Columbian populations of the Amazonian biome reach carrying capacity. *PhilosTrans R Soc B BiolSci*.
- Arroyo-Kalin M, Marcote-Ríos G, Lozada-Mendieta N, and Veal L. 2019. Entre La Pedrera y Araracuara: la arqueología del mediorío Caquetá. *Rev del Mus La Plata* 4: 305–30.
- Arroyo-Kalin M. 2010. The Amazonian Formative: crop domestication and anthropogenic soils. *Diversity* 2: 473–504.
- Arroyo-Kalin M. 2016. Landscaping, Landscape Legacies, and Landesque Capital in Pre-Columbian Amazonia
- Bailey R, Head G, Jenike M, *et al.* 1989. Hunting and Gathering in a Tropical Rain Forest: Is It Possible? *Am Anthropol* 91: 59–82.
- Baker PA, Seltzer GO, Fritz SC, *et al.* 2001. The history of South American tropical precipitation for the past 25,000 years. *Science* (80-) 291: 640–3.
- Balée W, Honorato de Oliveira V, Santos R, *et al.* 2020. Ancient Transformation, Current Conservation: Traditional Forest Management on the Iriiri River, Brazilian Amazonia. *Hum Ecol* 48.
- Balée W. 1989b. Nomenclatural Patterns in Ka'apor Ethnobotany. *J Ethnobiol* 9: 1–24.
- Balée W. 1989a. The culture of Amazonian forests. In: Posey DA, Balée W (Eds). *Resource Management in Amazonia: Indigenous Folk Strategies*. New York: *Advances in Economic Botany* 7.
- Balée W. 2013. *Cultural Forest of the Amazon: A Historical Ecology of People and Their Landscapes*. Tuscaloosa: University of Alabama Press.
- Bandeira, A. 2009. Pesquisa arqueológica no sambaqui do Bacanga, São Luís, Maranhão: reflexões sobre a ocorrência da cerâmica em sambaquis do litoral equatorial amazônico. *Amazônica, Revista de Antropologia*, vol. 1(2). Doi: <http://dx.doi.org/10.18542/amazonica.v1i2.299>
- Baniwa G dos SL. 2006. O Índio Brasileiro: o que você precisa saber sobre os povos Indígenas no Brasil de hoje. Brasília: MEC/Secad/Museu Nacional/UFRJ.
- Baniwa SG. 2018. Yoopinai e os lugares sagrados no entorno de Tunuí-Cachoeira.
- Barreto C, Nascimento H, and Pereira E. 2016. Lugares persistentes e identidades distribuídas no Baixo Amazonas. *Rev Arqueol* 29: 55.
- Barreto C. 2016. O que a cerâmica Marajoara nos ensina sobre fluxo estilístico na Amazônia? In: Barreto C, Lima HP, Betancourt CJ (Eds). *Cerâmicas Arqueológicas da Amazônia: Rumo a uma nova síntese*. Belém, PA: IPHAN: Ministério de Cultura.
- Benites T. 2014. Recuperação dos territórios tradicionais guarani-kaiowá. Crônica das táticas e estratégias. *J SocAm* 100: 229–40.
- Bezerra M. 2013. Os sentidos contemporâneos das coisas do passado: reflexões a partir da Amazônia. *Rev Arqueol Publica* 7: 107–22.
- Bezerra, M. 2015. At the Edge: Archaeology, Heritage Education, and Human Rights in the Brazilian Amazon. *International Journal of Historical Archaeology*, vol.19, p. 822–831.
- Bezerra M. 2017. “Sempre quando passa alguma coisa, deixa rastro.” *Rev Arqueol* 24: 74.
- Bezerra, M. Signifying Heritage in Amazon: A Public Archaeology Project at Vila de Joanes, Marajó Island, Brazil. *Chungará (Arica)* 44, 533–542 (2012).
- Boretti A. 2020. The European colonization of the Americas as an explanation of the Little Ice Age. *J Archaeol Sci Reports* 29: 102132.
- Bozarth SR, Price K, Woods WI, *et al.* 2009. Phytoliths and Terra Preta: the Hatahara site example. In: Woods WI, Teixeira WG, Lehmann J, *et al.* (Eds). *Amazonian Dark Earths: Will Sombroek's Vision*. New York: Springer.
- Brumm A, Oktaviana AA, Burhan B, *et al.* 2021. Oldest cave art found in Sulawesi. *Sci Adv* 7(3): eabd4648
- Bush MB. 2017. Climate science: the resilience of Amazonian forests. *Nature* 541: 167–8.
- Cabral M. 2015. Traces of Past Subjects: Experiencing Indigenous Thought as an Archaeological Mode of Knowledge. *J Contemp Archaeol* 2: S4–7.
- Cabrera CB, Franky Calvo CE, and MahechaRubio D. 1999. Los Nukak: Nómadas de la Amazonia colombiana. Santafé de Bogotá: Universidad Nacional de Colombia: Fundación Gaia-Amazonas.
- Carson JF, Whitney BS, Mayle FE, *et al.* 2014. Environmental impact of geometric earthwork construction in pre-Columbian Amazonia. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111: 10497–502.
- Carvajal G de. 1934. Discovery of the Orellana River. In: H.C. Heaton (ed) *The Discovery of the Amazon According to the Account of Friar Gaspar de Carvajal and Other Documents*, as published with an Introduction by José Toribio Medina. New York: American Geographical Society.
- Cascon LM and Caromano CF. 2012. La Cerámica, Las Plantas y La Gente: Un estudio arqueobotánico en la Amazonia Central a partir de micro e macrorrestos vegetales. In: Babot MP, Marschoff M, Pazzarelli F (Eds). *Las Manos en la Masa: Arqueologías, Antropologías e Historia de la Alimentación en Suramérica*. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba.
- Cassino M. 2018. Manejo e uso de recursos florísticos em períodos pré-coloniais na Amazônia: estudo de caso na RDS Amanã. Tefé, Brazil.
- Castaño-Uribe C and Van der Hammen T. 2005. *Arqueología de Visiones y Alucinaciones del Cosmos Felino y Chamanístico de Chiribiquete*. Tropenbos.
- Castillo N and Aceituno FJ. 2014. El bosque domesticado, el bosque cultivado: un proceso milenario en el Valle Medio del Río Porce en el noroccidente Colombiano. *Lat Am Antiq* 17: 561–78.
- Chiou KL, Hastorf CA, Bonavia D, and Dillehay TD. 2014. Documenting cultural selection pressure changes on chile pepper (*Capsicum baccatum* L.) seed size through time in coastal Peru (7,600 B.P.–Present). *Econ Bot* 68: 190–202.
- Clement C, Levis C, Franco-Moraes J, and Junqueira A. 2020. Domesticated Nature: The Culturally Constructed Niche of Humanity
- Clement CR, Cristo-Araújo M de, D'Eeckenbrugge GC, *et al.* 2010. Origin and domestication of native Amazonian crops. *Diversity* 2: 72–106.

## Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

- Clement CR, Denevan WM, Heckenberger MJ, *et al.* 2015. The domestication of Amazonia before European conquest. *Proc R Soc B* 282: 20150813.
- Clement CR, Rodrigues DP, Alves-Pereira A, *et al.* 2016. Crop domestication in the upper Madeira River basin. *Bol do Mus Para Emilio Goeldi* 11: 193–205.
- Clement CR. 1999. 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources I: The relation between domestication and human population decline. *Econ Bot* 53: 188–202.
- Clement, C. R., McCann, J. M. & Smith, N. J. H. Agrobiodiversity in Amazonia and Its Relationship with Dark Earths. in *Amazonian Dark Earths* 159–178 (2003) doi:10.1007/1-4020-2597-1\_9.
- Coelho M, Cunha L, and Wanderley L. 2017. Conflitos em áreas de mineração na Amazônia: os casos dos quilombolas e dos moradores de beiras de lagos, dos canais fluviais e de estradas em Oriximiná
- Coelho SD. 2018. Estudo da relação entre os tamanhos populacionais das espécies arbóreas na Amazônia e seus usos pelos humanos.
- Costa DM. 2017. Arqueologia histórica amazônica. *RevArqueol* 30: 154–74.
- Costa DM. 2021. Sobre arqueologias de escravidão e da liberdade. *RevArqueol* 34: 292–5
- de Souza, J., Robinson, M., Maezumi, Y. *et al.* 2019. Climate change and cultural resilience in late pre-Columbian Amazonia. *Nature Ecology & Evolution*, 3(7), 1007–1017. doi: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0924-0>
- Denevan WM. 1992. The Pristine Myth: The Landscape of the Americas in 1492. *Ann Assoc Am Geogr* 82: 369–85.
- Denevan, W. M. 1996. A Bluff Model of riverine settlement in Prehistoric Amazon. *Annals of the Association of American Geographers*, vol. 86 (4), 654–681.
- Denevan, W. M. 2001. *Cultivated Landscapes of Native Amazonia and the Andes*. Oxford, Oxford University Press, 396pgs.
- Denham T, Barton H, Castillo C, *et al.* 2020. The domestication syndrome in vegetatively propagated field crops. *Ann Bot* 125: 581–97.
- Dickau R, Bruno MC, Iriarte J, *et al.* 2012. Diversity of cultivars and other plant resources used at habitation sites in the Llanos de Mojos, Beni, Bolivia: evidence from macrobotanical remains, starch grains, and phytoliths. *J Archaeol Sci* 39: 357–70.
- Doughty CE, Wolf A, Morueta-Holme N, *et al.* 2016. Megafauna extinction, tree species range reduction, and carbon storage in Amazonian forests. *Ecography (Cop)* 39: 194–203.
- Driesch A von den and Hutterer R. 2011. Mazamas, Patos criollos y anguilas de lodo. *Zeitschrift für Archäologie/Außereuropäischer Kult* 4: 341–67.
- Epps P and Salanova AP. 2013. The languages of Amazonia. *Tipiti J Soc Anthropol Lowl South Am* 11: 1–28.
- Erickson C. 2010. The Transformation of Environment Into Landscape: The Historical Ecology of Monumental Earthwork Construction in the Bolivian Amazon. *Diversity* 2.
- Erickson CL. 2006. The domesticated landscapes of the Bolivian Amazon. In: Erickson CL, Balée W (Eds). *Time and Complexity in Historical Ecology*. New York: Columbia University Press.
- Erickson CL. 2009. Agency, roads and the landscapes of everyday life in the Bolivian Amazon. In: Snead JE, Erickson CL, Darling JA (Eds). *Landscapes of Movement: Trails, paths and roads in anthropological perspective*. Philadelphia: Penn Museum Press and University of Pennsylvania Press.
- Erickson, C. L., & Walker, J. H. (2009). Pre-Columbian causeways and canals as Landesque capital. In J. Snead, C. Erickson, & A. Darling (Eds.), *Landscapes of movement: Trails, paths, and roads in anthropological perspective* (pp. 232–252). Philadelphia: Penn Museum Press and the University of Pennsylvania Press
- FAO. 1999. What is agrobiodiversity? <http://www.fao.org/3/y5609e/y5609e01.htm#bm1>. Viewed
- Fearnside P. 2015. Brazil's São Luiz do Tapajós Dam: The Art of Cosmetic Environmental Impact Assessments. *Water Altern* 8: 373–96.
- Félix MRS. 2019. Estudo paleoetnobotânico de macrovestígios vegetais do sítio Porto.
- Figueiredo C. 2019. Regional complementarity and place-making in the northern region of the Tapajós National Forest Reservation, Lower Amazon, Brazil.
- Flantua SG, Hooghiemstra H, Grimm EC, *et al.* 2015. Updated site compilation of the Latin America pollen database. *RevPalaeobotPalynol* 223: 104–15.
- Folhes R. 2016. Ritual burocrático de ocupação do território pelo setor elétrico: o caso da avaliação ambiental integrada da bacia do Tapajós. In: Alarcon D, Millikan B, Torres M (Eds). *Ocekad: hidrelétricas, conflitos socioambientais e resistência na Bacia do Tapajós*. Brasília, DF/Santarém: International Rivers Brasi / Programa de Antropologia e Arqueologia da Universidade Federal do Oeste do Pará.
- Franchetto B and Heckenberger MJ. 2001. *Os Povos do Alto Xingu: História e Cultura*. Rio de Janeiro: Universidade Federal de Rio de Janeiro.
- Franco-Moraes J, Baniwa A, Costa F, *et al.* 2019. Historical landscape domestication in ancestral forests with nutrient-poor soils in northwestern Amazonia. *For Ecol Manage* 446: 317–30.
- Fraser JA, Alves-Pereira A, Junqueira AB, *et al.* 2012. Convergent adaptations: bitter manioc cultivation systems in fertile Anthropogenic Dark Earths and floodplain soils in Central Amazonia. *PLoS One* 7: e43636.
- Fraser JA. 2010. The diversity of bitter manioc (*Manihot esculenta* Crantz) cultivation in a whitewater Amazonian landscape. *Diversity* 2: 586–609.
- Furquim LP. 2014. *Análise Laboratorial do Material Cerâmico do Sítio São Miguel do Cacau e Monitoramento dos Sítios em Área de Comunidade no Lago Amanã – RDSA – AM, Tefé, AM: IDSM.*
- Furquim LP. 2018. *Arqueobotânica e Mudanças Socioeconômicas durante o Holoceno Médio no Sudoeste da Amazônia*. Master Thesis, USP.
- Furquim LP, Watling J, Hilbert LM, *et al.* 2021. Facing Change through Diversity: Resilience and Diversification of Plant Management Strategies during the Mid to Late Holocene Transition at the Monte Castelo Shellmound, SW

## Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

- Amazonia. Quaternary 4.
- Gallois DT. 2005. Redes de relações nas Guianas. São Paulo: Humanitas.
- Garnett S, Burgess N, Fa JE, *et al.* 2018. A spatial overview of the global importance of Indigenous lands for conservation. *Nat Sustain* 1.
- Glaser, B. & Birk, J. J. State of the scientific knowledge on properties and genesis of Anthropogenic Dark Earths in Central Amazonia (terra preta de índio). *Geochim. Cosmochim. Acta* 82, (2012).
- Gnecco C and Ayala P. 2011. Indigenous Peoples and Archaeology in Latin America. New York: Routledge.
- Gnecco C and Mora S. 1997. Late Pleistocene/early Holocene tropical forest occupations at San Isidro and Peña Roja, Colombia. *Antiquity* 71: 683–90.
- Goldberg A, Mychajliw AM, and Hadly EA. 2016. Post-invasion demography of prehistoric humans in South America. *Nature* 532: 232–5.
- Gomes D. 2011. Cronologia e Conexões Culturais na Amazônia: as sociedades formativas da região de Santarém, PA. *RevAntropol* 54: 269–314.
- Guapindaia V. 2008. Além da margem do rio - a ocupação Konduri e Pocó na região de Porto Trombetas, PA.
- Guapindaia V. 2010. Arqueologia Amazônia. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi.
- Guapindaia VLC. 2008. Prehistoric Funeral Practices in the Brazilian Amazon: the Maracá urns. In: Silverman H, Isbell W (Eds). *Handbook of South American Archaeology*. New York: Springer.
- Guerreiro Júnior AR. 2011. Refazendo corpos para os mortos: as efígies mortuárias Kalapalo (Alto Xingu, Brasil). *Tipiti J SocAnthropolLowl South Am* 9.
- Guerrero N, Torres M, and Camargo M. 2011. Exclusão Participativa: conflitos em torno da gestão de unidades de conservação ambiental. *Anais do V Simpósio IntGeogr Agrária eVI Simpósio NacGeogr Agrária*.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* (80-) 165: 131–7.
- Havlin J, Tisdale SL, Nelson WL, and Beaton JD. 2005. Soil Fertility and Fertilizers- an Introduction to Nutrient Management.
- Headland T. 1987. The Wild Yam Question: How Well Could Independent Hunter-Gatherers Live in a Tropical Rainforest Ecosystem. *Hum Ecol* 15: 463–92.
- Heckenberger MJ, Kuikuro A, Kuikuro UT, *et al.* 2003. Amazonia 1492: Pristine Forest or Cultural Parkland? *Science* (80-) 301: 1710.
- Heckenberger MJ, Petersen J, and Neves E. 1999. Village Size and Permanence in Amazonia: Two Archaeological Examples from Brazil. *Lat Am Antiq* 10.
- Heckenberger MJ, Russell J, Fausto C, *et al.* 2008. Pre-Columbian Urbanism, Anthropogenic Landscapes, and the Future of the Amazon. *Sci Reports* 321: 1214–7.
- Heckenberger MJ. 1996. War and Peace in the shadow of empire: Sociopolitical change in the Upper Xingu of South-eastern Amazonia, AD 1400-2000.
- Heckenberger MJ. 2002. Rethinking the Arawakan diaspora: hierarchy, regionality and the Amazonian Formative. In: Hill JD, Santos-Granero F (Eds). *Comparative Arawakan Histories: Rethinking language family and culture area in Amazonia*. Chicago: University of Illinois Press.
- Heckenberger MJ. 2004. The ecology of power: Culture, place and personhood in the southern Amazon, AD 1000-2000. *Ecol Power Cult Place Pers South Amaz AD 1000-2000*: 1–404.
- Heckenberger MJ. 2005. *The Ecology of Power: Culture, place, and personhood in the southern Amazon, A.D. 1000–2000*. New York and London: Routledge.
- Heckenberger MJ. 2008. Amazonian Mosaics: Identity, Interaction and Integration in the Tropical Forest. In: Silverman H, Isbell W (Eds). *Handbook of South American Archaeology*. New York: Springer.
- Herrera L, Bray W, and McEwan C. 1980. Datos sobre la arqueología de Araracuara (comisariadel Amazonas, Colombia). *Rev ColombAntropol* 23: 183–251.
- Hilbert LM, Neves EG, Pugliese F, *et al.* 2017. Evidence for mid-Holocene rice domestication in the Americas. *Nat EcolEvol* 1: 1693–8.
- Hilbert LM. 2017. Investigating plant management in the Monte Castelo (Rondônia - Brazil) and Tucumã (Pará - Brazil) shell mounds using phytolith analysis.
- Hilbert P. 1955. A cerâmica arqueológica da região de Oriximiná. *Publicação do InstAntropol e Etnol do Pará* 9.
- Hoffmann DL, Standish CD, García-Diez PB, *et al.* 2018. U-Th dating of carbonate crusts reveals Neandertal origin of Iberian cave art. *Science* 359: 912–915.
- Ingold T. 1993. The temporality of the landscape. *World Archaeol* 25: 152–74.
- Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal - IBDA. 1984. *Plano de Manejo da Reserva Biológica do Guaporé*. Brasília, IBDF, 104 p.
- Iriarte J, Robinson M, Gregorio de Souza J, *et al.* 2020. Geometry by Design: Contribution of Lidar to the Understanding of Settlement Patterns of the Mound Villages in SW Amazonia. *J ComputApplArchaeol* 3: 151–69.
- Iriarte J, Smith RJ, Gregorio de Souza J, *et al.* 2016. Out of Amazonia: Late-Holocene climate change and the Tupi-Guarani trans-continental expansion. *The Holocene*.
- Jacupe KW. 2000. *A Terra dos Mil Povos: História Indígena do Brasil contada por um Índio*. Editora Fundação Peirópolis: Peirópolis.
- Junqueira A, Souza N, Stomph T, *et al.* 2016a. Soil fertility gradients shape the agrobiodiversity of Amazonian homegardens. *Elsevier Agric Ecosyst Environ* 221: 270–81.
- Junqueira A, Stomph TJ, Clement CR, and Struik P. 2016b. Variation in soil fertility influences cycle dynamics and crop diversity in shifting cultivation systems. *Agric Ecosyst Environ* 215: 122–32.
- Junqueira AB, Shepard GH, and Clement CR. 2010. Secondary forests on anthropogenic soils in Brazilian Amazonia conserve agrobiodiversity. *BiodiversConserv* 19: 1933–61.
- Kadiwéu I and Cohn S. 2019. Tembetá. *Conversas com pensadores Indígenas*. Ed Lab Press e Editora Eirelli.
- Kern D, D'aquino G, Rodrigues T, *et al.* 2004. Distribution of Amazonian Dark Earths in the Brazilian Amazon. In: Amazonian Dark Earths: Origin, Properties, Management.

## Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

- Kistler L, Maezumi SY, Gregorio de Souza J, *et al.* 2018. Multi-proxy evidence highlights a complex evolutionary legacy of maize in South America. *Science* (80-) 362: 1309–13.
- Koch A, Brierley C, Maslin MM, and Lewis SL. 2019. Earth system impacts of the European arrival and Great Dying in the Americas after 1492. *Quat Sci Rev* 207: 13–36.
- Kopenawa D and Albert B. 2013. *The falling sky: words of a Yanomami shaman*. Belknap Press.
- Kosztura-Núñez JM. 2020. Cultivares y plantas silvestres en las Terras Pretas de la Amazonía colombiana.
- Krenak A. 2019. *Ideias para adiar o fim do mundo*. São Paulo: Companhia das Letras.
- Krenak A. 2020. *O amanhã não está à venda*. São Paulo: Companhia das Letras.
- Laland KN and O'Brien MJ. 2010. Niche Construction Theory and archaeology. *J Archaeol Method Theory* 17: 303–22.
- Lathrap DW. 1970. *The Upper Amazon*. London: Thames and Hudson.
- Lathrap, DW. 1968. Aboriginal occupations and changes in river channel on the Central Ucayali, Peru. *Am Antiq* 33: 62–79
- Lehmann J, Kern D, Glaser B, and Wodos W. 2003. *Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management*.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, *et al.* 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* (80-) 355: 925–31.
- Levis C, Flores BM, Moreira PA, *et al.* 2018. How people domesticated Amazonian forests. *Front EcolEvol* 5: 171.
- Levis C, Peña-Claros M, Clement C, *et al.* 2020. Pre-Columbian soil fertilization and current management maintain food resource availability in old-growth Amazonian forests. *Plant Soil*.
- Levis C, Souza PF de, Schiatti J, *et al.* 2012. Historical human footprint on modern tree species composition in the Purus-Madeira interfluvium, central Amazonia. *PLoSOne* 7: e48559–e48559.
- Lima Barreto JP. 2013. *Wai-Mahsã: peixes e humanos. Um ensaio de Antropologia Indígena*.
- Lima HP, Barreto C, and Jaimes Betancourt C. 2016. *Novos Olhares Sobre as Cerâmicas Arqueológicas da Amazônia*. In: Barreto C, Lima HP, Betancourt CJ (Eds). *Cerâmicas Arqueológicas da Amazônia: Rumo a uma nova síntese*. Belém: IPHAN: Ministério da Cultura.
- Lins J, Lima HP, Baccaro FB, *et al.* 2015. Pre-Columbian floristic legacies in modern home gardens of central Amazonia. *PLoS One* 10: e0127067.
- Lombardo, U. 2010. Raised Fields of Northwestern Bolivia: a GIS based analysis. *Zeitschrift für Archäologie ausser europäischen Kulturen ZAAK*(3), pp. 127-149. Wiesbaden: Reichert
- Lombardo U and Prümers H. 2010. Pre-Columbian human occupation patterns in the eastern plains of the Llanos de Moxos, Bolivian Amazonia. *J Archaeol Sci* 37: 1875–85.
- Lombardo U, Iriarte J, Hilbert L, *et al.* 2020. Early Holocene crop cultivation and landscape modification in Amazonia. *Nature*.
- Lopes P, Gaspar M, and Gomes D. 2018. O Sambaqui Porto da Mina e a cerâmica utilizada como material construtivo: um estudo de caso. *Rev Arqueol* 31: 52.
- Loughlin NJD, Gosling WD, Mothes P, and Montoya E. 2018. Ecological consequences of post-Columbian indigenous depopulation in the Andean–Amazonian corridor. *Nat EcolEvol* 2: 1233–6.
- Macedo RS, Teixeira WG, Corrêa MM, *et al.* 2017. Pedogenetic processes in anthrosols with pre-Columbian horizon (Amazonian Dark Earth) in Central Amazon, Brazil. *PLoSOne* 12: e0178038–e0178038.
- Machado J. 2014. Ilha Caviana: sobre as suas paisagens, tempos e transformações; *Amaz - RevAntropol* 6: 283.
- Maezumi SY, Alves D, Robinson M, *et al.* 2018. The legacy of 4,500 years of polyculture agroforestry in the eastern Amazon. *Nat Plants* 4: 540–7.
- Magalhães M. 2016. *Amazônia Antropogênica*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- Magalhães MP, Lima PGC, Santos R da S, *et al.* 2019. O Holoceno inferior e a antropogênese amazônica na longa história Indígena da Amazônia oriental (Carajás, Pará, Brasil). *Bol do Mus Para Emílio Goeldi Ciências Humanas* 14: 291–326.
- Marcos J. 2014. *Un Sitio Llamado Real Alto*. Quito: Universidad Internacional del Ecuador.
- Mayle, F. and Iriarte, J. 2014. Integrated palaeoecology and archaeology – a powerful approach for understanding pre-Columbian Amazonia. *Journal of Archaeological Science*, 51, 54-64.
- McKey DB, Durécu M, Pouilly M, *et al.* 2016. Present-day African analogue of a pre-European Amazonian floodplain fishery shows convergence in cultural niche construction. *Proc Natl Acad Sci* 113: 14938–43.
- McMichael, C. H., Palace, M. W. & Golightly, M. Bamboodominated forests and pre-Columbian earthwork formations in south-western Amazonia. *J. Biogeogr.* 41, 1733–1745 (2014).
- Meggers BJ, Evans C, and Estrada E. 1965. Early Formative Period of Coastal Ecuador: The Valdivia and Machalilla Phases. *Smithson Contrib to Anthropol*: 1–234.
- Meggers BJ. 1975. Application of the biological model of diversification to cultural distributions in tropical lowland South America. *Biotropica* 7: 141–61.
- Meggers BJ. 1993. Amazonia on the eve of European contact: ethnohistorical, ecological and anthropological perspectives. *RevArqueolAm* 8: 91–115.
- Meggers BJ. 1997. La cerámica temprana en América del Sur ¿invención independiente o difusión? *RevArqueolAm* 13: 7–40.
- Miller E and Outros. 1992. *Arqueologia nos empreendimentos hidrelétricos da Eletronorte*. Porto Velho, RO.
- Miller E. 1987. *Pesquisas arqueológicas paleoIndígenas no Brasil ocidental*. *EstudAtacameñosArqueol y Antropol-surandinas*: 39–64.
- Miller MJ, Albarracín-Jordan J, Moore C, and Capriles JM. 2019. Chemical evidence for the use of multiple psychotropic plants in a 1,000-year-old ritual bundle from South America. *ProcNatlAcadSci U S A* 166: 11207–12.
- Mongeló G. 2020. Ocupações humanas do Holoceno inicial e médio no sudoeste amazônico. *Bol do Mus Para Emílio Goeldi Ciências Humanas* 15.

## Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

- Monteiro J. 2001. Tupis, Tapuias e Historiadores: Estudos de histórica Indígena e do indigenismo. Habilitation thesis.
- Mora S, Herrera LF, Cavelier I, and Rodriguez C. 1991. Cultivars, anthropic soils and stability: a preliminary report of archaeological research in Araracuara, Colombian Amazon. University of Pittsburgh Latin American Archaeology Reports No. 2.
- Mora S. & Gnecco C. Archaeological hunter-gatherers in tropical forests: A view from Colombia. In: Mercader J. (ed.) Under the canopy: The archaeology of tropical rain forests. New Brunswick, Rutgers University Press, 2003. p. 271-290.
- Mora S. 2003. Archaeobotanical methods for the study of Amazonian Dark Earths. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Woods WI (Eds). Amazonian Dark Earths: Origin, properties and management. Boston, London: Kluwer Academic Press.
- Morcote-Ríos G and Sicard TL. 2012. Las tierras pretas del Igarapé Takana: un sistema de cultivo precolombino en Leticia-Amazonas. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Morcote-Ríos G, Aceituno FJ, and Sicard TL. 2014. Recolectores del Holoceno Temprano en la Floresta Amazónica Colombiana. In: Rostain S (Ed). Antes de Orellana. Actas del 3er Encuentro Internacional de Arqueología Amazónica. Quito, Ecuador: IFEA; FLASCO; MCCTH; SENESCYT.
- Morcote-Ríos G, Aceituno FJ, Iriarte J, *et al.* 2020. Colonisation and early peopling of the Colombian Amazon during the Late Pleistocene and the Early Holocene: New evidence from La Serranía La Lindosa. *Quat Int* 578: 5-19
- Morcote-Ríos G, Bernal R, and Raz L. 2016. Phytoliths as a tool for archaeobotanical, palaeobotanical and palaeoecological studies in Amazonian palms. *Bot J Linn Soc* 182: 348-60.
- Morcote-Ríos G, Cavelier I, Mahecha D, *et al.* 1996. El manejo milenario de las palmas amazónicas: de los recolectores pre cerámicos a los Nukak. *Cespedesia* 21: 89-119.
- Morcote-Ríos G, Giraldo-Cañas D, and Raz L. 2015. Illustrated Catalogue of Contemporary Phytoliths for Archaeology and Paleoecology. I. Amazonian grasses of Colombia. Bogotá, D. C.: Biblioteca José Jerónimo Triana No. 31. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. 290 pp.
- Morcote-Ríos G, Mahecha D, and Franky C. 2017. Recorrido en el tiempo: 12000 años de ocupación de la Amazonia. In: Universidad y Territorio, Vol. 1. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Morcote-Ríos G, Raz L, Giraldo-Cañas D, *et al.* 2013. Terras Pretas de Índio of the Caquetá-Japurá River (Colombian Amazonia). *Tipiti J Soc Anthropol Lowl South Am* 1: 30-9.
- Morcote-Ríos G. 2008. Antiguos habitantes en ríos de aguas negras. Ecosistemas y cultivos en el interfluvio Amazonas-Putumayo, Colombia-Brasil. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad de Colombia.
- Movimento Munduruku Ipereg Ayu; CIMAT- Conselho Indígena do Alto Tapajós; Associação das Mulheres Munduruku Wakoborun; Associação Da'uk; Associação Indígena Pariri; Associação Wuyxaximã; Associação Dace; Associação Kurupsare. Resgate das Itig'apelopovo Munduruku. Letter published on 30th December 2019. Available at: <<https://movimentoiperegayu.wordpress.com/2019/12/30/resgate-das-itiga-pelo-povo-munduruku/>> Access: 31/03/2021.
- Munduruku JB. 2019. Caminhos para o passado: Ocaô, Agôkabuk e cultura material Munduruku.
- Muniz T. 2020. Towards an archaeology of rubber. *Bras J Brazilian Stud* 9: 233-51.
- Muysken P, Hammarström H, Birchall J, *et al.* 2014. The languages of South America: deep families, areal relationships, and language contact (L O'Connor and P Muysken, Eds). Cambridge: Cambridge University Press.
- Navarro, A. 2018. Morando no meio de rios e lagos. Mapeamento e análise cerâmica de quatro estearias do Maranhão. *Revista de Arqueologia*, vol. 31(1), p.73-103.
- Nepomuceno Í, Affonso H, Fraser J, and Torres M. 2019. Counter-conducts and the green grab: Forest peoples' resistance to industrial resource extraction in the Saracá-Taquera National Forest, Brazilian Amazonia. *Glob Environ Chang* 56.
- Neves E, Guapindaia V, Lima H, *et al.* 2014. A tradição Pocó-Açutuba e os primeiros sinais visíveis de modificações de paisagens na calha do Amazonas. In: Antes de Orellana. Actas del 3er Encuentro Internacional de Arqueología Amazónica. Quito: IFEA; FLASCO; MCCTH; SENESCYT.
- Neves E, Petersen J, Bartone R, and Silva C. 2004. Historical and Socio-cultural Origins of Amazonian Dark Earth
- Neves EG and Heckenberger MJ. 2019. The call of the wild: rethinking food production in ancient Amazonia. *Annu Rev Anthropol* 48: 371-88.
- Neves EG. 2000. O velo e o novo na arqueologia amazônica. *Rev USP* 0: 86.
- Neves EG. 2006. Tradição oral e arqueologia no alto Rio Negro. In: Forline LC, Murrieta RSS, Vieira ICG (Eds). Amazônia, Além dos 500 Anos. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- Neves EG. 2011. Archaeological cultures and past identities in precolonial central Amazon. In: Hornborg A, Hill J (Eds). *Ethnicity in Ancient Amazonia: Reconstructing past identities from archaeology, linguistics and ethnohistory*. Boulder: University of Colorado Press.
- Neves EG. 2013. Was agriculture a key productive activity in pre-Colonial Amazonia? The stable productive basis for social equality in the Central Amazon. In: Brondízio ES, Moran EF (Eds). *Human-Environment Interactions: Current and future decisions*. Dordrecht: Springer.
- Neves, E. G. O velho e o novo na arqueologia amazônica. *Rev. Usp* 86-111 (1999).
- Noelli FS, Votre GC, Santos MCP, *et al.* 2020. Ñandereko: the fundamentals of Guaraní traditional environmental knowledge. *VegHistArchaeobot* In press.
- Noelli FS. 1996. As hipóteses sobre o centro de origem e rotas de expansão dos Tupi. *Rev Antropol* 39: 7-53.
- Noelli FS. 2008. The Tupi expansions. In: Silverman H, Isbell WH (Eds). *Handbook of South American Archaeology*. New York: Springer.
- Novaes SC. 1983. *Habitacões Indígenas*. São Paulo: Nobel/Ed. da Universidade de São Paulo.

## Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

- O'Connor L and Kolipakan V. 2014. Human migrations, dispersals and contacts in South America. In: O'Connor L, Muysken P (Eds). *The Native Languages of South America*. Cambridge: Cambridge University Press.
- O'Dwyer E. 2002. "Remanescentes de Quilombos" na Fronteira Amazônica: A etnicidade como instrumento de luta pela terra. *Bol Rede Amaz* 1: 77–86.
- Odling-Smee J, Laland KN, and Feldman MW. 2003. *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Odonne G, Van den Bel M, Burst M, *et al.* 2019. Long-term influence of early human occupations on current forests of the Guiana Shield. *Ecology* 100: 0–2.
- Ogalde JP, Arriaza BT, and Soto EC. 2009. Identification of psychoactive alkaloids in ancient Andean human hair by gas chromatography/mass spectrometry. *J Archaeol Sci* 36: 467–72.
- Olivera Nuñez, Q. 2016. Cerámica Arqueológica de Jaen y Bagua. In: Barreto C, Lima HP, Betancourt CJ (Eds). *Cerâmicas Arqueológicas da Amazônia: Rumo a uma nova síntese*. Belém: IPHAN: Ministério de Cultura.
- Oyuela-Caycedo, A and Bonzani, R. 2005. A Historical Ecological Approach to an Archaic Site in Colombia. Tuscaloosa: University of Alabama Press].
- Oyuela-Caycedo A. 1995. Rock versus clay: the evolution of pottery technology in the case of San Jacinto I, Colombia. In: Barnett WK, Hoopes J (Eds). *The Emergence of Pottery. Technology and Innovation in Ancient Societies*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Pagán-Jiménez JR, Guachamín-Tello AM, Romero-Bastidas ME, and Constantine-Castro AR. 2016. Late ninth millennium B.P. use of *Zea mays* L. at Cubilán area, highland Ecuador, revealed by ancient starches. *QuatInt* 404: 137–55.
- Pagán-Jiménez JR, Rodríguez-Ramos R, Reid BA, *et al.* 2015. Early dispersals of maize and other food plants into the Southern Caribbean and Northeastern South America. *QuatSciRev* 123: 231–46.
- Pagán-Jiménez JR. 2015. *Almidones: Guía de material comparativo moderno del Ecuador para los estudios paleoetnobotánicos en el Neotrópico*. Volumen 1. Quito, Ecuador: Instituto Nacional de Patrimonio Cultural.
- Parintintin ETS. 2019. *Sobre cerâmica arqueológica: Discussão da gestão do acervo cerâmico no sítio arqueológico Donza, RO*.
- Pärssinen M, Ferreira E, Virtanen PK, and Ranzi A. 2020. Domestication in motion: macrofossils of pre-Colonial Brazilian nuts, palms and other Amazonian planted tree species found in the upper Purus. *Environ Archaeol* 0: 1–14.
- Pearsall DM. 2015. *Paleoethnobotany: A handbook of procedures* (Routledge, Ed). London and New York.
- Pereira E and Moraes C de P. 2019. A cronologia das pinturas rupestres da Caverna da Pedra Pintada, Monte Alegre, Pará: revisão histórica e novos dados. *Bol do Mus Para Emilio Goeldi Ciências Humanas* 14: 327–41.
- Pereira E. 2010. Arte rupestre e cultura material na Amazônia brasileira. In: Pereira E, Guapindaia V (Eds.). *Arqueologia Amazônia*. MPEG/IPHAN/SECULT: Belém. 260-283
- Pereira E. 2017. Maravillas impresas en piedras: el arte rupestre de la Amazonía. In: Rostain S, Jaimes Betancourt C (Eds). *Las Siete Maravillas de la Amazonía precolombina*. La Paz: Plural editores.
- Perry L. 2004. Starch analyses reveal the relationship between tool type and function: an example from the Orinoco valley of Venezuela. *J Archaeol Sci* 31: 1069–81.
- Perry L. 2005. Reassessing the traditional interpretation of "manioc" artifacts in the Orinoco Valley of Venezuela. *Lat-Am Antiq* 16: 409–26.
- Pessenda LCR, Boulet R, Aravena R, *et al.* 2001. Origin and dynamics of soil organic matter and vegetation changes during the Holocene in a forest-savanna transition zone, Brazilian Amazon region. *The Holocene* 11: 250–4.
- Pessoa C, Zuse S, Costa AC, *et al.* 2020. Aldeia circular e os relatos da ocupação Indígenas na margem esquerda da Cachoeira de Santo Antônio. *Bol do Mus Para Emilio Goeldi Ciências Humanas* 15: e20190083–e20190083.
- Peters CM. 2000. Precolumbian silviculture and indigenous management of neotropical forests. In: Lentz DL (Ed). *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the Precolumbian Americas*. New York: Columbia University Press.
- Petersen, J., Neves, E. & Heckenberger, M. Gift from the past: terra preta and prehistoric Amerindian occupation in Amazonia. in *Unknown Amazon, culture in nature in ancient Brazil* (ed. McEwan, C. *et al.*) (British Museum Press, 2001).
- Piperno DR and Pearsall DM. 1998. *The Origins of Agriculture in the Lowland Neotropics*. New York: Academic Press.
- Piperno DR. 2006. *Phytoliths: A comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. Oxford: Altamira Press.
- Piperno DR. 2011. The origins of plant cultivation and domestication in the New World tropics: patterns, process, and new developments. *CurrAnthropol* 52: S453–70.
- Politis G and Curtoni R. 2011. *Archaeology and Politics in Argentina During the Last 50 Years*.
- Politis G. 2007. *Nukak: Ethnoarchaeology of an Amazonian People*. Walnut Creek, California: Left Coast Press.
- Porro A. 1994. Social organisation and political power in the Amazon floodplain: the ethnohistorical sources. In: Roosevelt AC (Ed). *Amazonian Indians: From Prehistory to the Present*. Anthropological Perspectives. Tuscon: University of Arizona Press.
- Posey D. 1985. Indigenous Management of Tropical Forest Ecosystems: The Case of the Kayapó Indians of the Brazilian Amazon. *Agrofor Syst* 3: 139–58.
- Posth, C. *et al.* *Reconstructing the Deep Population History of Central and South America*. *Cell* 175, 1185-1197.e22 (2018).
- Prance GT, Balée W, Boom BM, and Cerneiro RL. 1987. Quantitative ethnobotany and the case for conservation in Amazonia. *ConservBiol* 1: 296–310.
- Prestes-Carneiro G, Béarez P, Bailon S, *et al.* 2015. Subsistence fishery at Hatahara (750-1230 CE), a pre-Columbian central Amazonian village. *J Archaeol Sci Reports*.
- Prestes-Carneiro G, Béarez P, Pugliese F, *et al.* 2020. Archaeological history of Middle Holocene environmental change from fish proxies at the Monte Castelo archaeological shell

## Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

- mound, Southwestern Amazonia. Holocene.
- Prümers H and Jaimes Betancourt C. 2014. 100 Años de Investigación Arqueológica em los Llanos de Mojos. *Arqueoantropológicas* 4: 11–53.
- Prümers H. 2014. Sitios prehispánicos con zanjas en Bella Vista, Provincia Iténez, Bolivia. In: Rostain S (Ed). *Antes de Orellana. Actas del 3er Encuentro Internacional de Arqueología Amazónica*. Quito: IFEA; FLASCO; MCCTH; SENESCYT.
- Prümers H. 2017. Los montículos artificiales de la Amazonía. In: Rostain S, Jaimes Betancourt C (Eds). *Las Siete Maravillas de la Amazonía precolombina*. La Paz: Plural editores.
- Pugliese FA, Zimpel CA, and Neves EG. 2017. Los concheros de la Amazonía y la historia indígena profunda de América del Sur. In: Rostain S, Jaimes Betancourt C (Eds). *Las Siete Maravillas de la Amazonía precolombina*. La Paz: Plural Editores.
- Pugliese Junior FA and Valle RBM. 2015. A gestão do patrimônio arqueológico em territórios Indígenas: a resistência Mundurucu e a preservação do patrimônio cultural frente ao Licenciamento ambiental de empreendimentos em territórios tradicionalmente ocupados. *RevArqueol* 28: 30–51.
- Pugliese Junior FA and Valle RBM. 2016. Sobre sitios arqueológicos e lugares significativos: impactos socioambientais e violações dos direitos culturais dos povos Indígenas e tradicionais pelos projetos de usinas hidrelétricas na bacia do rio Tapajós. In: Alarcon DF, Millikan B, Torres M (Eds). *Ocekiadi: Hidrelétricas, Conflitos Socioambientais, e Resistência na Bacia do Tapajós*. Brasília and Santarém: International Rivers, Programa de Antropologia e Arqueologia da Universidade Federal do Oeste do Pará.
- Quinn E. 2004. Excavating “Tapajó” ceramic at Santarém: their age and archaeological context.
- Ranzi A, Feres R, and Brown F. 2007. Internet Software Programs Aid in Search for Amazonian Geoglyphs. *Eos, Trans-AmGeophys Union* 88: 226.
- RappPy-Daniel A. 2010. O que o contexto funerário nos diz sobre populações passadas: o sítio Hatahara. In: Pereira E, Guapindaia VLC (Eds). *Arqueologia Amazônica*. Belém: MPEG; IPHAN; SECULT.
- Raymond, J. and Oyuela-Caycedo, P. 1994. Una comparación de la tecnología de la cerámica temprana de Ecuador y Colombia. *Tecnología y Organización de la Producción Cerámica Prehispánica en los Andes*. Pontificia Universidad Católica del Perú, Fondo Editorial, Lima.
- Rebellato L, Woods W, and Neves E. 2009. Pre-Columbian Settlement Dynamics in the Central Amazon. In: Woods W, Teixeira W, Lehmann J, *et al.* (Eds). *Amazonian Dark Earths: Wim Sombroek’s Vision*. Berlin: Springer.
- Reichel-Dolmatoff G. 1965. Excavaciones Arqueológicas em Puerto Hormiga, Departamento de Bolívar, Vol. 2. Bogotá: Universidad de Los Andes.
- Ribeiro GB. 1995. Os Índios das Águas Pretas: Modo de produção e equipamento produtivo. São Paulo: EDUSP/Companhia das Letras.
- Rindos D. 1984. *The Origins of Agriculture: An Evolutionary Perspective*. London: Academic Press.
- Riris P and Arroyo-Kalin M. 2019. Widespread population decline in South America correlates with mid-Holocene climate change. *Sci Rep* 9: 1–10.
- Rocha BC da, Jácome C, Stuchi F, *et al.* 2013. Arqueologia pelas gentes: um manifesto. *Constatações e posicionamentos críticos sobre a arqueologia brasileira em tempos de PAC*. *Rev Arqueol* 26: 130–40.
- Rocha BC da. 2020a. The Incised Punctate Tradition: Evidence of a ‘Lingua Franca’ in Operation? A View From One of its Peripheries. In: Barreto C, Rostain S, Hoffman C, Lima H (Eds). *Koriabo: from the Caribbean sea to the Amazon river*. Belém / Leiden: Museu Paraense Emilio Goeldi; Leiden: University of Leiden.
- Rocha BC da. 2020b. ‘Rescuing’ the ground from under their feet? Contract archaeology and human rights violations in the Brazilian Amazon. In: Apaydin V (Ed). *Critical Perspectives on Cultural Memory and Heritage: Construction, Transformation and Destruction*. London: UCL Press, Routledge.
- Rodrigues AD. 1985. Evidence for Tupi-Cariban relationship. In: Klein H, Stark L (Eds). *South American Languages: Retrospect and Prospect*. Austin: University of Texas.
- Rodrigues, L. 2016. Pre-Columbian raised-field agriculture in the Llanos de Moxos, Bolivian Amazon. PhD Thesis, Philosophisch-naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Bern.
- Roosevelt AC, Housley RA, Imazio da Silveira M, *et al.* 1991. Eighth millennium pottery from a prehistoric shell midden in the Brazilian Amazon. *Science* (80-) 254: 1621–4.
- Roosevelt AC, Lima da Costa M, Lopes Machado C, *et al.* 1996. Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *Science* (80-) 272: 373–84.
- Roosevelt AC. 1995. Early pottery in the Amazon: twenty years of scholarly obscurity. In: Barnett WK, Hoopes J (Eds). *The Emergence of Pottery. Technology and Innovation in Ancient Societies*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Roosevelt AC. 1998. Ancient and modern hunter-gatherers of lowland South America: an evolutionary problem. In: Balée W (Ed). *Advances in Historical Ecology*. New York: Columbia University Press.
- Roosevelt AC. 2000. The Lower Amazon: a dynamic human habitat. In: Lentz DL (Ed). *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the Precolumbian Americas*. New York: Columbia University Press.
- Roosevelt AC. 2014. The Amazon and the Anthropocene: 13,000 years of human influence in a tropical rainforest. *Anthropocene* 4: 69–87.
- Rostain S and Pazmiño E. 2013. Treinta años de investigación a las faldas del Sangay. In: *Arqueología Amazónica*. Belém: MPEG; IPHAN; SECULT.
- Rostain S. 1999. Secuencia arqueológica en montículos del Valle del Upano en la Amazonía Ecuatoriana. *Bull l’Institute Français d’Études Andin* 28: 53–89.
- Rostain S. 2012. Between sierra and selva: landscape transformations in upper Ecuadorian Amazonia. *Quat Int* 249: 31–42.
- Rostain, S. Islands in the rainforest: landscape management in

## Capítulo 8: Pueblos de la Amazonía antes de la Colonización Europea

- pre-Columbian Amazonia. vol. 4 (Left Coast Press, 2013).
- Salazar E. 2008. Pre-Columbian Mound Complexes in the Upano River Valley, Lowland Ecuador (H Silverman and WH Isbell, Eds). New York: Springer.
- Saldanha JD de M and Cabral M. 2017. Sítios megalíticos en Guayana Oriental. In: Rostain S, Betancourt CJ (Eds). Las Siete Maravillas de la Amazonia precolombina. La Paz: Plural editores.
- Santos-Granero F. 2002. The Arawakan matrix: ethos, language and history in native South America. In: Hill JD, Santos-Granero F (Eds). Comparative Arawakan Studies: Rethinking language family and culture area in Amazonia. Urbana and Chicago: University of Illinois Press.
- Saunaluoma S, Moat J, Pugliese F and Neves E. 2021. Patterned Villagescapes and Road Networks in Ancient Southwestern Amazonia. *Lat Am Antiq*.
- Saunaluoma S, Pärssinen M, and Schaan D. 2018. Diversity of pre-colonial earthworks in the Brazilian state of Acre, southwestern Amazonia. *J F Archaeol* 43: 362–79.
- Saunaluoma S. 2012. Geometric earthworks in the state of Acre, Brazil: excavations at the Fazenda Atlântica and Quinauá sites. *Lat Am Antiq* 23: 565–83.
- Schaan D, Ranzi A, and Damasceno A. 2010. Geoglifos. Paisagens da Amazônia Ocidental. Rio Branco, AC: GKNoronha.
- Schaan D. 2010. Long-Term Human Induced Impacts on Marajó Island Landscapes, Amazon Estuary. *Diversity* 2: 182–206.
- Schaan D. 2012. Sacred Geographies of Ancient Amazonia: Historical ecology of social complexity. San Francisco: Left Coast Press.
- Schmidt M. 2012. Landscapes of movement in Amazonia: new data from ancient settlements in the Middle and Lower Amazon. *Pap Appl Geogr Conf* 35: 355–64.
- Schmidt, M., Py-Daniel, A., Moraes, C. *et al.* 2014. Dark earths and the human built landscape in Amazonia: a widespread pattern of anthrosol formation. *Journal of Archaeological Science*, vol. 42, 152-165.
- Scoles R and Gribel R. 2015. Human Influence on the Regeneration of the Brazil Nut Tree (*Bertholletia excelsa* Bonpl., Lecythidaceae) at Capan Grande Lake, Manicor., Amazonas, Brazil. *Hum Ecol* 43.
- Scoles R. 2018. Where does Brazil nuts come from? (Language: Catalan): 10–1.
- Shepard G and Ramirez H. 2011. “Made in Brazil”: Human Dispersal of the Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in Ancient Amazonia 1. *EconBot* 65: 44–65.
- Shock MP and Moraes C de P. 2019. A floresta é o domus: a importância das evidências arqueobotânicas e arqueológicas das ocupações humanas amazônicas na transição Pleistoceno/Holoceno. *Bol do Mus Para Emilio Goeldi Ciencias Humanas* 14: 263–89.
- Shock MP. 2021. As seen through the trees, a lens into Amazonian mobility and its lasting landscape. In: Bonomo M, Archila S (Eds). *South American Contributions to World Archaeology*. Springer.
- Silva F, Bispalez E, and Stuchi F. 2011. Arqueologia Colaborativa na Amazônia: Terra Indígena Kwaitinemu, Rio Xingu, Pará. 3.
- Silva F. 2002. Mito e arqueologia: a interpretação dos Asurini do Xingu sobre os vestígios arqueológicos encontrados no parque Indígena Kwaitinemu - Pará. *Horizontes Antropológicos* 8.
- Silva F. 2016. “Leva para o museu e guarda”. Uma reflexão sobre a relação entre museus e povos Indígenas
- Silva F. 2018. Arqueologia e gestão do patrimônio arqueológico: práxis arqueológica e o papel social do arqueólogo
- Silva, L., Corrêa, R., Wrigh, J. *et al.* 2021. A new hypothesis for the origin of Amazonian Dark Earths. *Nature Communications*, 12(127).
- Silveira MI and Schaan DP. 2010. A vida nos manguezais: a ocupação humana na Costa Atlântica Amazônica durante o Holoceno. In: Pereira E, Guapindaia V (Eds). *Arqueologia Amazônica*. Belém: MPEG; IPHAN; SECULT.
- Simões MF. 1981. Coletores-pescadores ceramistas do litoral do Salgado (Pará). *Bol do Mus Para Emilio Goeldi, Nov Série, Antropol Belém* 78: 1–26.
- Smith NJH. 1980. Anthrosols and human carrying capacity in Amazonia. *Ann Assoc Am Geogr* 70: 553–66.
- Sombroek WG. 1966. Amazon Soils: A Reconnaissance of the Soils of the Brazilian Amazon Region. Centre for Agricultural Publications and Documentation, Wageningen
- Souza AC. 2018. De mãe pra filhos: transmissão de conhecimento e (re)apropriação do passado arqueológico. Trabalho de Conclusão de Curso, UFOPA.
- Stahl PW. 2005. An exploratory osteological study of the muscovy duck (*Cairina moschata*) (Aves: Anatidae) with implications for neotropical archaeology. *J ArchaeolSci* 32: 915–29.
- Stampanoni F. 2016. A Maloca Saracá: uma fronteira cultural no Médio Amazonas pré-colonial, vista da perspectiva de uma casa. Tese de Doutorado, PPGARQ, USP.
- Steege H ter, Pitman NC a, Sabatier D, *et al.* 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* (80- ) 342: 1243092.
- Steege H ter, Pitman NCA, Phillips OL, *et al.* 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444–7.
- Tamanaha EK, Amaral M, Cassino M, *et al.* 2019. Diálogos e Práticas Arqueológicas. In: Nascimento ACS do, Oliveira Martins MIFP de, Lima Gomes MCR *et al.* (Eds) *Sociobiodiversidade da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã*. Tefé: IDSM
- Tamanaha EK. 2018. Um panorama comparativo da Amazônia no ano 1.000. PhD thesis, Universidade de São Paulo.
- Teixeira W, Kern D, Madari B, *et al.* 2009. As terras pretas de índio da Amazônia: sua caracterização e uso deste conhecimento na criação de novas áreas.
- Terrell, J. *et al.* 2003 Domesticated Landscapes: The Subsistence Ecology of Plant and Animal Domestication, *Journal of Archaeological Method and Theory*, 10(4): 323-368.
- Torrence R and Barton H. 2006. *Ancient Starch Research* (R Torrence and H Barton, Eds). Walnut Creek, California: Left Coast Press Inc.
- Torres M and Figueiredo W. 2005. Yellowstone paroara: Uma discussão sobre o papel das Unidades de Conservação e o



- exemplo do Parque Nacional da Amazônia. Amaz Revel Os descaminhos ao longo da BR-163 Brasília CNPQ.
- Torres M and Rocha B. 2015. Parecer acerca do processo de concessão florestal madeireira nas Florestas Nacionais de Itaituba I e II, em áreas de ocupação Indígena, tradicional e de interesse arqueológico.
- Torres M. 2011. A despensa viva: um banco de germoplasma nos roçados da floresta. *Geogr em Questão*, 4.
- Trigger B. 1980. Archaeology and the Image of the American Indian. *Am Antiq* 45: 662.
- Trigger B. 1984. Alternative Archaeologies: Nationalist, Colonialist, Imperialist. *Man* 19: 355–70.
- Trigger B. 1986. Prehistoric archaeology and American society: an historical perspective. In: D. Meltzer, D.D. Fowler, J.A. Sabloff (eds.) *American Archaeology: Past and Future*. Washington: Smithsonian Institute.
- Tuyuka P and Valle R. 2019. ʘTĀ WORĪ - Um diálogo entre conhecimento Tuyuka e arqueologia rupestre no baixo Rio Negro, Amazonas, Brasil ʘTĀ WORĪ - a dialogue between Tuyuka knowledge and rock art archaeology at the lower Rio Negro, Amazonas, Brazil. *Tellus Ano* 19: 17–37.
- Urbina F. 2004. Dīijoma. El hombre serpiente águila. Mito Uitoto de la Amazonia. *Convenio Andrés Bello*, Bogotá
- Valdez F. 2013. *Primeras Sociedades de la Alta Amazonía. La Cultura Mayo Chinchipe- Marañon*. Quito: INPC-IRD.
- Valle RBM. 2012. *Mentes graníticas e mentes areníticas: fronteira geo-cognitiva nas gravuras rupestres do baixo Rio Negro, Amazônia Setentrional*. PhD thesis
- Van den Bel M. 2010. A Koriabo site on the Lower Maroni River: results of the preventive archaeological excavation at Crique Sparouine, French Guiana. In: Pereira E, Guapindaia VLC (Eds). *Arqueologia Amazônica*. Belém: MPEG; IPHAN; SECULT.
- Zarillo, S., Gaikwad, N., Lanaud, C. et. al. 2018. The use and domestication of *Theobroma cacao* during the mid-Holocene in the upper Amazon. *Nature Ecology and Evolution*, 2, p. 1879-188.
- WaiWai C. 2019. *A Cerâmica WaiWai: Modos de fazer do passado e do presente*. Trabalho de conclusão de curso, UFOPA.
- WaiWai JX. 2017. *Levantamento etnoarqueológico sobre a cerâmica Konduri e ocupação dos WaiWai na região da Terra Indígena Trombetas Mapuera (Pará, Brasil)*. Trabalho de conclusão de curso, UFOPA.
- Walker W, Gorelik S, Baccini A, et al. 2020. The role of forest conversion, degradation, and disturbance in the carbon dynamics of Amazon indigenous territories and protected areas. *Proc Natl Acad Sci* 117: 201913321.
- Walker, W. 2004. *Agricultural change in the Bolivian Amazon*. Dissertations available from ProQuest. AAI9953611.
- Walker, W. 2011. Social Implications from Agricultural Taskscapes in the Southwestern Amazon. *Latin American Antiquity* 22(3):275-295
- Walker, W. 2018. *Island, River and Field. Landscape archaeology in the Llanos de Mojos*. University of New Mexico Press, 224 pgs.
- Wang X, Lawrence Edwards R, Auler AS, et al. 2017. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature* 541: 204–7.
- Watling J, Shock MP, Mongeló GZ, et al. 2018. Direct archaeological evidence for Southwestern Amazonia as an early plant domestication and food production centre. *PLoSOne* 13: e0199868–e0199868.
- Watling J, Almeida FO de, Kater T, et al. 2020b. Arqueobotânica de ocupações ceramistas na Cachoeira do Teotônio. *Bol do Mus Para Emilio Goeldi Ciencias Humanas* 15: 20190075.
- Watling J, Castro MT, Simon MF, et al. 2020a. Phytoliths from native plants and surface soils from the Upper Madeira river, SW Amazonia, and their potential for paleoecological reconstruction. *Quat Int*.
- Watling J, Saunaluoma S, Pärssinen M, and Schaan D. 2015. Subsistence practices among earthwork builders: phytolith evidence from archaeological sites in the southwest Amazonian interfluves. *J Archaeol Sci Reports* 4: 541–51.
- Whitney BS, Dickau RE, Mayle FE, et al. 2013. Pre-Columbian landscape impact and agriculture in the Monumental Mound region of the Llanos de Moxos, lowland Bolivia. *Quat Res* 80: 207–17.
- Woods, W. I. et al. *Amazonian dark earths: Wim Sombroek's vision*. *Amazonian Dark Earths: Wim Sombroek's Vision* (2009). doi:10.1007/978-1-4020-9031-8

## **Capítulo 9**

### **Pueblos de la Amazonía y Colonización Europea (siglos XVI-XVIII)**



Indígenas Kanamari durante trabalho na roça da aldeia Massapê (Foto: Bruno Kelly/Amazônia Real)

## INDEX

RESUMEN GRÁFICO.....	9.2
MENSAJES CLAVE .....	9.3
RESUMEN .....	9.3
9.1 INTRODUCCIÓN .....	9.4
9.2 LLEGADA DE ESPAÑOLES Y PORTUGUESES: DE GASPAR DE CARVAJAL A CRISTÓBAL DE ACUÑA Y EL ORIGEN DEL NOMBRE DEL AMAZONAS.....	9.5
9.3 RELACIONES MILENARIAS Y MÁS RECIENTES ENTRE LOS ANDES Y LA AMAZONÍA .....	9.7
9.4 MÁS EXPLORACIONES DE LA AMAZONÍA .....	9.8
9.5 CONFLICTOS ENTRE LOS REINOS DE ESPAÑA Y PORTUGAL.....	9.14
9.6 DESPOBLAMIENTO: EL IMPACTO DE LA CONQUISTA Y LA COLONIZACIÓN EN LOS PUEBLOS INDÍGENAS .....	9.17
9.7 CONTROL Y DOMINIO COLONIAL A TRAVÉS DEL ASENTAMIENTO DE POBLACIONES EUROPEAS .....	9.21
9.8 JESUITAS, FRANCISCANOS Y OTRAS ÓRDENES RELIGIOSAS.....	9.24
9.9 SECULARIZACIÓN DE LAS MISIONES .....	9.27
9.10 RESISTENCIA INDÍGENA CONTRA LA CONQUISTA Y LA COLONIZACIÓN.....	9.29
9.11 CONCLUSIONES .....	9.31
9.12 RECOMENDACIONES.....	9.33
9.13 REFERENCIAS .....	9.33

Resumen Gráfico

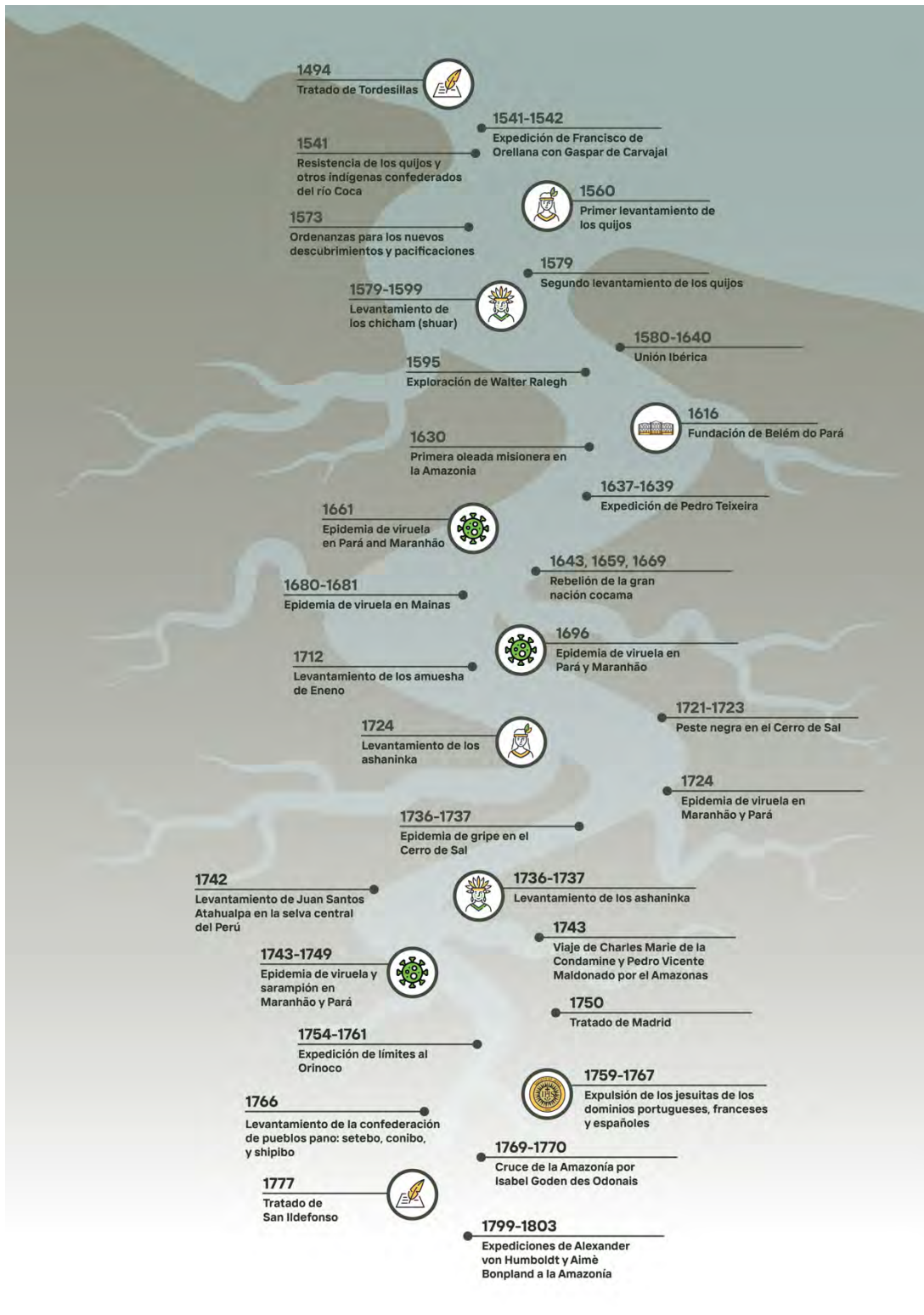


Figura 9.A Resumen gráfico.

## Pueblos de la Amazonía y colonización europea (siglos XVI - XVIII)

Nicolás Cuvi<sup>a\*</sup>, Anna Guiteras Mombiola<sup>b\*</sup>, Zulema Lehm Ardaya<sup>c\*</sup>

### Mensajes clave

- Los siglos XVI al XVIII dejaron huellas en la Amazonía, como su nombre. Quedan varios mitos en torno a un espacio rico (metales, medicinas, materiales), marginal, lejano, peligroso y a veces vacío (como resultado del despoblamiento), atractivo para la apropiación y movilización de saberes.
- Nociones coloniales como las basadas en la dualidad “civilización/barbarie” han influido fuertemente en las relaciones políticas y sociales con los centros político-administrativos de reinos y repúblicas, y entre pueblos Indígenas y no Indígenas. Por ejemplo, existe una oposición construida entre actividades consideradas como signos de “civilización”, como la agricultura extensiva, en contraste con la caza, la pesca, la silvicultura o los sistemas agrícolas de subsistencia. Este tipo de dicotomías aparecen con frecuencia en las políticas y propuestas de desarrollo para la región.
- La construcción de “bordes”, “límites” y “fronteras” también fue recurrente en el territorio; entre los reinos europeos y los Estados herederos de las colonias española, portuguesa, holandesa, inglesa o francesa; entre las montañas y la llanura amazónica; o entre los pueblos Indígenas. Esas fronteras ignoran diversas dinámicas de intenso intercambio, como las que se dan entre los territorios amazónicos y las costas y los Andes.
- La relación entre los pueblos Indígenas y los conquistadores y colonizadores europeos fue generalmente violenta y estuvo marcada por tensiones en las que los procesos de dominio militar y religioso encontraron resistencia. Los pueblos amazónicos sometidos a misiones pasaron por una etnogénesis que dio lugar a nuevas identidades que articulan elementos tanto tradicionales como misionales.
- El declive demográfico contribuyó a perpetuar el mito del “gran vacío amazónico” y la división entre la Amazonía y los Andes. La extinción de muchos pueblos Indígenas por el contacto con agentes no Indígenas y las políticas “civilizadoras” pone de relieve la continuidad de esta dinámica hasta el presente, evidenciando la vulnerabilidad de los pueblos Indígenas en contacto inicial o aislamiento voluntario.
- La introducción de tecnologías como las herramientas de hierro creó nuevas relaciones y tensiones entre los pueblos Indígenas y entre ellos y los colonos europeos.
- Varias ciudades se ubicaron en áreas ocupadas por pueblos Indígenas, mientras que otras se construyeron en lugares nuevos.

### Resumen

Este capítulo trata sobre la historia de la Amazonía entre los siglos XVI y XVIII. Está organizado en función de los temas que han dejado huellas indelebles en el territorio, en algunos casos hasta la actualidad. El nombre del río Amazonas y posteriormente de toda la región ilustra la influencia de los mitos europeos. Varias leyendas se han tejido sobre la Amazonía desde entonces, entre ellas la de que alberga riquezas potenciales inagotables, que es un espacio vacío (en gran parte debido al despoblamiento de los pueblos Indígenas), o

---

<sup>a</sup> Departamento de Antropología, Historia y Humanidades, Facultad Latinoamericana de Ciencias Sociales, Sede Ecuador, La Pradera e7 174 y Diego de Almagro, Quito, Ecuador [ncuvi@flacso.edu.ec](mailto:ncuvi@flacso.edu.ec)

<sup>b</sup> Departament d'Història i Arqueologia, Secció d'Història Antiga i Història d'Amèrica i Àfrica, Universitat de Barcelona, Montalegre 6. Barcelona, España [anna.guiteras@gmail.com](mailto:anna.guiteras@gmail.com)

<sup>c</sup> Programa Andes Amazonia Orinoquia. Wildlife Conservation Society, Urbanización Los Tocos. Costanera # 480. Trinidad, Beni, Bolivia [zlehm@wcs.org](mailto:zlehm@wcs.org)

que es un sitio peligroso. También se establecieron “fronteras” de muchas formas: entre los pueblos Indígenas, entre la “civilización” y la “barbarie”, entre lo urbano y lo salvaje, entre el catolicismo y el paganismo, entre los Andes y la Amazonía, y entre Brasil, colonizado por Portugal, y los países andino-amazónicos colonizados por España. Actores clave en la expansión colonial europea fueron los exploradores militares, los funcionarios estatales, los misioneros y los científicos. Construyeron una narrativa que combinaba la fantasía con información veraz, que incluía descripciones etnográficas, así como mapas de ubicación de vías fluviales, poblaciones, recursos naturales e historia natural. También fueron fundamentales para el establecimiento de centros urbanos. Desde la era de la conquista europea, la extracción de recursos naturales ha estado acompañada del sometimiento y la explotación de la fuerza de trabajo y del desarrollo de múltiples formas de dominación y exterminio, especialmente de los pueblos Indígenas. Además, la conquista y colonización de la Amazonía implicó cambios drásticos en las relaciones dentro de las sociedades Indígenas, entre los pueblos Indígenas y entre estos pueblos y los agentes y representantes de los estados coloniales, variando significativamente entre los reinos de España y Portugal. A su vez, los pueblos Indígenas han acumulado diversas formas de resistencia y rebeldía para preservar sus formas de vida, territorios y autonomía. Este capítulo contribuye a una comprensión de la Amazonía como resultado de la acumulación de múltiples y diversos procesos de larga data.

*Palabras clave: Amazonía siglos XVI-XVIII, exploraciones, cartografía, dominio colonial, imposición cultural, esclavitud, mitos, epidemias, resistencia, misiones religiosas, exterminio, urbanización*

## 9.1 Introducción

Uno de los incentivos más importantes para la exploración marítima en el siglo XV, especialmente por parte de portugueses y castellanos (más tarde españoles), fue la búsqueda de rutas alternativas para el comercio con el Lejano Oriente, que había sido obstaculizado por la expansión de los otomanos y la toma de Constantinopla. A fines del siglo XV y principios del XVI, barcos ingleses, franceses y holandeses se unieron a estas exploraciones. En este contexto económico, Cristóbal Colón zarpó del puerto de Palos (España) en 1492 y, dos meses después, llegó a la isla de Guanahani en el Caribe, sin saber que se trataba de otro continente.

Expediciones españolas adicionales partieron del Caribe, lo que condujo a la expansión española a través de Mesoamérica y América del Sur, siguiendo la costa atlántica hasta el río Orinoco y la costa del Pacífico hasta el corazón del imperio Inca. El imperio Inca vivía una guerra civil cuando llegaron los europeos, lo que facilitó al castellano Francisco Pizarro y su gente tomar el poder y, por tanto, controlar buena parte del territorio. En el proceso de la caída de los Incas estallaron los conflictos entre los conquistadores, entre los que destaca el que enfrentaron Pizarro

y Diego de Almagro, ambos al servicio de la monarquía española. Al mismo tiempo, los portugueses, más interesados en conservar sus enclaves en la costa africana para mantener su comercio con Asia, establecieron algunos puertos en la costa atlántica oriental.

Las primeras exploraciones de la Amazonía se organizaron desde el litoral controlado por los portugueses, y desde los Andes en manos de los españoles. Los de la Península Ibérica vivían una época de transición entre la Edad Media y la Edad Moderna, en plena eclosión del Renacimiento. En un contexto de agudización del conflicto entre cristianos y musulmanes, particularmente en el reino de Castilla, y de resurgimiento de la idea de las cruzadas, su imaginación fue moldeada por los relatos bíblicos, las novelas caballerescas y la mitología griega. Con este bagaje económico, cultural y social, los conquistadores exploraron lo que describieron como una “extraña región” habitada por sociedades complejas (ver el Capítulo 8) a la que llamaron el “país de las Amazonas”, que incluía lugares como el País de Canela, El Dorado, Gran Paititi, Gran Mojo y hasta Eden. Los recién llegados se guiaban por tres principios: el oro, la gloria personal y el evangelio (Velásquez Arango 2012).

Este capítulo muestra el impacto inicial de estos choques ideológicos, económicos, sociales y culturales, así como otras tendencias generadas durante la época de la conquista y la colonización, muchas de las cuales han perdurado hasta el presente. Algunos procesos que tuvieron lugar entre los siglos XVI y XVIII fueron: expediciones que navegaron por el gran río Amazonas y su cuenca; rupturas y reconfiguraciones de las relaciones entre los Andes y la Amazonía; expediciones en busca de lugares y saberes míticos; impacto demográfico y cultural en las poblaciones Indígenas; establecimiento de ciudades, asentamientos misioneros e instituciones de gobierno colonial; resistencia y rebeldía Indígena; y, por último, pero no menos importante, la delimitación de las fronteras entre la Amazonía brasileña y la llamada Amazonía Andina.

Los temas dentro de cada sección siguen un orden cronológico, cubriendo algunos eventos decisivos durante todo el período de la conquista y colonización europea de las Américas.

## **9.2 Llegada de Españoles y Portugueses: De Gaspar de Carvajal a Cristóbal de Acuña y el Origen del Nombre del Amazonas**

La Amazonía debe su nombre al gran río de “las Amazonas”, mencionadas en los relatos de Gaspar de Carvajal en 1541-1542. En América, las primeras crónicas de la conquista corresponden a un género que “es en parte historia, en parte ficción y en parte descripción de la geografía y de la naturaleza [...]”. En esta narración, el cronista es testigo o partícipe de los hechos que describe” (Carrillo 1987: 27). La lectura de fuentes del siglo XVI requiere comprender la subjetividad de los conquistadores. Sus relatos dan cuenta de los intereses y la carga cultural que trajeron del viejo continente: la búsqueda de las valiosas especies del Lejano Oriente en el País de la Canela, El Dorado, El Paitite, el Enin, o El Gran Mojo, entre relatos que interpretaban lo novedoso a partir de la mitología griega.

Algunos intentos de explorar la Amazonía ocurrieron en la década de 1530. Una expedición partió de la costa atlántica, por el río Marañón, encabezada

por Aires da Cunha en 1535. Otra partió en 1538 hacia el piedemonte oriental y llegó hasta el río Huallaga, cabecera del Amazonas. Su líder, Alonso de Mercadillo, envió 25 jinetes a explorar la región. Liderados por Diogo Núñez, después de 25 días llegaron a una tierra llena de Indígenas con adornos de oro. Lucharon contra esa gente y se trasladaron al territorio de un pueblo próspero y bien organizado llamado Machifalo o Machiparo, cuyas numerosas aldeas se encontraban en la parte superior de la Amazonía (Hemming 1978: 184-185).

Luego de aquellas primeras exploraciones, Francisco Pizarro nombró gobernador de Quito a su hermano Gonzalo. Los rumores sugerían que el País de la Canela o El Dorado estaban al oriente, hacia el interior de aquellas tierras. Gonzalo decidió organizar una expedición, con 220 españoles y 4.000 Indígenas. Además, convocó a Francisco de Orellana, quien lo alcanzó en la confluencia de los ríos Napo y Aguarico. Habiendo diezmado sus provisiones, acordaron que Orellana, con 57 hombres y el dominico Gaspar de Carvajal, cronista de la expedición, se adelantarían en busca de asentamientos Indígenas para obtener alimentos para toda la expedición. Debían retornar 3 o 4 días después de su partida. Pero ya sea porque quería adelantarse a reclamar las tierras descubiertas en su favor o, como él mismo afirmó en el juicio que siguió después en España, acusado por Gonzalo de traición a la patria (y de la que fue exonerado), al no poder volver contra la corriente, y preocupado ante el peligro de amotinamiento de la gente que lo acompañaba, Orellana decidió seguir adelante, por el río Napo. Luego encontraron el gran río por el que continuaron navegando durante varios meses hasta llegar a su desembocadura en el océano (Carvajal [1541-1542] 2007).

Gaspar de Carvajal describió en su crónica que, al ser atacados por Indígenas, entre ellos algunas mujeres guerreras, tomaron prisionera a una, quien dio información sobre un pueblo grande formado exclusivamente por mujeres que vivían en más de 70 aldeas, lideradas por una llamada Coroni. El cronista las retrató como muy blancas y altas, de pelo largo, trenzado y enmarañado, “muy membrudas y andan desnudas en cueros tapadas sus vergüenzas, con



**Figura 9.1** Detalle de un mapa mundial que muestra las Amazonas, 1544. Fuente: Cabot (c.1544).



sus arcos y flechas en las manos, haciendo tanta guerra como diez indios” (Carvajal [1541-1542] 2007: 22). Fueron nombradas como las Amazonas, pero la conexión de ese término con el nombre del gran río tomó un poco más de tiempo. A su llegada al océano Atlántico, era conocido como río Marañón, y desde entonces se lo llamó río Orellana. Sólo más tarde recibió el nombre de Amazonas (Carvajal [1541-1542] 2007). El “descubrimiento” tuvo tal importancia que tan solo dos años después, Sebastiano Caboto incluyó el río y el mito de las Amazonas en un Planisferio que se publicó en Venecia en 1544 (Figura 9.1).

Casi un siglo después, entre 1637 y 1639, Pedro de Teixeira partió de Pará, llegó a Quito e hizo el camino de retorno acompañado del jesuita Cristóbal de Acuña, quien escribió la crónica de un Nuevo descubrimiento del río de las Amazonas. Su relato ratificó la narración de Carvajal sobre las mujeres guerreras, consolidando así el nombre del gran río (Carvajal *et al.* 1941:265-266).

Las crónicas de Carvajal y de Acuña dieron cuenta de la diversidad de pueblos y lenguas, de la numerosa población y de la abundancia en la que vivían los Indígenas. Sin embargo, entre las expediciones de Orellana-Carvajal y Teixeira-de Acuña, las poblaciones de omaguas estaban casi extintas, al igual que otras poblaciones del estuario del río Amazonas (Carvajal *et al.* 1941:111).

¿Por qué esta región concentró una cantidad tan grande de mitos, más que otras en las Américas? (Pizarro 2009: 13-81). Algunos autores citados en este capítulo mencionan la similitud geográfica de la región con los relatos bíblicos, los escritos griegos y las novelas caballerescas, que hacían referencia al Edén, a lugares de oro, de grandes riquezas y extraños seres que, con la expansión de la imprenta, esas narraciones circularon en la Península Ibérica con sello de veracidad. Sin embargo, por su permanencia en el tiempo, hay que destacar un aspecto: la Amazonía se convirtió en una expresión privilegiada de la noción de frontera en el sentido de lo “desconocido” y de “lo otro”, de aquello que está más allá de un centro “civilizado”, convirtiéndose en una

fuente inagotable de mitos (Velásquez Arango 2012).

### 9.3 Relaciones Milenarias y Más Recientes entre los Andes y la Amazonía

Las montañas andinas y la Amazonía han estado vinculadas a lo largo del tiempo, de diferentes maneras. Cada vez hay más evidencia que sostiene que su supuesta división, asociada con cuestiones geográficas, climáticas, paisajísticas y culturales, ha sido un mito (Pearce *et al.* 2020). Mucho antes de la conquista española, los pueblos Indígenas que habitaban el llamado “piedemonte” fueron fundamentales en este sentido, al actuar como intermediarios entre la sierra y la llanura selvática, movilizandolos saberes, mitos y cientos de productos por esos vastos territorios.

Para los Incas, la Amazonía era el Antisuyu. Varios grupos de esa región fueron asimilados por ellos (a veces por la fuerza, a veces voluntariamente), antes de la llegada de los españoles. En algunos lugares, dicha influencia perduró. Debido a esa y a otras relaciones anteriores, los españoles se encontraron con muchos pueblos “Indígenas andinos” en el piedemonte. Sin embargo, la evidencia de esta expansión y su alcance territorial preciso es controvertida y continúa suscitando debates e investigaciones (Moore 2016).

Con la conquista y los posteriores procesos de despoblamiento y resistencia Indígena, se perdió parte de esa conectividad. Eventualmente, esa aparente desconexión condujo, entre otras cosas, a la idea de que las tierras bajas y altas eran compartimentos estancos, territorios claramente separados. Se construyó una frontera imaginaria entre “civilización” y “salvajismo”, desde la cual se fijaron, por ejemplo, las fronteras de los corregimientos, las llamadas fronteras de “Oriente”, aunque en la práctica era un espacio permeable. Durante la colonización europea, productos como la coca, esencial en las operaciones mineras, fluían ampliamente de oriente a occidente.

El piedemonte no fue una barrera como impuso el

imaginario, sino un elástico espacio de encuentro, de intercambio material y simbólico. Era un lugar de transición cuyo significado era complejo y cambiante, un lugar de escape o de encierro, un refugio (Saignes 1981; Renard-Casevitz, Saignes y Taylor 1988).

Mitos como el de las Amazonas, El Paitite, El Enim o El Dorado, contribuyeron a la construcción de la idea de un territorio desconocido y hostil más allá de la frontera, pero también atractivo. El Paitite suscitó muchas expediciones españolas hacia las vertientes amazónicas.

Al igual que sus predecesores incas, los conquistadores españoles encontraron férreas resistencias en el piedemonte y llanura. Según Saignes (1981:175), “el fracaso español para asentarse en el piedemonte se debe tanto a la falta de grandes yacimientos minerales como a la imposibilidad de explotar la fuerza de trabajo indígena”. También encontraron una naturaleza diferente, menos domesticada y familiar.

Una ilustración de cómo las relaciones entre montaña y llanura fueron resignificadas sin desaparecer, aparece en un mapa posiblemente elaborado por el religioso Hernando de la Cruz a partir de un boceto del piloto portugués Benito de Acosta, presentado por Cristóbal de Acuña en 1640 (Burgos Guevara 2005) (en el catálogo de la Biblioteca Nacional de España, se atribuye a Martín de Saavedra y Guzmán y data de 1639) (Figura 9.2). En ese mapa, uno de los primeros del río Amazonas, aparece la conexión compleja entre los glaciares andinos y el océano Atlántico, espacios articulados por el río. Lo mismo se observa en el mapa del académico francés Charles Marie de la Condamine, realizado en 1743, luego de su viaje científico por el río con el criollo Pedro Vicente Maldonado (Figura 9.3). En ambas cartografías, el río y la llanura se dibujaron en relación con las montañas, conectadas por el agua, que determinaba las rutas principales para las exploraciones, primero de la soldadesca española buscadora de oro, luego de los misioneros, y finalmente de aventureros en busca de tesoros, incluyendo minerales y otros productos naturales (Capítulo 12).

#### 9.4 Más Exploraciones de la Amazonía

Las primeras exploraciones de la Amazonía realizadas por europeos, la mayoría de ellas con el apoyo de los pueblos indígenas, combinaron la codicia y la curiosidad. Los primeros siglos de conquista y colonización fueron testigos de incursiones de exploradores vestidos de soldados, misioneros, científicos o aventureros “emprendedores” como los bandeirantes. Sus motivaciones incluían el control y la posesión de territorios, la apropiación de oro y plantas como la canela, la esclavitud y el establecimiento de asentamientos. Con el tiempo se sumaron los intereses científicos y misioneros en torno a la cartografía, la geografía, la historia natural y la etnografía, patrocinados o respaldados por intereses comerciales. Todos estos intereses se mantienen hasta nuestros días, por ejemplo, en la prospección de minerales y petróleo, la bioprospección de plantas útiles o la investigación sobre ecología, biología, hidrografía, cambio climático, etnografía etc.

Los reinos de España, Portugal, Inglaterra, Francia y Holanda se disputaron la apropiación y el control del territorio. En el siglo XVI, los españoles organizaron expediciones desde Quito, el sitio de los Andes más cercano a la llanura, utilizando rutas milenarias que eran usadas para los intensos intercambios entre tierras altas y bajas (Burgos Guevara 2005). Los portugueses, por otro lado, navegaron “río arriba”, mientras que los ingleses, franceses y holandeses ingresaron principalmente desde las actuales Guayana y Surinam.

Los primeros viajeros fueron fundamentales en la generación de mitos que aludían a los peligros y riquezas de la Amazonía. Entre los más famosos estaban el de una ciudad de oro (El Dorado), un País de Canela y un territorio de mujeres guerreras a las que llamaban Amazonas. También difundieron la idea de una ciudad o lugar llamado Paitite, donde se habría refugiado la nobleza Inca después de la conquista. Ese lugar todavía fluye entre la imaginación y la realidad (Tyuleneva 2003). A veces se confundía con el mito del fabuloso imperio de El Enim. Los mitos fueron alimentados por historias tales como las

**Figura 9.2** Mapa de la Amazonía, 1640.  
Fuente: Saavedra y Guzmán (1639).





Figura 9.3 Mapa de la Amazonía, 1745. Fuente: Condamina (1745).

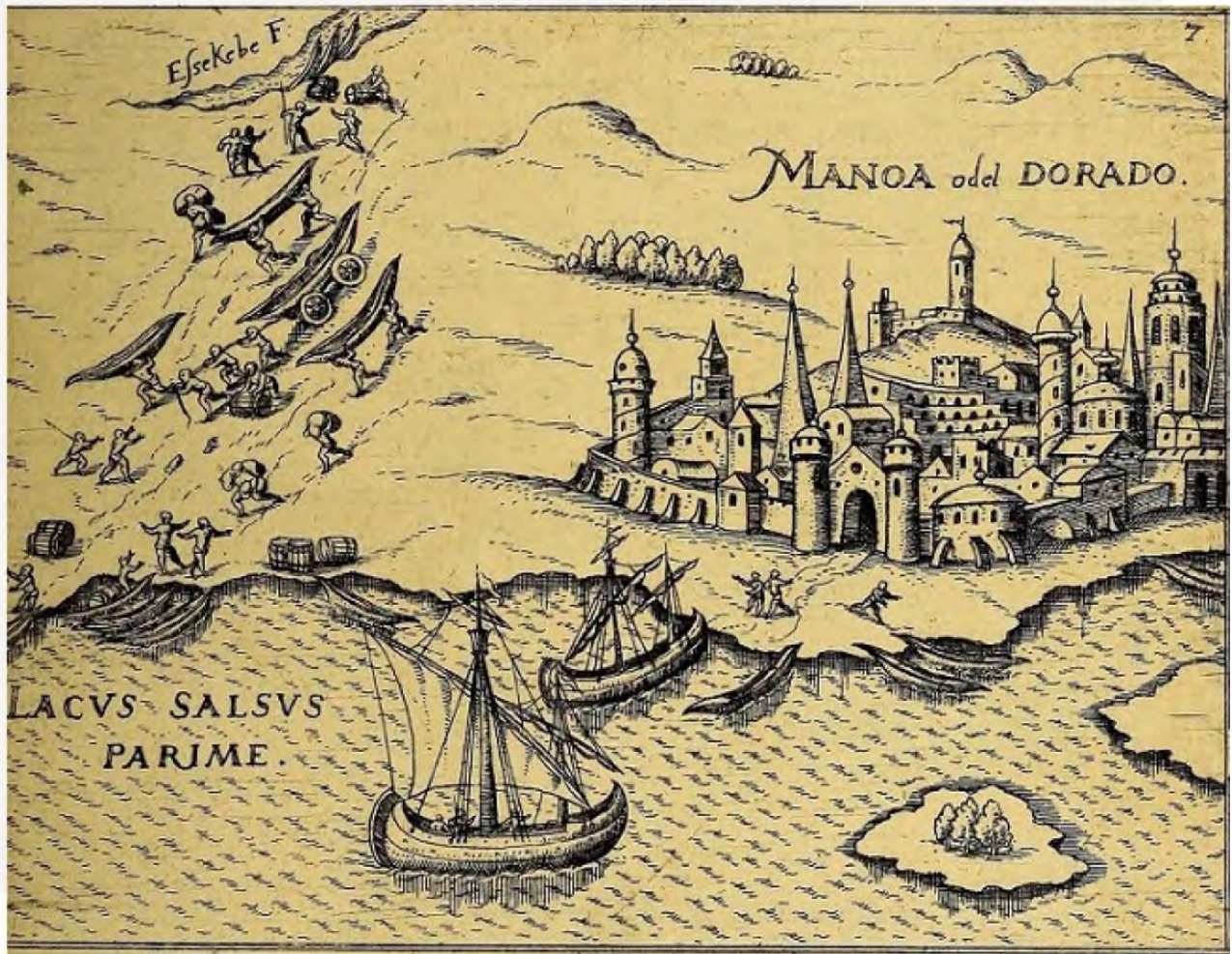


Figura 9.4 La ciudad de Manoa o El Dorado a orillas del lago Parime. Fuente: Raleigh (1848).

del aventurero español Pedro Bohórquez, quien supuestamente llegó a la capital de El Enim en 1635 y se reunió con su soberano en el palacio real. Durante la década de 1680, el misionero Manuel Biedma fundó tres misiones que dieron la infraestructura necesaria para la exploración del alto río Ucayali, donde se suponía que estaba ubicado ese reino (Santos 1992: 138).

Lo fantástico convivía con lo posible, siempre con la certeza de que la Amazonía tenía potencial para actividades extractivas. El mismo río se convirtió, en parte siguiendo las territorialidades Indígenas, en el límite norte de una isla, la isla de Brasil, cuyo límite sur era el río de La Plata. También fue considerado el límite sur de otra isla, la isla de Guayana (Ibáñez Bonillo 2015).

La primera expedición en busca del País de la Canela fue encabezada por Gonzalo Díaz de Pineda, quien partió de Quito en 1538. Sólo llegaron al piedemonte. Poco después tuvo lugar la expedición de Francisco de Orellana. Narrada por Gaspar de Carvajal, su crónica fue crucial para la construcción de imágenes de los habitantes de los bosques, entre ellas la leyenda de las mujeres guerreras. El Dorado apareció en narraciones desde la década de 1530 (Langer

1997). Su supuesta existencia llevó a los exploradores hacia las montañas de los actuales Colombia, Ecuador y Perú, hacia la Amazonía, e inclusive hacia sitios en América Central y del Norte. ¿El Dorado fue un mito ancestral Indígena o fue creado para burlarse, confundir o deshacerse de los opresores? ¿Solo existía en la imaginación de los europeos, para acomodar y justificar sus deseos y expediciones? La respuesta tal vez esté en una amalgama de estas y otras posibilidades. De lo que podemos estar seguros es que los europeos nombraron el lugar con palabras familiares a su simbolismo y su ambición por el oro. Una de las narraciones más conocidas al respecto se remonta al siglo XVI. Walter Raleigh, quien ingresó desde la actual Guayana en 1595, y escribió un relato sobre un vasto, rico y hermoso imperio, cuya capital, Manoa, era El Dorado (Figura 9.4). Su relato contenía ingredientes fantásticos para estimular la imaginación y la codicia de Inglaterra; entre otras cosas afirmó que era un continente aislado del resto de América (Raleigh 1848).

Durante la segunda mitad del siglo XVI, varias expediciones españolas partieron de Cusco y Asunción en busca del “Reino de Paitite” o de los Mojos. Desde Cusco llegaron a la región de Madre de Dios y al río Beni, y reportaron numerosos pueblos Indígenas

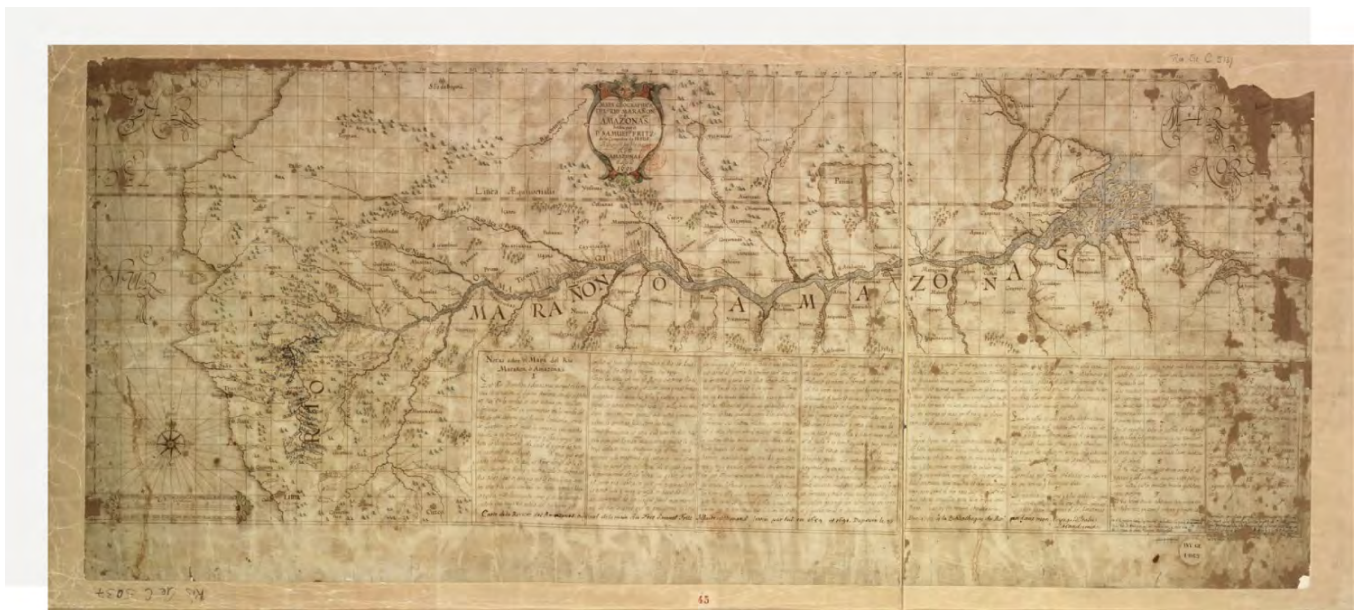


Figura 9.5 El río Amazonas, 1691. Fuente: Fritz (1691).

que habitaban en el piedemonte, a quienes llamaron genéricamente “chunchos”. Quienes salieron de Asunción fundaron lugares como Santa Cruz de la Sierra en 1561, y se dirigieron a la tierra de los Indígenas Mojos, en la cuenca alta y media del río Mamoré, sin encontrar las riquezas que buscaban. Una expedición muy conocida de aquella época, por sus dramáticas circunstancias, rodeadas de traiciones y asesinatos, fue la de Lope de Aguirre.

A partir de 1640, las expediciones añadieron nuevas metas y actividades, incluyendo propósitos misionales (Saignes 1981). Varios grupos religiosos, especialmente jesuitas y franciscanos, incorporaron la cartografía y la historia natural a sus actividades, contribuyendo a difundir la idea de un mundo maravilloso y brindando instrumentos para su control (Chauca 2019). En 1741, el jesuita español Joseph Gumilla publicó el libro *El Orinoco Ilustrado*, en el cual describió la preparación del veneno curare y dio cuenta de los pueblos y de la naturaleza amazónica. Cuando el académico francés Charles Marie de la Condamine recorrió el río con el riobambeño Pedro Vicente Maldonado, en 1743, conoció al suizo Joannes Magnin, cartógrafo y etnógrafo encargado de las misiones de Maynas, quien le entregó copias de sus mapas (Condamine [1738] 1986). El académico también accedió a por lo menos un mapa del checo-alemán Samuel Fritz (Figura 9.5), quien vivió en la región a finales del siglo XVII y principios del XVIII (Almeida 2003). Llevó esos mapas a Europa y los usó para perfeccionar sus propios dibujos. Pedro Maldonado contribuyó al conocimiento de la Amazonía a través de su fino mapa de la Real Audiencia de Quito y sus conferencias sobre curare, ante la Académie Royale des Sciences de París en 1747, y ante la Royal Society en 1748.

Una narración singular e insólita de la travesía amazónica fue la de la riobambeña Isabel Godin des Odonais. Su esposo Jean Godin des Odonais, sobrino del académico Louis Godin, había llegado a Quito como parte de la Misión Geodésica junto con La Condamine y otros académicos. En 1750 viajó a Cayena sin ella y luego no pudo o no quiso regresar a Riobamba (actual Ecuador). Más de 20 años después, Isabel partió hacia Cayena, cruzando el Amazonas, y tuvo

un peligroso y dramático periplo en el que murieron sus compañeros, dejándola sola. Al borde de la muerte, fue ayudada por dos Indígenas. Al verla sola y perdida en la orilla de un río, la ayudaron a embarcarse en una canoa, le brindaron todas las atenciones necesarias para que sanara y la llevaron a Andoas, desde donde pudo continuar. Aquella aventura, contada en la Amazonía, en Cayena y en los salones de París por Isabel y su marido (Godin des Odonais [1773] 1827), se extendió por el mundo y contribuyó al mito de un territorio lleno de riesgos.

Una expedición geopolítica relevante a mediados del siglo XVIII fue la demarcación del Tratado de Madrid (ver la siguiente sección). En 1754, la corona española envió una comisión al mando de José de Iturrriaga, con oficiales, médicos, cartógrafos, astrónomos, capellanes, cirujanos, soldados y un grupo de naturalistas encabezados por el sueco Pehr Löfling.

Entre otros exploradores científicos de la Amazonía, dos destacados fueron el prusiano Alexander von Humboldt y el francés Aimé Bonpland. Confirmaron la veracidad de la imaginaria “isla de Brasil”, al comprobar que el canal Casiquiare une el río Negro con el río Orinoco (Figura 9.6). También hicieron observaciones novedosas sobre la fauna y la flora amazónicas, como las anguilas eléctricas, sobre las que realizaron experimentos (Figura 9.7) (Humboldt y Bonpland 1811-1833).

Para los europeos, la Amazonía siempre representó un territorio exótico con innumerables riquezas desconocidas. Las primeras incursiones buscaban, con la fuerza de la espada, desde metales preciosos hasta esclavos. Establecieron las primeras narrativas sobre un espacio que podía ser cruel, aunque guardaba recompensas. Los misioneros se convirtieron en pieza clave para la circulación del conocimiento y el control territorial, siendo protagonistas en la apertura de vías fluviales, elaboración de mapas y observaciones etnográficas y de historia natural. Les siguieron los naturalistas motivados por la curiosidad y los intereses económicos, patrocinados directa o indirectamente por el interés en las materias primas. En ocasiones, estos actores refutaron o aclararon mitos, pero siempre construyeron nuevos

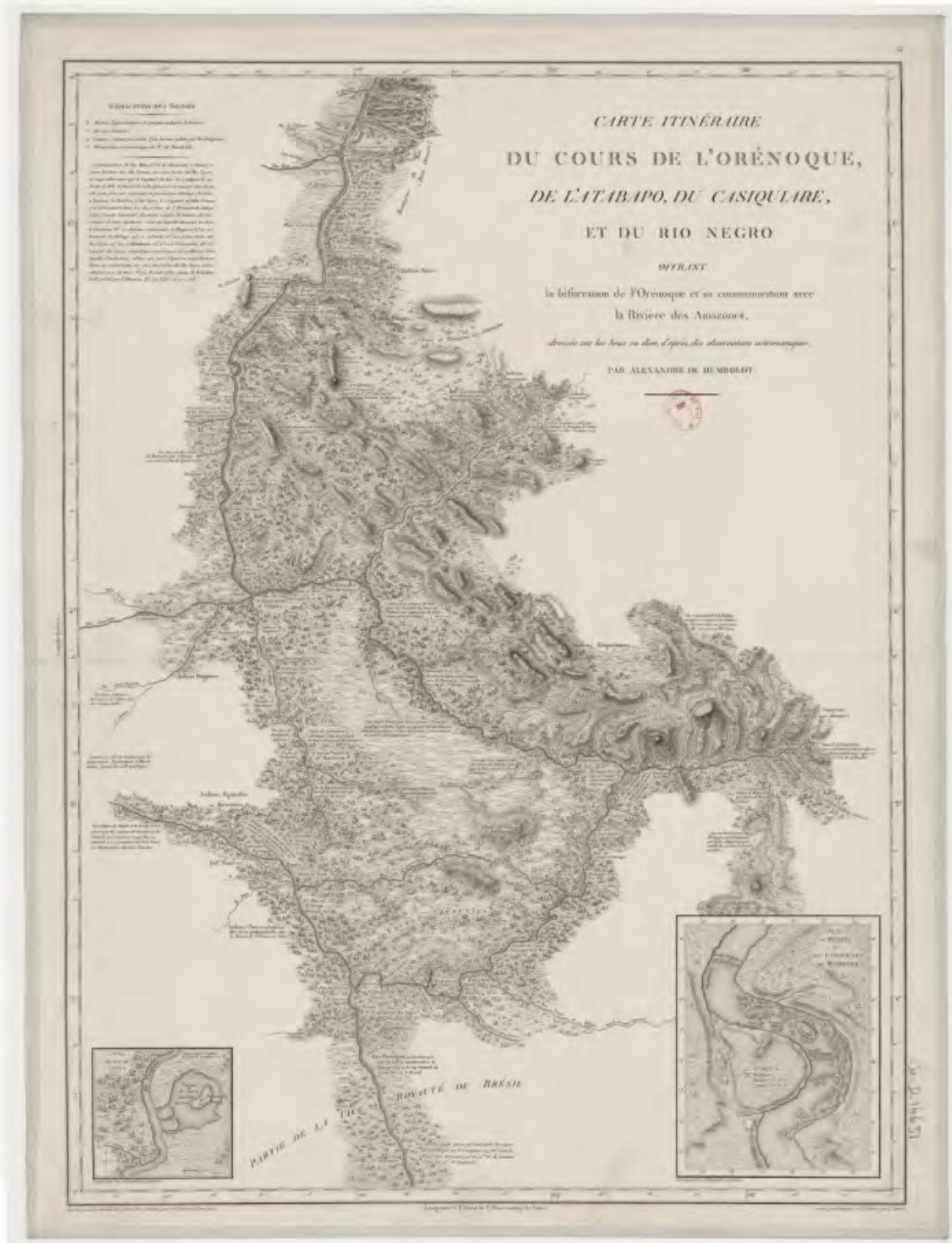


Figura 9.6 El Orinoco, Atabajo, Casiquiare y Río Negro, 1800.

desafíos para la curiosidad científica, manteniendo la fascinación por un territorio rico en posibilidades y riesgos. Las visiones fantásticas de un lugar que contiene riqueza y conocimientos sobre el mundo material y cultural, todavía están muy vigentes.

### 9.5 Conflictos entre los Reinos de España y Portugal

El enfrentamiento lusitano-hispánico es casi tan antiguo como la llegada de los europeos a América. Si la Bula Inter Caetera dada por el Papa Alejandro VI en 1493 hizo donación de los territorios americanos a los Reyes Católicos a cambio de la difusión del catolicismo entre “sus” poblaciones autóctonas, el Tratado de Tordesillas (1494) otorgaba a la corona española el control de todo el continente, a excepción del extremo oriental que quedaba en manos portuguesas (Figura 9.8). Acuerdo territorial que, en ningún caso, garantizó el dominio de la mayor parte de la cuenca amazónica ni mucho menos de sus habitantes (Herzog 2015a: 17-37), pero sin duda sentó las bases de lo que terminaría convirtiéndose en la configuración actual de la región y, por extensión, de la mayor parte de la América del Sur.

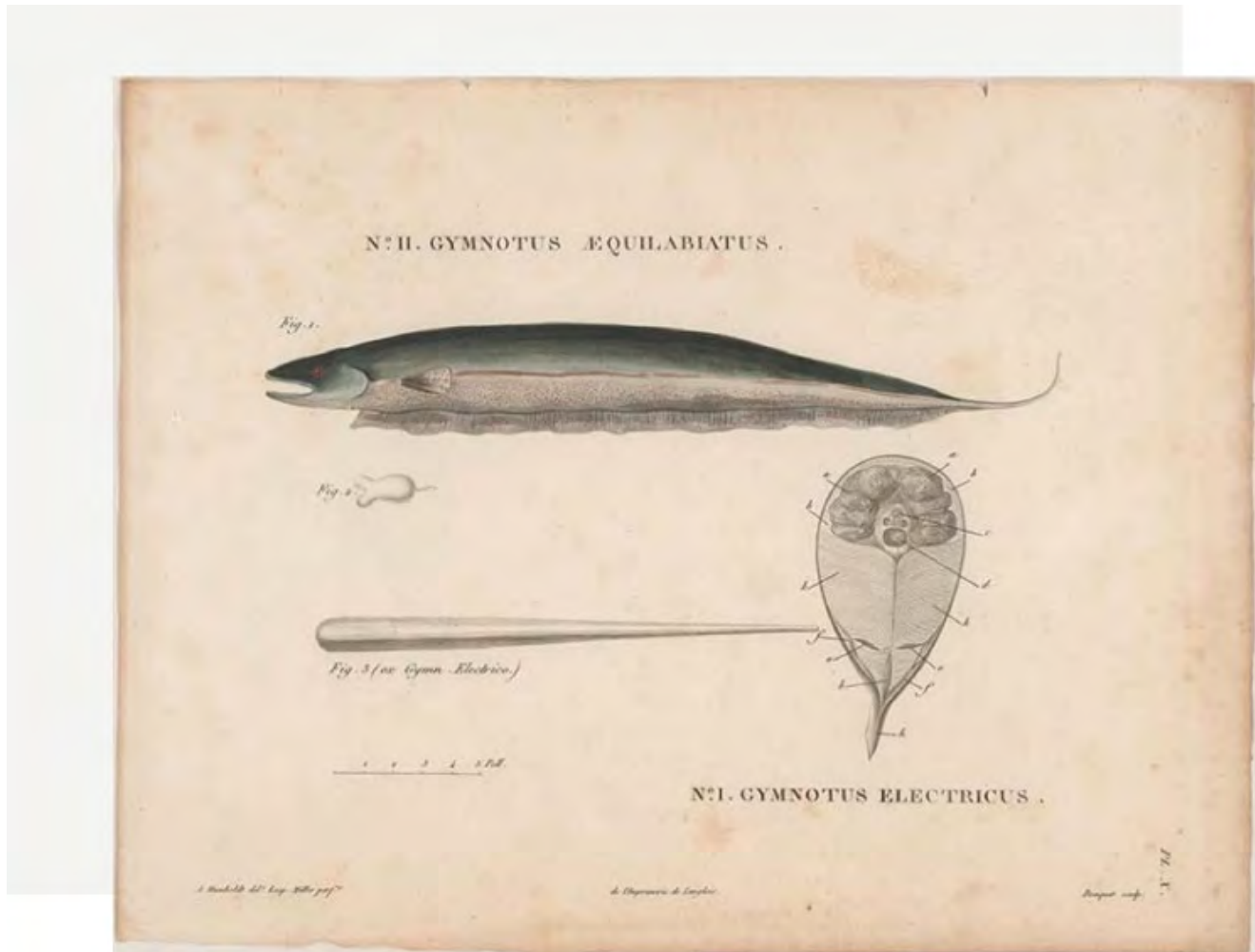
El profundo desconocimiento de los territorios atravesados por esa imaginaria línea de demarcación dificultó la aplicación del Tratado de Tordesillas. Ambas coronas se comprometieron a respetar tal demarcación, pero los instrumentos empleados por cada imperio en su proceso de penetración y los obstáculos que enfrentaron explican las divergencias en sus logros expansivos. Mientras la ocupación de la Amazonía concitó un amplio apoyo por parte de los portugueses, los españoles gobernaron como si las fronteras tropicales no tuvieran ningún valor (Lucena 1991: 7). Las fuerzas de avance portuguesas contaban con soldados y tropas de rescate, nativos aliados, misioneros y comerciantes privados, mientras que las de los españoles estaban compuestas fundamentalmente por misioneros y, en menor medida, soldados. Esto significa que si en un reino la principal institución fronteriza era militar, en el otro tenía un carácter evangelizador. Asimismo, las incursiones de los españoles en la Amazonía fueron efímeras y discontinuas en el tiempo, lo que impidió

la consolidación de una presencia permanente. Simultáneamente, los lusitanos avanzaron sin interrupción desde sus asentamientos costeros hacia el oeste, ascendiendo el gran río y sus afluentes más allá de la línea acordada en el tratado, fortaleciendo su presencia en la llanura tropical (Zárata Botía 2001: 236-240).

Los portugueses sacaron provecho de la unión dinástica de las dos coronas ibéricas, entre 1580 y 1640, para impulsar sus conquistas sobre el occidente (Hemming 1978: 229). Mediante un proyecto militar, religioso y administrativo de la cuenca, sentaron “las bases para la integración y colonización efectiva del inmenso territorio amazónico” (Santos Pérez 2019: 45). Agentes de ambos reinos difundieron las lenguas portuguesa y española e impusieron prácticas (culturales, comerciales, legales, espirituales) de origen europeo que debían garantizar la colonización; profundizaremos en eso más adelante. En ese contexto se inscribe la expedición de Pedro de Teixeira en 1637-1639, cuyo viaje remontando el río Amazonas hasta llegar a Quito tenía por objetivo integrar el espacio dominado por ambas coronas, reconocer el territorio y las poblaciones indígenas, y hacer frente a las tentativas de ocupación inglesas, francesas y holandesas desde el norte (Hemming 1978: 213, 223-237). En todo caso, los conflictos fronterizos se reanudaron casi inmediatamente después de la separación de la llamada “Unión Ibérica” a mediados del siglo XVII.

Los límites entre las posesiones portuguesas e hispánicas distaban mucho de haberse definido a principios del siglo XVIII. Los conflictos fronterizos se intensificaron entre ambas coronas. La dinastía que asumió el trono lusitano reforzó el modelo vigente desde el siglo anterior para asegurar una mayor presencia de sus diversos agentes coloniales en la Amazonía. A lo largo de las décadas siguientes, se construyeron más fortificaciones en los flancos noroeste y suroeste de la frontera con los dominios españoles. Asimismo, se incentivaron las exploraciones de las órdenes religiosas por los ríos amazónicos hasta confluir en los territorios que, a su vez, estaban siendo ocupados por misiones de sus homólogas bajo jurisdicción española. Además, el avance de la frontera





**Figura 9.7** Un corte transversal de la anguila eléctrica (abajo a la derecha) y un pez cuchillo alargado (arriba). Fuente: Humboldt y Bonpland (1811-1833).

agrícola requería mano de obra Indígena capturada por bandeirantes y grupos particulares con (y sin) licencia real (Hemming 1978: 217-282, 416-451; Purpura 2006). Esta política expansionista resultó en un aumento de las disputas in situ o diplomáticas (Herzog 2015a) entre agentes estatales, religiosos y militares, comerciantes y pueblos Indígenas, particularmente en las áreas de los ríos Guaporé, Mamoré, Marañón y Napo (Lehm Ardaya 1992; Avellaneda 2016; Lopes de Carvalho 2011). Los alcances de la expedición de Teixeira y de las exploraciones de saqueo llevaron a los lusitanos a fijar la frontera occidental con los dominios españoles en la desembocadura del río Yavarí (Hemming 1978: 275; Santos-Granero 1992: 168).

A mediados del siglo XVIII, la presión para poner fin a disputas que se venían arrastrando por décadas hizo de la demarcación de los límites entre las dos coronas una cuestión inaplazable. El Tratado de Madrid (1750) fue aprobado tras varias negociaciones en las que cada parte aportó mapas, documentos e informes para respaldar sus argumentos (Ferreira 2007; Martín-Merás 2007). Este acuerdo modificó la ambigua línea de demarcación establecida tres siglos antes por otra igualmente imprecisa en lo que a la Amazonía se refiere; aunque el tratado preconizaba los límites físicos de los grandes afluentes del río Amazonas, como el Yavarí, Yurúa, Purús, Guaporé y Madera, sus cuencas hidrográficas eran práctica, si no totalmente, desconocidas. Ello obligó a tra-



**Figura 9.8** Acuerdos de límites entre España y Portugal. Fuente: Elaboración propia a partir de Roux (2001).

zar límites virtuales uniendo esos accidentes naturales más o menos conocidos. Sin embargo, el tratado fue efímero pues en 1761 quedó sin efecto debido a los continuos incidentes que involucraron a agentes de ambas partes y al intenso contrabando entre

los dos territorios (Lucena 1991: 11-19; Roux 2001: 515-517). La falta de una delimitación reconocida favoreció los avances portugueses hacia las provincias neogranadinas, en el norte, y Mojos y Chiquitos, en el sur, con el consiguiente envío de fuerzas arma-

das por parte de las autoridades españolas. Mientras tanto, las reformas de carácter militar, administrativo y económico emprendidas por ambas coronas desde mediados del siglo XVIII promovieron la migración furtiva de Indígenas misionados, africanos esclavizados o libres, peones de haciendas y soldados desertores entre ambos dominios (Lopes de Carvalho 2011; Santos Gomes 2002; Avellaneda 2016; Martínez 2020). Este panorama obligó a abrir nuevas negociaciones diplomáticas entre España y Portugal que finalmente dieron lugar al Tratado de San Ildefonso en 1777 (Figura 9.8). Este acuerdo reprodujo los términos de 1750, precisando ciertos aspectos legales y manteniendo muchas de sus incertidumbres geográficas (Lucena 1991: 24-28; 1999; Torres 2011; Herzog 2015a: 25-69).

Para el trazado de las fronteras sobre el terreno se organizaron Comisiones de Límites compuestas por ingenieros, geógrafos, botánicos y astrónomos designados por cada corona (Hemming 1987: 26-35). Varias comisiones, a priori compuestas por igual número de españoles y portugueses, trabajaron a lo largo de diferentes zonas de la línea de demarcación. Sin embargo, en la mayoría de ellas, la disparidad entre las expediciones españolas y portuguesas en cuanto a número de personal, logística y control de suministros y provisiones, subordinaría a las primeras a los intereses de las segundas. Esta situación acabaría por legitimar el dominio portugués sobre muchas de las áreas en disputa (Lucena 1991; 1999; Zárate Botía 2001: 250-255). Las negociaciones y el trabajo de delimitación de estas comisiones fueron sustancialmente responsables de la configuración actual de la Amazonía al “dar contorno y crear una frontera imperial que hasta ese momento no existía, y al dar figura a dos mundos”: la Amazonía andina o alta Amazonía, y la Amazonía lusitana y luego brasileña” (Zárate Botía 2012: 29).

### **9.6 Despoblamiento: El impacto de la Conquista y la Colonización en los Pueblos Indígenas**

Como se mencionó en el Capítulo 8, la pérdida demográfica de poblaciones Indígenas estimada en los primeros 100 años de conquista y colonización de la Amazonía alcanzó hasta el 95% (Koch *et al.* 2019). La

alta vulnerabilidad de estos pueblos al contacto interétnico continúa hasta nuestros días debido a la rápida propagación de enfermedades y a la caída de las tasas de fecundidad (Morán 1993).

En la década de 1950, los antropólogos estaban preocupados por la demografía de las poblaciones Indígenas de Brasil. Ribeiro (1956) y Wagley (1951) señalaron que el contacto con pueblos no Indígenas ha llevado a catástrofes demográficas, en muchos casos incluso al etnocidio. Entre 1900 y 1957, 87 grupos étnicos se extinguieron sólo en Brasil (Ribeiro 1967). En la actualidad, los pueblos Indígenas en contacto inicial o en aislamiento voluntario enfrentan el riesgo de desaparecer por las mismas causas.

El análisis de la evolución demográfica de las poblaciones amazónicas en los siglos XVI y XVII se basa en datos que fueron recopilados con diversos criterios y posiciones sobre el potencial de los ecosistemas y la mano de obra. También se basa en estimaciones de cronistas y misioneros hechas por observación directa o por transmisión de sus informantes. En contraste, el registro de datos misioneros con fines administrativos y de evangelización fue relativamente más sistemático en el siglo XVIII.

Según la evidencia arqueológica (Capítulo 8), las densidades demográficas de las poblaciones Indígenas antes de la colonización eran más altas que las actuales. Estos hallazgos han dado lugar a intentos de estimar, de alguna manera, las pérdidas demográficas provocadas por el contacto con agentes ibéricos durante siglos de conquista y colonización. Uno de los primeros investigadores en vincular los restos arqueológicos y las pérdidas demográficas durante el primer siglo de contacto fue William Denevan (1980). En su opinión, las estimaciones realizadas antes de 1950 y basadas en fuentes de la segunda mitad del siglo XVII subestimaron a las poblaciones Indígenas en la Amazonía (Steward 1948), para esa época los pueblos Indígenas ya habían sufrido el embate de enfermedades y epidemias como resultado del contacto. Además, los estudiosos extrapolaron estos datos a toda la Amazonía, pero Denevan señaló que la distribución demográfica era muy desigual, con áreas con densidades muy altas a

orillas de los grandes ríos (várzea), la costa en el estuario del Atlántico, y las sabanas bajas. Sin embargo, nuevos descubrimientos arqueológicos indican la existencia de muchas otras regiones que debieron tener altas densidades poblacionales. En todos los casos, se estima que las poblaciones Indígenas antes del contacto eran mucho más altas que en la actualidad (Denevan 1980). El despoblamiento implicó procesos de desarticulación étnica que acentuaron la vulnerabilidad de los pueblos Indígenas, obligándolos, en muchos casos, a buscar refugio e incluso solicitar la presencia de misioneros y el establecimiento de reducciones en sus territorios (Lehm 1999; 2016).

Como se vió al comienzo de este capítulo, los primeros cronistas, como Gaspar de Carvajal, observaron numerosas poblaciones Indígenas gobernadas por complejos sistemas organizativos y que disfrutaban de productos y recursos en abundancia. Un siglo después, Cristóbal de Acuña ya daba cuenta de la desaparición de pueblos Indígenas otrora populosos, como los que vivían en el estuario de la Amazonía en las regiones del Atlántico y de los omagua (Carvajal [1541-1542] 2007; Carvajal *et al.* 1941:111). Comprender el impactante período de la conquista a nivel demográfico exige un mayor énfasis en el estudio de las fuentes del siglo XVI.

Se dispone de información demográfica más sistemática para la segunda mitad del siglo XVII, porque a los misioneros y a la corona española les interesaba mantener registros relativamente detallados sobre la dinámica demográfica. De manera similar, en las regiones de Pará y Maranhão (Brasil), se documentaron epidemias con marcada preocupación por la pérdida de mano de obra Indígena y esclava. Hay varias referencias a pérdidas demográficas entre los pueblos Indígenas por la propagación de enfermedades facilitada por la concentración de poblaciones Indígenas en las misiones, por el desplazamiento de sus lugares de origen, por las persecuciones para capturarlos y someterlos a regímenes laborales y sistemas de vida contrarios a sus propias tradiciones.

En algunas misiones jesuíticas y franciscanas (Ta-

bla 9.1, Figuras 9.9 y 9.10), los aumentos iniciales de población resultantes del reclutamiento de Indígenas condujeron posteriormente a declives demográficos progresivos en la segunda mitad del siglo XVIII. Se recuperaron de forma leve y pero constante hasta el auge del caucho de fines del siglo XIX. Las poblaciones Indígenas nunca se recuperarían por completo del impacto de la conquista y la colonización.

Los pueblos Indígenas ubicados en la región subandina fueron los más afectados, debido a su proximidad a las ciudades españolas. A medida que se expandió el dominio colonial, también lo hicieron las enfermedades traídas por los europeos (viruela, sarampión e influenza), contra las cuales las poblaciones nativas carecían de defensas biológicas. Los pueblos panatahua y payanzo de las conversiones franciscanas de Huánuco, en Perú, disminuyeron de 10.000 habitantes en 1644 a solo 300 en 1713 (Santos-Granero 1992: 184). Su identidad étnica amazónica desaparecería a medida que fueron asimilados a la población andina. Como se señaló, la desaparición de muchos pueblos Indígenas del piedemonte oriental provocó fracturas en las relaciones entre los Andes y la Amazonía y alimentó la idea de una “frontera natural” y un “gran vacío amazónico”.

Los conquistadores ibéricos utilizaron los grandes ríos para ingresar al Amazonas, propagando enfermedades entre las numerosas poblaciones Indígenas que allí vivían. La población fue concentrada en misiones, creando las condiciones para la propagación de enfermedades, como en el caso de la región de Maynas. Los pueblos Indígenas sufrieron importantes pérdidas demográficas y muchas naciones desaparecieron. Entre 1719 y 1767, la región fue assolada por tres grandes epidemias que afectaron a los pueblos maina, cocama, cocamilla, omagua, yurimagua y conibo, concentrados en misiones a lo largo de los ríos Marañón, Huallaga, Ucayali y el alto Amazonas. Las pérdidas demográficas fueron considerables; por ejemplo, la epidemia general de viruela de 1680-1681 mató a aproximadamente 85.000. De los 100.000 individuos concentrados en las misiones de Maynas, solo sobrevivieron 15.000 (Santos-Granero 1992:189). El continuo reclutamiento de grupos independientes explica el aumen-

**Tabla 9.1** Informes censales de Maynas. Fuente: Golob (1982:193), en: Santos (1992: 186).

Año	Número de Indígenas	Número de misiones	Promedio de población por misión
1719	7.966	28	284
1727	5.942	22	270
1740	11.036	32	313
1745	12.909	41	307
1760	12.229	34	359
1767	19.234	36	534

regular de la población en las misiones de Maynas; allí, los jesuitas se beneficiaron de las llamadas correrías de indios en las regiones interfluviales para reclutar poblaciones Indígenas para la supuesta “seguridad” de las misiones (Lehm 1992). Tanto en las misiones de Maynas como en las conversiones de Huánuco, la población menor de 5 años fue la más afectada; en algunas misiones, durante un período de cuatro años, ningún niño sobrevivió hasta los 5 años (Santos-Granero 1992: 190).

La evolución demográfica de cinco misiones amuesha en las conversiones franciscanas del Cerro de la Sal (Perú) (Figura 9.9) y veintiséis misiones jesuíticas de Mojos muestran tendencias similares (Figura 9.10). El crecimiento demográfico inicial se debió principalmente al reclutamiento, seguido de caídas demográficas que alcanzaron el 50% respecto al pico y, finalmente, un proceso de recuperación. En las conversiones de Cerro de la Sal, las disminuciones demográficas se debieron principalmente a la propagación de enfermedades y, como se analiza más adelante y por Santos-Granero (1992), a los levantamientos posteriores. De 1710 a 1818, estas misiones sufrieron importantes epidemias; entre 1721 y 1723 la llamada peste negra afectó principalmente a los asháninka, y entre 1736 y 1737 la influenza asoló a los yánesha y asháninka (Santos-Granero, 1993). En Mojos, según Block (1994), los descensos demográficos se debieron al impacto de las enfer-

medades, las bajas tasas de fertilidad probablemente debido al estrés por el contacto, prácticas culturales como el infanticidio selectivo en detrimento de mujeres y gemelos, y las invasiones lusitanas. El tamaño de la población permite resaltar la importancia de las Misiones de Mojos en comparación con las del Cerro de la Sal, e incluso con las de Maynas.

Las regiones de Pará y Maranhão también sufrieron epidemias en 1661, 1695, 1724 y 1743-1749. El brote de viruela de 1661 que ocurrió en Pará; comenzó entre los colonos portugueses, afectándolos a ellos, a sus esclavos, y a las poblaciones Indígenas de los pueblos del interior. En 1695, un brote de viruela propagado por un barco de esclavos en Maranhão fue conocido como la “gran muerte”, cobrando más de 5.000 vidas. Entre 1724 y 1725, una nueva epidemia causó una gran cantidad de muertes. Murieron más de 1.000 esclavos, en particular Indígenas. La causa fue una visita del obispo de Maranhão y Pará. Los primeros casos aparecieron entre quienes viajaban en la canoa que los transportaba, y en su recorrido fueron abandonando a los Indígenas enfermos en las aldeas que visitaban. Muchos Indígenas huyeron al interior en busca de refugio, llevándose la enfermedad a regiones donde nunca se sabrá la magnitud de su impacto. Entre 1743 y 1749, se registraron brotes epidémicos de viruela y sarampión en Pará y todos sus distritos. En 1750, las muertes conocidas por este largo período de epidemias ascen-



Figura 9.9 Evolución demográfica de los Amuesha en Conversiones del Cerro de la Sal, 1712-1762. Fuente: Santos (1992: 194).



Figura 9.10 Evolución demográfica de las Misiones de Mojos, 1691-1832. Fuente: Bernadas (1985: LV).

dían a 18.377, de las cuales 7.600 eran habitantes de Belém y el resto de pueblos Indígenas sujetos a órdenes religiosos (Chambouleyron *et al.* 2011).

En la Amazonía portuguesa, las pérdidas demográficas debidas a epidemias resultaron en autorizaciones reales para “sacar” gente libre de la selva para reemplazar la pérdida de mano de obra en las ciudades y áreas agrícolas de los colonos. Asimismo, las disminuciones debidas a epidemias resultaron en la intensificación del comercio de esclavos de África a Pará y Maranhão. La primera ruta de esclavos a esta región se desarrolló entre mediados de la década de 1690 y mediados de la década de 1700. Después de 1690, las pérdidas ocasionadas por las epidemias indujeron al reclutamiento de personas, especialmente de las regiones interiores de la cuenca del río Madera, para servir como soldados (Chambouleyron *et al.* 2011).

Las expediciones y las Comisiones de Límites dieron como resultado nuevos descensos demográficos debido a los enfrentamientos con los pueblos Indígenas y la propagación de enfermedades. Durante la primera mitad del siglo XVIII, el enfrentamiento entre los portugueses y el pueblo manao provocó la muerte de más de 20.000 de estos últimos. Para la segunda mitad del siglo, habían sido diezmados. Sin embargo, algunos sobrevivientes se unieron a los mura, oponiendo la mayor resistencia a las Comisiones de Límites (Zárate 2014).

En resumen, el análisis demográfico permite identificar dos períodos principales; primero, la llegada de los conquistadores, cuya información es cualitativa y poco precisa; y segundo, el período colonial, cuyos datos se basan principalmente en registros de misiones más detallados, pero con datos que se limitan a los espacios misionales. Otras fuentes son los informes de las autoridades portuguesas con sede en Belém y Maranhão.

### **9.7 Control y Dominio Colonial a través del Asentamiento de Poblaciones Europeas**

En los siglos XVI-XVIII, la Amazonía se abrió a los diferentes agentes que ingresaron a la región para

explotar sus recursos naturales, minerales y humanos, establecer asentamientos, incluyendo centros urbanos y misiones, y evangelizar a sus habitantes en nombre de la unidad de la fe cristiana (García Jordán 1999). Por ese entonces, los europeos consideraban que los espacios no cultivados estaban desocupados o físicamente abandonados, vacíos y disponibles para la ocupación a pesar de la presencia de pueblos Indígenas (Herzog 2015b). En consecuencia, entendían que el establecimiento de una población y una actividad económica significaba que la tierra estaba controlada y, por lo tanto, bajo dominio colonial.

Como ya se ha mostrado anteriormente, las primeras exploraciones fueron realizadas principalmente por españoles en busca de riquezas míticas, que proporcionaron los primeros datos sobre el territorio y sus habitantes. La Corona española delegó en la iniciativa privada las funciones de conquista que ésta no podía llevar a cabo por sí misma, prometiendo títulos y mercedes a quienes tuvieran éxito. Estas denominadas huestes indianas tenían un carácter eminentemente militar y su objetivo era descubrir nuevos territorios, identificar sus recursos, entrar en contacto con la población autóctona y establecer centros urbanos (Useche 1987; Renard-Casvitz *et al.* 1988: 124-179, 233-293).

La institución por excelencia que la monarquía española introdujo para asegurar su dominio fue la encomienda. La Corona entregaba una población Indígena dentro de un territorio específico a los súbditos que se habían destacado en sus servicios de descubrimiento y conquista militar. Los encomenderos no tenían derechos sobre la tierra, sino sobre las poblaciones reagrupadas en nuevos asentamientos, adoctrinadas en la fe cristiana, y empleadas como fuerza laboral en actividades diversas como parte de su transformación en vasallos. Aunque la encomienda tuvo mayor presencia en las zonas costeras y serranas, también se extendió al piedemonte amazónico, especialmente en el actual Ecuador (Renard-Casvitz *et al.* 1988:233-293; Santos 1992:81-106, 157-163). Su escasa regulación condujo a violencia y abusos desenfrenados por parte de los encomenderos. La publicación de la Bula Sublimis Deus, que a-

firmaba el derecho de los Indígenas a ser tratados como cualquier otro vasallo de los príncipes cristianos, propició un cambio en la legislación, incluyendo la prohibición de heredar personas encomendadas. Esta institución iría desapareciendo lentamente con la muerte de los encomenderos, quedando los Indígenas bajo la tutela de la Corona (Peñate 1984). Sin embargo, Taylor (1999: 214) señala que los títulos y privilegios a ellos aparejados siguieron siendo reconocidos en la Amazonía occidental durante muchos años. A partir del siglo XVII, el uso de las fuerzas armadas para la conquista declinó a favor de una ocupación pacífica sin fines bélicos liderada por misioneros, como se verá en la siguiente sección. No obstante, esto no excluyó el uso de la fuerza armada en determinadas ocasiones (mediante entradas o incursiones), ya fuera para enfrentar la hostilidad nativa o para asegurar la evangelización en las fronteras inmediatas con las otras coronas europeas (Herzog 2015a: 109-114). De hecho, ingleses, franceses y holandeses también se asentaron entre los estuarios del Orinoco y el Amazonas, compitiendo con sus rivales ibéricos por las relaciones comerciales con los habitantes nativos (Hemming 1978: 119-138, 198-229, 283-311; Lorimer 1989; Van Nedeveen Meerkerk 1989).

A principios del siglo XVI, los portugueses situaron pequeñas factorías a lo largo de la costa atlántica donde se establecieron algunos de sus súbditos que ocasionalmente comerciaban con los nativos. Poco después, la Corona trató de ampliar sus dominios, dividiendo la costa en capitanías hereditarias cuya administración fue otorgada a particulares que, a su vez, repartieron tierras entre sus hombres. Desde estas capitanías se organizaban expediciones armadas, conocidas como bandeiras, para avanzar hacia el interior en busca de oro, piedras preciosas y esclavos para los enclaves costeros y las plantaciones. La capitanía más septentrional se encontraba al este del estuario del Amazonas. Los portugueses intentaron explorar el gran río desde el principio, pero la resistencia indígena a los avances de las tropas pronto frenó sus esfuerzos en el área por el resto del siglo. Las expediciones esclavistas al Pará y al bajo Amazonas se reiniciaron en el siglo XVII, ahora con la ayuda de los misioneros. Los nativos capturados

eran clasificados como esclavos, y los que eran “persuadidos” eran considerados “libres”; los primeros pertenecían a los comerciantes y colonos, los segundos fueron alojados en misiones y debían trabajar para particulares y funcionarios estatales (Hemming 1978: 7-10, 69-78, 184, 218-220, 335, 412-413; Monteiro 2019).

Hubo varios intentos de conceder la libertad a los nativos bajo el dominio lusitano; ninguno prosperó. La captura y la esclavitud de Indígenas continuaron siendo legales durante todo el período colonial, y la Corona no interfirió en la toma de esclavos (Hemming 1978: 311-317, 412-419; Perrone-Moisés 1992; Lopes de Carvalho 2019: 147). La esclavitud siguió institucionalizada durante la unión dinástica de las dos coronas ibéricas (1580-1640), a pesar de la aprobación de leyes que protegían a los Indígenas. Esto respondió, en parte a la promesa de los españoles de no modificar el marco legislativo portugués y a la sensación de que los habitantes del reino lusitano no encajaban en las Leyes de Indias (Hemming 1978: 152), y en parte al interés de los portugueses por asegurar el control de Maranhão y Pará, un territorio organizado jurisdiccionalmente como nexo de unión entre las áreas bajo control de España y Portugal que corresponde aproximadamente a la actual Amazonía brasileña (Marques 2009; Santos Pérez 2019).

Los europeos asociaron el derecho a la tierra con la agricultura, quedando fuera de esta ecuación las actividades de caza y recolección. La corona española respetó los derechos territoriales de los pueblos Indígenas sobre las tierras que cultivaban, siempre que se sometieran a las leyes del reino. En el siglo XVI, se les otorgaron títulos basados en el uso continuado de esas tierras por parte de sus antepasados. Dichos documentos serían posteriormente invocados para probar sus derechos a la tierra desde los “tiempos de la conquista” (Herzog 2013; 2015a: 124-125). Sin embargo, esto solo benefició a las sociedades sedentarias. El nomadismo de la mayoría de los pueblos amazónicos limitó el reconocimiento legal de las extensas tierras que ocupaban y utilizaban (Mariluz Urquijo 1978). La agricultura y, por tanto el sedentarismo de estas sociedades fueron as-



pectos esenciales de la sociedad colonial.

Los asentamientos urbanos (pueblos, aldeas, fuertes y misiones) fueron parte de la estrategia colonial de ocupación y control territorial (Alencar Guzmán 2017). En la Amazonía, la naturaleza intrincada, las enfermedades, la resistencia Indígena y la falta de riquezas minerales dificultaron la urbanización. Las ciudades actuales, como Belém do Pará o Santarém, permanecen en su ubicación original. Muchas otras se trasladaron, en busca de lugares menos problemáticos y cuyos recursos no se agotaran tan fácilmente, como Santa Cruz de la Sierra en la actual Bolivia o Zamora y Archidona en el actual Ecuador. Otros simplemente desaparecieron con el paso del tiempo. En la América hispana, varios pueblos fundados a fines del siglo XVI y principios del XVII sirvieron de puerta de entrada a todas las expediciones que intentaron conquistar la selva hasta fines del siglo XIX (Useche 1987; Renard-Casevitz *et al.* 1988: 124-179, 233-293; Musset 2011, 166). Del lado lusitano, agentes militares y privados se desplazaron progresivamente por los ríos Amazonas y Tocantins, y sus afluentes, impulsados por la creciente demanda de la economía extractiva y esclavista. La ubicación de las sabanas a orillas de los grandes ríos centrales favoreció la formación de grandes haciendas ganaderas y la expansión de la agricultura basada principalmente en el cacao, el tabaco y la caña de azúcar. La fuerza laboral de estas plantaciones eran principalmente nativos y esclavos y africanos que llegaron a la región a mediados del siglo XVII. Su presencia en la Amazonía incrementó significativamente la producción agrícola para la exportación. También se empleó el trabajo esclavo en la construcción de obras públicas urbanas y fortificaciones (Hemming 1978: 343, 367-376; Chamboleyron 2014; Sommer 2019: 617-618). En el siglo XVIII se dieron los últimos procesos de urbanización colonial en la Amazonía, esta vez con un carácter militar: se construyeron numerosos fortines para defender las fronteras imperiales contra los reinos rivales (Souza Torres 2011). A este proceso también contribuyeron las Comisiones de Límites: pequeñas aldeas ribereñas acabaron convirtiéndose en ciudades, como Barcelos en el actual Brasil, algunos lugares en los que se asentaron se convirtieron en

centros urbanos, como San Fernando de Atabapo en la actual Venezuela. También surgieron las llamadas ciudades “pares” a ambos lados de fronteras en disputa, como Tabatinga y Loreto de Ticunas, luego Leticia (Zárate Botía 2012).

Desde estos enclaves no sólo se iniciaron incursiones armadas, particularmente en los dominios portugueses, sino que también se establecieron relaciones comerciales con algunas poblaciones no sujetas al sistema laboral colonial. Los mercados europeos se llenaron de las llamadas drogas do sertão: vainilla, canela silvestre, zarzaparrilla, nuez moscada, urucú, índigo, aceites, resinas, madera, corteza de quina, entre otros. A cambio, los nativos obtenían hachas, cuchillos, armas y anzuelos (Solórzano 2017: 197). El interés por las herramientas de hierro llevó a muchos de ellos a buscar el contacto con los agentes coloniales e incluso a apropiarse de la tecnología de forja. El acceso a las fuentes de metales también reforzó los conflictos interétnicos y las relaciones de esclavitud entre grupos alejados de este frente comercial. La avidez por las herramientas creó circuitos comerciales que conectaban la alta Amazonía con la cuenca del Orinoco en la actual Venezuela y las costas de las Guayanas. El intercambio de esclavos por herramientas se intensificó en los siglos XVII y XVIII y se prolongó hasta bien entrado el siglo XIX (Benavides 1986, 1990; Santos 1988; Santos 1992: 5-32).

Las alianzas entre agentes europeos y pueblos Indígenas mutaron y devinieron funcionales a los intereses de unos y otros. Los grupos Indígenas independientes esperaban recibir obsequios, participar en los circuitos comerciales, obtener títulos que reconocieran su liderazgo y dominar a los grupos rivales a cambio de apoyar a los reinos europeos. Los europeos vieron en estas naciones autónomas unos aliados estratégicos, ya que podían servir como auxiliares en las expediciones a la selva, actuar como intermediarios y convencer a otros pueblos independientes de negociar con ellos. Estas alianzas permitieron la expansión de agentes coloniales (comerciantes, misioneros, soldados, ganaderos, mineros) e industrias extractivas y agrícolas (Herzog 2015a: 97-109; Roller 2019). Cabe recordar que bajo la lógi-

ca colonial europea, tales alianzas, más que asegurar la amistad con estos grupos independientes, los convertían formalmente en vasallos, y las tierras que ocupaban en propiedad de la Corona (Herzog 2015a: 95).

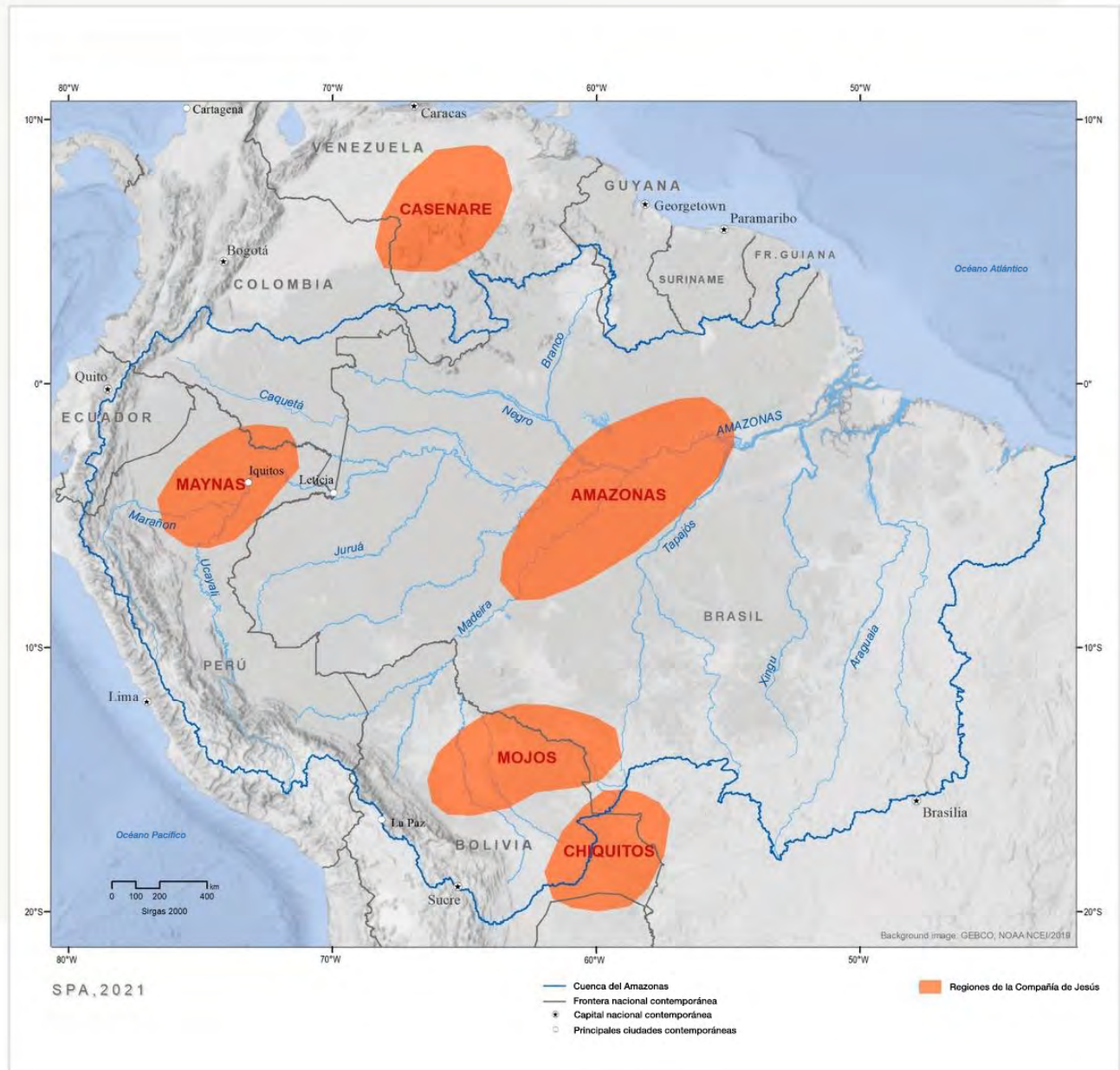
Las incursiones al interior de la Amazonía tuvieron un fuerte impacto en las sociedades nativas, provocando la desaparición o desarticulación de muchos pueblos Indígenas, así como dislocaciones regionales. Las sociedades más perjudicadas en los territorios españoles fueron las ubicadas en el piedemonte y la selva alta, por su cercanía a los centros urbanos andinos. Entre ellos, los grupos ribereños, en las riberas de los grandes ríos, fueron los más afectados, frente al menor impacto experimentado por las etnias interfluviales (Santos-Granero 1992). En tierras portuguesas, las sociedades que habitaban las riberas del río Amazonas y el estuario corrieron la peor suerte, apresadas por los agentes esclavistas de Belém do Pará. Aquellos que evitaron el contacto con los europeos habitaban el sertão, los bosques del interior, las riberas de los ríos menos transitados o las cascadas de sus afluentes (Hemming 1990: 213-218; Sommer 2019: 614). En definitiva, los pueblos más golpeados por la presencia europea fueron los que habitaban las principales vías de acceso a la Amazonía.

### 9.8 Jesuitas, Franciscanos y Otras Órdenes Religiosas

Las ciudades fueron fundadas por agentes militares y civiles para controlar el territorio, mientras que las misiones tenían como objetivo evangelizar a las poblaciones Indígenas y ponerlas bajo el dominio de las coronas ibéricas en calidad de vasallos. Las Ordenanzas para los nuevos descubrimientos, conquistas y pacificaciones de 1573 disponían que la expansión imperial sobre estas poblaciones (y los territorios que ocupaban) debían realizarse mediante la persuasión y designaban a las órdenes mendicantes responsables de tal acción. Esta norma nunca fue derogada ni modificada, por lo que seguiría siendo apelada a lo largo del siglo XVIII (Weber 2013: 144).

La primera oleada misionera no se produjo hasta alrededor de 1630. Dominicos, agustinos, capuchinos, carmelitas, franciscanos y jesuitas avanzaron hacia la Amazonía ya sea desde los Andes o desde la costa atlántica. Pero fueron los tres últimos los que lograron la mayor presencia en la región (Sweet 1995: 9-10). Los jesuitas fueron los principales agentes usados por la Corona española para penetrar la frontera amazónica, en el alto Orinoco y los llanos de Casanare y Meta, la zona de Maynas siguiendo el curso del río Napo, y las regiones de Mojos y Chiquitos en las cabeceras de los ríos Mamoré y Guaporé (Negro y Marzal 1999; Saito y Rosas 2017). Las áreas intermedias desde el piedemonte andino hasta las selvas neogranadinas fueron asignadas a dominicos, agustinos y franciscanos (Santos-Granero 1992: 125-173; Merino y Newson 1994; Chauca Tapia 2019). La vanguardia misionera tuvo mucha menos importancia para los portugueses, que delegaron el control de las poblaciones y los territorios a los soldados. El sur del río Amazonas fue asignado a los jesuitas, que operaron en los valles de los ríos Madeira, Tapajós, Xingú y Trombeta, mientras que los franciscanos se asentaron en el Cabo Norte (actual Amapá). A los carmelitas se les encomendó la evangelización en la frontera con Maynas y los valles de los ríos Solimões y Negro (Torres-Londoño 1999; Alencar Guzmán 2017: 62; Sommer 2019; Lopes de Carvalho 2019: 136-137). La búsqueda de nuevas poblaciones a las que evangelizar permitió el avance de la frontera interna de ambos imperios y el reconocimiento de la geografía e hidrología de la Amazonía, dando lugar a las primeras cartografías de estas regiones (Burgos Guevara 2005; Chauca Tapia 2015).

El objetivo de los misioneros era la cristianización y europeización de los grupos Indígenas amazónicos, considerados cultural y tecnológicamente inferiores. Su falta de un lugar de residencia fija y permanente, el desconocimiento de la fe cristiana, la supuesta falta de disciplina, orden y normas de conducta, tanto a nivel personal como grupal, fueron percibidas como signos de barbarie que justificaban la intervención misionera (Boccaro 2010: 106-112; Waisman 2010: 209-211). La prioridad de los misio-



**Figura 9.11** Compañía de Jesús en la Amazonía. Fuente: elaboración propia a partir de Livi Bacchi (2010).

neros era la conversión religiosa: los “infeles” recibían nociones de catequesis para luego ser bautizados y convertirse en “neófitos”, es decir, personas cristianas pero necesitadas de tutela pues aún debían aprender a ser “vasallos” de la Corona (Saito 2007: 454). Era una tutela religiosa que debía de-

sarrollarse dentro de las misiones, es decir, en un entorno urbano, donde los pueblos Indígenas debían abandonar ese atribuido estado de "barbarie", ligado a la vida en medio de la naturaleza, y abrazar la cultura occidental, y por tanto, “civilizada”.

La concentración de las poblaciones Indígenas significó la restricción de su movilidad y autonomía, y la introducción de aspectos culturales ibéricos que les eran ajenos. Las misiones siguieron el modelo urbanístico ibérico de “damero”, en el que la iglesia, los talleres y la residencia del clero se construyeron alrededor de una gran plaza central. Las calles paralelas estaban ocupadas por las viviendas de los neófitos, mientras que los Indígenas catecúmenos (aún no bautizados) vivían en la periferia (Martins Castilho Pereira 2014). La introducción de nuevos cultivos y la cría de ganado provocó cambios en el paisaje y la ecología de la zona (Radding 2008). El fomento de estas actividades buscaba convertir a los neófitos en “sujetos productivos” a través de su formación en oficios artesanales (por ejemplo, herrería, carpintería, hilado). Esto implicó la introducción de un nuevo concepto de tiempo, ordenado según un propó-

sito específico y regulado por una campana; aspectos disciplinarios y una noción compulsiva del trabajo, lo que llevó a la aparición de la idea de “indolencia” en caso de no producir lo esperado; y por último, la alteración de los sistemas de parentesco, los roles de género y la división del trabajo (Sweet 1995: 14-22; Santos 1992:43-44). La riqueza producida por las misiones no siempre les permitió ser autosuficientes. Como ilustra el caso de Mojos, los bienes suntuarios, los utensilios de metal y los salarios del personal especializado se financiaban con los ingresos obtenidos del trabajo esclavo en las haciendas de la Compañía de Jesús ubicadas en las costas de los actuales Perú y Ecuador (Block 1994: 65-77).

Varios grupos étnicos se congregaron en las misiones. Los europeos conocían a estos pueblos por los nombres específicos de bandas, tribus y cacicazgos, que generalmente les daban quienes no pertenecían a esos grupos. Los cronistas y clérigos asignaban múltiples nombres distintos a un mismo pueblo o aplicaban el mismo nombre a varios grupos, según su ubicación o relación en un momento dado. Estas etiquetas étnicas servían más para asignar una identidad que para describirlos, a la vez que sugerían un falso sentido de pureza o continuidad étnica, ignorando que las personas se juntaban y mezclaban, entraban y salían de grupos, o se volvían bilingües o políglotas (Weber 2013: 35). De hecho, como se discute en detalle en el Capítulo 12, estas poblaciones hablaban una gran profusión de idiomas, lo que impedía su evangelización. Los misioneros intentaron imponer una lengua franca entre los Indígenas, elaborando gramáticas y vocabularios estandarizados, intentando alcanzar una homogeneización cultural y lingüística. El resultado de esta política fue ambiguo; si bien en algunas provincias se logró la quechuización o guaranización, en otras sólo fue posible imponer el uso de una lengua franca dentro de cada misión (Lehm Ardaya 1992: 144-145; Pinheiro Prudente 2017). Idiomas que con el tiempo, se consolidaron como variantes idiomáticas específicas y se convirtieron en la marca de identidad de los pueblos Indígenas misionados (Wilde 2019: 549).



**Figura 9.12** Indígena peruano con sus armas. Fuente: Eder (1971).

La máxima autoridad al interior de la misión la ejercían los misioneros. El liderazgo de los jefes tra-

dicionales fue reconocido pero quedó subordinado a la supervisión del clero. Surgió un nuevo orden social. Los líderes Indígenas ocupaban cargos en el gobierno, asegurando el orden comunitario (moral, social, productivo), en la iglesia, actuando como auxiliares del clero en las celebraciones litúrgicas (como sacristanes o músicos) y en la milicia, desempeñando un papel defensivo frente a los avances militares lusitanos.

La jerarquización de la sociedad dio lugar a una nueva burocracia nativa que se distinguía por su atuendo (ropa y accesorios), acceso diferencial a recursos y cultura letrada, siendo instruidos en la escritura y la lectura y en artes europeas como la música, el dibujo y la orfebrería (Saito 2007; Waisman 2010; Lopes de Carvalho 2011, 2019; Avellaneda 2016; Wilde 2019). Surgieron nuevos liderazgos basados en la autoridad y el respeto que les conferían tanto los Indígenas como los misioneros, por el conocimiento de su gente y la apropiación de prácticas de origen netamente ibérico (Sweet 1995: 36-39). La música, la pintura y la escultura se convirtieron en el mejor vehículo para el involucramiento de los pueblos Indígenas en este nuevo orden, especialmente en las misiones jesuitas. Las concepciones y las estéticas de origen Indígena se reflejaron en las artes, aunque subordinadas a la lógica creativa europea, y se perpetuaron en el tiempo, incluso una vez terminado el proceso misional (Waisman 2010; Díez Gálvez 2017; Monteiro 2019).

La organización de las misiones supuso la fragmentación territorial y demográfica de varios grupos étnicos, que se vieron obligados a abandonar sus áreas de influencia tradicional para vivir dentro de los estándares de un nuevo orden social, económico, laboral y político, configurando nuevas identidades al interior de los centros. Paralelamente a este curso de deculturación, también se produjo un proceso de etnogénesis. De él tomaron parte tanto los misioneros al imponer instituciones, conocimientos y hábitos, como los Indígenas, adoptándolos y apropiándose los según sus intereses, dando lugar a la llamada “cultura reduccional” o “memoria misionera” (Block 1994; Wilde 2019). La experiencia de estos

pueblos Indígenas propició que los agentes coloniales, y luego republicanos, los consideraran más cercanos a la “civilización”, mientras que los grupos que permanecieron autónomos siguieron siendo percibidos y retratados como hostiles, bárbaros y salvajes.

### 9.9 Secularización de las Misiones

En la segunda mitad del siglo XVIII, las monarquías hispánica y lusitana impulsaron una política reformista encaminada a fortalecer sus respectivos reinos mediante la modernización y racionalización de la economía, la sociedad y el aparato administrativo tanto peninsular como americano. La secularización de las misiones perseguía la integración de los Indígenas a un sistema socioeconómico más amplio, considerando su sometimiento a las leyes generales de justicia y tributación, su inserción al mercado laboral y a los circuitos comerciales regionales, y su contacto y mezcla con la sociedad colonial.

Los jesuitas fueron expulsados como parte de esta política reformista. De entre todas las órdenes, fueron ellos quienes recibieron jurisdicción sobre la mayor parte de la Amazonía hispana. Ejercieron un control férreo sobre los neófitos a su cargo, procurando que su relación con el régimen colonial hispano fuera mínima, y actuaron con gran autonomía en la gestión y comercialización de los artículos producidos, lo que los llevó a ser vistos como una amenaza para el poder del estado colonial a mediados del siglo XVIII (Mörner 1965; Merino y Newson 1994). La presencia jesuita en la Amazonía lusitana había ido en declive desde mediados del siglo XVII. Los frecuentes conflictos entre los misioneros, los colonos y los soldados por el control de los nativos y su fuerza de trabajo tensaron la relación de los primeros con la administración colonial. Sus servicios serían solicitados y rescindidos en sucesivas ocasiones por los gobernadores de Maranhão y Pará, hasta el punto de ser reemplazados por los carmelitas en las misiones de las regiones de Solimões, Negro y Río Branco. Esta animosidad crecería a mediados del siglo XVIII, a medida que aumentaban los intereses privados e imperiales para acceder directamen-

te a los recursos y a los Indígenas bajo control jesuita (Hemming 1978: 316-341, 410-461; Lopes de Carvalho 2019).

En Portugal, la modernización doctrinal y la defensa del gobierno regio propugnadas por el marqués de Pombal precipitaron el extrañamiento de la Compañía de Jesús en 1759. En España, los esfuerzos por subordinar las órdenes religiosas alcanzaron su apogeo máximo cuando Carlos III expulsó a los jesuitas en 1767. Francia ya lo había hecho en 1764. En ese momento, la Compañía de Jesús atendía a aproximadamente 60.000 Indígenas en la frontera amazónica hispana en poco más de 70 misiones, así unos 25.000 Indígenas en alrededor de 20 misiones a lo largo del bajo Amazonas y sus afluentes en los dominios portugueses (Hemming 1990: 224; Merino y Newson 1994: 10-14).

En este contexto, la administración española aprobó diferentes disposiciones en cada una de sus jurisdicciones, con el fin de secularizar, centralizar y aculturar a las poblaciones Indígenas. El destino de las misiones jesuitas dependía de su importancia estratégica, sus recursos económicos, su proximidad a los mercados y el temperamento de los Indígenas. Los que aún se creían en proceso de conversión (neófitos) fueron entregados a las órdenes mendicantes, particularmente en las áreas de conexión en el Alto Amazonas y el Alto Orinoco. Los que se creyó que ya habían abrazado los principios católicos y “aprendido” a vivir como europeos dejaron de estar bajo tutela y fueron reconocidos como súbditos de pleno derecho de la Corona, como ocurrió en el área del Guaporé. Su gobierno fue confiado a administradores civiles, mientras que sus asuntos espirituales permanecieron en manos del clero secular (Merino y Newson 1994; Weber 2013: 162-201). A su vez, en 1757 la Corona portuguesa promulgó el Directorio que debía observarse en los asentamientos Indígenas de Pará y Maranhão. Concebido originalmente como una legislación específica para la Amazonía, pronto se extendió a todo el dominio luso-americano. Aunque se concibió como una medida temporal, estuvo en vigor durante 40 años. El Directorio retiró a todas las órdenes religiosas del control directo de las poblaciones concentradas en

las aldeas, siendo reasignadas exclusivamente al contacto y conversión de las “tribus salvajes”. Las antiguas misiones adquirieron el estatus de municipio y quedaron bajo el mando de un oficial civil. El director debía supervisar la administración y la “civilización” de los Indígenas y asegurar su rápida y completa integración en la sociedad portuguesa, es decir, la adquisición de los valores y cultura requeridos para devenir auténticos súbditos. También significó el fin legal de la esclavitud Indígena, aunque en la práctica persistió durante décadas (MacLachlan 1972; Hemming 1987: 11-12, 40, 58-80).

Ambas coronas asumieron la sumisión a la vida colonial cotidiana como la vía más óptima para la aculturación. Esta posición fue especialmente enfatizada en el lado lusitano, donde el objetivo no era otro que la “portugueización” de la Amazonía. Las misiones perdieron sus nombres nativos para ser denominadas como localidades de Portugal. Se alentó la entrada de colonos en las antiguas misiones y su matrimonio con mujeres nativas para acelerar la adopción de prácticas domésticas y económicas de corte occidental. El portugués se impuso como lengua vehicular, considerándose su uso la base fundamental de la civilización (Hemming 1987: 12; Sommer 2019: 615-616, 620-621). En los dominios españoles se intensificó el uso del castellano en las antiguas misiones en detrimento de los idiomas autóctonos. Se impuso el reconocimiento del poder y la autoridad de la monarquía para garantizar la internalización de la cultura occidental y su dominio efectivo. Los nativos dejaron de estar exentos del pago de impuestos del que se habían librado bajo la tutela misional; un deber que debían saldar con su trabajo (p. ej., textiles, cacao silvestre), un factor más que aseguraba su conversión en vasallos fieles e industriosos (Ribera 1989 [1786-1794]: 207-212; Weber 2013: 164-175). Algunos de ellos se resistieron e incluso se rebelaron contra estas exacciones económicas; otros hicieron causa común con los nuevos administradores, recreando nuevos liderazgos basados en la cultura reduccional heredada, sin que ello supusiera el abandono de su identidad étnica y de muchos de sus rasgos culturales (Block 1994).

Las políticas reformistas pretendían movilizar a la

fuerza laboral nativa, y con ello racionalizar y aumentar la producción de la región y asegurar el deseado estímulo del comercio y la industria coloniales. La ganadería se expandió, los cultivos de cacao, arroz, mandioca, tabaco y banana aumentaron, y los bienes manufacturados se diversificaron. La producción nativa atrajo la atención de los comerciantes. En algunos casos, los administradores civiles estaban a cargo de todas las transacciones; en otros, el comercio directo con forasteros se circunscribía a fechas específicas a lo largo del año. En todo caso, las poblaciones Indígenas continuaron brindando servicios a la Corona (Block 1994: 126-141; Radding 2008: 120-138). En los dominios lusitanos, bajo el gobierno del Directorio, se juzgó el desarrollo de la agricultura y la introducción del comercio como los mejores medios para “civilizar” a los pueblos amazónicos, quienes podían emplearse en la agricultura brindar servicios a los colonos y autoridades provinciales en expediciones o la tripulación de embarcaciones. El director no solo decidía para quién trabajarían y, por lo tanto, qué actividades realizarían, sino que también administraba sus salarios. Además, debían cosechar las tierras comunales de los pueblos: la producción se destinaba tanto para el consumo local como para abastecer los mercados de las grandes ciudades, los empleados estatales y las Comisiones de Límites. Los Indígenas trabajaban en las grandes plantaciones de café o azúcar junto con los esclavos africanos conducidos a la Amazonía por la compañía comercial de Grão-Pará y Maranhão (Hemmig 1987: 11-17, 40-52; Melo Sampaio 2004). Además, los nativos se insertaron en las redes de contrabando establecidas por comerciantes, clérigos, militares y gobernadores en las áreas fronterizas entre las diferentes coronas (Sommer 2006; Lopes de Carvalho 2011).

El nuevo sistema hizo más vulnerables a los pueblos Indígenas a las exigencias laborales, la expropiación de sus tierras, el abuso de los responsables de los pueblos y la explotación indiscriminada de los recursos naturales de los que dependía su subsistencia. En los dominios españoles, la división entre asuntos temporales y los espirituales generó tensiones entre los funcionarios estatales y el clero, propiciando conflictos entre estos y los líderes nativos. En

los pueblos del Directorio, los directores recibían un porcentaje de la producción como recompensa por el trabajo; esto fomentó el abuso físico y la creciente sobreexplotación de los Indígenas. Durante los 40 años que estuvo en vigor esta norma, la población administrada en Pará y la Amazonía se redujo en más de un tercio, de 30.000 en 1757 a 19.000 en 1798 (Hemming 1987: 57, 60).

Todos estos factores contribuyeron al despoblamiento y la desintegración de los pueblos (pero no todos, ni siquiera la mayoría), además de aumentar las posibilidades de propagación de enfermedades y promover las deserciones (Merino y Newton 1994: 28-30). La mayoría de los Indígenas bajo la protección de órdenes mendicantes o cuyo asentamiento había sido tardío abandonaron las misiones y regresaron a la vida en los bosques. Ocasionalmente se unieron a comunidades de esclavos africanos que habían huido del dominio colonial. Este fenómeno se produjo sobre todo, pero no exclusivamente, al norte de las cabeceras y tramos medios del río Amazonas. Muchos descendientes de estas poblaciones en aislamiento voluntario en afluentes remotos fueron encontrados por etnógrafos y misioneros en los siglos XIX y XX, que los clasificaron erróneamente como grupos “no contactados” (Sommer 2019).

### **9.10 Resistencia Indígena Contra la Conquista y la Colonización**

Desde la llegada de los primeros conquistadores hasta el final del período colonial, en la Amazonía se implementaron múltiples mecanismos de dominación, a los que los pueblos Indígenas respondieron con diversas formas de resistencia y rebeldía. A grandes rasgos, se pueden identificar tres fases en la relación entre los conquistadores y los pueblos Indígenas de la Amazonía. La primera se refiere a las incursiones exploratorias de los conquistadores hasta principios del siglo XVII. La segunda ocurrió entre la segunda mitad del siglo XVII y la primera mitad del siglo XVIII, con el establecimiento de asentamientos, ciudades, misiones y fuertes, y la entrada de diversos agentes coloniales, en su mayoría comerciantes, incluyendo traficantes de esclavos, a lo largo de los ríos. La tercera fase se inició en la se-

gunda mitad del siglo XVIII, durante los más serios intentos de consolidar el poder colonial en el marco de la competencia entre Portugal y España, en la que destacan las Comisiones de Límites y expediciones como resultado de los tratados de Madrid y San Ildefonso.

Si bien algunos mecanismos de dominio desarrollados durante la colonia parecen haber desaparecido, otros han dejado marcas explícitas o indelebles en el presente. Según elementos reiterativos en las crónicas de la época, al principio, las expediciones que ingresaron a la Amazonía en busca de riquezas se caracterizaron por el saqueo de las aldeas en busca de alimento y por la coerción sobre los Indígenas, obligándolos a construir embarcaciones y permanecer en fuertes o asentamientos europeos (Maurtua 1906; Carvajal [1541-1542] 2007). La apropiación de los medios de vida de los pueblos Indígenas estuvo acompañada por intentos de controlarlos como mano de obra.

En un principio, los conquistadores fueron recibidos con hospitalidad, pero progresivamente se difundieron las noticias de sus abusos y el recibimiento inicial en buenos términos se convirtió en una declaración de enemistad (Carvajal [1541-1542] 2007; Santos-Granero 1992). Las expresiones de resistencia más frecuentes en la primera fase de la conquista fueron el abandono y la quema de sus propias aldeas y cultivos, así como el hostigamiento constante a las expediciones. En muchos casos, los ataques a los expedicionarios se transformaron en movimientos confederados que involucraron a varios pueblos Indígenas. En ocasiones, estos movimientos lograron liberar grandes territorios y expulsar a los conquistadores durante décadas. Entre las rebeliones confederadas más antiguas, se encuentra la de los quijos, en 1541, cuando se sublevaron contra la expedición de Francisco Pizarro con la participación de varias etnias del margen izquierdo del río Coca, como reacción a las torturas que sufrieron para proporcionar información sobre la ubicación del País de la Canela (Santos-Granero 1992). Del mismo modo, las expediciones de Juan Álvarez Maldonado y Gómez de Tordoya que ingresaron a la Amazonía por el Cusco y La Paz, respectivamente, y

los conflictos entre ellos, terminaron por generar un movimiento confederado entre los araanos, toromonas, tacanas y lecos en lo que más tarde sería la región de Apolobamba en Bolivia (Ibáñez Bonillo 2011; Lehm 2016).

A medida que se consolidaron los asentamientos españoles y portugueses, se afianzaron las instituciones coloniales para el dominio de los pueblos Indígenas. Aunque a menudo se afirma que las encomiendas, los repartimientos y el trabajo forzoso en los obrajes y minas coloniales eran instituciones confinadas a los Andes, la evidencia del piedemonte muestra que, aunque dispersas, también estaban presentes en la Amazonía. Entre 1560 y 1579, la zona de los quijos fue escenario de dos levantamientos en respuesta a los abusos de los encomenderos. El segundo, dirigido por Jumandi, logró destruir algunas ciudades españolas como Ávila, Archidona y Baeza. Tras la derrota de los quijos, los jesuitas utilizaron esa ruta para establecer las misiones de Maynas (Uribe Taborda *et al.* 2020: 58-63; Campion Canelas 2018: 121-122; Ruiz Mantilla 1992).

En algunos lugares, la usurpación de tierras y la extracción de recursos naturales fue acompañada por el sometimiento y explotación de la mano de obra Indígena. Entre 1579 y 1608, en estado de permanente levantamiento, los ahuar, achual y huambisa, entre otros pueblos Indígenas, se rebelaron ante los abusos de los agentes coloniales que los obligaban a trabajar en las minas de oro. Al mando de Quiruba o Kirub, tomaron las ciudades de Logroño de los Caballeros, Sevilla del Oro, Valladolid, Huamboya y Zamora. Los españoles retrocedieron y se estableció una “frontera” que duró hasta bien entrado el siglo XX. El levantamiento tuvo una influencia significativa y se extendió a otras áreas de la Amazonía y el piedemonte (Santos-Granero 1992: 215-220; Campion Canelas 2018).

El establecimiento de misiones religiosas implicó un mayor impacto, ya que la concentración de poblaciones facilitó la propagación de enfermedades. Los misioneros presionaron los sistemas culturales, religiosos y de gobierno de los pueblos Indígenas y promovieron la homogeneización lingüística y cul-



tural. Estas acciones encontraron diversas formas de resistencia: abandono progresivo y masivo de las misiones, ataques abiertos o muerte de misioneros y soldados, o movimientos de varios grupos, como la gran rebelión de la nación cocama entre 1643 y 1669, o la de los grupos pano de Ucayali en 1766 (Santos-Granero 1992: 220-226, 227-232).

En los territorios controlados por los portugueses, el dominio colonial se caracterizó por la captura y esclavización de los pueblos Indígenas para la producción de azúcar, cacao y otros productos agrícolas. En 1720, las incursiones portuguesas por el río Negro encontraron la resistencia, encabezada por Ajuricaba del pueblo de manao, quien logró unir a los diferentes grupos de ese río, frenando el avance de los conquistadores (Sommer 2019).

Los tratados de Madrid y San Ildefonso implicaron el despliegue de expediciones y Comisiones de Límites. Estos procesos, duraron varios años y tuvieron un grave impacto en las sociedades Indígenas. En ocasiones, los líderes e incluso pueblos Indígenas enteros no tuvieron más remedio que colaborar con España o Portugal. Alternativamente, resistieron manteniendo un estado de guerra permanente, en el que los misioneros jugaron su papel (Zárate 2014). En 1755 y aún en 1766 persistieron en la región del Río Negro articulaciones multiétnicas, basadas en amplias redes precoloniales, con complejos y dinámicos sistemas de liderazgo, complejizados aún más con la incursión de agentes vinculados al mundo colonial y las relaciones entre las políticas internas y externas de los pueblos Indígenas. A fines del siglo XVIII, el control colonial del territorio no se materializó a pesar de múltiples intentos. El liderazgo Indígena demostró estrategias políticas y diplomáticas sofisticadas y el mantenimiento de un estado de guerra permanente. Este caso también destaca el enfoque, no siempre efectivo, de los imperios español y portugués para incorporar a los pueblos Indígenas al sistema colonial reconociendo sus autoridades y otorgándoles privilegios (Melo Sampaio, 2010).

Entre 1770 y 1790, la región del Tapajós fue escena

rio de ataques de los temidos mundurukús. En un principio, el objeto de sus ataques eran las canoas que conducían Indígenas cautivos, pronto escalaron victimando a cualquier agente colonial, hombre, mujer o nativo aliado de los colonos. Su constante resistencia violenta les permitió evitar ser sometidos al régimen colonial (Sommer 2019). A finales del siglo XVIII se firmaron acuerdos de paz entre los portugueses e importantes facciones de los karajá (1775), los kayapó do Sul (1780), los mura (1784-1787), los xavante (1788), los mbayá-guaikurú (1791) y, finalmente los mundurukú (1795) (Roller 2019: 641).

Algunas rebeliones tuvieron características mesiánicas que combinaban elementos de la mitología Indígena y del catolicismo. Este tipo de movimientos se hicieron más frecuentes a finales del siglo XVIII. Destaca el movimiento liderado por Juan Santos Atahualpa en la selva central del Perú, que articuló a diferentes pueblos amazónicos como los yanasha, asháninka y piro, con grupos o individuos de los Andes como el propio Juan Santos de origen cusqueño, mestizos y afrodescendiente (Santos 1992: 233). Luego del levantamiento, la región quedó aislada del resto del Virreinato del Perú hasta 1847, cien años después, cuando se iniciaron nuevos intentos de colonización en el período republicano. En estos espacios liberados, los pueblos Indígenas recuperaron su autonomía y sus formas de vida anteriores a la conquista, pero también mantuvieron elementos traídos por los españoles, como la ganadería y el cultivo de árboles frutales de origen europeo. También, muy significativamente, mantuvieron en funcionamiento numerosas herrerías para forjar herramientas y artefactos de hierro (Varese 1973; Zarzar 1989; Santos-Granero 1993).

### 9.11 Conclusiones

La conquista y colonización europea de la Amazonía implicó intensas transformaciones en el territorio, especialmente entre sus pueblos ancestrales. La presencia de los reinos de España y Portugal, pero también, en menor medida, de Francia, Holanda e Inglaterra, fue decisiva en la configuración de la re-

gión en términos políticos, administrativos, jurisdiccionales, económicos, jurídicos, lingüísticos, sociales y culturales.

Desde un principio, la Amazonía fue vista por los europeos como un espacio con potenciales riquezas inagotables listas para ser extraídas. Esa narrativa, que circuló intensamente en Europa, hacía referencia a fábulas sobre lugares y objetos de oro y a mitos de origen griego, como el de las mujeres guerreras que acabaría dando nombre a toda la región. Los agentes coloniales (funcionarios, soldados, aventureros, misioneros y científicos), fueron emisarios esenciales de dichos reinos para el conocimiento y control de los habitantes amazónicos y de sus territorios.

Los ríos navegables, desde los Andes o desde la costa atlántica, permitieron la exploración europea, la explotación de los recursos naturales y la esclavitud de los pueblos Indígenas. Estas actividades reafirmaron aún más los reclamos territoriales de cada corona sobre este “nuevo” espacio. Las instituciones formales de origen colonial como las encomiendas y las capitanías de principios del siglo XVI, propiciaron posteriormente la fundación de pueblos y ciudades de diferente tipo; algunos de origen civil y militar, con población ibérica, pero también esclavos africanos e Indígenas, y otros de origen misional, con población mayoritariamente nativa. Esas ciudades fueron puntos de apoyo para las expediciones en la cuenca más allá del gran río central, en busca de nuevos pueblos Indígenas, riquezas naturales y minerales, y territorios. Los ríos fueron las rutas más utilizadas. Las disputas por el acceso al patrimonio amazónico se tradujeron en conflictos fronterizos debido a tratados imprecisos, frágiles y cambiantes entre las coronas. Las expediciones, especialmente en el siglo XVIII, aumentaron el conocimiento geográfico y mejoraron la cartografía regional, lo que permitió definir con mayor precisión esos límites.

La dominación de las poblaciones nativas se llevó a cabo con el poder de la espada, las armas de fuego, la liturgia y las herramientas agrícolas. Los principales objetivos eran controlar a las personas como mano de obra y “civilizar” las tierras “descubiertas”.

Las relaciones se construyeron sobre las raíces de la dicotomía “civilización/barbarie”, fundada en la presencia (o ausencia) de ciertas formas de cultura, tanto urbanas como agrícolas. Los pueblos Indígenas fueron retratados como en proceso de “civilización”, y fueron agrupados, siempre que fue posible, en centros urbanos y misionales, donde participaron en actividades vinculadas con los intereses coloniales. Las personas que vivían de manera autónoma en el bosque fueron etiquetadas como “bárbaras” o “salvajes”. Esta clasificación prejuiciosa generó una cadena de “menosprecios escalonados” que ha perdurado hasta el día de hoy y se manifiesta en las relaciones entre las sociedades nacionales y los pueblos Indígenas, y frecuentemente entre los propios pueblos Indígenas, y ha ido moldeando las relaciones sociales y las políticas públicas desde la época colonial.

La *encomienda*, las misiones y la esclavitud obligaron a los nativos a participar en las actividades económicas europeas y favorecieron la propagación de enfermedades, con el consecuente declive demográfico y exterminio asociados. El despoblamiento reforzó el mito del gran vacío amazónico, justificando su ocupación por los europeos. La organización de misiones también llevó a la fragmentación territorial y demográfica de los grupos, al dejar sus tierras tradicionales para migrar a otros lugares, o al quedarse y aceptar el nuevo orden social, económico, político y laboral. La concentración de pueblos Indígenas con culturas relativamente diferentes en centros urbanos, y su contacto con los europeos, dio lugar a procesos de etnogénesis, con el despliegue de dimensiones misionales dentro de sus diversas culturas y mestizajes. Como resultado, muchos de ellos ahora son considerados “menos Indígenas”, en un intento de ignorar sus derechos como tales.

Las políticas reformistas de mediados del siglo XVIII desvincularon a los pueblos Indígenas de la tutela misionera y los incorporaron al régimen colonial general, sujetándolos al pago de impuestos y a la prestación de mano de obra, tanto para el estado colonial como para sus agentes económicos. Desde el siglo XIX, el control de la mano de obra nativa mutó en prácticas como el “habilito” o el “enganche”, perpe-

tuando las estructuras coloniales. Los gobernantes republicanos impulsaron políticas para abrir caminos y vías fluviales, establecer centros urbanos y, en particular, controlar y explotar las poblaciones y la biodiversidad.

Los pueblos Indígenas respondieron a las diferentes formas de dominio colonial a través de diversas maneras de adaptación, resistencia y rebelión. Sus estrategias incluyeron una combinación de búsqueda de refugio en regiones del interior, el hostigamiento de expediciones y embarcaciones de los colonos, la destrucción de centros urbanos coloniales, y la formación de confederaciones entre diferentes pueblos Indígenas, quienes lograron superar sus conflictos interétnicos para llevar a cabo acciones unificadas. En muchas ocasiones, lograron mantener espacios autónomos, libres del dominio colonial, por períodos relativamente largos, en algunos casos hasta la primera mitad del siglo XX.

En definitiva, la presencia europea en la Amazonía introdujo una serie de ideas y prácticas de carácter colonial que persisten hasta el día de hoy.

### 9.12 Recomendaciones

- Diversas prácticas de apropiación de la región amazónica y de sus pueblos Indígenas han aparecido desde la llegada de los europeos. La transformación de estas prácticas, a veces relacionadas con capas de colonialismo de larga duración, debe resignificarse mediante la ruptura del racismo histórico, las ideas deterministas de “civilización” o “barbarie”, y las relaciones de poder violentas y explotadoras. Las políticas para el sistema socioecológico actual requieren de enfoques críticos permanentes para evitar la reproducción de mitos y estereotipos coloniales.
- Es preciso evitar la construcción continua de múltiples “fronteras”, por ejemplo, entre los Estados nacionales y sus políticas; entre espacios y/o actividades consideradas más o menos “civilizadas” (por ejemplo, entre centros urbanos y asentamientos más dispersos en los bosques y sabanas); entre la agricultura y otras actividades

realizadas por los pueblos Indígenas y las poblaciones locales; o entre la Amazonía y los Andes.

- Los pueblos Indígenas andinos y amazónicos mantuvieron relaciones permanentemente tensas con los reinos europeos, rastreables en diversas formas de resistencia. Superar estas tensiones, que persisten hasta el siglo XXI, requiere construir relaciones respetuosas que atiendan las necesidades de las poblaciones locales y eviten la imposición de agendas de actores externos que podrían, como en el pasado, generar conflicto, despojo, pérdida, exterminio, violencia y otras consecuencias negativas.
- Varios actores contemporáneos, como los militares, misioneros o científicos del pasado, continúan generando conocimientos en y sobre el territorio. Parece necesario asegurar que esta información sea utilizada por y para el bienestar de las poblaciones amazónicas, no para incentivar nuevas expropiaciones violentas o indebidas por parte de actores internos y externos.
- Se requiere una investigación más exhaustiva sobre la historia colonial de la Amazonía, especialmente durante el siglo XVI.

### 9.13 Referencias

- Alencar Guzmán D De. 2017. La primera urbanización de los Abunás. Mamelucos, indios y jesuitas en las ciudades portuguesas de la Amazonía, siglos XVII y XVIII. *Bol Am*: 53–73.
- Almeida AF de. 2003. Samuel Fritz and the Mapping of the Amazon. *Imago Mundi* 55: 113–9.
- Avellaneda M. 2016. Guerra y milicias jesuíticas en la expansión territorial de la frontera contra el imperio lusitano, siglo XVII y XVIII. In: Salinas ML, Quarleri L (Eds). *Espacios Misionales en Diálogo con la Globalidad*.
- Barnadas JM. 1985. Francisco Javier EDER SJ: Breve descripción de las reducciones de Mojos. *Hist Bolív Cochabamba, CIV* 22.
- Benavides M. 1990. Importancia y significado de las herramientas de metal para los ashaninka de la selva central peruana. Trabajo realizado a partir de la crónica de Fray Manuel de Biedma (s. XVIII). In: Pined R, Alzate B (Eds). *Los meandros de la historia en Amazonia*. Quito, Ecuador: Abya-Yala/MLAL.
- Benavides M. 1986. La usurpación del dios tecnológico y la articulación temprana en la Selva Central Peruana: Misioneros, herramientas y mesianismo. In: *Amazonia Indígena*.
- Block D. 1994. *Mission culture on the upper Amazon: Native tradition, Jesuit enterprise and secular policy in Moxos, 1660-1880*. University of Nebraska Press.
- Boccaro G. 2010. Antropología política en los márgenes del Nuevo Mundo. Categorías coloniales, tipologías antropológicas y

- producción de la diferencia. In: Giudicelli C (Ed). Fronteras movedizas. Clasificaciones coloniales y dinámicas socioculturales en las fronteras americanas. México, CEMCA, El Colegio de Michoacán/ Casa de Velázquez.
- Burgos-Guevara H. 2005. La crónica prohibida: Cristóbal de Acuña en el Amazonas. FONSA.
- Cabot S. c.1544. Mappemonde (en guise de titre, une inscription bilingue dont le texte latin est le suivant), Présentant dans son quart sud-ouest in hac protens in planum figura continetur totus terre glodus, insule Portus, flumina Sinus Syrtus Et Br. Available in: <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/btv1b55011003p>.
- Campion Canelas M. 2018. Las fronteras como espacios de poder y resistencia en el periodo colonial. *Rev Científica Gen José María Córdova* **16**: 109.
- Carrillo F. 1987. Cartas y cronistas del descubrimiento y la conquista. Editorial Horizonte.
- Carvajal G de. [1541-1542] 2007. Descubrimiento del río de las Amazonas / relación de Fr. Gaspar de Carvajal; exfoliada de la obra de José Toribio Medina, edición de Sevilla, 1894 por Juan B. Bueno Medina.
- Carvajal G de. Rojas A. de y Acuña C de. 1941. Descubrimientos do Rio das Amazonas. Traduzidos e anotados por C. de Melo Leitão. São Paulo: Ed. Nacional. Available in: <https://bdor.sibi.ufrj.br/bitstream/doc/287/1/203%20PDF%20-%20OCR%20-%20RED.pdf>
- Castilho Pereira IAM. 2014. Em tudo semelhante, em nada parecido: uma análise comparativa dos planos urbanos das missões jesuíticas de Mojos Chiquitos, Guaraní e Maynas (1607-1767).
- Chambouleyron R, Barbosa BC, Bombardi FA, and Sousa CR de. 2011. “Formidável contágio”: epidemias, trabalho e recrutamento na Amazônia colonial (1660-1750). *História, Ciências, Saúde-Manguinhos* **18**: 987-1004.
- Chauca Tapia R. 2019. El “imperio fluvial” franciscano en la Amazonía occidental entre los siglos XVII y XVIII. *Histórica crítica*: 95-116.
- Chauca Tapia R. 2015. Contribución Indígena a la cartografía del Alto Ucayali a fines del siglo XVII\*. *Bull l’Institut français d’études Andin*: 117-38.
- Condamine CM de la. 1745. Relation abrégée d’un voyage fait dans l’intérieur de l’Amérique Méridionale: depuis la côte de la mer du Sud jusqu’aux côtes du Brésil et de la Guiane. Veuve Pissot. Available in: <https://curiosity.lib.harvard.edu/scanned-maps/catalog/44-990129483480203941>
- Condamine CM de la, Lafuente A, and Estrella E. [1738] 1986. Viaje a la América Meridional por el Río de las Amazonas. In: Viaje a la América meridional por el río de las Amazonas estudio sobre la quina. Barcelona. Alta Fulla.
- Denevan WM. 1980. La población aborigen de la Amazonia en 1492. *Amaz Peru* **3**: 3-41.
- Diez Gálvez Diez Gálvez MJ. 2017. Las misiones de Mojos: el barroco en la frontera. Instituto de Misionología.
- Eder FJ. 1791. Illustrations de Descriptio provinciae moxitarum in regno peruano. Available in: <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/btv1b2300042x/f5.item>
- Ferreira MC. 2007. O Mapa das Cortes e o Tratado de Madrid: a cartografia a serviço da diplomacia. *Varia História* **23**: 51-69.
- Fritz S. 1691. Mapa geographica del rio Marañón o Amazonas, hecha [Document cartographique manuscrit] por el P. Samuel Fritz, de la Compañía de Jesús, misionero en este mesmo río de Amazonas. Available in: <https://catalogue.bnf.fr/ark:/12148/cb40595394d>.
- García Jordán. 1999. La construcción del espacio amazónico. Una perspectiva histórica de la ocupación de la Amazonía. In: Navarro GJ, Díaz del OF (Eds). Medio ambiente y desarrollo en América Latina. Publicaciones de la Escuela de Estudios Hispano-Americanos-CSIC.
- Godin des Odonais I. 1827. Account of the adventures of Madame Godin des Odonais, in passing down the River of the Amazons, in the year 1770. In: Charlotte-Adélaïde D, Pierre R de B, Jean G (Eds). Perils and Captivity. Comprising The sufferings of the Picard family after the shipwreck of the Medusa, in the year 1816; Narrative of the captivity of M. de Brisson, in the year 1785; Voyage of Madame Godin along the river of the Amazons, in the year 1770. Edinburgh: Printed for Constable and Co. and Thomas Hurst and Co.
- Golob A. 1982. The Upper Amazon in historical perspective. PhD Diss. University of New York.
- Hemming J. 1987. Amazon Frontier. The Defeat of the Brazilian Indians. London: MacMillan.
- Hemming J. 1990. Los indios y la frontera en el Brasil colonial. In: Bethel L (Ed). Historia de América Latina. América Latina colonial: población, sociedad, cultura. Barcelona.
- Hemming J. 1978. Red gold: the conquest of the Brazilian Indians. Cambridge: Harvard University Press.
- Herzog T. 2015b. Did European law turn American? Territory, property and rights in an Atlantic world. *New Horizons Spanish Colon Law Contrib to Transnatl Early Mod Leg Hist Frankfurt*: 75-95.
- Herzog T. 2013. Colonial Law and “Native Customs”: Indigenous Land Rights in Colonial Spanish America. *Americas (Engl ed)* **69**: 303-21.
- Herzog T. 2015a. Frontiers of possession. Harvard University Press.
- Humboldt A Von, Bonpland A, and Latreille PA. 1811. Recueil d’observations de zoologie et d’anatomie comparée: faites dans l’océan atlantique, dans l’intérieur du nouveau continent et dans la mer du sud pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803. New York: Oxford University Press.
- Humboldt A von, C, Poirson JB, G, Blondeau A, G, and Aubert J-B-L G. 1814. Carte itinéraire du Cours de l’Orénoque, de l’Atabajo, du Casiquiare, et du Rio Negro offrant la bifurcation de l’Orénoque et sa communication avec la Rivière des Amazonas, dressée sur les lieux en 1800 / d’après des observations astronomiques par Alexand. Available in: <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/btv1b8492733z>.
- Ibáñez Bonillo P. 2015. History of two islands: the colonial myths of the Brazil and Guayana Islands. *Memorias*: 278-321.
- Ibáñez Bonillo P. 2011. El martirio de Laureano Ibáñez: guerra y religión en Apolobamba, siglo XVII. Foro Boliviano sobre Medio Ambiente y Desarrollo.
- Koch A, Brierley C, Maslin MM, and Lewis SL. 2019. Earth system impacts of the European arrival and Great Dying in the Americas after 1492. *Quat Sci Rev* **207**: 13-36.
- Langer J. 1997. O mito de Eldorado: origem e significado do

- imaginário su-lamericano (século XVI). *Rev Hist (Costa Rica)*: 25–40.
- Lehm Ardaya Z. 1992. Efectos de las reducciones jesuíticas en las poblaciones indígenas de Maynas y Mojos (F Santos, Ed). CE-DIME/FLACSO.
- Lehm Z. 1999. Milenarismo y movimientos sociales en la Amazonía boliviana. La búsqueda de la Loma Santa y la Marcha Indígena por el Territorio y la Dignidad. La Paz, APCOB/CIDDE-BENI/OXFAM América.
- Lehm Z. 2016. Sistematización de la historia del gobierno en la región Tacana. CIPTA, Consejo Indígena del Pueblo Tacana.
- Livi Bacci M. 2010. El Dorado in the marshes. Gold, Slaves, and Souls between the Andes and the Amazon. Cambridge, Polity.
- Lopes de Carvalho FA. 2019. Between Captivity and Conversion: Spanish Jesuits, Portuguese Carmelites, and Indigenous Peoples in Eighteenth-Century Amazonia.
- Lopes de Carvalho FA. 2011. Rivalidade imperial e comércio fronteiriço: aspectos do contrabando entre as missões espanholas de Mojos e Chiquitos e a capitania portuguesa de Mato Grosso (c. 1767-1800). *Antíteses* 4: 563–98.
- Lorimer J. 1989. English and Irish settlement on the River Amazon, 1550–1646. The Hakluyt Society.
- Lucena M. 1991. Ilustrados y bárbaros. Diarios de límites al Amazonas (1782). Madrid: Alianza Editorial.
- Lucena M. 1999. Reformar as florestas. O Tratado de 1777 e as demarcações entre a América espanhola e a América portuguesa. *Oceanos* 40: 66–76.
- MacLachlan, C. 1972. The Indian Directorate: Forced Acculturation in Portuguese America (1757-1799). *The Americas* 28/4: 357-387
- Mariluz Urquijo JMM. 1978. El régimen de la tierra en el derecho indiano. Buenos Aires: Editorial Perrot.
- Marques G. 2009. L'Invention du Brésil entre deux monarchies. Gouvernement et pratiques politiques de l'Amérique portugaise dans l'union ibérique (1580-1640).
- Martínez C. 2020. De Mato Grosso a Chiquitos: migraciones furtivas en la frontera luso-española. *Rev Bras História* 40: 101–23.
- Martín-Merás L. 2007. Fondos cartográficos y documentales de la Comisión de Límites de Brasil en el siglo XVIII en el Museo Naval de Madrid. *Terra Bras*.
- Maurtúa VM. 1906. Juicio de límites entre Perú y Bolivia. Prueba peruana presentada al gobierno de la República de Argentina. Gubernaciones de Alvarez Maldonado y Laegui Urquiza. Imprenta de Henrich Y Comp.
- Melo Sampaio P. 2010. Aleivosos e rebeldes: Lideranças Indígenas no Rio Negro, século XVIII. In: Almeida WB de (Ed). Mobilizações Étnicas E Transformações Sociais No Rio Negro. Manaus:
- Melo Sampaio P. 2004. Remedios contra la pobreza. Trabajo Indígena y producción de riqueza en la amazonia portuguesa, siglo XVIII. *Front la Hist* 9: 17–59.
- Merino O and Newson LA. 1994. Jesuit missions in Spanish America: the aftermath of the expulsion. *Rev Hist América*: 7–32.
- Monteiro JM. 2019. Indigenous Histories in Colonial Brazil. *Oxford Handb Borderl Iber World*: 397.
- Moore T. 2016. Los inka en las tierras bajas de la Amazonia suroccidental. *Rev Andin* 54: 209–45.
- Morán EF and Mastrangelo S. 1993. La ecología humana de los pueblos de la Amazonía.
- Mörner M. 1965. The expulsion of the Jesuits from Latin America. Alfred A. Knopf Inc.
- Musset A. Ciudades nómadas del nuevo mundo. Fondo de Cultura Económica.
- Negro Tua S and Marzal MM. 1999. Un reino en la frontera: Las misiones jesuíticas en la América Colonial.
- Pearce AJ, Beresford-Jones DG, and Heggarty P. 2020. Rethinking the Andes–Amazonia Divide: A cross-disciplinary exploration. London: UCL Press.
- Peñate J. 1984. De la naturaleza del salvaje a la naturaleza de la conquista. La figura del indio entre los españoles en el siglo XVI. *Cah du monde Hisp luso-brésilien*: 23–34.
- Perrone-Moisés B. 1992. Índios livres e índios escravos: os princípios da legislação indigenista do período colonial (séculos XVI a XVIII). *História dos índios no Bras* 2: 116–32.
- Pinheiro Prudente G de C. 2017. Entre índios e verbetes: a política linguística na Amazônia portuguesa e a produção de dicionários em Língua Geral por jesuítas centro-europeus (1720-1759).
- Pinto RM. 2011. Política indigenista do período pombalino e seus reflexos nas capitanias do norte da América portuguesa.
- Pizarro A. 2009. Amazonía: el río tiene voces. Chile: Fondo de Cultura económica.
- Purpura C. 2006. Formas de existência em áreas de fronteira. A política portuguesa do espaço e os espaços de poder no oeste amazônico (séculos XVII e XVIII).
- Radding C, Jastram V, and Marietr R. 2008. Paisajes de poder e identidad. Fronteras imperiales en el desierto de Sonora y bosques de la Amazonia.
- Raleigh W. 1848. The Discovery of the Large, Rich, and Beautiful Empire of Guiana: With a Relation of the Great and Golden City of Manoa. Performed in the Year 1595, by Sir W. Raleigh, Knt; Reprinted from the Edition of 1596, with Some Unpublished Documents Relative to t. Hakluyt Society. Available at <https://stolenhistory.net/threads/manoa-el-dorado-lake-parime-the-lost-city-of-gold-and-the-headless-people.1157>.
- Renard-Casevitz F-M, Saignes T, and Taylor AC. 1988. Al este de los Andes: relaciones entre las sociedades amazónicas y andinas entre los siglos XV y XVII. Editorial Abya Yala.
- Ribeiro D. 1956. Convívio e Contaminação: Efeitos Dissociativos da população provocada por epidemias em grupos Indígenas. *Sociologia* 18: 50.
- Ribeiro D. 1967. Indigenous cultures and languages of Brazil. *Indians Brazil Twent century*: 22–49.
- Ribera L. 1989 [1786-1794]. Moxos: descripciones exactas e historia fiel de los indios, animales y plantas de la provincia de Moxos en el virreinato del Perú: 1786-1794. El Viso.
- Roller HF. 2019. Autonomous Indian Nations and Peacemaking in Colonial Brazil. In: The Handbook of Borderlands of the Iberian World. New York: Oxford University Press.
- Roux JC. 2001. De los límites a la frontera: o los malentendidos de la geopolítica Amazónica. *Rev Indias*: 513–39.
- Ruiz Mantilla L. 1992. Jumandí: rebelión, anticolonialismo y mesianismo en el oriente ecuatoriano, siglo XVI. In: Opresión Colonial y Resistencia Indígena en la Alta Amazonia. FLACSO - SEDE Ecuador, Abya Yala, CEDIME.

- Saavedra y Guzmán M de. 1639. Material cartográfico manuscrito. In: Biblioteca Digital Hispánica. Available in: <http://catalogo.bne.es/uhtbin/cgisirsi/0/x/0/05?search-data1=bica0000041956>
- Saignes T. 1981. El piedemonte amazónico de los Andes meridionales: estrado de la cuestión y problemas relativos a su ocupación en los siglos XVI y XVII. (Le piémont amazonien des Andes du Sud: état de la question et problèmes relatifs à son occupation aux XVI et au XVII s. *Bull l'Institut Français d'Etudes Andin Lima* **10**: 141–76.
- Saito A and others. 2007. Creation of Indian Republics in Spanish South America. *Bull Natl Museum Ethnol* **31**: 443–77.
- Saito A and Rosas Lauro C. 2017. Reducciones. La concentración forzada de las poblaciones Indígenas en el Virreinato del Perú. Pontificia Universidad Católica del Perú. Fondo Editorial.
- Santos Gomes F dos. 2002. A “Safe Haven”: Runaway Slaves, Mocambos, and Borders in Colonial Amazonia, Brazil. *Hisp Am Hist Rev* **82**: 469–98.
- Santos-Granero F. 1993. Anticolonialismo, mesianismo y utopía en la sublevarción de Juan Santos Atahualpa, siglo XVIII. *Data Rev del Inst Estud Andin y Amaz* **4**: 133–52.
- Santos-Granero F. 1992. Etnohistoria de la Alta Amazonia: siglo XV-XVIII. Editorial Abya Yala.
- Santos Granero F. 1988. Templos y herrerías: utopía y re-creación cultural en la Amazonia peruana, siglo XVIII-XIX. *Bull l'Institut Français d'Etudes Andin* **17**: 1–22.
- Santos Pérez JM. 2019. La conquista y colonización de Maranhão-Grão Pará: el gran proyecto de la Monarquía Hispánica para la Amazonia brasileña (1580-1640). *Rev Estud Bras* **6**: 33.
- Sommer BA. 2006. Cracking down on the cunhamenas: renegade Amazonian traders under Pombaline reform. *J Lat Am Stud* **38**: 767–91.
- Sommer BA. 2019. Conflict, Alliance, Mobility, and Place in the Evolution of Identity in Portuguese Amazonia. In: Rojo D, Radding C (Eds). *The Handbook of Borderlands of the Iberian World*. New York: Oxford University Press.
- Steward JH. 1948. *Handbook of South American Indians*. US Government Printing Office.
- Sweet D. 1995. The Ibero-American frontier mission in native American history. In: Langer E, Jackson R (Eds). *The new Latin American mission history*. Lincoln & London: University of Nebraska Press.
- Taylor A. 1999. Amazonian Western Margins (1550s-1800s). In: *The Cambridge History of the Native Peoples of the Americas*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Torres SM de S. 2011. Onde os Impérios se Encontram: Demarcando fronteiras coloniais nos confins da América (1777-1791).
- Torres-Londoño F. 1999. La experiencia religiosa jesuita y la crónica misionera de Pará y Maranhão en el siglo XVII (S Negro and M MM, Eds). Lima: Pontificia Universidad Católica del Perú.
- Tyuleneva V. 2003. La leyenda del Paititi: versiones modernas y coloniales. *Rev Andin* **36**: 193–211.
- Uribe Taborda SF, González Serna A, and Tórres Aguiar E. 2020. La gobernación de los Quijos, Sumaco y La Canela Marcos del proceso de producción sociohistórica del territorio en la Alta Amazonía ecuatoriana, siglos XVI-XIX. *Universitas (Stuttg)*: 55–76.
- Useche Losada M. 1987. El proceso colonial en el Alto Orinoco-Río Negro (siglos XVI a XVIII). *Fund Investig Arqueol Nac Publicaciones* **34**: 5–208.
- Van Nederveen Meerkerk HC. 1988. Recife: The rise of a 17th-century trade city from a cultural-historical perspective.
- Varese S. 1973. La sal de los cerros (una aproximación al mundo Campa). 1968. Lima: Retablo de Papel.
- Velásquez, Juan José A. 2012. Amazonia. Construcción y representación de un discurso cultural por los conquistadores españoles del siglo XVI. *Pensar Hist*.
- Wagley C. 1951. Cultural influences on population: a comparison of two Tupi tribes. Museu Paulista, São Paulo.
- Waisman L. 2010. Urban Music in the Wilderness: Ideology and Power in the Jesuit Reducciones, 1609-1767. In: Baker G, Tess K (Eds). *Music and urban society in colonial Latin America*. Cambridge/New York: Cambridge University Press.
- Weber DJ. 2013. Bárbaros: Los españoles y sus salvajes en la era de la Ilustración. Barcelona, Crítica.
- Wilde G. 2019. Frontier Missions in South America: Impositions, Adaptations and Appropriations. In: Radding CL, Rojo D (Eds). *The Handbook of Borderlands of the Iberian World*. New York: Oxford University Press.
- Zárate CG. 2012. Ciudades pares en la frontera amazónica colonial y republicana. In: *Espacios urbanos y sociedades transfronterizas en la Amazonia*. Leticia: Universidad Nacional de Colombia, Instituto Amazónico de Investigaciones.
- Zárate C. 2001. La formación de una frontera sin límites: los antecedentes coloniales del Trapecio Amazónico colombiano. In: Franky C, Zárate C. (Eds). *Imani mundo I: Estudios en la Amazonia colombiana*. Unibiblos.
- Zárate CG. 2014. Pueblos Indígenas y expediciones de límites en el noroeste amazónico. *Front & Debates* **1**: 25–40.
- Zarzar A. 1989. Apo Capac Huayna, Jesus Sacramentado. Mito, utopía y milenarismo en el pensamiento de Juan Santos Atahualpa. Centro amazónico de antropología y aplicación práctica Lima.

## **Capítulo 10**

### Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónico



Aldeia Massape, onde vivem cerca de 200 Kanamari, Terra Indígena Vale do Javari (Foto: Bruno Kelly/Amazônia Real)

## INDEX

<b>RESÚMEN GRÁFICO</b> .....	<b>10.2</b>
<b>MENSAJES CLAVE</b> .....	<b>10.3</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>10.2</b>
<b>10.1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>10.2</b>
<b>10.2. COLONIZACIÓN Y DELIMITACIÓN TERRITORIAL DE LA AMAZONÍA</b> .....	<b>10.5</b>
<b>10.3. COSMOLOGÍAS, COSMOVISIONES Y SISTEMAS DE CONOCIMIENTO: IMPLICACIONES PARA LA GESTIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES</b> .....	<b>10.10</b>
<b>10.4. LENGUAS Y CONSERVACIÓN BIOCULTURAL</b> .....	<b>10.13</b>
<b>10.5. DIVERSIDAD BIOCULTURAL, TIERRAS Y MEDIOS DE VIDA</b> .....	<b>10.17</b>
10.5.1. AGRICULTURA Y AGROFORESTERÍA AMAZÓNICA .....	10.18
10.5.2. GESTIÓN PESQUERA Y ACUÁTICA .....	10.20
10.5.3. CAZA .....	10.21
10.5.4. EXTRACTIVISMO DE LA NUEZ DE BRASIL .....	10.21
<b>10.6. GOBERNANZA Y FORMULACIÓN DE POLÍTICAS</b> .....	<b>10.22</b>
<b>10.7. CONCLUSIONES</b> .....	<b>10.28</b>
<b>10.8. RECOMENDACIONES</b> .....	<b>10.29</b>
<b>10.9. REFERENCIAS</b> .....	<b>10.29</b>



Resumen Gráfico



**Figura 10.A** Esta figura representa una hoja de ruta para las diferentes subsecciones incluidas en este capítulo y destaca la interconexión entre los elementos de la diversidad biocultural: territorio, gobernanza, lenguas, conocimiento y medios de vida. El concepto de diversidad biocultural considera la diversidad de la vida en sus dimensiones humano-ambientales, incluyendo la diversidad biológica, sociocultural y lingüística. La biodiversidad, la diversidad cultural y la diversidad lingüística están interconectadas y han coevolucionado como sistemas socioecológicos (Maffi 2001). Estas conexiones están presentes en nuestra vida cotidiana, en los espacios urbanos y rurales y sus interrelaciones, desde lo que comemos hasta nuestros estilos de vida, incluyendo nuestra comprensión y las relaciones entre nosotros y con el entorno que nos rodea. En este capítulo, nos enfocamos más específicamente en los pueblos Indígenas y las comunidades locales (IPLCs, por su sigla en inglés) en los países amazónicos, pero estas conexiones bioculturales críticas se manifiestan entre todos los residentes amazónicos.

## Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

Simone Athayde<sup>a\*</sup>, Glenn Shepard<sup>b\*</sup>, Thiago M. Cardoso<sup>c</sup>, Hein van der Voort<sup>b</sup>, Stanford Zent<sup>d</sup>, Martha Rosero-Peña<sup>e</sup>, Angélica Almeyda Zambrano<sup>e</sup>, Gasodá Suruí<sup>f</sup>, Daniel M. Larrea-Alcázar<sup>g</sup>

### Mensajes clave

- Los pueblos Indígenas y las comunidades locales (IPLCs, por su sigla en inglés) juegan un papel fundamental en el uso sostenible y la conservación de la biodiversidad y los ecosistemas amazónicos. Se han reconocido más de 3.000 tierras y territorios Indígenas en toda la Amazonía bajo diversos sistemas de tenencia que, cuando se suman a las áreas protegidas formalmente reconocidas, representan aproximadamente el 45% de la región y protegen casi la mitad de los bosques restantes (RAISG 2020; FAO 2021).
- Las comunidades locales amazónicas no Indígenas, incluyendo pequeños grupos colectivos como las comunidades afrodescendientes (cimarrones, *quilombolas*) y extractivistas de ascendencia mixta (*mestizos*, *caboclos*, *ribeirinhos*), han sido históricamente desposeídas y a menudo se pasan por alto en la investigación científica, en el reconocimiento de derechos y en las políticas sociales y ambientales.
- Reconocer los derechos de los pueblos Indígenas y las comunidades locales a sus territorios y recursos es fundamental para el mantenimiento de los bosques amazónicos y otros ecosistemas terrestres y acuáticos, las reservas de carbono y la diversidad biocultural, incluyendo la agrobiodiversidad y los recursos genéticos, así como la seguridad alimentaria en toda la Amazonía.
- Los sofisticados sistemas de conocimiento ambiental y las cosmovisiones de los IPLCs incluyen recursos, prácticas y conceptos esenciales para comprender, utilizar y gestionar la Amazonía. Este conocimiento es fundamental para informar y orientar la investigación científica, los proyectos de desarrollo, las políticas de conservación y las iniciativas de bioeconomía.
- Muchas lenguas Indígenas amazónicas están en peligro crítico por algunas de las mismas fuerzas que amenazan la biodiversidad. Así como estas lenguas, culturas y visiones del mundo están en peligro, también lo están los sistemas de conocimiento asociados con ellos, que están vinculados y sustentan la biodiversidad amazónica.
- Las mujeres tienen un papel importante en la conservación y el desarrollo de la Amazonía, desempeñando un papel fundamental en el mantenimiento de la agrobiodiversidad amazónica, la seguridad alimentaria y la soberanía entre los pueblos Indígenas, las poblaciones afrodescendientes y otras comunidades locales.
- Los pueblos Indígenas y las comunidades locales de la Amazonía son administradores de diversas visiones del mundo, valores, instituciones y sistemas de gobernanza que son cruciales no solo para la conservación de la biodiversidad sino también para la democracia misma.

<sup>a</sup> Kimberly Green Latin American and Caribbean Center and Department of Global and Sociocultural Studies, Florida International University, 11200 SW 8th Street, 33199, Miami, FL, USA, sathayde@fiu.edu

<sup>b</sup> Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), 376 Avenida Magalhães Barata, Belém PA, Brazil

<sup>c</sup> Departamento de Antropologia, Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Av. General Rodrigo Otávio, 6200, Coroado I, Manaus, Brazil

<sup>d</sup> Centro de Antropología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), San Antonio de los Altos, Carretera Panamericana, Km 11, Estado Miranda, República Bolivariana de Venezuela

<sup>e</sup> Tropical Conservation and Development Program, Center for Latin American Studies, University of Florida, 319 Grinter Hall, PO Box 115530, Gainesville, USA

<sup>f</sup> Centro Cultural Indígena Paiter Wagôh Pakob, Aldeia Paiter/Linha 09, Km 45, Terra Indígena Sete de Setembro, Cacoal, Rondônia Brazil

<sup>g</sup> Conservación Amazónica (ACEAA), Calle 16 Calacoto #8230, La Paz, Bolivia

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

### Resumen

En este capítulo, exploramos interconexiones importantes entre la diversidad biológica y cultural en la Amazonía, definida como diversidad biocultural. La diversidad biocultural considera la diversidad de la vida en todas sus dimensiones, incluyendo los aspectos biológicos, socioculturales y lingüísticos, que están interconectados y han coevolucionado como sistemas socioecológicos. Este capítulo se enfoca en las visiones del mundo, los sistemas de conocimiento, las estrategias de subsistencia y los regímenes de gobernanza de los pueblos amazónicos documentados en estudios etnográficos, etnobiológicos y de ecología humana que comenzaron a mediados y finales del siglo XX. El enfoque se centra en los pueblos Indígenas y las comunidades locales en los países amazónicos y el territorio de la Guayana Francesa. Sintetizamos importantes procesos sociales y políticos que han llevado al reconocimiento formal de las tierras y/o territorios de los IPLCs a lo largo de la Amazonía, a pesar de las persistentes brechas, desafíos y obstáculos para el reconocimiento, consolidación y protección de estas áreas, que serán discutidos en otros capítulos de este informe. La inmensa diversidad cultural de la Amazonía se manifiesta a través de aproximadamente 300 lenguas Indígenas habladas, expresadas en cosmovisiones y relaciones espirituales con la naturaleza. Los IPLCs han desempeñado un papel fundamental en la configuración, protección y restauración de los ecosistemas y la biodiversidad amazónicos en contextos cambiantes, a pesar de los procesos históricos en curso, incluidos el genocidio, las enfermedades, la violencia, el desplazamiento y los conflictos entre la conservación y las agendas de desarrollo. Los pueblos amazónicos tienen estrategias de subsistencia diversas e interconectadas, que incluyen la agricultura y la agroforestería, la pesca y la gestión acuática, la caza, la recolección y extracción de recursos, y las actividades económicas rurales/urbanas basadas en el mercado y el empleo asalariado en diferentes sectores. Estas actividades y prácticas están influenciadas en mayor o menor medida por las variaciones estacionales y geográficas, las características del ecosistema, la diversidad cultural, las fuerzas del mercado y las políticas públicas. Destacamos el importante papel que juegan las mujeres en la protección de la agrobiodiversidad, promoviendo la seguridad y la soberanía alimentaria en la Amazonía. Las políticas destinadas a conservar y utilizar la biodiversidad amazónica deben reconocer los derechos socioculturales y territoriales de los IPLCs y ser integradoras de los conocimientos, lenguas, visiones del mundo y prácticas espirituales Indígenas y locales.

*Palabras clave: Diversidad biocultural; pueblos amazónicos; Pueblos Indígenas y comunidades locales (IPLCs); Conocimiento Indígena y local (ILK, por su sigla en inglés); Cosmologías y epistemologías Indígenas y locales; medios de subsistencia; gobernanza territorial*

### 10.1. Introducción

Este capítulo describe las interconexiones críticas entre la diversidad sociocultural y biológica en la Amazonía, lo que se ha denominado “diversidad biocultural”. El concepto surgió de la intersección entre diversas disciplinas académicas y los sistemas de conocimiento Indígenas y locales (ILK, por su sigla en inglés), y reconoce que todos los humanos están inmersos en una red de interdependencia entre sistemas culturales, lingüísticos y biológicos (Maffi y Woodley 2010). En todo el mundo, las culturas humanas han coevolucionado con diferentes ecosistemas a través de los lugares en los que vivimos, los

alimentos que consumimos, los paisajes que construimos y los sistemas espirituales y políticos que defendemos. En la Amazonía, la diversidad biocultural es especialmente rica, expresada a través de una multitud de identidades culturales, cosmovisiones, lenguas, sistemas de conocimiento y medios de vida; y sus regímenes de gobernanza asociados, innovaciones tecnológicas y prácticas de gestión del paisaje (Balée 1989, 2003; Heckenberger 2010; Sallisbury y Weinstein 2014; Athayde *et al.* 2017a; Caballero-Serrano *et al.* 2019). Estos procesos interrelacionados tienen implicaciones importantes, pero en gran medida pasadas por alto, para la toma de decisiones y las políticas relacionadas con la conserva-

ción de la biodiversidad y el desarrollo sostenible, como se analiza en otras partes de este informe.

Para este capítulo, hemos adaptado la definición de “Pueblos Indígenas y comunidades locales” propuesta por las Naciones Unidas para reflejar la diversidad de los pueblos amazónicos, incluyendo aquellos que se identifican a sí mismos como Indígenas, pertenecientes a naciones o grupos étnicos específicos, así como comunidades afrodescendientes, *caboclos* o mestizos ribereños, y comunidades extractivistas forestales como caucheros, recolectores de açaí, recolectores de nueces de palmas, entre otros. Algunos de estos pueblos y comunidades, a lo largo de años de lucha, han visto parcialmente reconocidos sus derechos culturales y territoriales por los estados nación que los abarcan, mientras que otros no. Por lo tanto, además de la enorme diversidad de contextos socioecológicos y estrategias de subsistencia en la Amazonía, también existen particularidades políticas y legales muy variables que inciden en la soberanía sociocultural, el acceso a los recursos y los derechos territoriales de los diferentes pueblos (IWGIA 2020). Este capítulo se enfoca en las visiones del mundo, los sistemas de conocimiento, las estrategias de subsistencia y los regímenes de gobernanza de los pueblos amazónicos documentados en estudios etnográficos, etnobiológicos y de ecología humana que comenzaron a mediados y finales del siglo XX. En este sentido, el capítulo da seguimiento al contexto histórico presentado en los Capítulos 8 y 9, mientras prepara el escenario para las discusiones sobre la Amazonía contemporánea en los siguientes capítulos.

La Amazonía es el hogar de aproximadamente 47 millones de personas que viven en las ocho naciones amazónicas de Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Perú, Surinam y Venezuela, además del territorio de la Guayana Francesa. De este total, aproximadamente 2,2 millones son Indígenas (4,6%), que consisten en al menos 410 grupos étnicos o naciones distintas, incluidos unos 80 grupos que permanecen en aislamiento voluntario (IWGIA 2020; RAISG 2020). Se han reconocido más de 3.000 tierras y territorios Indígenas en toda la Amazonía bajo diversos sistemas de tenencia que, cuando se su-

man a las áreas protegidas formalmente reconocidas, representan casi el 45% de la región y protegen casi la mitad de los bosques restantes (RAISG 2020; FAO 2021). Más del 80% del área ocupada por pueblos Indígenas en la Amazonía está cubierta de bosques, y el 35% de todos los bosques intactos que quedan en América Latina están ocupados por pueblos Indígenas. Estas estadísticas son una clara indicación del vínculo inextricable entre la diversidad cultural y biológica en la Amazonía y destacan a los IPLC como socios cruciales para la conservación continua de la biodiversidad, así como para la gestión forestal y la restauración ecológica (IPBES 2019).

## **10.2. Colonización y Delimitación Territorial de la Amazonía**

Para contextualizar las relaciones bioculturales dentro de la complejidad de las formaciones sociales poscoloniales amazónicas, describimos brevemente los procesos históricos de colonización, resistencia y reconocimiento parcial de los derechos socioculturales y territoriales de los pueblos Indígenas y comunidades locales que tuvieron lugar durante el siglo XX en los países amazónicos. La Figura 10.1 presenta una cronología histórica que resume los principales momentos y eventos que llevaron a la reivindicación actual de derechos y configuraciones territoriales en los países amazónicos.

Los primeros exploradores europeos de la Amazonía describieron grandes aldeas que se contaban por miles (Denevan 1976; Hemming 2008), y un trabajo arqueológico reciente ha confirmado la existencia de grandes estados precoloniales en algunas partes de la Amazonía que realizaron amplios movimientos de tierra y desarrollaron ricas tradiciones artísticas y religiosas (Erickson 2006; Heckenberger *et al.* 2008; Rostain 2008; Fausto 2020; ver el Capítulo 8). Algunos pueblos amazónicos se dedicaron al comercio de larga distancia con pueblos andinos y costeros (Camino 1977; Santos-Granero 2002). La colonización europea resultó en esclavitud, desplazamiento, destrucción por enfermedades, violencia y la extinción cultural de muchos pueblos Indígenas desde el siglo XVI (Capítulo 9). Las complejas forma-

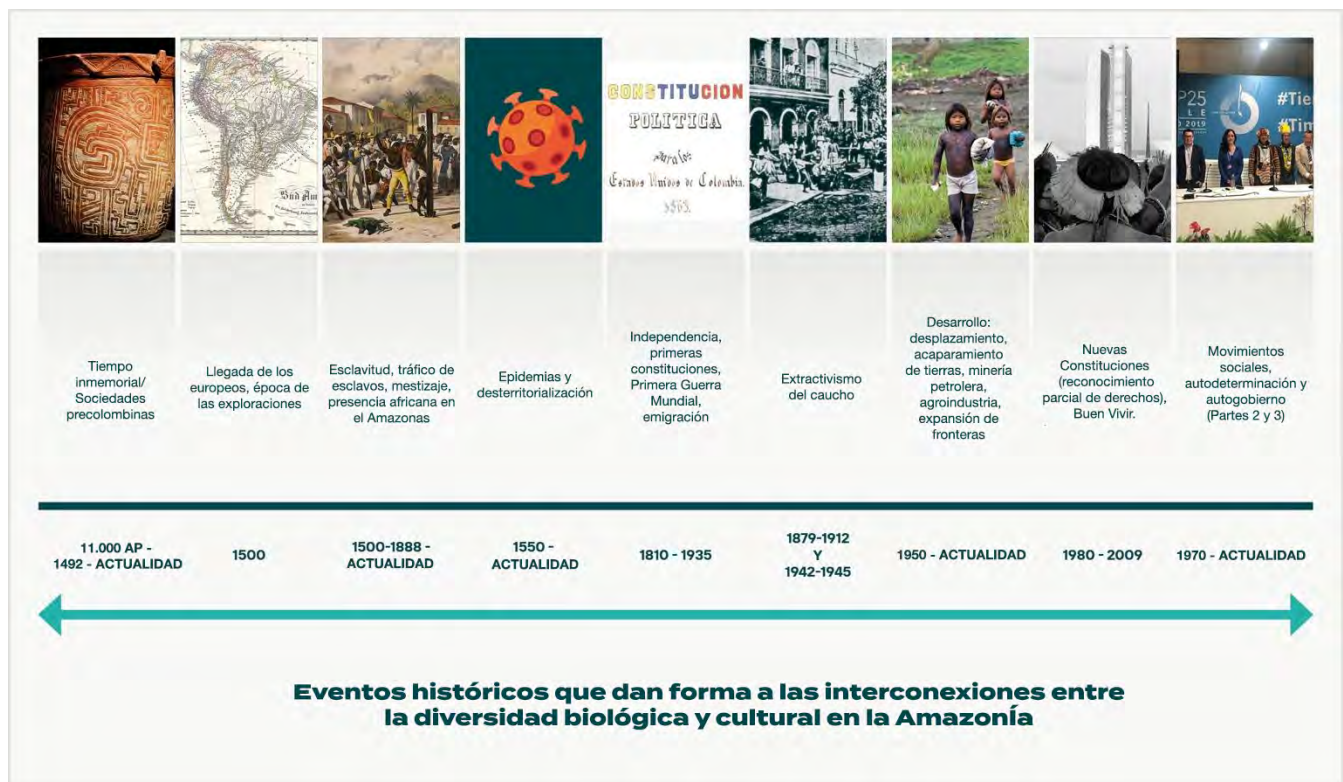
## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

ciones políticas precoloniales y las tradiciones artísticas que se encuentran en el registro arqueológico fueron casi exterminadas en los primeros cien años de la colonización europea (Walker *et al.* 2015). Por lo tanto, las observaciones hechas por misioneros, exploradores e investigadores entre los pueblos Indígenas no reflejan el estado primordial de "pre-contacto" de la vida política y social amazónica (Shepard *et al.* 2020). En cambio, las formaciones sociales y las adaptaciones ecológicas de los pueblos Indígenas históricos y contemporáneos de la Amazonía deben entenderse a través de la lente del genocidio posterior a la conquista (Beckerman 1979).

Los ciclos subsiguientes de migración y explotación de recursos en la Amazonía (ver el Capítulo 11) resultaron en la formación de diversas identidades amazónicas y grupos socioculturales, incluyendo campesinos, comunidades ribereñas, comunidades de base forestal y grupos afrodescendientes como

los cimarrones en Surinam y la Guayana Francesa, y los *quilombolas* en Brasil (Kambel 2006; Superti y Silva 2015; Chambouleyron e Ibáñez-Bonillo 2019). En particular, el auge del caucho de fines del siglo XIX resultó en una migración masiva de campesinos empobrecidos hacia el interior de la Amazonía, lo que resultó en la esclavitud, el desplazamiento o el exterminio de miles de comunidades Indígenas (Schmink y Wood 1992; Hecht 2010).

A lo largo de estos procesos históricos, los pueblos Indígenas, las comunidades afrodescendientes y/o los campesinos o *caboclos* sobrevivientes constituyeron comunidades locales en todo el interior de la Amazonía y se dedicaron a diversas actividades extractivas y económicas como la extracción de caucho, la caza, la pesca, la minería y la agricultura de plantación (Capítulo 11). Las economías extractivas se construyeron sobre un sistema de servidumbre por deudas que, además de suministrar mano de



**Figura 10.1** Línea de tiempo que resume los eventos históricos que afectan los derechos socioculturales y territoriales de los IPLC en los países amazónicos. Las fechas y los eventos son aproximaciones y no aplican necesariamente a todos los países o pueblos, mientras que algunos eventos y sus efectos están en curso. (Foto Nuevas Constituciones de Beto Ricardo/ISA; otras figuras bajo derechos de uso de Creative Commons).

obra barata y materias primas a los colonos, misioneros religiosos y estados nacionales emergentes, también buscaba asimilar, reprimir y exterminar la diversidad cultural, lingüística y religiosa Indígena en nombre de la “civilización” y el progreso (Ribeiro 1962). En este sentido, las industrias extractivas y los ciclos económicos estuvieron estrechamente ligados al nacimiento de los estados nación en América Latina y la consolidación de una comprensión colonial de la superioridad racial y cultural sobre las poblaciones Indígenas y africanas esclavizadas (Capítulo 13).

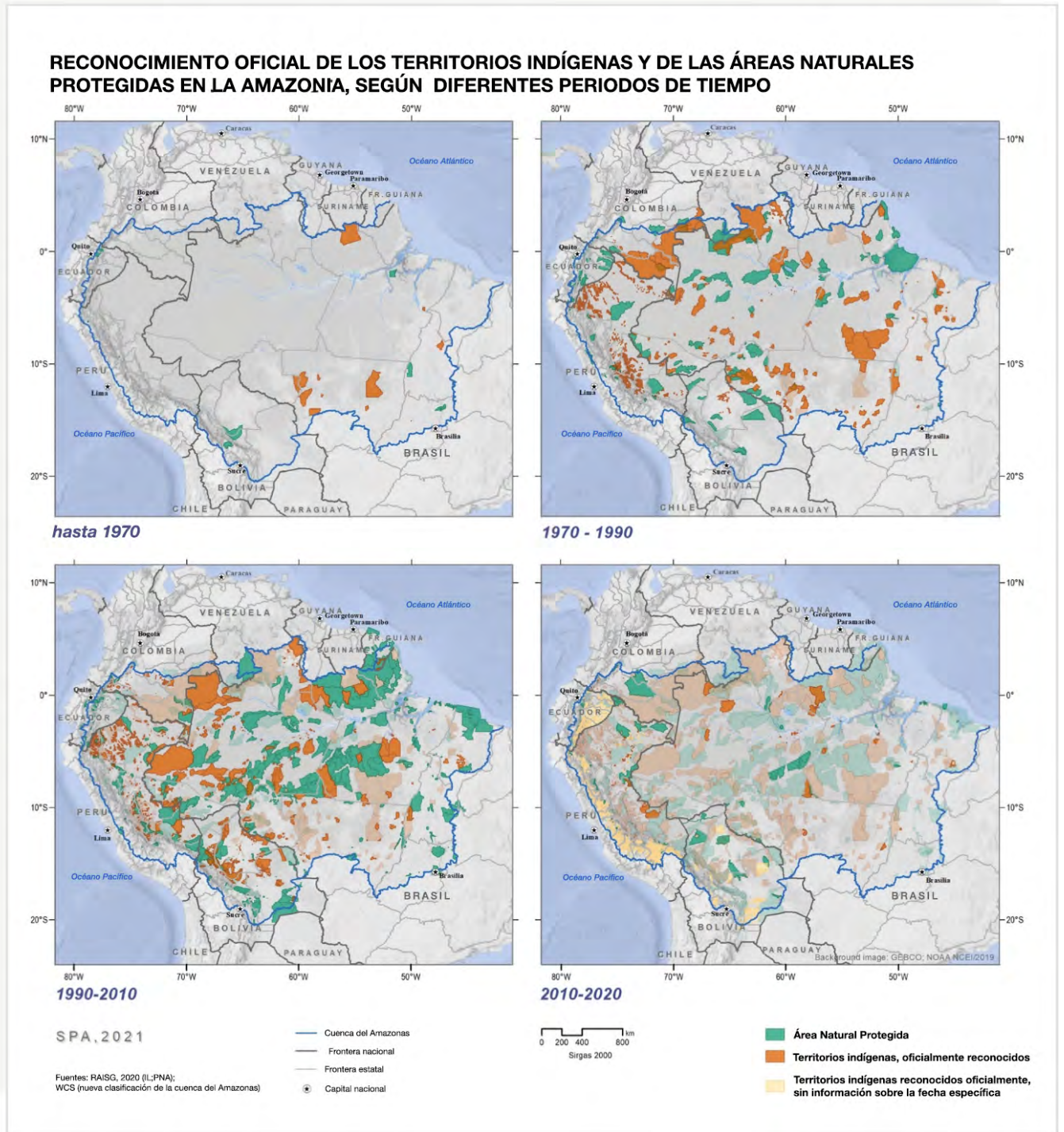
Los pueblos Indígenas y afrodescendientes de la Amazonía han sido históricamente juzgados según estereotipos racistas y coloniales que los consideraban atrasados, inferiores, primitivos y un obstáculo para el desarrollo cultural y económico (Castro-Gómez 2009, 2010). Estas ideologías permearon las primeras constituciones y otras leyes que impactaron a estas poblaciones en diferentes países amazónicos. Por ejemplo, la Constitución colombiana de 1886 pretendía construir un país moderno “sin razas inferiores”, refiriéndose a lo que denominaban los “salvajes” que habitaban los bosques amazónicos (Castro-Gómez 2009; Marquardt 2011). Tales ideologías llevaron a la promulgación de leyes que promueven la inmigración europea a varios países latinoamericanos después de la Primera Guerra Mundial, en un esfuerzo por “blanquear” sus poblaciones (Castro-Gómez 2009; Kabalin Campos 2018; Silva y Saldivar 2018).

La permanencia de pueblos Indígenas aislados o “no contactados” y los procesos históricos de “primer contacto” con ellos han generado equívocos en el imaginario popular, reviviendo estereotipos coloniales de pueblos que han vivido intactos en condiciones de “Edad de Piedra” desde tiempos inmemoriales (Milánez y Shepard 2016). Sin embargo, en la mayoría de los casos, los pueblos aislados pertenecían a estados más grandes que mantuvieron redes de comercio y relaciones sociales con sus vecinos hasta tiempos recientes. A menudo, fue la experiencia de la esclavitud y la violencia durante el llamado “boom del caucho” a principios del siglo XX lo que obligó a algunos pueblos Indígenas a optar por el

aislamiento social radical de todos los forasteros como estrategia de supervivencia (Shepard 2016). Varios países amazónicos han desarrollado políticas y agencias específicas para proteger a estas poblaciones vulnerables y sus territorios (Opas *et al.* 2018).

A partir de la década de 1950 y hasta el presente, la mayoría de los países amazónicos se embarcaron en un proyecto “desarrollista”, promoviendo la colonización interna en áreas del interior consideradas demográficamente “vacías”, aunque de hecho pobladas por IPLC remanentes. Estas políticas llevaron a la creación de fronteras internas, donde el acaparamiento de tierras, la deforestación y la extracción de recursos contribuyeron a conflictos sociales y luchas ideológicas sobre el uso y la función de la tierra (Schmink y Wood 1984). En este período, que duró hasta la década de 1980, la mayoría de los países amazónicos todavía consideraban a los pueblos Indígenas con una actitud paternalista como seres humanos inferiores que debían ser asimilados a la fuerza laboral nacional, como se ejemplifica en el “Estatuto del Indio” brasileño de 1973 (Ramos 1998).

En respuesta a las condiciones laborales opresivas, la violencia y el desplazamiento territorial producido por estos procesos, diversos pueblos Indígenas, afrodescendientes y otros amazónicos comenzaron a movilizarse, a partir de la década de 1970, reclamando derechos colectivos a la tierra, medios de vida, autonomía cultural y participación democrática (Silva y Postero 2020), al mismo tiempo que obtenían la atención y el apoyo de los movimientos sociales y ambientales nacionales e internacionales (Ramos 1998). La Coordinadora de Organizaciones Indígenas de la Cuenca Amazónica (COICA) fue fundada en Perú en 1984 e incluye organizaciones miembros en todos los países amazónicos, así como en la Guayana Francesa. Los IPLC amazónicos han contribuido y se han beneficiado de iniciativas internacionales como el Convenio 169 de 1989 de la Organización Internacional del Trabajo, que fue ratificado por Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. El derecho a la libre determinación también ha sido reconocido en otros instrumentos



**Figura 10.2** Mapas que muestran la evolución del reconocimiento de los territorios Indígenas (TI) y las áreas protegidas (AP) en la Amazonía en diferentes periodos de tiempo. El mapa se limita a la cuenca de drenaje de la Amazonía y no incluye las tierras bajas circundantes o adyacentes como la cuenca del Orinoco. Es posible que falte información específica por país.

### Cuadro 10.1 Paiterey Karah: La lucha por la demarcación de la Tierra Indígena Sete de Setembro - Cacoal - Rondônia - Brasil. Por Gasodá Suruí<sup>1</sup>

El Pueblo Indígena Paiter, cuyo nombre significa “Pueblo Verdadero” o “Nosotros Mismos”, también conocido como Rondônia Suruí, vive en el Paiterey Karah, que en lengua Tupi Mondé significa “la tierra de los Paiterey”. Este territorio es conocido como Tierra Indígena Sete de Setembro, nombre que le dio la Fundación Nacional del Indio (FUNAI) en referencia al primer contacto del grupo con los pueblos no Indígenas, que ocurrió el 7 de septiembre de 1969.

Los Paiter hablan una lengua de la familia Mondé en la estirpe Tupi y están formados por cuatro grupos clanes que conforman nuestra vida sociocultural: *Gãmeb* (avispa negra), *Gapgir* (avispa amarilla), *Kaban* (fruto de mirindiba) y *Makor* (bambú taboca). La población en 2001 era de aproximadamente 1.500 personas distribuidas en 28 aldeas establecidas a lo largo del territorio, con el objetivo de cuidar y proteger la tierra de posibles ataques e invasiones de madereros, mineros, cazadores y pescadores ilegales.

Según los Paiterey, el territorio original, antes del contacto con la sociedad no Indígena, se extendía hasta Cuiabá, y las fronteras actuales eran inexistentes. Tras la llegada de los no Indígenas, las tierras de los Paiter fueron invadidas y los bosques fueron destruidos. Entonces llegó el gobierno, abrió la carretera BR364, que parecía una enorme serpiente que abrió la selva, tragándose a nuestra gente, empujando nuestra tierra, expulsando a los paiterey y dejándoselo todo a los invasores.

A través de la comunicación intergeneracional, los Paiter aún recuerdan la época en que huyeron de su territorio original en el siglo XIX, huyendo de la persecución de los blancos. Durante la fuga se produjeron conflictos con otros grupos Indígenas y no Indígenas. Desde finales del siglo XIX hasta la década de 1920, con la explotación del caucho, la construcción de la vía férrea Madeira-Mamoré y la instalación de líneas telegráficas por parte de Rondón, el flujo migratorio hacia Rondônia se incrementó y sus efectos se hicieron sentir en las poblaciones Indígenas de la región, provocando muchas luchas y muertes.

La demarcación física de la tierra Suruí ocurrió en 1976 luego de una importante presión sobre el gobierno brasileño por parte de los líderes Paiter y FUNAI, que implicó varios viajes a Brasilia para discutir el asunto. La homologación ocurrió mediante decreto 88.867 del 17 de octubre de 1983. Actualmente, la Tierra Indígena Sete de Setembro ocupa un área de 248.147 ha, ubicada en los Estados de Rondônia y Mato Grosso. Este es un espacio donde los Paiter conservan sus valores, creencias y costumbres, y donde se desarrollan procesos históricos y relaciones sociales. La reducción al territorio excluyó sitios importantes para los rituales Indígenas, como la región de Pimenta Bueno, cerca del límite de Cacoal, donde se localizó un *tucumanzal* (palmera *Astrocaryum*), material fundamental para las artesanías utilizadas como adornos corporales durante el intercambio de regalos de el *Iway* y *Metare*, en la celebración de *Mapimaih*.

<sup>1</sup> Líder Indígena del pueblo Paiter, también conocido como Rondônia Suruí. Graduada en Turismo por el Centro Universitário São Lucas de Porto Velho, Rondônia. Maestría en Geografía y Ph.D. estudiante de Geografía en la Universidad Federal de Rondônia. Creador y fundador del Centro Cultural Indígena Paiter *Wagôh Pakob*, "Fuerza de la Naturaleza", iniciativa Indígena Paiter creada en noviembre de 2016 para defender y garantizar el territorio, así como la cultura y los saberes tradicionales del pueblo Paiter Suruí de Aldeia Paiter. Investigadora del Grupo de Investigación Geografía, Naturaleza y Territorialidad Humana de la Universidad Federal de Rondônia.



internacionales, como la Declaración de las Naciones Unidas sobre los Derechos de los Pueblos Indígenas de 2007. Como resultado de tales movimientos nacionales e internacionales, muchos países amazónicos implementaron reformas constitucionales o legales que garantizan diferentes derechos territoriales, culturales, sociales y políticos a los IPLC (Figura 10.2 y Cuadro 10.1; Cottrol y Hernandez 2001; Seider 2002; Postero 2007; Almeida 2008).

En la década de 1990, la filosofía del Buen Vivir surgió en América Latina como una alternativa al modelo dominante de desarrollo capitalista que había traído pobreza generalizada, desigualdad y destrucción ambiental a la región (Gudynas y Acosta 2011; Vanhulst y Beling 2015). Esta filosofía está arraigada en las cosmovisiones y lenguas Indígenas andinas (*sumak kawsay* en kichwa y *suma qamaña* en aymara), enfocándose en la idea del bienestar colectivo entre los seres humanos y entre los seres humanos y la naturaleza. Los principios del Buen Vivir fueron incorporados en las constituciones de Ecuador (2008) y Bolivia (2009).

A pesar de estos avances políticos y su contribución potencial a la conservación de la diversidad biocultural, quedan muchos desafíos para la puesta en práctica de los conceptos y derechos de los IPLC en la Amazonía (Vanhulst y Beling 2015). En Venezuela y Bolivia, por ejemplo, los derechos legales sobre la tierra se otorgan solo a una pequeña proporción de los reclamos territoriales. En Brasil, a pesar de que aproximadamente el 21% de la región amazónica ha sido demarcada como tierras Indígenas, los intereses de la agroindustria, la tala y la minería han presionado para socavar estas protecciones establecidas, lo que ha llevado a una nueva ola de conflictos, violaciones de derechos, invasiones, deforestación ilegal, y violencia contra los pueblos Indígenas, las poblaciones afrodescendientes y otras comunidades locales (RAISG 2020; ver los capítulos siguientes). En respuesta, las comunidades Indígenas, afrodescendientes y otras comunidades amazónicas se han unido recientemente para luchar por su causa común, con un sorprendente surgimiento de coaliciones y colectivos liderados por mujeres (Giacomini 2017; Mello y Schmink 2017).

### **10.3. Cosmologías, Cosmovisiones y Sistemas de Conocimiento: Implicaciones para la Gestión de los Recursos Naturales**

Entre los pueblos Indígenas amazónicos y las comunidades locales, la organización sociocultural, política y económica está mediada por formas específicas a través de las cuales las personas comprenden e interactúan con el mundo y, más ampliamente, con el cosmos. Estas cosmologías y visiones del mundo se diferencian dentro y entre grupos culturales y tienen una fuerte influencia en las percepciones e interacciones de las personas con los ecosistemas y la biodiversidad (Hill 1988; Reichel 1999; Seeger 2004).

En contraste con las sociedades coloniales europeas, los pueblos Indígenas amazónicos no ven los bosques que los rodean como reinos “naturales” separados, llenos de recursos objetivados para ser dominados y explotados por los humanos. En cambio, ven a los diversos animales, plantas y otras entidades como seres sintientes con sus propias vidas sociales y puntos de vista subjetivos (Costa y Fausto 2010; Rival 2012). En este sentido, los chamanes amazónicos son más que curanderos; son responsables de comunicarse y negociar con la multitud de otros seres que pueblan el cosmos para proteger a las sociedades humanas (Descola 1994; Carneiro da Cunha 1998; Viveiros de Castro 1998; Shepard 2004; Athayde *et al.* 2016). En su autobiografía, *The Falling Sky*, el chamán yanomami Davi Kopenawa (Kopenawa y Albert 2014: 116-118) enumera las enfermedades depredadoras y los espíritus ayudantes chamánicos, los *xapiri*, como una lista enciclopédica de especies biológicas:

“Cuando nos encuentran en el bosque, los *seres malvados nē wāri* nos consideran un juego. Nos ven como monos araña y a nuestros hijos como loros. ¡Es verdad! ¡Este es el nombre que nos dan! Nunca podríamos sobrevivir sin la protección del *xapiri*. ... Muchos *xapiri* son buenos para seguir los rastros de los seres malignos, incluyendo los perros de caza y los espíritus de los pecaríes, que olfatean sus huellas. ...

Los espíritus de las avispas les lanzan flechas, los espíritus de los *witiwitima namo kite* los laceran con sus afiladas cuchillas y los espíritus de los coaties los derriban con sus garrotes. ... Los del árbol *wari mahi* los azotan. Con sus cráneos abiertos y sus cuerpos cubiertos de heridas, los seres malignos aturdidos finalmente tropiezan. Entonces el *xapiri* puede obligarlos a soltar a su presa y abandonar la lucha.”

Los pueblos amazónicos ven el cosmos como una especie de ecosistema (Reichel-Dolmatoff 1976; Århem 1996), y la depredación es una metáfora fundamental que estructura las relaciones multifacéticas entre humanos, animales y el mundo de los espíritus (Fausto 2007). Así como los humanos cazan y matan animales para comer, ciertos animales peligrosos, demonios y otros espíritus depredadores ven a los humanos como presas. Esta comprensión relacional de la cosmología Indígena amazónica ha sido denominada “animismo” (Descola 1994) o “perspectivismo” (Viveiros de Castro 1996; Lima 1999), plagada de transformaciones e intercambios que cruzan los límites de las especies y desafían las dicotomías occidentales como naturaleza/cultura, cuerpo/mente y materia/espíritu (Daly y Shepard 2019). Un aspecto importante del ILK es que las percepciones y las relaciones difieren entre los grupos de edad, el género y los roles que desempeñan en la comunidad (Reichel 1999; Howard 2003; Athayde *et al.* 2017a; Athayde y Silva-Lugo 2018).

Así como los conceptos de los pueblos Indígenas sobre las relaciones entre humanos y animales desafían los conceptos occidentales sobre taxonomía y ontología, también desafían las nociones capitalistas sobre la extracción y gestión de recursos. Por ejemplo, en oposición a la noción de Adam Smith de las fuerzas del mercado que gobiernan los asuntos económicos occidentales, Kopenawa (Kopenawa y Albert 2014: 149) describe el concepto *ně rope*, que se traduce como “valor del crecimiento”, una especie de “mano invisible” que regula la economía, la ecología y la espiritualidad yanomami:

“El valor del crecimiento permanece abundante en el bosque y si nuestros jardines to-

man el valor del hambre, nuestros chamanes beben el *yākoana* [rapé psicoactivo] para traerlo de vuelta a casa. ... Cuando la riqueza del bosque se esfuma, la caza se vuelve flaca y escasa, pues esta riqueza es la que hace prosperar la cacería. ...Es por eso que los chamanes también derriban la imagen de la grasa de la cacería con la de la fertilidad del bosque.”

Los sistemas agrícolas y de manejo forestal amazónicos se caracterizan por una extraordinaria diversidad de plantas domesticadas, semidomesticadas y silvestres, con alternancia cíclica entre las fases de cultivo, abandono y recuperación (Rival 2012; Carneiro da Cunha 2017). Para muchos pueblos Indígenas, estos movimientos cíclicos están vinculados a rituales y ceremonias especiales (incluyendo cantos y preparaciones corporales especiales) que aseguran el mantenimiento de las leyes consuetudinarias que regulan las interacciones entre los mundos físico y espiritual (Seeger, 2004). Así como lo son el mito, el ritual y el chamanismo, la diversidad es un tema fundamental en todos los aspectos de los medios de vida amazónicos, incluyendo la agricultura, la caza, la recolección, la pesca y el tejido (Shepard 1999; Emperaire y Eloy 2008; Heckler y Zent 2008; Athayde *et al.* 2017a,b).

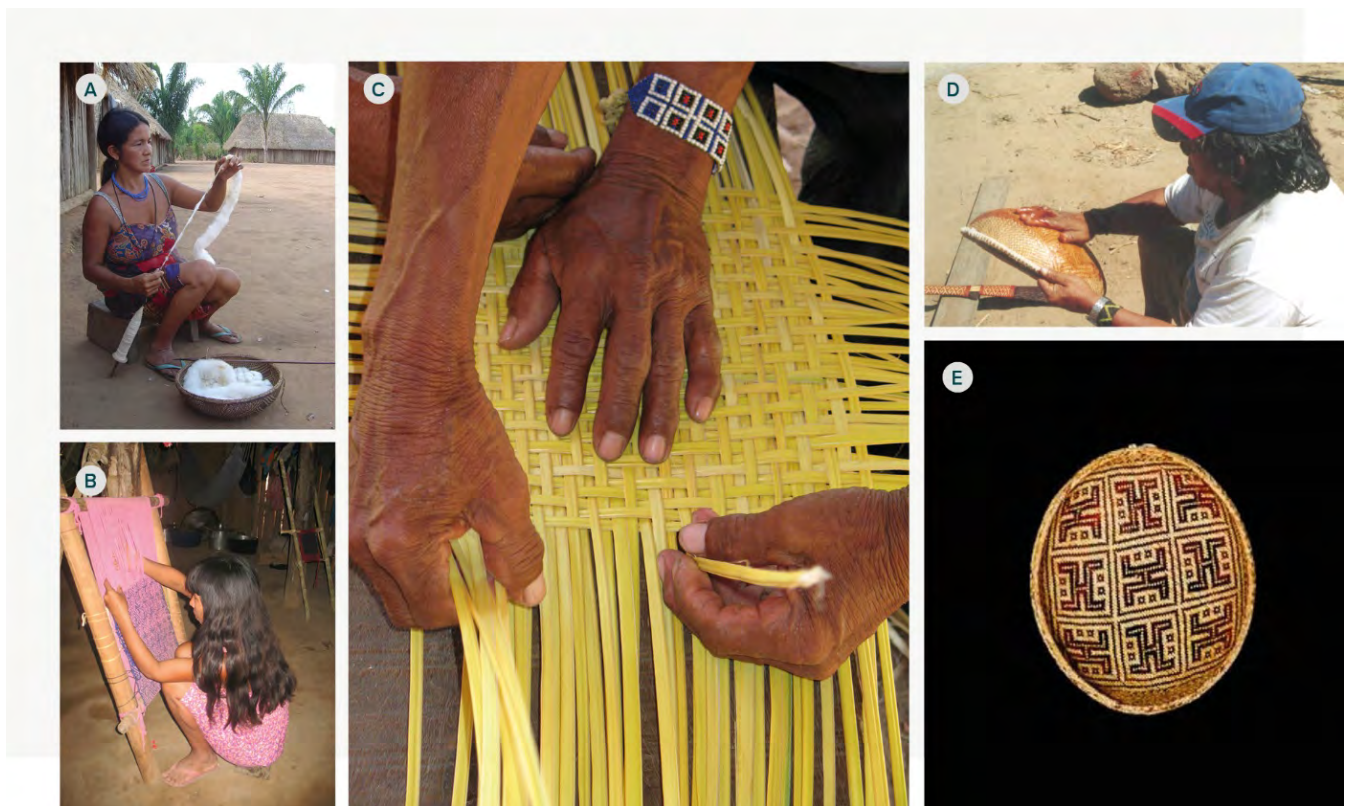
Las complejas redes de relaciones entre humanos y naturaleza que se manifiestan en la vida cotidiana de los IPLC amazónicos están conectadas a dominios específicos de ILK, incluyendo expresiones artísticas como la música, el tejido, la pintura corporal, la cerámica y la cultura material en general. Entre los Kawaiwete (también conocidos como Kaiabi) de la Amazonía brasileña, las cestas de gran valor tejidas por los hombres se consideran entidades vivas y llevan un lenguaje simbólico que las conecta con los ancestros y la memoria colectiva. Una canasta puede ser, al mismo tiempo, un ser vivo, un objeto ritual y un recipiente utilizado por las mujeres para hilar algodón (Athayde *et al.* 2017b; Figura 10.3).

La farmacopea tradicional de los pueblos amazónicos incluye remedios vegetales para padecimientos comunes como la diarrea, lombrices intestinales, leishmaniasis y mordeduras de serpientes, así como

medicinas para mejorar la puntería del hombre en la caza, la destreza de la mujer en la elaboración de delicadas artesanías, la productividad de una huerta, o las habilidades de canto de una persona (Shepard 2004; Kujawska *et al.* 2020). En este sentido, las conexiones entre la salud, la sociedad y el medio ambiente son múltiples y multifacéticas, y abarcan el bienestar físico y espiritual, así como interacciones productivas sociales, ecológicas y agrícolas.

Las visiones del mundo y los valores de los pueblos Indígenas contrastan marcadamente con las normas, las prácticas científicas y las instituciones de gobierno de los estados-nación colonos-colonizadores. Por ejemplo, las nociones Indígenas de “propiedad” y “dominio” resaltan la subjetividad, la agencia y la reciprocidad en las relaciones con diversos seres no humanos, en marcado contraste con las no-

ciones occidentales objetivantes sobre la propiedad y el uso de los recursos (Fausto 2008). Entre las comunidades ribereñas locales, las conexiones con el delfín rosado amazónico (*Inia geoffrensis*) pueden tomar muchas formas. Estos delfines aparecen en el imaginario local como seres encantados que pueden aparecer como humanos y tener relaciones sexuales con mujeres. En otras circunstancias, las conexiones con esta especie pueden incluir asociaciones u hostilidad mutua, invocando un vínculo afectivo recíproco que trasciende la división humano-animal (Arregui 2019). En una revisión reciente, Fernández-Llamazares y Virtanen (2020) examinan la noción generalizada de “maestros de animales de cacería” entre diversos pueblos Indígenas amazónicos. Discuten el potencial pasado por alto de esta noción Indígena para contribuir a la conservación de la biodiversidad. En Perú, p.ej., el pueblo Matsigenka



**Figura 10.3** Interacciones bioculturales expresadas a través de la producción de cestería y textiles entre hombres y mujeres del pueblo Indígena Kawaiwete (también conocido como Kaiabi) de la Amazonía brasileña. Los diseños gráficos tienen significados especiales ligados a la cosmología y espiritualidad Kawaiwete (Athayde *et al.* 2017b). A. Wisio Kaiabi hilando algodón. B. Más Kaiabi tejiendo un fular que se usa para cargar bebés; C. Hombres tejiendo una canasta hecha de palma tucumã (*Astrocaryum aculeatum*). D. Kawintai'i Kaiabi (in memoriam) pintando una canasta diseñada. E. Cesta diseñada que muestra el diseño gráfico de Kururu'i (rana pequeña). Fotos de Simone Athayde, Territorio Indígena Xingu, Amazonía Brasileña.

dice que los espíritus guardianes invisibles del bosque, los Saangariite ("los invisibles"), que crían animales de caza como mascotas, pueden castigar a los cazadores descuidados o excesivos escondiéndoles a sus animales (Shepard 2002). La noción de panema entre los cazadores no Indígenas de la Amazonía brasileña también implica la reciprocidad con los espíritus del bosque y el castigo por la caza excesiva o "perversa" (Vieira *et al.* 2017).

La llegada de los mercados globales de capital al interior amazónico a lo largo del siglo XX y la introducción de tecnologías occidentales como escopetas, redes de transporte, herramientas de metal, motosierras y motores de gasolina, han transformado los impactos de los pueblos Indígenas en los bosques amazónicos (Alvard 1995; Souza-Mazurek *et al.* 2000; Shepard *et al.* 2012). Los pueblos Indígenas y otros pueblos del bosque participaron en actividades de mercado que redujeron las poblaciones de animales hasta el punto de la extinción local en algunas regiones a mediados del siglo XX (Antunes *et al.* 2016). Sin embargo, aunque algunas poblaciones se han recuperado de la caza comercial, la comprensión Indígena de este proceso puede basarse en percepciones cosmológicas y chamánicas, tanto como materiales, sobre la restauración de las relaciones entre humanos y animales (Pimenta *et al.* 2018).

#### **10.4. Lenguas y Conservación Biocultural**

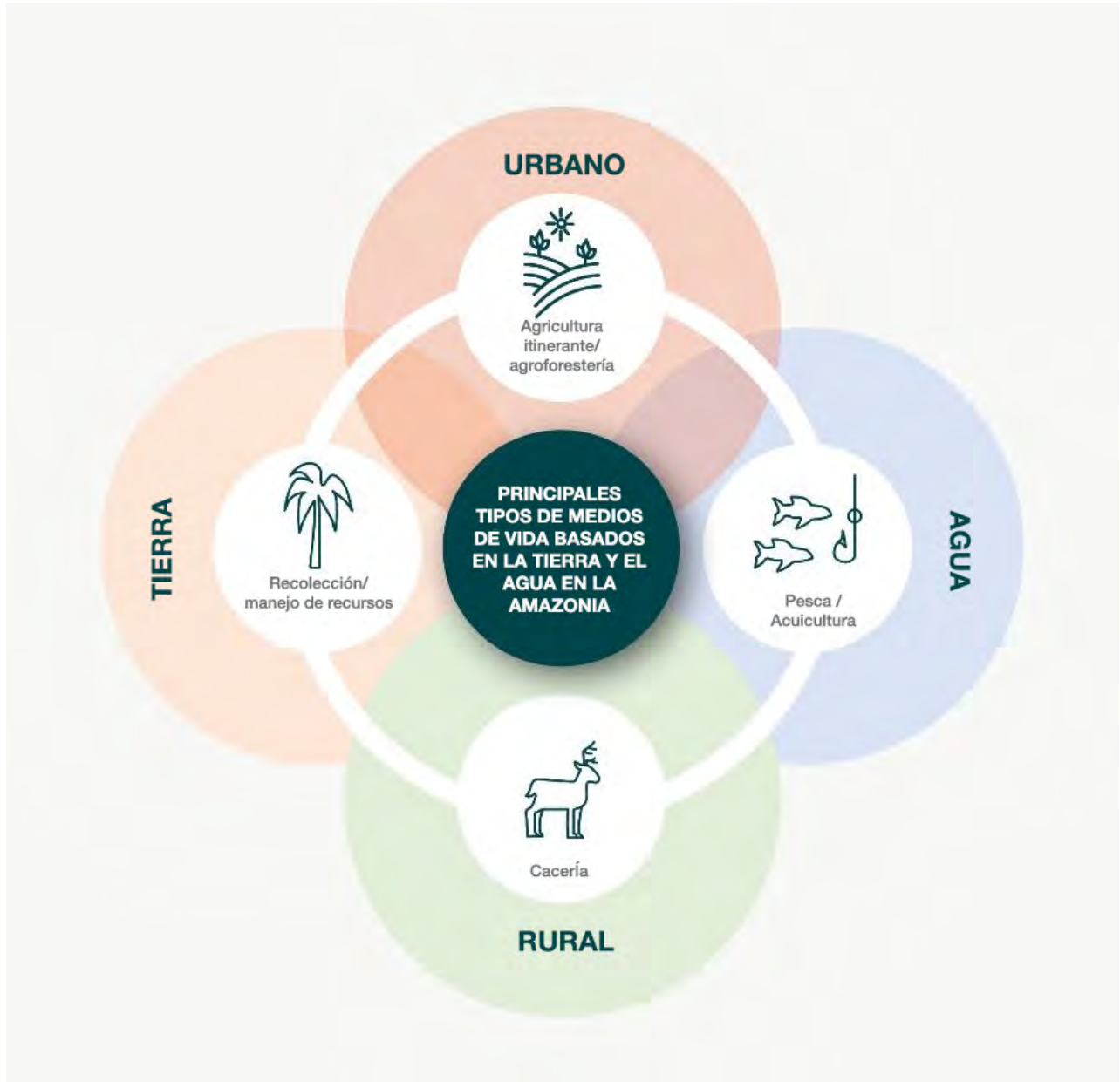
En la Amazonía, las visiones del mundo, la comprensión y las interconexiones de los pueblos Indígenas con la naturaleza y la biodiversidad están codificadas y expresadas en aproximadamente 300 a 350 lenguas amazónicas (Aikhenvald 2012). Esto es todo lo que queda de un número mucho mayor de lenguas, después de cinco siglos de colonización europea (Voort 2019). Aproximadamente el 75% de la diversidad lingüística amazónica se ha perdido para siempre, sin documentación sustancial (Palosaari y Campbell 2011). Las consecuencias de la pérdida del idioma son graves para el tejido social y cultural de las comunidades Indígenas, para la investigación

académica y para la humanidad en su conjunto. Cada idioma representa un patrimonio cultural insustituible de conocimientos especializados, arte y formas de conceptualizar y comprender el mundo, que se conservan y transmiten en sus categorías y estructuras lingüísticas (Dorian 1989; Krauss 1992; Wurm 2001; Harrison, 2007; Moseley 2007, 2010; Evans 2010; Austin y Sallabank 2011).

Como se observó en el Capítulo 12, la región amazónica alberga una excepcional diversidad de lenguas Indígenas. Sus lenguas se clasifican en aproximadamente 25 familias diferentes (Crevels 2012). Además, tiene un récord mundial de aproximadamente 20 lenguas aisladas que no están genealógicamente relacionadas con ninguna otra lengua conocida (Crevels 2012; Seifart y Hammarström 2018). Como observa Adelaar (1991:45), esto representa una "variedad genética insuperable".

La mayoría de las lenguas amazónicas están en seria amenaza de extinción. Aunque la población está aumentando, el número de hablantes está disminuyendo debido a la tendencia a cambiar a lenguas nacionales, abandonando las lenguas Indígenas (Crevels 2002; Grinevald 1998). El cambio de idioma generalmente está motivado por la migración o las ventajas económicas percibidas en una sociedad monolingüe dominante (Harbert 2011; Thomason 2015). Hasta el momento, solo unos pocos inventarios mapean de manera confiable la situación sociolingüística real de las lenguas amazónicas (Sichra 2009; Galucio *et al.* 2018). Desafortunadamente, al igual que las especies biológicas, las lenguas se están extinguiendo antes de que sepamos lo que se pierde.

Las lenguas locales pueden transmitir ILK y estructuras lingüísticas estrechamente vinculadas a la biodiversidad. Los estudios etnoecológicos entre varios pueblos amazónicos han revelado un vocabulario detallado para clasificar los tipos de hábitats forestales de acuerdo con la geomorfología, la hidrología, los tipos de suelo y las especies indicadoras más destacadas (Parker *et al.* 1983; Fleck y Harder 2000;



**Figura 10.4** Estrategias de medios de vida urbano-rurales en múltiples sitios de los pueblos Indígenas y las comunidades locales en la Amazonía.

Abraão *et al.* 2010). En algunos casos, la clasificación de hábitats Indígenas es comparable o incluso más sofisticada que los sistemas de clasificación científica contemporáneos y se puede aplicar a imágenes satelitales de “datos reales en terreno” o a inventarios de biodiversidad simplificados (Shepard *et al.* 2004; Abraão *et al.* 2008). Shepard (1997) y Zent

(2009) han documentado sistemas bioculturalmente relevantes de clasificación de sustantivos en las lenguas de los pueblos Matsigenka de Perú y Uwojtüja (Piaroa) de Venezuela, respectivamente. Los clasificadores numéricos en Matsigenka se refieren en su sentido más básico a plantas o partes de plantas, pero se pueden aplicar en formas derivadas

para crear analogías culturalmente relevantes entre plantas, animales y cultura material (Shepard 1997). Asimismo, entre los Piaroa, de más de 100 clasificadores de sustantivos de uso común, al menos 75 se utilizan para categorizar y distinguir entre diferentes formas de vida botánica, partes de plantas, hábitos de crecimiento y asociaciones ecológicas. Este sistema codificado lingüísticamente es comparable a la clave taxonómica del botánico científico, ya que facilita su capacidad para reconocer y clasificar varios cientos de taxones de plantas. Estos y otros ejemplos brindan instancias específicas de cómo el mantenimiento del conocimiento botánico popular depende directamente de la preservación del idioma (Zent 2009).

La pérdida del idioma también está relacionada con la destrucción ambiental y la extinción de especies biológicas, especialmente en la Amazonía. En las últimas décadas, la interdependencia de la diversidad lingüística y biológica se ha vuelto cada vez más evidente (Maffi 2001; Loh y Harmon 2005; Gorenflo *et al.* 2012). Aquellas regiones del mundo con la mayor diversidad de especies también contienen la mayor diversidad lingüística. Charles Darwin (1871) observó la similitud entre la especiación biológica evolutiva y la génesis del lenguaje.

En la Declaración de Belém de 1988, biólogos conservacionistas, etnobiólogos y antropólogos reconocieron la existencia de un 'vínculo inextricable' entre la diversidad biológica y cultural. Artículos trascendentales (Harmon 1996; Golan *et al.* 2019) ayudaron a identificar puntos críticos de diversidad biolingüística en la cuenca Amazónica, África Central e Indo-Malasia/Melanesia (Maffi 2001; Loh y Harmon 2005, 2014). Aproximadamente el 70% de las lenguas del mundo se hablan en cerca del 24% de la superficie terrestre del planeta, que comprende regiones de alta biodiversidad (Gorenflo *et al.* 2012). Además, como indican Harmon y Loh (2018), "el análisis del estado de conservación de las lenguas indica que, en general, están más amenazadas que los mamíferos, las aves o los reptiles, y en un estado tan grave como los anfibios".

La extinción del idioma debido a los cambios desen-

cadenados a nivel mundial por la urbanización, la migración y otros factores se relaciona con la destrucción ambiental y la pérdida de hábitat en la Amazonía. Como muestran imágenes satelitales recientes, aquellas partes de la Amazonía donde viven los pueblos Indígenas y cuyas lenguas sobreviven también tienden a ser aquellas partes que todavía están verdes. Frainer *et al.* (2020) destacan el hecho de que las políticas nacionales e internacionales han abordado la diversidad cultural, lingüística y biológica por separado, mientras que estas "diversidades" han coevolucionado y dado forma al mundo tal como lo conocemos. Por lo tanto, la integración de ILK y los lenguajes en las evaluaciones, la gestión y las políticas de biodiversidad es crucial.

### **10.5. Diversidad Biocultural, Tierras y Medios de Vida**

Como se vio en secciones anteriores, los estudios científicos de los sistemas ILK y su correspondiente impronta en el paisaje han revelado diferentes entrelazamientos de la diversidad cultural y natural que fueron descritos por primera vez por ecologistas históricos (Posey 1985; Balée 1989, 2003, 2013). Con el reconocimiento y delimitación de tierras Indígenas que tuvo lugar a partir de la década de 1970 hasta la década de 1990 en muchos países amazónicos, y el reconocimiento (parcial) más reciente de los derechos colectivos a la tierra para las poblaciones afrodescendientes en algunos países (quilombolas, cimarrones), los medios de vida de los IPLC se han visto cada vez más determinados por políticas nacionales e internacionales; por instituciones gubernamentales, no gubernamentales y científicas; y por fuerzas del mercado y redes rural-urbanas (Piñedo-Vásquez *et al.* 2008; Figura 10.4; Capítulo 14).

El concepto de paisaje y patrimonio biocultural reconoce las relaciones recíprocas entre los IPLC y los bosques, ríos y otros ecosistemas amazónicos desde tiempos inmemoriales hasta el presente (Capítulo 31.A). Por ejemplo, el pueblo Jodí de Venezuela no habita el bosque de manera pasiva, sino que son agentes activos en la recreación constante de un bosque vivo a través de varias prácticas de manejo codificadas en conceptos lingüísticos específicos y co-



**Figura 10.5** Juae y un pariente más joven (jluwëna) tocando una flauta conocida como jani jtawibo en la ribera del río Kayamá durante una expedición de caza. Créditos: Yheicar Bernal, Stanford Zent, y Eglée Zent, foto tomada en 2005 en el río Kayamá, Estado Bolívar, República Bolivariana de Venezuela.

nexiones espirituales (Cuadro 10.2, Figura 10.5).

Al igual que los pueblos Indígenas, los afrodescendientes y otras comunidades amazónicas se involucran en medios de subsistencia rurales y urbanos en múltiples sitios que están finamente sintonizados con diversos ecosistemas, así como con las fluctuaciones estacionales en los niveles de los ríos, especialmente en los bosques inundados de *varzea* a lo largo del canal principal del río Amazonas y sus afluentes más grandes (Adams *et al.* 2009, ver el Capítulo 14). Denominadas de forma variable como *caboclos*, *mestizos*, campesinos o habitantes de los ríos (*ribeirinhos*), estas poblaciones han participado intensamente en los mercados regionales, nacionales y mundiales a través de la extracción, el procesamiento y la comercialización de los recursos forestales (Fraser *et al.* 2018). Desde la colonización de la Amazonía asociada a diferentes ciclos económicos en los siglos XIX y XX, los medios de vida de los IPLC se han relacionado con el consumo global y los desarrollos tecnológicos, así como con las fluctuaciones nacionales y regionales en la demanda de mano de

obra asalariada (Fraser *et al.* 2018; ver los Capítulos 11 y 14). La geógrafa Bertha Becker (*in memoriam*) se refiere a la Amazonía como un “bosque urbanizado”, describiendo los procesos de urbanización que comenzaron en la década de 1980 desencadenados por la construcción de vías férreas, carreteras, puertos y la circulación de la sociedad urbana (Becker 2005). Este entendimiento tiene relevancia directa para el diseño de políticas integradas que consideren la naturaleza interconectada de la diversidad cultural y biológica en la Amazonía.

### **10.5.1. Agricultura y agroforestería amazónica**

Los sistemas agrícolas tradicionales de la Amazonía incluyen una multiplicidad de plantas cultivadas y manejadas e involucran estrategias complejas de manejo del paisaje e integración con otras actividades de subsistencia como la caza, la pesca y el extractivismo, así como con los mercados urbanos (Denevan *et al.* 1988; Emperaire y Eloy 2008; Porro *et al.* 2012; Clement 2019). La Amazonía es un centro de diversidad genética para diversos cultivos como

### Cuadro 10.2 El pueblo Jodí: Estrategias de medios de vida, diversidad biocultural y espiritualidad en Venezuela

El pueblo Indígena Jodí posee un rico conocimiento de las especies del bosque primario y sus usos, incluyendo más de 220 especies comestibles, 180 plantas medicinales, 190 especies con otros usos tecnológicos y 550 especies que se sabe son consumidas por la vida silvestre (de las que depende la gente para su alimentación) (Zent 1999).

Un análisis detallado de las prácticas de subsistencia de los jodí revela que no solo explotan los bosques que habitan, sino que también los crean hasta cierto punto. Se demostró que las técnicas de manipulación específicas relacionadas con sus hábitos de alimentación y caminatas tienen un efecto considerable en la composición del bosque y la distribución de especies. La cosecha de frutas silvestres, por ejemplo, a menudo implica la tala de árboles más viejos y el corte de ramas, abriendo así claros. Al mismo tiempo, la gente come frutas y deposita semillas en el lugar. Otra práctica es la aplicación de fuego a pequeña escala en lugares con hierba y copas de árboles caídos. Es común encontrar rodales de palmeras y heliconias resistentes al fuego y económicamente importantes colonizando estas áreas. Las palmas seje (*Oenocarpus bacaba*) y maripa (*Attalea maripa*) a menudo se talan para obtener fruta y crear un entorno de crecimiento adecuado para las larvas de palma, un alimento favorito.

Además de crear claros de luz, los Jodí también aprovechan los claros naturales de caída de árboles transplantando en ellos especies útiles. Dichos espacios administrados a menudo se encuentran cerca de los senderos a grandes distancias de los principales asentamientos y proporcionan futuras reservas de recursos durante las expediciones de *trekking*. En conjunto, estas actividades que modifican el medio ambiente crean un paisaje diversificado y muy fragmentado. Este estudio de caso corrobora no solo la naturaleza antropogénica de los bosques amazónicos, sino que también muestra que los recolectores nativos continúan haciendo contribuciones sustanciales a este proceso (Zent y Zent 2004).

El vínculo más impresionante y prolífico entre los Jodí y la biodiversidad radica en sus cosmovisiones, prácticas rituales y la noción de personalidad. La noción de lo que constituye el alma o ser(es) espiritual(es) de una persona (su *jnamodi*) está literalmente envuelta en la diversidad de organismos vivos que la rodean y con los que tiene contacto a lo largo de su vida. Cuando nace un bebé, el padre debe salir al bosque y recolectar un bulto orgánico que consta de pequeños pedazos o restos de muchas especies diferentes de árboles, enredaderas, hierbas, hongos, insectos, mamíferos, pájaros, tierra y otras especies naturales. En algunos casos informados, el bulto contiene más de 100 especies diferentes. Luego regresa y baña al infante con el bulto macerado para formar su yo espiritual, llamado *jnamodi*. El *jnamodi* de una persona actúa como su intermediario intangible en sus tratos con el bosque y sus diversas entidades vivientes. El hecho de que uno comparta un parentesco espiritual con esas entidades facilita interacciones prósperas y sostenibles, como el éxito en la caza, las abundantes cosechas y la inmunidad frente al contagio patógeno (Figura 10.5). Por lo tanto, según la cosmología de Jodí, cada persona consiste espiritualmente en una diversidad de especies diferentes. Las personas no solo dependen del bosque biodiverso, sino que son parte de él (Zent *et al.* 2019).



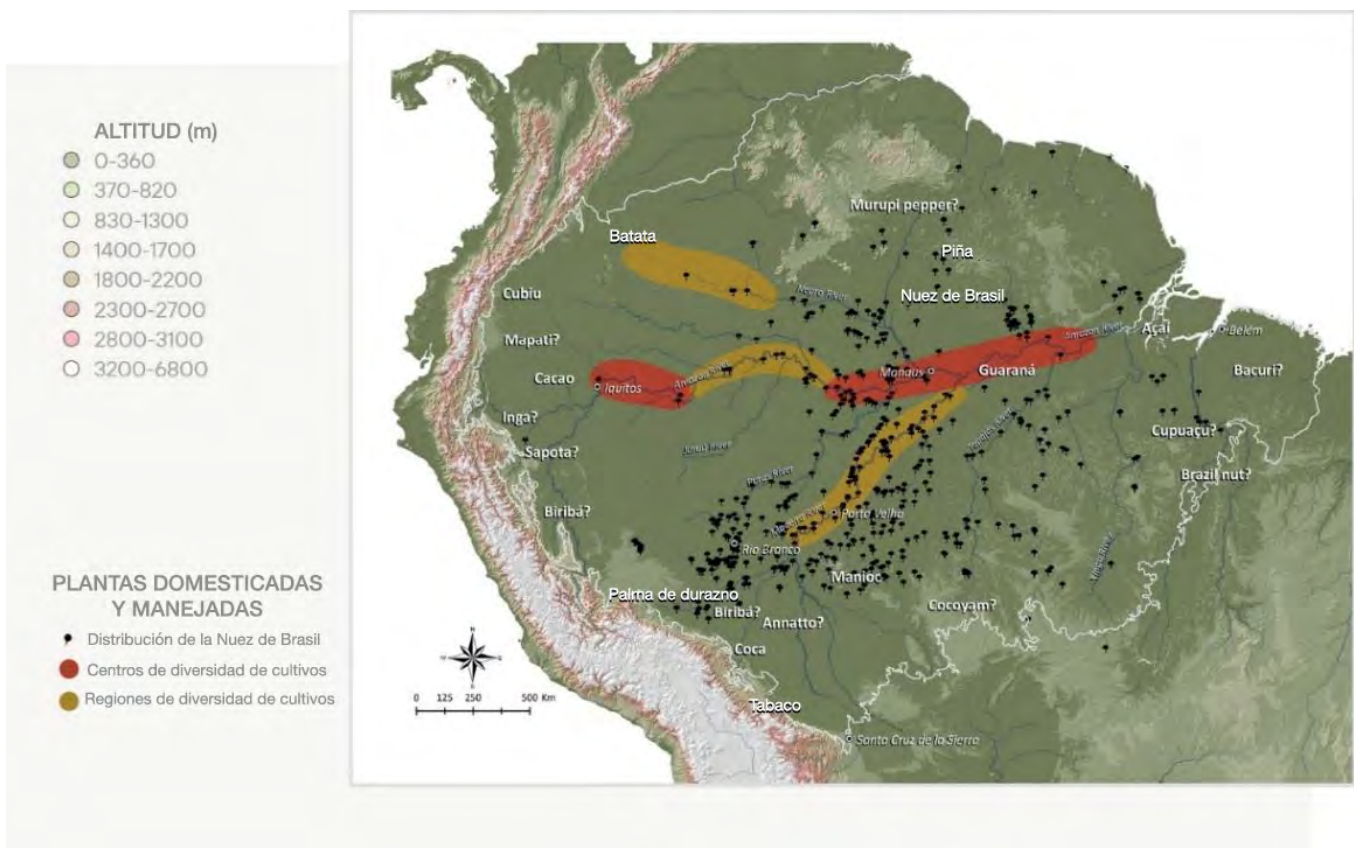
## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

la yuca, el maní, el maíz, la batata, el ñame, los chiles y el cacao (Figura 10.6; Clement *et al.* 2015; Zent y Zent 2012). Las mujeres a menudo juegan un papel importante en la seguridad y soberanía alimentaria a través de su cultivo, intercambio, manejo y conservación de cultivos (Silva 2004; Empeaire y Eloy 2014).

La yuca o mandioca (*Manihot esculenta*) es el principal cultivo básico para muchos pueblos Indígenas y campesinos contemporáneos y otras comunidades locales de la Amazonía (Boster 1984; Salick *et al.* 1997; Clement *et al.* 2010; Tabla 10.1). Los pueblos Indígenas cultivan cientos de variedades locales de plantas y variedades de yuca (Frechione 1982; Heckler y Zent 2008; Empeaire y Eloy 2008), donde la mayoría está dividida en 2 tipos principales: yuca “amarga”, que contiene niveles tóxicos de cianuro y

requiere una desintoxicación antes de su consumo, y yuca “dulce”, comestible luego de simplemente hervirla. Estos dos tipos principales corresponden a dos principales áreas culturales en la Amazonía histórica y contemporánea, donde la yuca amarga se encuentra principalmente a lo largo de los principales ríos amazónicos y en la Amazonía central y oriental y las áreas costeras, y la yuca dulce predomina a lo largo de los ríos afluentes y cabeceras, especialmente en la Amazonía occidental (McKey y Beckerman 1993; Clement *et al.* 2010).

Los cultivos de la yuca amarga en el noroccidente de la Amazonía están asociados con la tremenda agrobiodiversidad de sus variedades (Empeaire y Eloy 2008), al igual que las innovaciones culturales en el procesamiento y la remoción de glucósidos cianogénicos letalmente tóxicos, notoriamente la prensa de



**Figura 10.6** Manejo y domesticación de plantas y cultivos en la Amazonía. Los nombres de las especies identifican los orígenes conocidos o potenciales de domesticación de 20 especies nativas de cultivos amazónicos. Los centros y regiones de diversidad genética de cultivos incluyen concentraciones significativas o moderadas de recursos genéticos de cultivos. Fuente: Clement *et al.* (2015).

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

**Tabla 10.1** Diversidad varietal de yuca (*Manihot esculenta*) en la Amazonía. Fuente: Cunha y Lima (2016). Los detalles sobre las fuentes de la información suministrada se pueden encontrar en el artículo original.

<b>IPLC</b>	<b>Área</b>	<b>Dulce</b>	<b>Amargo</b>	<b>Agridulce</b>	<b>Fuente</b>
<b>Amuesha (Aruak)</b>	Perú			204	Salick et al. 1997
<b>Wanana, Tukano, Arapaso</b>	Medio Uaupés, AM, Brasil			137	Chernela 1986
<b>Comunidades pluriétnicas: Barcelos</b>	Medio Río Negro			120	Corbellini 2004
<b>Piaroa (Piaroa-Saliban)</b>	Cuaoy y Manapiare (cuena del Orinoco), Venezuela			113	Heckler y Zent 2008
<b>Comunidades pluriétnicas: Santa Isabel</b>	Medio-Alto Río Negro, AM, Brasil			106	Emperaire, Eloy 2014
<b>Tukano (Uaupes)</b>	Uaupés, AM, Brasil			100	Emperaire 2002
<b>Aguaruna (Jivaro)</b>	Centro norte de Perú			100	Boster 1984
<b>Huambisa (Jivaro)</b>	Perú			100	Boster 1983
<b>Tatuyo (Tukano)</b>	Uaupés, AM, Brasil			100	Dufour 1993
<b>Wajãpi (Tupi-Guarani)</b>	Amapá, Brasil	94	3	97	Oliveira 2006
<b>Aluku (quilombola)</b>	Guayana Francesa			90	Fleury 2016
<b>Makushi (Karib) e Wapishana (Aruak)</b>	Roraima, Brasil, Guyana, Venezuela			76,77	Elias et al. 2000 Daly 2016
<b>Cubeo, Piratapua e Tukano (Tukano), Tikuna (Tikuna) e Sateré-Mawé (Mawé)</b>	Río Cuieiras, Bajo Río Negro, AM, Brasil	65	5	70	Cardoso 2008
<b>Wayana (Karib)</b>	Guayana Francesa			65	Fleury 2016
<b>Comunidades pluriétnicas</b>	Medio Río Negro, AM, Brasil			64	Emperaire et al. 1998
<b>Bare (Aruak)</b>	Alto Río Negro, AM, Brasil			60	Emperaire 2002
<b>Comunidades locales Mamirauá y Amanã</b>	Medio Solimões, AM, Brasil			54	Lima et al. 2012
<b>Kayapo-Mebêngôkre (Gê)</b>	Pará, Brasil			46	Robert et al. 2012
<b>Kuikuro (Karib)</b>	Alto Xingu, Mato Grosso, Brasil			36-46	Carneiro 1983 Heckenberger 1998 Smith y Fausto 2016
<b>Pataxó (Macro-Gê)</b>	Bahía, Brasil			34	Arruda Campos 2016
<b>Paumari (Arawa)</b>	Purus, AM, Brasil			14-30	Prance et al. 1977 FUNAI/PPTAL/GTZ 2008
<b>Krahô (Timbira-Gê)</b>	Tocantins, Brasil	9	12	21	Dias et al. 2007–2014 Morim de Lima 2016
<b>Canela-Ramkokamekra (Timbira-Gê)</b>	Maranhão, Brasil	7	9	16	Miller 2015
<b>Kaiabi (Tupi-Guarani)</b>	Mato Grosso, Brasil	9	6	15	Silva 2009
<b>Enawenê-Nawê (Aruak)</b>	Mato Grosso, Brasil	14	1	15	Santos 2001

yuca tejida Tipiti y un amplio rango de canastos especializados (Figura 10.7; Ribeiro 1980; Dufour 2007). Los procesos asociados con el cultivo de yuca amarga están profundamente integrados a los sistemas sociales, simbólicos y cosmológicos (Hugh-Jones 1980; Chernela 1993).

Como otros casos documentados de sistemas agrícolas de los pueblos Indígenas en la Amazonía occidental (Boster 1984; Johnson 2003), los sistemas agrícolas policulturales itinerantes de los pueblos Indígenas Kichwa en Ecuador contienen una gran diversidad de especies alimenticias, medicinales y

rituales cultivadas y manipuladas (CoqHuelva et al. 2017). Conocidos localmente como chakras, estos sistemas reflejan la cosmovisión Kichwa y los valores expresados en la filosofía del *Sumak Kawsay* o “Buen Vivir”, que refuerza la gestión colectiva y las relaciones recíprocas entre seres humanos y no humanos (Acosta 2016, Capítulo 14). Las chakras están especialmente asociadas con las actividades de las mujeres, como sembrar y cuidar yuca, papas y otros tubérculos, así como preparar cerveza de yuca fermentada (Whitten 1978). El sistema de chakras Kichwa ha brindado recursos alimentarios estratégicos y diversos para enfrentar el contexto contempo-

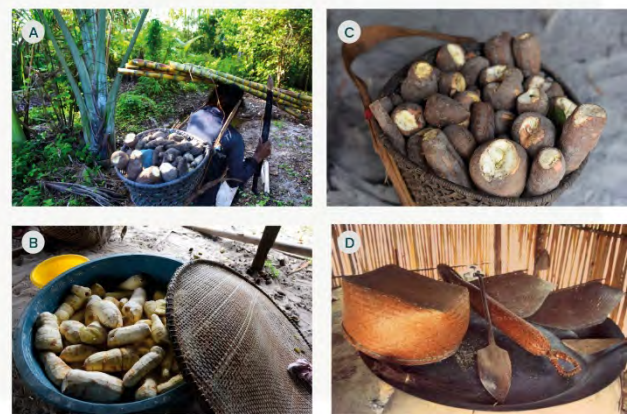
ráneo que cambia rápidamente (Coq-Huelva *et al.* 2017).

Los grupos afrodescendientes y campesinos amazónicos o *caboclos* también han desarrollado sofisticados sistemas agrícolas y agroforestales, contribuyendo a la rica agrobiodiversidad representada en la región. Un estudio de los Aluku Maroons (grupo afrodescendiente) de la Guayana Francesa documentó 38 cultivos, con 156 variedades (Fleury 2016). Se debería priorizar una investigación adicional para la documentación y la conservación “in-situ” de estas variedades, respetando los derechos de propiedad intelectual de los IPLC sobre estos importantes recursos genéticos (Santilli 2012).

Los sistemas agroforestales son una parte integral de la agricultura itinerante o de tumba y quema tal como la practican los pueblos amazónicos contemporáneos (Hauser y Norgrove 2013). Cientos de especies y variedades se cultivan en sistemas agroforestales de corte y quema y barbecho, con cultivos básicos como la yuca y el maíz (*Zea mays*) que se cultivan junto con, o en sucesión, con especies agroforestales manejadas como la palma de durazno (*Bactris gasipaes*), el cacao (*Theobroma cacao*), la palma de açai (*Euterpe oleracea*), la palma de babaçu (*Attalea speciosa*) y la nuez del Brasil (*Bertholletia excelsa*), entre muchas otras (Pinton y Emperaire 1992; Porro *et al.* 2012; Capítulo 11). Debido a los largos períodos de barbecho, los sistemas agroforestales Indígenas imitan al bosque en cuanto a su estructura y diversidad (Posey, 1985; Denevan *et al.* 1988), y los barbechos itinerantes enriquecidos con decenas de especies vegetales protegidas, gestionadas o semidomesticadas pueden entenderse como intermedios entre las zonas agrícolas y los ecosistemas forestales (Alcorn, 1989; Cardoso 2010; Cardoso *et al.* 2010).

Arraigado en las prácticas agrícolas de los pueblos Indígenas, el campo de la agroecología surgió en las décadas de 1970 y 1980 como respuesta al daño socioambiental infligido por la Revolución Verde (Altieri 1996; Holt-Giménez y Altieri 2013). La agroecología combina los principios de la ecología con el conocimiento tradicional de los grupos Indígenas, las

comunidades locales y los pequeños agricultores en un sistema de producción sostenible que protege la agrobiodiversidad y los servicios ecosistémicos y valora la seguridad y soberanía alimentaria (Holt-Giménez y Altieri 2013). Los sistemas agroforestales se consideran una opción económica crítica y viable para conservar y restaurar los ecosistemas forestales en todo el mundo (IPBES 2018). Dada la tremenda erosión de la diversidad genética de cultivos a nivel mundial, atribuida en parte a la revolución verde y la agroindustria, la región amazónica es de vital importancia para la conservación de la agrobiodiversidad *in situ* (Steward 2013; Cunha y Lima 2016).



**Figura 10.7** Procesamiento de mandioca amarga entre los Indígenas Baniwa en el Alto Río Negro, Brasil. La mandioca amarga se cosecha de un jardín itinerante en la parte superior del Río Negro (A) y se lleva a la casa para su procesamiento (B). La yuca amarga que contiene cianuro se pela (C), se ralla, se prensa y se taimiza para eliminar las toxinas solubles en agua utilizando una tecnología extensiva de canastas (D) hechas de *Ischnosiphon* spp (Marantaceae) y otras fibras vegetales. Fotos de Glenn Shepard (2018).

### 10.5.2. Gestión pesquera y acuática

Las pesquerías de agua dulce juegan un papel fundamental en la sostenibilidad de las economías, las culturas y los medios de vida amazónicos. La cuenca Amazónica representa aproximadamente el 20% de la biodiversidad de agua dulce del mundo (Lévêque *et al.* 2008), que ahora está gravemente amenazada por la pesca comercial, los cambios en el uso de la tierra y los medios de vida, el cambio climático, las especies exóticas, las represas hidroeléctricas y otros grandes proyectos de infraestructura, y las ope-

raciones mineras (Doria *et al.* 2017; Goulding *et al.* 2019, ver la Parte 2). Con la desaparición de la diversidad de peces y el aumento del embalse y la degradación de los ríos, el ILK asociado y las técnicas de pesca específicas también se están perdiendo a un ritmo acelerado (Doria *et al.* 2017).

Las estrategias tradicionales de pesca en la Amazonía varían según el tipo de río (aguas bravas, aguas negras, aguas claras), los regímenes de inundaciones estacionales y otros medios de vida, como la agricultura, la caza, la cría de animales y el extractivismo (McGrath *et al.* 1993). Los ecosistemas de las llanuras aluviales de la Amazonía sustentaron a grandes poblaciones Indígenas precoloniales y siguen siendo importantes para las economías regionales debido a sus suelos fértiles y la abundancia de recursos acuáticos (Roosevelt *et al.* 1996; McGrath *et al.* 1993; Goulding *et al.* 2019).

Las especies de peces se mueven más allá de las fronteras geopolíticas, lo que las convierte en un recurso difícil de manejar. Las migraciones estacionales de peces cruzan numerosas fronteras administrativas y nacionales, y entre áreas protegidas y no protegidas, lo que requiere enfoques socioecológicos y una coordinación integrada entre los países amazónicos, de la que se carece seriamente (Doria *et al.* 2017; Goulding *et al.* 2019). La investigación disponible sugiere que los IPLC pueden desempeñar un papel importante en la comprensión de la diversidad, la ecología y la gestión de los peces y otros recursos acuáticos (Chernela 1994; Begossi *et al.* 1999; Ortega *et al.* 2001; Doria *et al.* 2017).

### **10.5.3. Caza**

La caza es una importante estrategia de subsistencia entre los IPLC amazónicos, pero dado que la productividad es generalmente más baja en los bosques tropicales que en los hábitats abiertos, la caza excesiva se ha considerado una gran amenaza para la biodiversidad en la Amazonía (Bennett y Robinson 2000). La caza excesiva puede tener impactos significativos y de gran alcance en el ecosistema al interrumpir la dispersión de semillas, la depredación y la herbivoría (Wright 2003; Peres *et al.* 2016).

Además, la deforestación, la fragmentación del hábitat y la expansión agrícola exacerban los impactos, por ejemplo, cuando los fragmentos de bosque se “vacían” de especies clave (Redford y Feinsinger 2003; Francesconi *et al.* 2018; Ponta *et al.* 2019).

Las prácticas y cosmologías de caza de algunos IPLC enfatizan controles, equilibrios e intercambios recíprocos entre humanos y especies de presa que parecen restringir la caza excesiva (Reichel-Dolmatoff 1976; Ross 1978; Shepard 2014; Vieira *et al.* 2017). Sin embargo, la introducción de armas de fuego a todos menos a los pueblos Indígenas más aislados y la caza comercial de algunas especies (Antunes *et al.* 2016) ha aumentado drásticamente el impacto de la cacería de subsistencia, contribuyendo a la creciente defaunación alrededor de los asentamientos establecidos (Jerozolinski y Peres 2003; Shepard *et al.* 2012; Boubli *et al.* 2020).

A pesar de ello, varios grupos Indígenas amazónicos mantienen cosmologías, restricciones, tabúes alimentarios y otras prácticas bioculturales que pueden evitar la caza excesiva. Por ejemplo, los Eñepa (Panare) de Venezuela evitan cazar cerca de ciertas montañas consideradas moradas de espíritus que protegen a los animales de cacería (Zent y Zent 2018). Los Ye'kuana rotan las zonas de cacería y “descansan” ciertas zonas para permitir que los animales se recuperen (Hames 1980). Los pueblos Indígenas del alto Xingu observan algunos de los tabúes más extensos de la Amazonía sobre de animales de cacería, lo que contribuye a la abundancia local de grandes primates, tapires y otros mamíferos sensibles a la captura (Carneiro 1978; Shepard *et al.* 2012).

### **10.5.4. Extractivismo de la nuez de Brasil**

La Nuez del Brasil (*Bertholletia excelsa*) es el producto forestal no maderable más importante de la Amazonía (Duchelle *et al.* 2011), proporcionando insumos económicos estacionales a los mercados locales, nacionales e internacionales para decenas de miles de pequeños agricultores (Bojanic 2001; Peres *et al.* 2003; Kainer *et al.* 2007; Quaadvlieg *et al.* 2014). Brasil ha sido históricamente el principal productor,

pero en 2018 Bolivia fue el principal exportador de nueces de Brasil (\$228 millones), seguido de Perú (\$65 millones) y Brasil (\$60 millones) (OEC 2021). Los castañares son especialmente abundantes y están intensamente manejados en el área fronteriza trinacional entre Madre de Dios en Perú, el estado brasileño de Acre y el departamento de Pando en Bolivia (Bakx 1988; Stoian 2000; Mittermeier *et al.* 2003). El manejo de los castañares ha jugado un papel importante en la resolución de conflictos territoriales, limitando la deforestación y proporcionando actividades económicas sostenibles en esta región (Allegretti 2008; Cronkleton y Pacheco 2010). Por otro lado, el uso actual del suelo es consecuencia del uso histórico del suelo (para el caucho) que promovió la ocupación permanente de los bosques de *terra firme*, el hábitat ideal tanto para la Nuez del Brasil como para el caucho (Capítulo 11). Los acuerdos de acceso colaborativo, la creciente demanda internacional y la certificación orgánica han convertido a la Nuez del Brasil en una piedra angular de la economía y los esfuerzos de conservación de la región.

Los datos arqueológicos documentan el consumo de nueces de Brasil desde hace 11.000 años (Roosevelt *et al.* 1996), y una preponderancia de evidencia genética, ecológica y etnobotánica sugiere que el área de distribución actual de la nuez de Brasil en toda la cuenca se ha visto significativamente afectada por las prácticas de manejo humano (Shepard y Ramirez 2011; Scoles y Gribel 2011). La comparación de los términos de las lenguas Indígenas para la nuez de Brasil en toda la Amazonía ha contribuido a la reconstrucción de posibles rutas de dispersión inducida por el hombre, brindando otro ejemplo de los vínculos entre la lengua, la cultura y la biodiversidad (Figura 10.8; Shepard y Ramirez 2011).

### **10.6. Gobernanza y Formulación de Políticas**

Las estrategias de medios de vida y las relaciones de los IPLC amazónicos con la biodiversidad y el paisaje implican una multiplicidad de formas de gobernanza. Aquí, definimos la gobernanza como el conjunto de reglas, normas y leyes consuetudinarias (o instituciones) utilizadas por los pueblos Indígenas y

las comunidades locales para a) acceder, usar, gestionar, circular y comercializar la biodiversidad; b) ocupar el territorio; c) tomar decisiones sobre la tierra y el territorio; d) relacionarse con los estados nacionales y otros actores; y e) lograr la autodeterminación (Sefa Dei y Restoule 2018). Esta multiplicidad se basa en una diversidad de sistemas socio-cosmológicos y regímenes de subsistencia, y se expresa a través de diversos arreglos de instituciones comunales y relaciones colaborativas, articuladas o no con modos de gobierno estatal y privado.

De hecho, el principal rasgo común de los sistemas de gobernanza socioambiental de los IPLC amazónicos es que se organizan en diferentes regímenes comunales de gobernanza de la biodiversidad, establecidos históricamente en las distintas formas de uso del territorio, y se basan en arreglos sociopolíticos y diversos regímenes de conocimiento ecológico en sus relaciones con animales, plantas, hongos, minerales y espíritus (Diegues 1998; Lu, 2006; Futemma y Brondizio 2003; Stronza 2009; Almeida 2012; Castro 2020; Capelari *et al.* 2020). Al mismo tiempo, tales formas de gobernanza se articulan con las cosmovisiones y cosmologías de los IPLC que, como vimos en secciones anteriores, definen a los seres vivos por sus principios vitales y la inseparabilidad entre naturaleza y cultura (Kohn 2013).

Estos sistemas de gobernanza Indígena y local a menudo están en desacuerdo con las leyes y reglamentos de los estados nacionales, lo que requiere nuevas formas de organización sociopolítica (Erazo 2013; Athayde y Schmink 2014). Erazo (2013) señaló los desafíos que enfrenta el pueblo kichwa de Ecuador para cumplir con la Ley de Colonización y Reforma Agraria ecuatoriana, que creó tensiones entre las obligaciones existentes de las personas con su grupo de parentesco y sus obligaciones hacia un grupo más grande de miembros y líderes organizacionales, una situación que continúa hasta el presente.

El análisis de las formas comunales de gobierno surgió después del debate ecológico sobre la conservación de la biodiversidad con la publicación del artículo *The Tragedy of Commons* (Hardin 1968).



estos sistemas de gobernanza están escasamente documentados (Futemma y Brondizio 2003; Lu 2006). En el paisaje de los “bienes comunes” amazónicos, la biodiversidad es apropiada por una comunidad bien definida de usuarios que tienen el poder de definir mecanismos de derechos de uso de los recursos en los regímenes comunales, estableciendo reglas, incentivos y sanciones, así como incluyendo o excluyendo a otros usuarios. a través de las regulaciones locales.

En las comunidades ribereñas pluriétnicas de la Reserva de Desarrollo Sostenible (RDS) Puranga-Conquista en Río Negro, Brasil, el hogar es la unidad sociopolítica básica de la comunidad. Los jefes de hogar son responsables de gestionar y negociar el acceso y control de los espacios y recursos naturales que están utilizando directamente. En general, cada familia tiene un conjunto de espacios de cultivo y bosques que son para su uso y posesión. Las zonas de pesca, caza y bosques se gestionan a nivel comunitario. En este caso, la comunidad creó mecanismos de gobernanza que permiten el acceso al territorio de todos los miembros de la comunidad y excluyen el acceso de otros. En el nivel más amplio, con la creación del RDS se instituyó un nuevo modelo de gobernanza, con coparticipación entre la comunidad y el Estado. En este caso, la gobernanza se realizaba a través de instrumentos colegiados y legales de cogestión, tales como consejos y planes de manejo (Cardoso *et al.* 2008). Este modelo transescalar que articula la gestión del hogar con una red de parientes y aliados que llegan al nivel de la comunidad puede verse en varios modos de (re)territorialización por parte de los IPLC amazónicos (MacDonald 1995; Little 2003; Lu 2006).

Las comunidades de pescadores artesanales del río Amazonas medio proveen un “laboratorio” en el que es posible explorar ejemplos de regímenes comunales. Según Pereira (2000), en esta región algunas comunidades cuentan con gobiernos locales autónomos para regular sus prácticas pesqueras mientras que otras no. De los que sí lo hacen, algunos controlan solo el acceso a los caladeros, mientras que otros controlan tanto el acceso como el nivel de apropiación individual de los recursos. En algunas comuni-

dades, existe una adhesión generalizada a los esquemas de gestión, y en otras, la oposición amenaza con destruir las instituciones de gestión y agotar las poblaciones de peces locales. En el caso de una pesquería comunitaria en la llanura aluvial de la Amazonía peruana, la institución de recursos participó activamente en la creación de reglas y medios para mantener a los forasteros fuera de la pesquería. Durante un período inicial de amenaza externa, cuando la actividad pesquera era alta, se empleó la gobernanza para crear reglas sobre técnicas y temporadas de pesca permitidas (Pinedo *et al.* 2000). Sin embargo, para Lu (2016), el interés y la participación en la institución decayó con la disipación de la amenaza externa y por el conflicto interno. Tales arreglos comunes en las actividades pesqueras se basan en configuraciones locales de parentesco, nociones locales de territorialidad, conocimientos ecológicos, formación de alianzas y respeto mutuo entre los actores. Dichos acuerdos se han visto amenazados desde la década de 1970, principalmente en Brasil y Perú (McGrath *et al.* 1993; Pinedo *et al.* 2000; Pereira 2000), cuando comenzó la “guerra de los lagos”. Esto fue resultado de la modernización de la flota pesquera y el permiso estatal para acceder a los territorios de los IPLC, generando conflictos, modos de resistencia y requiriendo la consecuente creación de instrumentos de cogobernanza entre las comunidades y el Estado para mitigar los conflictos.

Los acuerdos de pesca (*acordes de pesca*) y los sistemas de gobernanza comunitaria (Isaac y Barthem 1995; Pinedo *et al.* 2000; Castro y MacGraph 2001; MacGraph *et al.* 2008) para regular *Arapaima gigas* por los pueblos Indígenas en el río Juruá (Figura 10.9) y las comunidades ribereñas en la Reserva Mamirauá pueden ser considerados casos de éxito de gestión colectiva (Castello *et al.* 2008; Campos-Silva y Peres 2016; Campos -Silva *et al.* 2017). Estos casos ilustran los problemas y las posibles soluciones de los esquemas de cogestión en la pesca artesanal como un medio para aumentar la abundancia de las poblaciones y la productividad del lago, al limitar la explotación por parte de embarcaciones comerciales más grandes, a menudo externas, y al mismo tiempo mejorar la calidad de vida de los pescadores artesanales y sus comunidades.



**Figura 10.9** Cogestión de *Arapaima gigas* (Pirarucu) por el Pueblo Indígena Paumari en el Estado de Amazonas, Brasil. A. Reunión para coordinar actividades de manejo de lagos y pesca. B. Técnicas de pesca tradicionales utilizadas por los pescadores Indígenas Paumari. C. Abimael Chagas Cassiano Paumari mostrando un gran Pirarucu capturado en el río Tapuá. Fotos de Adriano Gambarini, archivo Operação Amazônia Nativa – OPAN.

Los acuerdos comunales locales también se pueden ver entre los IPLC que practican la silvicultura y la agroforestería. Para Lu (2001, 2016), quien estudió los comunes en Ecuador, la consistencia de las respuestas dentro de las comunidades sugiere la existencia de arreglos institucionales que influyen en la forma en que se practica la agricultura. En las comunidades que practican arreglos de propiedad individual, grandes extensiones de tierra que van desde 20 a 200 hectáreas se han dividido entre los hogares y los derechos sobre el área de tierra restante son mantenidos por el hogar. Por el contrario, en las comunidades con acuerdos de propiedad comunal, los hogares solo obtienen derechos de retiro sobre las tierras que han limpiado y cultivado, que son significativamente más pequeñas que las de los hogares con arreglos de propiedad individual.

Estos sistemas amazónicos de gobernanza de la biodiversidad han estado bajo una tremenda presión, ya que los 'comunes' están perdiendo el acceso al territorio y la biodiversidad, a menudo a través de la expropiación violenta (MacDonald 1995; Lu 2016; Begotti y Peres 2020), dando forma a lo que muchos autores llaman la "tragedia plebeyos" o "tragedia de los encierros" (Ortega Santos 2002; Molina y Martí-

nez-Alier 2001). Tales presiones se deben al avance de la selva, con procesos de privatización de tierras, construcción de infraestructura y explotación agro-pastoril y minera de los recursos amazónicos, con el consecuente impacto en los modos comunales de gobernanza de los IPLC. Pero, debido a estas presiones, en algunos casos, la movilización política y la institución de movimientos sociales por parte de los IPLC ha llevado a la resistencia social y la reafirmación de los regímenes tradicionales de apropiación comunal en los países amazónicos (MacDonald 1995; Allegretti y Schmink 2009; Silva y Postero 2020).

Algunos de estos regímenes de gobernanza territorial comunal han sido reconocidos e incorporados en las constituciones nacionales de los países amazónicos bajo la forma de derechos territoriales y culturales, o como modelos de *buen vivir*, *bem viver* o *vivir bien*, como es el caso de los pueblos Indígenas en Ecuador y Bolivia (Acosta 2016; Gudynas y Acosta 2011) y Brasil (Schlemer et al 2017; Baniwa 2019). Estos derechos generalmente han tomado la forma de tres tipos principales de tenencia: a) Reservas Indígenas bajo las cuales un grupo recibe títulos legales de tierras comunales sobre grandes áreas que



contienen múltiples comunidades; b) tenencia comunitaria en la que las comunidades reciben títulos legales a través de leyes consuetudinarias de tenencia de la tierra establecidas para los colonos; y c) áreas protegidas, bajo las cuales el estado mantiene la propiedad pública de la tierra en áreas protegidas pero otorga derechos de uso legal a los residentes Indígenas o comunitarios (Richards 1997).

La complejidad y escala de los problemas ambientales promueven diversos tipos de estrategias de gobernanza colectiva y colaborativa entre actores, ante la imposibilidad de abordarlos por su cuenta. Por lo tanto, la colaboración efectiva es un elemento importante en la agenda de investigación y formulación de políticas, que puede contribuir al diseño de iniciativas de colaboración más equitativas y sostenibles a largo plazo entre el gobierno, la sociedad civil y los IPLC para lograr objetivos comunes, así como implementar economías forestales y soluciones basadas en la naturaleza para la región.

### **10.7. Conclusiones**

Reconocer las múltiples interconexiones entre la diversidad sociocultural y biológica en la Amazonía es esencial para la sostenibilidad y la justicia ambiental de la cuenca en su conjunto. La diversidad biocultural en la región se manifiesta en los lenguajes, cosmovisiones, medios de vida y profundos entramados históricos de los IPLC con las plantas, los animales y los ecosistemas amazónicos. La valoración y mantenimiento de estos modos de vida en territorios Indígenas, comunidades locales y centros urbanos es de importancia crítica para la conservación de la sociobiodiversidad amazónica y el futuro de la vida en la Tierra por al menos tres razones principales. En primer lugar, los fundamentos empíricos y filosóficos de los sistemas de conocimiento Indígenas y locales brindan conceptos y prácticas clave para desarrollar una comprensión más profunda, histórica y socialmente situada de la Amazonía en sus dimensiones biológicas, ecológicas y culturales interconectadas. Esto incluye conocimiento e información de primera mano sobre especies de plantas y animales, prácticas de gestión sostenible y resiliencia climática (Heckenberger *et al.* 2008; Schwartzman *et*

*al.* 2013). En segundo lugar, los pueblos amazónicos mantienen un conocimiento sofisticado sobre el manejo sostenible de diversos sistemas agrícolas, acuáticos y agroforestales, que a su vez han dado forma dinámica a los ecosistemas de la región. Ciertos elementos de los paisajes y la biodiversidad amazónicos que alguna vez se consideraron "naturales", como los bosques de nueces de Brasil, los rodales de palma de açai y otras plantas "hiperdominantes" económicamente importantes, llevan la huella de la manipulación, domesticación y manejo a largo plazo por parte de los pueblos Indígenas (Heckenberger *et al.* 2008; Clement *et al.* 2010; Shepard y Ramirez 2011; Balée 2013; Clement 2019, Cross-Chapter 31.A). Los sistemas ILK han sido, y deben seguir siendo, fundamentales para identificar y gestionar especies útiles de plantas y animales, contribuyendo a la diversidad agrícola mundial, gestionando bosques de forma sostenible para economías de subsistencia y basadas en el mercado, así como enfoques innovadores para la restauración socioecológica, el cambio climático iniciativas de mitigación y bioeconomía (Partes 2 y 3). En tercer lugar, los IPLC de la Amazonía son poseedores de diversas visiones del mundo, valores, instituciones y sistemas de gobernanza, los cuales deben contribuir a formar sociedades culturalmente plurales, inclusivas y democráticas. Según la Declaración de las Naciones Unidas sobre los Derechos de los Pueblos Indígenas (UNDRIP 2007, apoyada por todos los países amazónicos), los IPLC tienen derecho a la autodeterminación; deben ser libres para determinar su estatus político y perseguir su desarrollo económico, social y cultural. Los lenguajes, las leyes consuetudinarias, las instituciones y las estructuras de toma de decisiones de los IPLC han resultado en la gobernanza exitosa de sus tierras y territorios durante décadas, si no siglos, y deben continuar contribuyendo a la implementación de los Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS), la Convención del Marco Global de Biodiversidad Post-2020 de la Diversidad Biológica, y otras políticas internacionales de conservación de la biodiversidad, justicia ambiental y desarrollo sostenible.

La diversidad, en todas sus formas, debe ser entendida como un valor a cuidar, nutrir, promover y pro-

teger. La diversidad biocultural en la Amazonía y en otros lugares proporciona al mundo entero conocimientos, recursos, alternativas e innovaciones para abordar la incertidumbre a medida que navegamos por tiempos turbulentos y los puntos de inflexión socioecológicos de la resiliencia de la Tierra. La Amazonía es un sistema biocultural vivo que no puede sobrevivir sin la valoración, empoderamiento y participación de las diversas sociedades que han florecido entre sus ríos, bosques, sabanas y estuarios.

### **10.8. Recomendaciones**

- Apoyar el reconocimiento de los derechos a la tierra, territoriales y socioculturales de los pueblos Indígenas, las comunidades afrodescendientes y otras comunidades locales, en relación con políticas que valoren y apoyen los medios de vida basados en los bosques y el agua, incluyendo los incentivos económicos y el crédito para los productos no maderables del bosque.
- Apoyar la documentación y preservación de las lenguas Indígenas amazónicas y los sistemas de conocimiento asociados como manifestaciones vivas de la diversidad biocultural en peligro.
- Desarrollar políticas de sensibilización pública sobre las lenguas amazónicas, incluyendo acciones concretas de revitalización y conservación lingüística integradas a las políticas de conservación de la biodiversidad.
- Promover la investigación aplicada sobre agrobiodiversidad vinculada a la seguridad y soberanía alimentaria entre los IPLC amazónicos, respetando las relaciones bioculturales asociadas y los derechos de propiedad intelectual.
- Reconocer y apoyar el liderazgo y el papel de las mujeres en la conservación de la agrobiodiversidad y la gestión de recursos en la Amazonía.
- Apoyar los medios de vida basados en los bosques y los ecosistemas en la Amazonía a través de incentivos económicos, políticas y regulaciones.
- Apoyar la protección de los territorios de los pueblos Indígenas en aislamiento voluntario.

### **10.9. Referencias**

- Abraão, M. B., Nelson, B. W., Baniwa, J. C., Yu, D. W., & Shepard Jr., G. H. (2008). Ethnobotanical ground-truthing: Indigenous knowledge, floristic inventories and satellite imagery in the upper Rio Negro, Brazil. *Journal of Biogeography*, 35(12). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01975.x>
- Abraão, M. B., Shepard, G. H., Nelson, B. W., Baniwa, J. C., Andrello, G., & Yu, D. W. (2010). Baniwa vegetation classification in the white-sand Campinarana habitat of the Northwest Amazon, Brazil. *Landscape Ethnoecology: Concepts of Biotic and Physical Space* (Vol. 9).
- Acosta, A. 2016. *El Buen Vivir. Sumak Kawsay, una oportunidad para imaginar otros mundos*. Icaria: Barcelona.
- Adams, C.; R. Murrieta; and W. Neves. 2009. Introduction. In: C. Adams; R. Murrieta; Wn Neves and M. Harris (eds.). *Amazon Peasant Societies in a Changing Environment*. New York: Springer.
- Adelaar, Willem F. H. The endangered languages problem: South America. In: Robert H. Robins & Eugenius M. Uhlenbeck (eds.), *Endangered languages*. Oxford: Berg Publishers, 1991. p. 45-91.
- Agrawal, A. (2014). Studying the commons, governing common-pool resource outcomes: Some concluding thoughts. *Environmental Science & Policy*, 36, 86-91.
- Aikhenvald, Alexandra Y. 2012. *The languages of the Amazon*. Oxford: Oxford University Press.
- Allegretti M. 2008. A construção social de políticas públicas: Chico Mendes e o movimento dos seringueiros. *Desenvolvimento e Meio Ambiente* 18:39-59.
- Allegretti, M., & Schmink, M. (2009). When social movement proposals become policy: Experiments in sustainable development in the Brazilian Amazon. *Rural social movements in Latin America: Organizing for sustainable livelihoods*. University Press of Florida, Gainesville, Florida, 196-213.
- Alexiades, Miguel. (2009). Mobility and migration in indigenous Amazonia: Contemporary ethnoecological perspectives-an introduction. *Mobility and Migration in Indigenous Amazonia: Contemporary Ethnoecological Perspectives*. 11. 1-43.
- Almeida, A.W.B. de 2008 *Terra De Quilombo, Terras Indígenas, "Babaçuais Livre", "Castanhais do Povo", Faxinais e Fundos de Pasto: Terras Tradicionalmente Ocupadas*, 2nd ed. Manaus: PGSCA-UFAM.
- Almeida, A. W. B. D. (2012). Territoires et territorialités spécifiques en Amazonie: entre "protection" et "protectionnisme". *Caderno CRH*, 25(64), 63-72.
- Alvard, M. S. (1995). Shotguns and sustainable hunting in the neotropics. *Oryx*, 29(1), 58-66.
- Antunes, A. P., R. M. Fewster, E. M. Venticinque, C. A. Peres, T. Levi, F. Rohe, and G. H. Shepard. 2016. Empty forest or empty rivers? A century of commercial hunting in Amazonia. *Science Advances* 2 (10):e1600936.
- Arregui, A. G. (2020) Positional Wildness: Amazonian Ribeirinhos, Pink Dolphins and Interspecies Affections, *Ethnos*, 85:5, 819-842, DOI: 10.1080/00141844.2019.1619606
- Altieri, M. 1996. *Agroecology: The science of sustainable agriculture*. 2 ed. CRC Press.

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

- Arends, E., A. Villarreal, D. Sanchez & A. Catalán 2011 Sistemas Agroforestales en Comunidades Piaroas de la Cuenca Baja del Río Cuao. *Revista Forestal Latinoamericana* 26(1):1-11.
- Århem, K. 1996. The cosmic food web: Human-nature relatedness in the Northwest Amazon. Pages 185–204 in P. Descola and G. Pálsson, editors. *Nature and Society: Anthropological Perspectives*. Routledge, London and New York.
- Athayde, S., & Schmink, M. (2014). "Adaptive Resistance," Conservation, and Development in the Brazilian Amazon: Contradictions of Political Organization and Empowerment in the Kaiabi Diaspora. *Ethnohistory*, 61(3), 549-574.
- Athayde, S.; R. Stepp and W. Ballester. 2016. Engaging Indigenous and Academic Knowledge on Bees in the Amazon: Implications for Environmental Management and Transdisciplinary Research. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 2016, 12:26. DOI: 10.1186/s13002-016-0093-z
- Athayde, S.; J. Silva-Lugo; M. Schmink and M. Heckenberger. 2017a. The Same, but Different: Indigenous Knowledge Persistence and Change in the Brazilian Amazon. *Human Ecology* 45 (4): 533–544. DOI 10.1007/s10745-017-9919-0
- Athayde, S.; J. Silva-Lugo; M. Schmink and M. Heckenberger. 2017b. Re-connecting art and science for sustainability: learning from indigenous artistic knowledge through long-term participatory action-research in the Amazon. *Ecology and Society* 22(2):36. <https://doi.org/10.5751/ES-09323-220236>.
- Athayde, S. and J. Silva-Lugo. 2018. Adaptive Strategies to Displacement and Environmental Change Among the Kaiabi Indigenous People of the Brazilian Amazon. *Society and Natural Resources* 31:6, 666-682. DOI: 10.1080/08941920.2018.1426801
- Austin, P. K. & J. Sallabank (eds.). *The Cambridge handbook of endangered languages*. New York: Cambridge University Press, 2011.
- Bakx K. 1988. From proletarian to peasant: rural transformation in the state of Acre, 1870–1986. *Journal of Development Studies* 24:141-160.
- Balée, W. 1989. The culture of Amazonian forests. Pages 1–21 in: D. A. Posey and W. Balée, editors. *Resource Management in Amazonia: Indigenous and Folk Strategies*. New York Botanical Gardens, New York.
- Balée W. (2003) Native Views of the Environment in Amazonia. In: Selin H. (eds) *Nature Across Cultures. Science Across Cultures: The History of Non-Western Science*, vol 4. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-0149-5\\_14](https://doi.org/10.1007/978-94-017-0149-5_14)
- Balée, W. 2013. *Cultural forests of the Amazon: a historical ecology of people and their landscapes*. Birmingham, The University of Alabama Press.
- Baniwa, A. F. Bem viver e viver bem: segundo o povo Baniwa no noroeste amazônico brasileiro. João Jackson Bezerra Vianna, Aline Fonseca Lubel (orgs.). Curitiba: Ed. UFPR, 2019. 64p.
- Becker, B. 2005. Geopolítica da Amazônia. *Estudos Avançados* 19(53): 71-86.
- Beckerman, S. 1979. The abundance of protein in the Amazon: A reply to Gross. *American Anthropologist*, 81(3), 533–560.
- Begossi, A.; Silvano, R. A. M.; Amaral, B.D.; Oyakawa, O.T. 1999. Use of local resources by fishers and hunters in an extractive reserve (Upper Jurua, Acre, Brazil). *Environ. Dev. Sust.* 1, 73-93.
- Begotti, R. A., & Peres, C. A. (2020). Rapidly escalating threats to the biodiversity and ethnocultural capital of Brazilian Indigenous Lands. *Land Use Policy*, 96, 104694.
- Bennett, J.G. and E. L. Robinson (Eds.). 2000. *Hunting for Sustainability in Tropical Forests*. Columbia University Press, New York.
- Bevilacqua, M., L. Cárdenas, A.L. Flores, L. Hernández, E. Lares, A. Mansutti, M. Miranda, J. Ochoa, M. Rodríguez and E. Selig (2002) *The State of Venezuela's Forests: A Case Study of the Guayana Region*. A Global Forest Watch Report. World Resources Institute and Fundación Polar, Caracas.
- Blackman, A.; L. Corral; E. Santos Lima; and G. P. Asner. Titling indigenous communities protects forests. *PNAS* April 18, 2017 114 (16) 4123-4128. <https://doi.org/10.1073/pnas.1603290114>
- Bojanic A. 2001. Balance is beautiful: assessing sustainable development in the rainforests of the Bolivian Amazon. PROMAB scientific series 4. Riberalta, Beni, Bolivia.
- Boster, J. S. 1984. Classification, Cultivation, and Selection of Aguaruna Cultivars of *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae). *Advances in Economic Botany Vol. 1, Ethnobotany in the Neotropics* (18 September 1984), pp. 34-47 (14 pages).
- Boubli, J.P., B. Urbani, H. Caballero-Arias, G.H. Shepard Jr. and M. Lizarralde. 2020. Primates in the lives of the Yanomami people of Brazil and Venezuela." In: M. Lizarralde & B. Urbani (Eds.) *Neotropical Ethnoprimatology: Indigenous Peoples' Perceptions of and Interactions with Non-Human Primates*. New York: Springer, 199-224.
- Caballero, H. 2007 La Demarcación de Tierras Indígenas en Venezuela. *Revista Venezolana de Economía y Ciencias Sociales* 13(3):189-208.
- Caballero-Serrano V, McLaren B, Carrasco JC, Alday JG, Fiallos L, Amigo J, Onaindia, M. 2019. Traditional ecological knowledge and medicinal plant diversity in Ecuadorian Amazon home gardens. *Glob Ecol Conserv* 17: 1-23.
- Campos-Silva, João Vitor, and Carlos A. Peres. "Community-based management induces rapid recovery of a high-value tropical freshwater fishery." *Scientific reports* 6.1 (2016): 1-13.
- Campos-Silva, João Vitor, *et al.* "Community-based population recovery of overexploited Amazonian wildlife." *Perspectives in Ecology and Conservation* 15.4 (2017): 266-270.
- Cardoso, T. M. *et al.* Os povos tradicionais e o ordenamento territorial no baixo rio negro em uma perspectiva da conservação e uso sustentável da biodiversidade. In: ARMSTRONG, Gordon; BENSUSAN, Nurit (Orgs). *O manejo da paisagem e a paisagem do manejo*. Brasília: Instituto Internacional de Educação no Brasil, 2008, Capítulo 3, p. 37-67.
- Cardoso, T. M. (2010). O saber biodiverso: práticas e conhecimentos na agricultura Indígena do baixo rio Negro. EDUA, Editora da Universidade Federal do Amazonas.
- Cardoso, T., Eloy, L., & Emperaire, L. (2010, June). Rôle des dynamiques spatio-temporelles dans la conservation de l'agrobiodiversité des systèmes agricoles amérindiens du bas Rio Negro (Amazonas, Brésil). In ISDA 2010 (pp. 12-p). Cirad-Inra-SupAgro.

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

- Capelari, M. G. M., Gomes, R. C., de Araújo, S. M. V. G., & Newton, P. (2020). Governance and Deforestation: Understanding the Role of Formal Rule-Acknowledgement by Residents in Brazilian Extractive Reserves. *International Journal of the Commons*, 14(1).
- Carneiro, R. (1978). Comments [on Ross (1978)]. *Current Anthropology*, 19(1), 19–21.
- Castello, L., *et al.* "Lessons from integrating fishers of arapaima in small-scale fisheries management at the Mamirauá Reserve, Amazon." *Environmental management* 43.2 (2009): 197-209.
- Castro, F. (2020). Politics of the Floodplain Commons in the Amazon. *Frontiers of Development in the Amazon: Riches, Risks, and Resistances*, 81.
- Castro, F. D., & McGrath, D. (2001). O manejo comunitário de lagos na Amazônia. *Parcerias estratégicas*, 6(12), 112-126.
- Castro-Gómez, S. (2009). Tejidos oníricos: Movilidad, capitalismo y biopolíticas en Bogotá (1910-1930): Editorial Pontificia Universidad Javeriana.
- Castro-Gómez, S. (2010). La hybris del punto cero: ciencia, raza e ilustración en la Nueva Granada (1750-1816): Editorial Pontificia Universidad Javeriana.
- Chafer, A. 1992. France's mission civilisatrice in Africa: French culture not for export? In *Popular culture and mass communication in twentieth century France* (eds) R. Chapman & N. Hewitt, 142-64. Lampeter: Edwin Mellen Press.
- Chambouleyron, R., and Ibáñez-Bonillo, P. The Colonial Amazon. *Oxford Research Encyclopedia of Latin American History*. Retrieved 30 Sep. 2021, from <https://oxfordre.com/latinamericanhistory/view/10.1093/acrefore/9780199366439.001.0001/acrefore-9780199366439-e-596>.
- Chernela, J. (1994). Tukanoan know-how: The importance of the forested river margin to neotropical fishing populations. *National Geographic Research and Exploration*, 10(4), 440–457.
- Clement, C. R., M. De Cristo-Araújo, G., Coppens D'Eeckenbrugge, A. Alves Pereira, and D. Picanço-Rodrigues. 2010. Origin and domestication of native Amazonian crops. *Diversity*, 2(1), 72–106.
- Clement, C. R., W. M. Denevan, M. J. Heckenberger, A. B. Junqueira, E. G. Neves, W. G. Teixeira, and W. I. Woods. 2015. The domestication of Amazonia before European conquest. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282(1812):20150813.
- Clement, C. R. 2019. Da domesticação da Floresta ao subdesenvolvimento da Amazônia. In: *Grupo de Estudos Estratégicos Amazônicos, Cadernos de Debate*, v. 14, p. 11-52, Manaus, INPA.
- Coq-Huelva, D.; A. Higuchi; E. Alfalla-Luque; R. Burgos-Morán; and R. Arias-Gutiérrez. 2017. Co-Evolution and Bio-Social Construction: The Kichwa Agroforestry Systems (Chakras) in the Ecuadorian Amazonia. *Sustainability* 2017, 9, 1920; doi:10.3390/su9101920.
- Cottrol, R. J. and T. Kateri Hernandez. 2001. The role of law and legal institutions in combating social exclusion in Latin American countries: AfroAmerican populations". Conference read at the Inter-American Development Bank Conference Towards a Shared Vision of Development: High-Level Dialogue on Race, Ethnicity and Inclusion in Latin America and the Caribbean, June 18, 2001, in Washington, D.C. <http://www.iadb.org/exr/events/conference/socialinclusion.htm>
- Crevels, Mily. 2012. Language endangerment in South America: The clock is ticking. In: Lyle Campbell and Verónica Grondona (eds.), *The indigenous languages of South America: A comprehensive guide* (The World of Linguistics 2). Berlin/Boston: De Gruyter Mouton. 167-233.
- Cronkleton P, Pacheco P (2010) Changing Policy Trends in the Emergence of Bolivia's Brazil Nut sector. In *Wild product governance: finding policies that work for non timber forest products*, eds Laird S, McLain R, Wynberg R. Earthscan Publications, London, pp. 15-41.
- Cunha, M. C. 1998. *História dos Índios no Brasil*. 2 ed. São Paulo: FAPESP/ Companhia das Letras/ Secretaria Municipal de Cultura.
- Cunha, M. C. and A. G. M. Lima. 2016. How Amazonian indigenous peoples contribute to biodiversity. In: Baptiste, B.; D. Pacheco; M. Carneiro da Cunha; and S. Diaz. 2016. *Knowing our Land and Resources. Indigenous and Local Knowledge of Biodiversity and Ecosystem Services in the Americas*. Bolivia: Inter-governmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES). Pp 62-80.
- Cunha, M. C. 2017. Traditional people, collectors of diversity. In: M. Brightman and J. Lewis, editors. *The anthropology of sustainability: beyond development and progress*. Palgrave MacMillan, London.
- Daly, L., and G. H. Shepard Jr.. 2019. Magic darts and messenger molecules: Toward a phytoethnography of human-plant engagements in Amazonia. *Anthropology Today* 35(2):13–17.
- Darwin, Charles. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. 2 vols. London: Murray, 1871.
- Sefa Dei G.J., Restoule J.P. (2019) Indigenous Governance: Restoring Control and Responsibility over the Education of Our People. In: McKinley E., Smith L. (eds) *Handbook of Indigenous Education*. Springer, Singapore.
- Denevan, W. M. 1976. *The Native Population of the Americas in 1492*. Madison: University of Wisconsin Press.
- Denevan, W. M., Padoch, C., Prance, G. T., Treacy, J. M., Unruh, J., Alcorn, J. B., & de Jong, W. (1988). Swidden-fallow agroforestry in the Peruvian Amazon. *Advances in economic botany*, 5, i-107.
- Descola, P. 1994. *In the Society of Nature: A Native Ecology in Amazonia*. University of Cambridge Press, Cambridge.
- Diegues, A. C. (1998). Social movements and the remaking of the commons in the Brazilian Amazon. *Privatizing Nature: Political Struggles for the Global Commons*, 54-75.
- Diegues, A., & Moreira, A. (2001). *de CC (org). Espaço e recursos naturais de uso comum*. São Paulo: NUPAUB-USP.
- Doria, C.R.C., Athayde, S., Marques, E.E. *et al.* The invisibility of fisheries in the process of hydropower development across the Amazon. *Ambio* 47, 453–465 (2018). <https://doi.org/10.1007/s13280-017-0994-7>
- Dorian, N. 1989. *Investigating obsolescence: Studies in language contraction and death*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Duchelle AE, Cronkleton P, Kainer KA, Guanacoma G, Gezan S. 2011. Resource theft in tropical forest communities:

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

- Implications for non-timber management, livelihoods, and conservation. *Ecology and Society* 16:1-4.
- Dufour DL (2007) "Bitter" cassava: toxicity and detoxification. In: Ortiz R, Nassar N (eds) Proceedings of first international meeting on cassava breeding, biotechnology and ecology. University of Brasilia, Brasilia, pp 171-184.
- Emperaire, L., and L. Eloy. 2008. A cidade, um foco de diversidade agrícola no Rio Negro (Amazonas, Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas* 3:195-211.
- Emperaire, L. And L. Eloy. Amerindian agriculture in an urbanizing Amazonia (Rio Negro, Brazil). *Bulletin of Latin American Research* 2014. DOI:10.1111/blr.12176
- Erazo, J. S. (2013). *Governing indigenous territories*. Duke University Press.
- Erickson, C. L. 2006. The domesticated landscapes of the Bolivian Amazon. In W. Balée & C. L. Erickson (Eds.), *Time and Complexity in Historical Ecology* (pp. 235-278). New York: Columbia University Press.
- Evans, N. *Dying words: Endangered languages and what they have to tell us*. Chichester: Wiley-Blackwell, 2010.
- FAO. 2021. *Forest governance by indigenous and tribal peoples: An opportunity for climate action in Latin America and the Caribbean*. Santiago, Chile, 21p (<http://www.fao.org/americas/publicaciones-audio-video/forest-gov-by-indigenous/en/>).
- Fausto, C. 2008. *Donos demais: Maestria e domínio na Amazônia*. *Mana*, 14(2), 329-366.
- Fausto, C. 2007. Feasting on people: Eating animals and humans in Amazonia. *Current Anthropology* 48(4):497-530.
- Fausto, C. 2020. *Art Effects: Image, Agency, and Ritual in Amazônia*. Translated by David Rodgers. Omaha: University of Nebraska Press.
- Feeny, D., Berkes, F., McCay, B. J., & Acheson, J. M. (1990). The tragedy of the commons: twenty-two years later. *Human ecology*, 18(1), 1-19.
- Fernández-Llamazares, A. and Virtanen, P. K. 2020. Game masters and Amazonian Indigenous views on sustainability. *Current Opinion in Environmental Sustainability* (43): 21-27. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2020.01.004>.
- Fleck, D. W., & Harder, J. D. (2000). Matses Indian rainforest habitat classification and mammalian diversity in Amazonian Peru. *Journal of Ethnobiology*, 20(1), 1-36.
- Fleury, M. *Agriculture itinérante sur brûlis (AIB) et plantes cultivées sur le haut Maroni: étude comparée chez les Aluku et les Wayana en Guyane française*. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Ciênc. hum.* [online]. 2016, vol.11, n.2 [cited 2021-04-07], pp.431-465.
- Frainer, André, Tero Mustonen, Sutej Hugu, Tamara Andreeva, Elle-Maarit Arttijeffer, Inka-Saara Arttijeffer, Felipe Brizoela, Gabriela Coelho-de-Souza, Rafaela Biehl Printes, Evgenia Prokhorova, Salatou Sambou, Antoine Scherer, Vyacheslav Shadrin, and Greta Pecl. Cultural and linguistic diversities are underappreciated pillars of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117 (43) 26539-26543, 2020. <[www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.2019469117](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.2019469117)>
- Francesconi, W., Bax, V., Blundo-Canto, G., Willcock, S., Cuadros, S., Vanegas, M., Quintero, M., & Torres-Vitolas, C. A. (2018). *Hunters and hunting across indigenous and colonist communities at the forest-agriculture interface: an ethnozoological study from the Peruvian Amazon*. *Journal of ethnobiology and ethnomedicine*, 14(1), 54. <https://doi.org/10.1186/s13002-018-0247-2>
- Fraser, J. A.; T. Cardoso; A. Steward and L. Parry. 2018. Amazonian peasant livelihood differentiation as mutuality-market dialectics, *The Journal of Peasant Studies*, 45:7, 1382-1409, DOI: 10.1080/03066150.2017.1296833
- Frechione, J. 1982 *Manioc monozoning in Yekuana agriculture*. *Antropológica* 58:53-74.
- Futemma, C., & Brondizio, E. S. 2003. Land reform and land-use changes in the lower Amazon: Implications for agricultural intensification. *Human Ecology*, 31(3), 369-402.
- Galucio, Ana Vilacy, Denny Moore, Hein van der Voort. 2018. O patrimônio linguístico do Brasil: Novas perspectivas e abordagens no planejamento e gestão de uma política da diversidade linguística. *Revista do Patrimônio Histórico e Artístico Nacional*, 38: 194-219. Available at: <[http://www.etnolinguitica.org/local--files/biblio:galucio-2018-patrimonio/Galucio\\_Moore\\_van\\_der\\_voort\\_2018\\_O\\_patrimonio\\_linguistico\\_do\\_Brasil.pdf](http://www.etnolinguitica.org/local--files/biblio:galucio-2018-patrimonio/Galucio_Moore_van_der_voort_2018_O_patrimonio_linguistico_do_Brasil.pdf)>, accessed on: 7 Jan. 2021.
- Giacomini, T. 2017. *Ecofeminism and System Change. Women on the frontlines of the struggle against fossil capitalism and for the solar commons*. *Canadian Woman Studies* 31(1/2): 95-100.
- Golan, J. Athayde, S. Olson, E. A., McAlvay, A. 2019. Intellectual Property Rights and Ethnobiology: An Update on Posey's Call to Action, *Journal of Ethnobiology* 39(1), 90-109, (3 April 2019).
- Gorenflo, L. J., Suzanne Romaine, Russell A. Mittermeier, & Kristen Walker-Painemilla.. Co-occurrence of linguistic and biological diversity in biodiversity hotspots and high biodiversity wilderness areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109/21: 8032-8037. 2012.
- Goulding, M, Venticinque, E, Ribeiro, MLDB, *et al*. *Ecosystem-based management of Amazon fisheries and wetlands*. *Fish Fish*. 2019; 20: 138- 158. <https://doi.org/10.1111/faf.12328>
- Grinevald, Colette. *Language endangerment in South America: A programmatic approach*. In: Lenore A. Grenoble And Lindsay J. Whaley (eds.), *Endangered languages: Current issues and future prospects*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. p. 124-159.
- Gudynas, E. and A. Acosta. 2011. *El buen vivir o la disolución de la idea del progreso*. In: M. Rojas (Ed.), *La Medición Del Progreso Y El Bienestar, Propuestas Desde América Latina*. Foro Consultivo Científico y Tecnológico de México, México (2011), pp. 103-110.
- Harbert, W. *Endangered languages and economic development*. In: Peter K. Austin & Julia Sallabank (eds.), *The Cambridge handbook of endangered languages*. New York: Cambridge University Press, 2011. p. 403-422.
- Hardin, G. (1968). The tragedy of the commons. *Science*, 162(3859), 1243-1248.
- Harrison, K.D. 2007. *When languages die: The extinction of the world's languages and the erosion of human knowledge*. Oxford: Oxford University Press.

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

- Harmon, D. Losing species, losing languages: Connections between biological and linguistic diversity. *Southwest Journal of Linguistics*, 15/1-2: 89-108. 1996.
- Harmon, D. & J. Loh. Congruence between species and language diversity. In: Kenneth L. Rehg & Lyle Campbell (eds.), *The Oxford handbook of endangered languages*. Oxford: Oxford University Press, 2018. p. 659-682.
- Hames, R. 1980 Game depletion and hunting zone rotation among the Ye'kwana and Yanomamö of Amazonas, Venezuela. *Working Papers on South American Indians*, Vol. 2.
- Hauser, S. and L. Norgrove. 2001. Effects of Slash-and-Burn Agriculture. In: Levin, S. A. 2000. *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press and Elsevier.
- Heckenberger M. J., Russell J. C., Fausto C., Toney J. R., Schmidt M. J., Pereira E., Franchetto B., and Kuikuro A. 2008. Pre-Columbian Urbanism, Anthropogenic Landscapes, and the Future of the Amazon. *Science* 321 (5893): 1214-17. <https://doi.org/10.1126/science.1159769>.
- Heckenberger, M. J. 2010. Bio-Cultural Diversity in the Southern Amazon. *Diversity*, 2(1):1-16.
- Hecht, S. 2010. *The fate of the forest : developers, destroyers, and defenders of the Amazon*. Chicago: University of Chicago Press.
- Heckler, S. L., and S. Zent. 2008. Piaroa Manioc Varietals: Hyperdiversity or Social Currency? *Human Ecology* 36:679-697.
- Hemming, J. 2008. *Tree of Rivers: The Story of the Amazon*. New York: Thames and Hudson.
- Hill, J. D. 1988. Introduction: Myth and History. In: J. D. Hill (ed.) *Rethinking history and myth. Indigenous South American Perspectives on the Past*. Urbana and Cicago: University of Illinois Press.
- Hill, J. & E. Moran 1983 Adaptive Strategies of Wakuénaí Peoples to the Oligotrophic Rain Forest of the Río Negro Basin. In R. Hames & W. Vickers, eds. *Adaptive Strategies of Native Amazonians*. Academic Press, New York. Pp. 113-138.
- Holt-Giménez, E. and M. A. Altieri (2013) Agroecology, Food Sovereignty, and the New Green Revolution, *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 37:1, 90-102, DOI: 10.1080/10440046.2012.716388
- Howard, P. 2003. Women and the Plant World. *An Exploration*. 10.1663/0013-0001(2004)058[0486:DFABRE]2.0.CO;2.
- International Work Group for Indigenous Affairs, IWGIA and Instituto de Promoción Estudios Sociales, IPES. 2013. *Indigenous Peoples in voluntary isolation and initial contact*. IWGIA and IPES: Compenhagen and Pamplona Iruñea. 264 p.
- IPBES 2018. Summary for policymakers of the assessment report on land degradation and restoration of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. R. Scholes, L. Montanarella, A. Brainich, N. Barger, B. ten Brink, M. Cantele, B. Erasmus, J. Fisher, T. Gardner, T. G. Holland, F. Kohler, J. S. Kotiaho, G. Von Maltitz, G. Nangendo, R. Pandit, J. Parrotta, M. D. Potts, S. Prince, M. Sankaran and L. Willemen (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 44 pages. [https://ipbes.net/sites/default/files/spm\\_3bi\\_ldr\\_digital.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/spm_3bi_ldr_digital.pdf)
- IPBES 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondízio E.S., H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneeth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, L. A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. M. Subramanian, G. F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. Roy Chowdhury, Y. J. Shin, I. J. Visseren-Hamakers, K. J. Willis, and C. N. Zayas (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 pages. [https://ipbes.net/sites/default/files/2020-02/ipbes\\_global\\_assessment\\_report\\_summary\\_for\\_policymakers\\_en.pdf](https://ipbes.net/sites/default/files/2020-02/ipbes_global_assessment_report_summary_for_policymakers_en.pdf)
- Isaac, V. J., & Barthem, R. B. (1995). *Os Recursos pesqueiros da Amazônia brasileira*. BoI. Mus. Para. Emilio Goeldi, sér. Antropol. 1J(2). 1995
- IWGIA. 2020. *The International Work Group for Indigenous Affairs. The Indigenous World*. 34th ed. Copenhagen: IWGIA.
- Jerozolinski, A., & Peres, C. A. (2003). Bringing home the biggest bacon: A cross-site analysis of the structure of hunter-kill profiles in Neotropical forests. *Biological Conservation*, 111, 415-425.
- Johnson, A. (1983). Machiguenga gardens. In R. Hames & W. Vickers (Eds.), *Adaptive Responses of Native Amazonians* (pp. 29-63). New York: Academic Press.
- Kambel, E. R. 2006. Policy Note on Indigenous Peoples and Maroons in Suriname. Inter-American Development Bank, Washington, DC. Online: Ellen-Rose Kambel, 14 September 2005
- Kabalin Campos, J. K. 2018. Cosas de negros de Vicente Rossi, ¿un discurso heterodoxo?; *Universidad Nacional de Mar del Plata. Facultad de Humanidades; Revista del Centro de Letras Hispanoamericanas*. CELIHIS; 35; 7-2018; 79-94.
- Kainer KA, Wadt LHO, Staudhammer C. 2007. Explaining variation in Brazil nut fruit production. *Forest Ecology and Management* 250:244-255.
- Kohn, E. (2013). *How forests think: Toward an anthropology beyond the human*. Univ of California Press.
- Kopenawa, D., and B. Albert. 2014. *The Falling Sky: Words of a Yanomami Shaman*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, MA.
- Krauss, Michael. *The world's languages in crisis*. *Language*, 68/1: 4-10. 1992.
- Kujawska, M., F. Zamudio, J. Albán-Castillo, and J. Sosnowska. 2020. The relationship between a western Amazonian society and domesticated sedges (*Cyperus* spp.). *Economic Botany*, 74(3), 292-318.
- Levis, C., B. Flores, P. Moreira, B. G. Luize, R. Alves, J. Franco-Moraes, J. Lins, E. Konings, M. Pena Claros, F. Bongers, F. Costa, and C. Clement. 2018. How People Domesticated Amazonian Forests. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5:171. <http://edepot.wur.nl/440396>
- Lima, T. S. 1999. The two and its many: Reflections on perspectivism in a Tupi cosmology, *Ethnos*, 64:1, 107-131, DOI: 10.1080/00141844.1999.9981592
- Little, P. (2003). Territórios sociais e povos tradicionais no Brasil: por uma antropologia da territorialidade. *Anuário antropológico*, 28(1), 251-290.
- Loh, J. & D. Harmon. 2005. A global index of biocultural diversity. *Ecological Indicators* 5: 231-241.

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

- Loh, J. & D. Harmon. 2014. Biocultural diversity: Threatened species, endangered languages. Zeist: WWF Netherlands. Available at: <[http://wwf.panda.org/wwf\\_news/?222890/Biocultural-Diversity-Threatened-Species-Endangered-Languages](http://wwf.panda.org/wwf_news/?222890/Biocultural-Diversity-Threatened-Species-Endangered-Languages)>, accessed on: 7 Jan. 2021.
- Lu, F. 2006. 'The Commons' in an Amazonian Context. *Social Analysis*, 50(3), 187-194.
- Lu, F. (2001). 'The Commons' in an Amazonian Context. *Social Analysis*, 50(3), 187-194.
- Macnaughton, A.E., Carvajal-Vallejos, F.M., Argote, A. *et al.* "Paiche reigns!" species introduction and indigenous fisheries in the Bolivian Amazon. *Maritime Studies* 14, 11 (2015). <https://doi.org/10.1186/s40152-015-0030-0>
- MacDonald, T. (1995). Shifting the Lens of Common Property in Lowland South America: Community-Based Forestry and Indigenous Politics in the 1990s. Reinventing the Commons, the Fifth Biennial Conference of the International Association for the Study of Common Property. <http://dlc.dlib.indiana.edu/dlc/handle/10535/1567>
- Maffi, L. (ed.). On biocultural diversity: Linking language, knowledge and the environment. Washington: Smithsonian Institution Press, 2001.
- Maffi, L. and E. Woodley. 2010. Biocultural Diversity Conservation. A Global Sourcebook. Abingdon and New York: Earthscan.
- Marquardt, B. (2011). Estado y constitución en la Colombia de la Regeneración del Partido Nacional 1886-1909. *Ciencia política*, 6(11), 56-81.
- McGrath, D.G., de Castro, F., Fudemma, C. *et al.* Fisheries and the evolution of resource management on the lower Amazon floodplain. *Hum Ecol* 21, 167-195 (1993). <https://doi.org/10.1007/BF00889358>
- McGrath, D. G., Cardoso, A., Almeida, O. T., & Pezzuti, J. (2008). Constructing a policy and institutional framework for an ecosystem-based approach to managing the Lower Amazon floodplain. *Environment, Development and Sustainability*, 10(5), 677-695.
- McKean, M. A., & Ostrom, E. (2001). Regimes de propriedade comum em florestas: somente uma relíquia do passado. *Espaços e recursos naturais de uso comum*, 79-95.
- McKey D, Beckerman S (1993) Chemical ecology, plant evolution, and the evolution of traditional manioc cultivation systems. In: Hladik CM, Hladik A, Linares OF, Pagezy H, Semple A, Hadley M (eds) *Tropical forests, people and food. Biocultural interactions and applications to development.* UNESCO, Parthenon, Paris, pp 83-112.
- Mello, D. and M. Schmink. 2017. Amazon entrepreneurs: Women's economic empowerment and the potential for more sustainable land use practices. *Women's Studies International Forum* 65 (28-36). <https://doi.org/10.1016/j.wsif.2016.11.008>.
- Milanez, F., and G.H. Shepard Jr. 2016. The few remaining: Genocide survivors and the Brazilian state. *Tipiti*, 14(1), 131-134.
- Mittermeier RA, Mittermeier CG, Brooks TM, Pilgrim JD, Konstant WR, da Fonseca GAB, Kormos C. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:10309-10313.
- Molina, M. G., and Alier, J. M. (Eds.). (2001). *Naturaleza transformada: estudios de historia ambiental en España* (Vol. 10). Icaria Editorial.
- Moseley, C. (ed.). *Encyclopedia of the world's endangered languages*. New York: Routledge, 2007.
- Moseley, C. (ed.). *Atlas of the world's languages in danger*. 3rd ed. Paris: UNESCO Publishing, 2010. Available at: <<http://www.unesco.org/culture/en/angeredlanguages/atlas>>, accessed on: 5 Oct. 2017.
- OECD - The Observatory of Economic Complexity, n.d. Brazil nuts, fresh or dried (HS: 080120) Product Trade, Exporters and Importers [WWW Document]. URL <https://oec.world/en/profile/hs92/brazil-nuts-fresh-or-dried?redirect=true> (accessed 1.19.21).
- Opas, M., L.F. Torres, F. Milanez & G.H. Shepard Jr. (2018) "Resistance beyond the Frontier: Concepts and Policies for the Protection of Isolated Indigenous Peoples of the Amazon." *Tipiti: Journal of the Society for the Anthropology of Lowland South America* 16(1) Article 1: 1-4. <https://digitalcommons.trinity.edu/tipiti/vol16/iss1/1/>
- Ortega, H., M. Hidalgo, N. Salcedo, E. Castro & C. Riofrío. 2001. Diversity and Conservation of Fish of the Lower Urubamba Region, Peru. 143-150 p. In: *Urubamba: Biodiversity of a Peruvian Rainforest*. Ortega Santos, A. La tragedia de los cerramientos. Valencia: Fundación Instituto de Historia Social, 2002.
- Ostrom, E. (2015). Reformulating the commons. *Elinor Ostrom and the Bloomington School of Political Economy*, 2, 163-189.
- Ostrom, E., Gardner, R., Walker, J., Walker, J. M., & Walker, J. (1994). *Rules, games, and common-pool resources*. University of Michigan Press.
- Palosaari, N., & L. Campbell. 2011. Structural aspects of language endangerment. In: Peter K. Austin & Julia Sallabank (eds.), *The Cambridge handbook of endangered languages*. New York: Cambridge University Press, 2011. p. 100-119.
- Parker, E., Posey, D., Frechione, J., & da Silva, L. F. (1983). Resource exploitation in Amazonia: Ethnoecological examples from four populations. *Annals of the Carnegie Museum of Natural History*, 52(8), 163-203.
- Pereira, H. (2000). The emergence of common-property regimes in amazonian fisheries. In *Proceedings of the 8th Biennial Conference of the International Association for the Study of Common Property (IASCP)*.
- Peres CA, Baider C, Zuidema PA, Wadt LHO, Kainer KA, Gomes-Silva DAP, Salomão RP, Simões LL, Franciosi ERN, Valverde FC, Gribel R, Shepart Jr GH, Kanashiro M, Coventry P, Yu DW, Watkinson AR, Freckleton RP. 2003. Demographic threats to the sustainability of Brazil Nut exploitation. *Science*. 302:2112-2114.
- Peres, C. A., T. Emilio, J. Schiatti, S.J.M Desmoulière and T. Levi. 2016. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 892-897.
- Pimenta, N. C., A. L. S. Gonçalves, G. H. J. Shepard, V. W. Macedo, and A. P. A. Barnett. 2018. The return of giant otter to the Baniwa Landscape: A multi-scale approach to species recovery in the middle Içana River, Northwest Amazonia, Brazil. *Biological Conservation* 224:318-326.

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

- Pinedo, D., Summers, P. M., Chase-Smith, R., Saavedra, J., Zumaeta, R., & Almeyda, A. M. (2000). Community-based natural resource management as a non-linear process: A case in the Peruvian Amazon Varzea. In Eighth Conference of the International Association for the Study of Common Property, Bloomington, IN.
- Pinedo-Vasquez, M.; C. Padoch; R. R. Sears; E. S. Brondizio; and P. Deadman. 2008. Urbano e rural: familias multi-instaladas, mobilidade e manejo dos recursos de várzea na Amazônia. *Novos Cadernos NAEA* v 11, n 2, p. 43-56.
- Ponta, N.; T. Cornioley; A. Dray; N. van Vliet; P. O. Waeber; and C. A. Garcia. 2019. Hunting in Times of Change: Uncovering Indigenous Strategies in the Colombian Amazon Using a Role-Playing Game. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7. doi: 10.3389/fevo.2019.00034
- Porro, R.; R. P. Miller; M. R. Tito *et al.* 2012. Agroforestry in the Amazon Region: A Pathway for Balancing Conservation and Development. In: P. K. R. Nair. (ed.). *Agroforestry – The Future of Global Land Use*. Springer.
- Posey, D.A. Indigenous management of tropical forest ecosystems: the case of the Kayapó indians of the Brazilian Amazon. *Agroforest Syst* 3, 139–158 (1985). <https://doi.org/10.1007/BF00122640>
- Postero, N. 2007. *Now We Are Citizens: Indigenous Politics in Post-Multicultural Bolivia*. Bibliovault OAI Repository, the University of Chicago Press.
- Quaedvlieg J, García Roca M, and Ros-Tonen MAF. (2014) Is Amazon nut certification a solution for increased smallholder empowerment in Peruvian Amazonia? *Journal of Rural Studies* 33: 41-55.
- RAISG, 2020. Amazonian Network of Georeferenced Socio-environmental Information. *Amazônia Under Pressure*. RAISG: São Paulo, Belém, Lima, Santa Cruz de la Sierra, Bogotá, Quito and Caracas. <https://www.amazoniasocioambiental.org/en/publication/amazonia-under-pressure-2020/>
- Ramos, A. R. 1998. *Indigenism. Ethnic Politics in Brazil*. Madison: The University of Wisconsin Press.
- Reichel, E. D. 1999. Cosmology, Worldview and Gender-based Knowledge Systems among the Tanimuka and Yukuna (Northwest Amazon). *Worldviews*, Vol. 3, No. 3 (December 1999), pp. 213-242
- Reichel-Dolmatoff, G. 1976. Cosmology as ecological analysis: A view from the rain forest. *Man*11(3):307–318.
- Ribeiro, D. (1962). The social integration of indigenous populations in Brazil. *International Labour Review*, 85(4), 325-346.
- Ribeiro, B. R. (1980). *A Civilização da Palha: A arte do trançado dos índios do Brasil*. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Richards, M. 1997. Common Property Resource Institutions and Forest Management in Latin America. *Development and Change*, 28(1), 95–117.
- Rival, L. 2012. Animism and the meanings of life: reflections from Amazonia. Pages 69–81 in M. Brightman, V. E. Grotti, and O. Ulturgasheva, editors. *Animism in rainforest and tundra: personhood, animals, plants, and things in contemporary Amazonia and Siberia*. Oxford: Berghahn Books. Berghahn Books, Oxford.
- Rostain, S. 2008. Agricultural earthworks on the French Guiana coast. In H. Silverman and W. Isbell (Eds.), *Handbook of South American Archaeology* (Vol. 217–233). New York: Springer.
- Ross, E. B. (1978). Food taboos, diet, and hunting strategy: The adaptation to animals in Amazon cultural ecology. *Current Anthropology*, 19(1), 1–16.
- Roosevelt, A.C., Da Costa, M.L., Machado, C.L., Michab, M., Mercier, N., Valladas, H., Feathers, J., Barnett, W., Da Silveira, M.I., Henderson, A. and Sliva, J., 1996. Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *science*, 272(5260), pp.373-384.
- Salick, J., Cellinese, N., & Knapp, S. (1997). Indigenous diversity of cassava: generation, maintenance, use and loss among the Amuesha, Peruvian upper Amazon. *Economic Botany*, 51(1), 6-19.
- Salisbury, D. S. and B. G. Weinstein. 2014. Cultural Diversity in the Amazon Borderlands: Implications for Conservation and Development, *Journal of Borderlands Studies*, 29:2, 217-241, DOI: 10.1080/08865655.2014.916462
- Santilli, J. 2012. *Agrobiodiversity and the law: regulating genetic resources, food security and cultural diversity*. New York and Oxon: Earthscan.
- Schlemer, A.; L. Cristine, and C. A. C. Sampaio. "Bem Viver: uma perspectiva (des) colonial das comunidades Indígenas." *Revista Rupturas* 7.2 (2017): 1-31.
- Schwartzman, S., A. Villas Boas, K. Y. Ono, M. G. Fonseca, J. Doblas, B. Zimmerman, P. Junqueira, A. Jerozolimski, M. Salazar, R. P. Junqueira and M. Torres. The natural and social history of the indigenous lands and protected areas corridor of the Xingu River basin. *Phil. Trans. R. Soc.* B3682012016420120164. <http://doi.org/10.1098/rstb.2012.0164>
- Scoles, R., & Gribel, R. (2011). Population structure of Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) stands in two areas with different occupation histories in the Brazilian Amazon. *Human Ecology*, 39(4), 455–464.
- Seeger, P. 2004. *Why Suyá Sing: A Musical Anthropology of an Amazonian People*. Chicago: University of Illinois Press.
- Sieder, R. 2002. Introduction. In: R. Sieder (ed.) *Multiculturalism In Latin America: Indigenous Rights, Diversity & Democracy*. 1-23 pp. Palgrave Macmillan: Basingstoke and London.
- Seifart, Frank & Harald Hammarstöm. Language isolates in South America. In: Lyle Campbell (ed.), *Language isolates*, Oxon: Routledge, 2018. p. 260-286.
- Sichra, Inge (ed.). *Atlas sociolingüístico de pueblos Indígenas en América Latina*. Cochabamba: UNICEF and FUNPROEIB Andes, 2009.
- Silva Garzon, D. E., & Postero, N. 2020. Introduction to the special issue on Indigenous and Afrodescendant movements and organizations in Latin America. *Alternautas*. - Vol. 7, Special issue 1, p. 9-31
- Schmink, M., & Wood, C. H. 1984. *Frontier expansion in Amazonia*. Gainesville: University of Florida Press.
- Shepard Jr., G. H. (1997). Noun classification and ethnozoological classification in Machiguenga, an Arawakan language of the Peruvian Amazon. *The Journal of Amazonian Languages*, 1, 29–57.



## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

- Shepard Jr., G. H. (2002). Primates in Matsigenka subsistence and worldview. In A. Fuentes & L. Wolfe (Eds.), *Primates Face to Face: The Conservation Implications of Human and Nonhuman Primate Interconnections* (pp. 101–136). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Shepard, G.H. Jr. 2004. A sensory ecology of medicinal plant therapy in two Amazonian societies. *American Anthropologist*, 106(2), 252–266.
- Shepard Jr., G. H., Yu, D. W., & Nelson, B. (2004). Ethnobotanical ground-truthing and forest diversity in the Western Amazon. *Advances in Economic Botany*, 15, 133–171.
- Shepard, G. H. Jr. 1999. Shamanism and diversity: A Matsigenka perspective. Pages 93–95 in D. A. Posey, editor. *Cultural and Spiritual Values of Biodiversity*. United Nations Environmental Programme and Intermediate Technology Publications, London.
- Shepard Jr., G. H., T. Levi, E.G. Neves, C.A. Peres and D.W. Yu. 2012. Hunting in ancient and modern Amazonia: Rethinking sustainability. *American Anthropologist*, 114(4), 652–667.
- Shepard, G. H. J. (2014). Hunting in Amazonia. In H. Selin (Ed.), *Encyclopaedia of the History of Science, Technology, and Medicine in Non-Western Cultures* (p. Article ID: 382704 · Chapter ID: 9909). Dordrecht: Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-3934-5\\_9909-1](https://doi.org/10.1007/978-94-007-3934-5_9909-1)
- Shepard, G.H. (2016) “Ceci n’est pas un contacte: The fetishization of isolated indigenous people of the Amazon.” *Tipiti* 14(1): 135-137.
- Shepard, G. H. Jr., C. Clement, H.P. Lima, G. Mendez, C. de Paula Moraes and E.G. Neves, E.G. 2020. Ancient and traditional agriculture in South America: Tropical lowlands. In R. Hazlitt (Ed.), *Oxford Encyclopedia of Agriculture and the Environment*. Oxford: Oxford University Press.
- Shepard, G. H. Jr., and H. Ramirez. 2011. Made in Brazil: Human dispersal of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in ancient Amazonia. *Economic Botany* 65(1).
- Silva, G. M. 2004. O sistema agrícola Kaiabi. In: *Os Kaiabi do Brasil Central. História e etnografia*, ed. G. Grünberg, 265–72. São Paulo: Instituto Socioambiental.
- Silva, G. M., and Saldivar, E. (2018). Comparing Ideologies of Racial Mixing in Latin America: Brazil and Mexico. *Sociologia & Antropologia*, 8(2), 427-456.
- Silva Garzon, D. E., & Postero, N. (2020). Introduction to the special issue on Indigenous and Afrodescendant movements and organizations in Latin America. *Alternautas*. - Vol. 7, Special issue 1, p. 9-31
- Souza-Mazurek, R. R., Temehe, P., Xinyiny, F., Waraié, H., Sanapyty, G., & Ewepe, M. (2000). Subsistence hunting among the Waimiri Atroari Indians in central Amazonia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 9(5), 579–596.
- Steward, A. Reconfiguring Agrobiodiversity in the Amazon Estuary: Market Integration, the Açaí Trade and Smallholders’ Management Practices in Amapá, Brazil. *Hum Ecol* 41, 827–840 (2013). <https://doi.org/10.1007/s10745-013-9608-6>.
- Stoian D. 2000. Variations and dynamics of extractive economies: the rural-urban nexus of non-timber forest use in the Bolivian Amazon. PhD Dissertation. Universität Freiburg im Breisgau, pp 371.
- Stronza, A. (2009). Commons management and ecotourism: Ethnographic evidence from the Amazon. *International Journal of the Commons*, 4(1).
- Superti, E; Silva, G. 2015. Comunidades Quilombolas na Amazônia: construção histórico-geográfica, características socioeconômicas e patrimônio cultural no Estado do Amapá. In *Confins. Revista Franco-Brasileira de Geografia*, n 23.
- Thomason, S. G. 2015. *Endangered languages: An introduction*. Cambridge: Cambridge University Press.
- UNESCO, 2009. *UNESCO Atlas of the World's Languages in danger*. [Online] Available at: <<http://www.unesco.org/culture/languages-atlas/en/atlasmap.html>> [Accessed 12 September 2020].
- UNDRIP, 2007. *United Nations Declaration on the Rights of Indigenous Peoples*. New York, United Nations (UN). Online: <https://www.un.org/development/desa/indigenouspeoples/declaration-on-the-rights-of-indigenous-peoples.html> (access 11/25/2021).
- Vanhulst, J. and A. E. Beling. 2014. Buen vivir: Emergent discourse within or beyond sustainable development? *Ecological Economics* (101): 54-63. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.02.017>.
- Vieira, M. A. R. de M., & Shepard, G. H. J. (2017). “A anta tem muita ciência”: racionalidade ecológica e ritual da caça entre ribeirinhos amazônicos. In G. Marchand & F. F. Vander Velden (Eds.), *Olhares cruzados sobre as relações entre homens e animais selvagens na Amazônia (Brasil, Guiana francesa)* (pp. 17–32). Manaus: Editora da Universidade Federal do Amazonas (EDUA).
- Viveiros de Castro, E. 1996. Os pronomes cosmológicos e o perspectivismo ameríndio. *Mana*, 2(2), 115–144.
- Viveiros de Castro, E. 1998. Cosmological Deixis and Amerindian Perspectivism. *The Journal of the Royal Anthropological Institute* Vol. 4, No. 3 (Sep., 1998), pp. 469-488.
- Voort, Hein van der. 2019. A relevância das línguas Indígenas na biota amazônica. Ana Vilacy Galucio & Ana Lúcia Prudente (eds.), *Museu Goeldi: 150 anos de ciência na Amazônia*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. 351-385. <<https://www.museu-goeldi.br/assuntos/publicacao/museu-goeldi-150-anos-de-ciencia-na-amazonia.pdf>>
- Walker, R., Sattenspiel, L. & Hill, K. Mortality from contact-related epidemics among indigenous populations in Greater Amazonia. *Sci Rep* 5, 14032 (2015). <https://doi.org/10.1038/srep14032>.
- Whitten, N.E. Ecological imagery and cultural adaptability: The Canelos Quichua of Eastern Ecuador. *Am. Anthropol.* 1978, 80, 836–859
- Wright, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1), 73–86.
- Wurm, S. A. (ed.). *Atlas of the world’s languages in danger of disappearing*. Paris: UNESCO Publishing, 2001 [1996].
- Zent, S. 2009 *Traditional Ecological Knowledge (TEK) and Biocultural Diversity: A Close-up Look at Linkages, Delearning Trends, and Changing Patterns of Transmission*. In: P. Bates, M. Chiba, S. Kube & D. Nakashima (eds.), *Learning and Knowing in Indigenous Societies Today*. Paris, France: UNESCO. Pp. 39-58.

## Capítulo 10: Interconexiones críticas entre la diversidad cultural y biológica de los pueblos y ecosistemas amazónicos

- Zent, E.L., S. Zent, Ni Jodi & Jodena U 2019 *Jkyo Jkwaini: Ni Joti Aiye/Libro Comunitario Joti: Historia, Territorio y Vida*. Ediciones IVIC, Altos de Pipe.
- Zent, E.L. & S. Zent 2004 Amazonian Indians as Ecological Disturbance Agents: The Hoti of the Sierra Maigualida, Venezuelan Amazon. *Advances in Economic Botany* 15: 79-112.
- Zent, E.L. 1999 *Etnobotánica Hoti: Explorando las interacciones entre la flora y el ser humano del Amazonas Venezolano*. PhD Dissertation, Universidad de Georgia, Athens, Georgia.
- Zent, S. & E.L. Zent 2012 Jodi Horticultural Belief, Knowledge and Practice: Incipient or Integral Cultivation? *Boletim de Museu Paraense Emilio Goeldi. Ciências Humanas* 7(2): 293-338.
- Zent, S. & E.L. Zent 2018 Multispecies Interdependency and Resource Sustainability from an Eñepa Worldview. Oral Presentation, Panel on 'Resilient Ethnobiologies: Re-defining Conservation in the Anthropocene', 117th Annual Meeting of the American Anthropological Association, San José, CA, U.S.A., November 17, 2018.

## **Capítulo 11**

Impulsores económicos en la Amazonía después de la colonización europea desde el siglo XIX hasta mediados del siglo XX (década de 1970)



Gado e visto em área de fazenda próximo a floresta (Foto: Bruno Kelly/Amazônia Real)

## ÍNDICE

11.1. INTRODUCCIÓN.....	11.3
11.2. HISTORIA DE LA ECONOMÍA EXTRACTIVA BASADA EN LA QUINA.....	11.5
11.3. HISTORIA DE LA ECONOMÍA EXTRACTIVA DEL CAUCHO.....	11.9
11.4. OTROS “COMMODITIES” DE LA AMAZONÍA: VIDA SILVESTRE Y PRODUCTOS NO MADEREROS.....	11.12
11.5. MINERÍA DE ORO HISTÓRICA.....	11.16
11.6. EXPLOTACIÓN HISTÓRICA DE PETRÓLEO Y GAS.....	11.18
11.7. EL INICIO DE LA GANADERÍA INTENSIVA EN LA AMAZONÍA.....	11.20
11.8. ORÍGENES DE LAS GRANDES CARRETERAS Y CENTRALES HIDROELÉCTRICAS.....	11.22
11.9. CONCLUSIONES.....	11.23
11.10. RECOMENDACIONES.....	11.23
11.11. REFERENCIAS.....	11.23

Resumen Gráfico

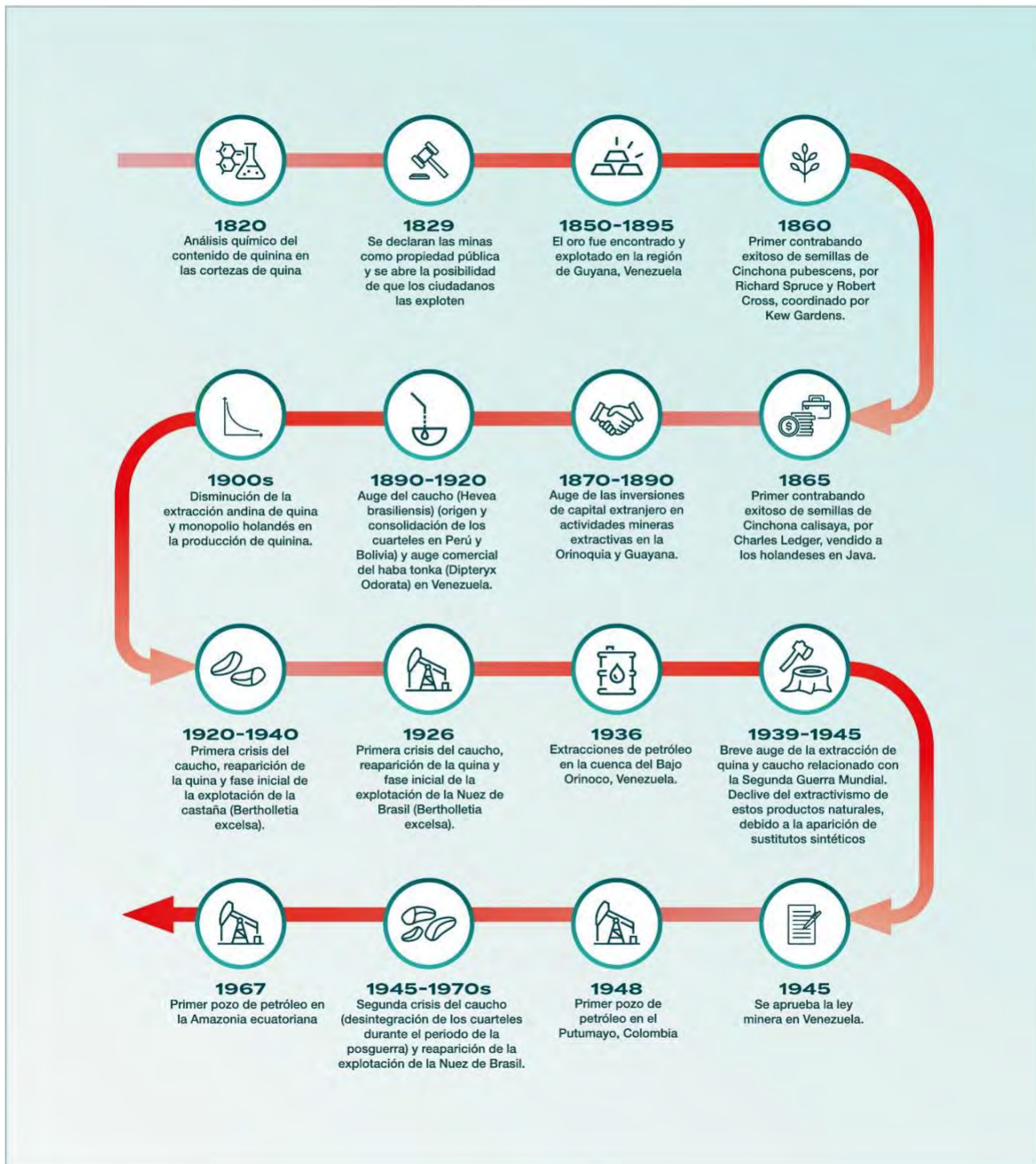


Figura 11.A Resumen Gráfico

# Impulsores económicos en la Amazonía después de la colonización europea desde el siglo XIX hasta mediados del siglo XX (década de 1970)

Daniel M. Larrea-Alcázar<sup>a\*</sup>, Nicolás Cuví<sup>b\*</sup>, Judson F. Valentim<sup>c</sup>, Luisa Diaz<sup>d</sup>, Silvia Vidal<sup>e</sup>, Germán Palacio<sup>f</sup>

## Mensajes clave

- Durante los siglos XIX y XX, hubo ciclos de auge y caída de varios productos naturales como la *cinchona* y el caucho. Continuaron procesos como la extracción de oro y se inició la explotación del petróleo, ambos hasta el día de hoy. La extracción de unos productos creó las condiciones necesarias para la explotación de otros, como en el paso de Chichona al caucho y luego del caucho a la Nuez del Brasil.
- Las industrias extractivas siempre contaron con el apoyo de los Estados, en asociación con inversionistas nacionales y extranjeros, y se aprovecharon de la mano de obra Indígena, a menudo en condiciones de explotación. El acceso a la Amazonía y la extracción de estos productos se realizaba inicialmente a través de los ríos, lo que también continúa en la actualidad, con la incorporación de caminos y carreteras desde el siglo XX.

## Resumen

El objetivo de este capítulo es identificar los principales procesos económicos que ocurrieron en la Amazonía brasileña, andina y guyanesa durante los siglos XIX y XX hasta la década de 1970. Específicamente, el capítulo describe la historia del extractivismo y los efectos de la reconfiguración geopolítica en la Amazonía luego de los procesos de emancipación o descolonización. Analiza la historia de la extracción de los recursos naturales, a partir de la corteza de la quina (especies del género *Chinchona*, Rubiaceae) y caucho (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae), así como las características y prácticas desarrolladas por los actores sociales relacionados con la economía local y regional que surgieron de estas explotaciones. También incluye una síntesis de la historia de la explotación de petróleo, minerales (principalmente oro), tráfico de vida silvestre, el surgimiento de la agricultura mecanizada, la ganadería intensiva y la mega infraestructura. Finalmente, identifica las principales lecciones aprendidas y los mensajes clave del uso de “mercancías históricas” en la Amazonía y sus implicaciones para los patrones contemporáneos de uso de recursos, como la Nuez del Brasil (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae).

*Palabras clave:* Historia del extractivismo, *Cinchona*, caucho, petróleo, gas natural, oro, NTPF.

### 11.1. Introducción

En los últimos dos siglos, el petróleo, los minerales y la biodiversidad de la Amazonía han sido utilizados de manera intensiva como resultado de

intereses económicos nacionales e internacionales. Las políticas públicas impulsadas por los países amazónicos han buscado asegurar la soberanía y, paulatinamente, la inversión privada y estatal, configurando una compleja configuración de

<sup>a</sup> Asociación Boliviana para la Investigación y Conservación de Ecosistemas Andino-Amazónicos (ACEAA-Conservación Amazónica), Calle 16 #8230, Calacoto, La Paz, Bolivia, dlarrea@conservacionamazonica.org.bo

<sup>b</sup> Departamento de Antropología, Historia y Humanidades, Facultad Latinoamericana de Ciencias Sociales (FLACSO), Calle La Pradera E7-174 y Av. Diego de Almagro, Quito, Ecuador, ncuví@flacso.edu.ec

<sup>c</sup> Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Rio Branco AC 69925-000, Brasil

<sup>d</sup> Departamento Académico de Arqueología, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad Nacional Mayor San Marcos (UNMSM), Av. Carlos Germán Amezaga #375 Lima, Perú. ldiaza@unmsm.edu.pe

<sup>e</sup> Universidad de Los Andes (ULA), Avenida 3, Independencia. Edificio el Rectorado. Mérida, Venezuela

<sup>f</sup> Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia, Kilómetro 2 Vía Tarapacá Leticia, Amazonas, Colombia

sistemas socioecológicos (Homma 2003; Hecht 2011; Bottazzi *et al.* 2014; Pinho *et al.* 2015), incluso creando “estados paralelos” (Cuvi 2011; Hecht 2011; Hecht y Cockburn 2011). En los siglos XIX y XX, ejemplos de “estados paralelos” fueron los derivados de la extracción de productos forestales no maderables (PFNM) como la *Chinchona* spp. o caucho (*Hevea brasiliensis*) en Brasil, Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú (Hvalkof 2000; Homma 2003; Hecht y Cockburn 2011). Estos procesos afectaron los patrones actuales de uso y ocupación (Hecht 2011; Schmink 2011), incluyendo las violaciones de los derechos de los pueblos Indígenas y otros colonos que fueron utilizados como mano de obra barata en la región. La llamada ecocosecha de la Nuez del Brasil (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), actualmente uno de los motores económicos del suroeste amazónico (Perú, Brasil y Bolivia), es un legado de la época del caucho, que a su vez fue un legado del período de la *Cinchona* (Stoian 2000, 2005; Duchelle *et al.* 2012).

Desde principios de la década de 1960, la percepción predominante entre los gobiernos nacionales sobre sus territorios amazónicos era que existían espacios vacíos, sin uso, con formidables reservas de recursos naturales (por ejemplo, minerales, petróleo, energía hidroeléctrica, madera, agricultura y plantas para usos farmacéuticos, cosméticos y agroquímicos) y con su soberanía en riesgo (Fearnside 1987; Hecht 2011; Clement *et al.* 2015). Varios países establecieron políticas y programas con el objetivo de ocupar y acelerar la integración de la Amazonía en las economías nacionales y regionales (Fearnside 1987; Valentim y Vosti 2005). Esto se logró mediante la construcción de nuevos caminos, mejoramiento de caminos existentes e inversiones en grandes centrales hidroeléctricas, principalmente en Brasil. Los gobiernos también proporcionaron incentivos fiscales y créditos subsidiados para la inversión privada en proyectos de extracción de petróleo y minerales, agricultura extensiva y ganadería (Valentim y Vosti 2005). Las políticas promovieron iniciativas a gran escala vinculadas a asentamientos gubernamentales y privados para la

reubicación de familias sin tierra de otras partes de sus países (Valentim y Vosti 2005; Hecht y Cockburn 2011; Valentim 2015; Fearnside 2016). En Brasil, estas iniciativas se complementaron con un proyecto piloto para la implementación de una Zona Franca Industrial en la ciudad de Manaus, capital del estado de Amazonas (Aloise y Macke 2017).

Estas políticas y procesos aceleraron los cambios socioeconómicos y ambientales desde principios de la década de 1960 hasta finales de la de 1970. Estos cambios se caracterizaron por un rápido crecimiento demográfico en áreas rurales y urbanas, acompañado por una mayor deforestación y urbanización (Valentim y Vosti 2005). A medida que se desacreditaba el mito de la Amazonía como un espacio vacío y sin uso, hubo un fuerte aumento de los conflictos territoriales entre los nuevos colonos y los pueblos Indígenas y las comunidades locales (Valentim y Vosti 2005; Hecht y Cockburn 2011). Hacia fines de la década de 1970, hubo una gran cantidad de conflictos por los derechos sobre la tierra y los recursos naturales, que fueron de la mano de una creciente percepción global del papel clave y fundamental de la Amazonía en la sostenibilidad global (Hecht 2011; Schmink 2011). Esto condujo al surgimiento de movimientos socioeconómicos organizados que, en asociación con el crecimiento y la efectividad de las acciones políticas nacionales e internacionales, continúan luchando para remodelar las políticas sociales existentes y los nuevos sistemas ecológicos hacia el desarrollo sostenible e inclusivo de la Amazonía (Hecht 2011; Schmink 2011).

Este capítulo sintetiza los principales procesos históricos como motores económicos que configuraron el paisaje actual y la diversidad de sistemas socioecológicos en la Amazonía. Analiza detenidamente lo que sucedió después de la colonización europea, desde el siglo XIX hasta el surgimiento de los proyectos de soberanía nacional entre las décadas de 1950 y 1970. Se describen los principales recursos naturales que se utilizaron en este período, incluyendo una síntesis de aquellos recursos que hoy forman parte de los motores económicos de la región.

## 11.2. Historia de la Economía Extractiva Basada en la Quina

“Quina” o “cascarilla” son los nombres más frecuentes para las plantas del género *Cinchona*, y algunas de los géneros *Remijia* y *Ladenbergia*. Sus cortezas, en forma de polvo, tienen propiedades medicinales, incluyendo la capacidad de prevenir y tratar la malaria (Achan *et al.* 2011) (Figura 11.1). La corteza de la *Cinchona* contiene cuatro alcaloides medicinales principales: cinchonina, cinchonidina, quinidina y quini-na, siendo este último el más importante. Cada especie tiene diferentes concentraciones de alcaloides, las cuales pueden variar incluso dentro de una misma especie dependiendo de la localidad, altitud, tipo de suelo, edad del árbol y época de cosecha. También hay mucha hibridación entre especies (Garmendia 2005; Maldonado *et al.* 2017). El género *Cinchona* está ampliamente distribuido en los Andes tropicales, desde las tierras bajas hasta más de 3.000 m (Figuras 11.2 y 11.4). Solo la especie *C. pubescens* llega a las montañas de Panamá y Costa Rica. Los sitios con mayor diversidad y endemismo son el sur de Ecuador y el centro de Perú (Andersson 1998). Las quinas a veces han sido llamadas las "plantas salvadoras de la humanidad". Con el tiempo se convirtieron en íconos importantes para varias naciones, encontrando un lugar en el escudo nacional del Perú en 1825, y convirtiéndose en la planta nacional de Ecuador en 1936 (Acosta 2019).

Como muchos otros productos históricos y contemporáneos, la historia de las quinas conecta los Andes y la Amazonía con el mundo en diferentes momentos. Esta historia se compone de controversias religiosas, comerciales y científicas. Por ejemplo, se han llevado a cabo debates durante siglos sobre si los pueblos Indígenas conocían sus propiedades medicinales (ver, por ejemplo, Ruiz 1792 o von Humboldt 1821); al respecto, cada vez hay más evidencia de que el conocimiento fue transmitido de nativos a jesuitas (Estrella 1994; Ortiz Crespo 1994; Crawford 2016). Una historia errónea que ha circulado mucho, hasta el día de hoy,



**Figura 11.1** Frasco de farmacia de vidrio que contiene quinina en polvo. Fuente: Author desconocido, Colección Wellcome. Se cree que el frasco es de la farmacia del Monasterio y el Hospital Milosrdnych Bratri de Brno, en la República Checa. La etiqueta pintada escrita en latín indica que este frasco de vidrio de farmacia contenía quinina en polvo. En: <https://wellcomecollection.org/works/ycqazud9>

se refiere a que la Condesa de Chinchón se curó de la malaria con polvos de corteza de *Cinchona* y luego los repartió entre los limeños. Hoy sabemos que esta historia está llena de errores, comenzando por la supuesta participación de la Condesa (Haggis 1941). Sin embargo, sirvió al propósito de validar la medicina entre la nobleza y el pueblo. El primer explorador europeo en describir estas plantas fue el académico francés Charles Marie de La Condamine, quien envió especímenes a Linnaeus (de la Condamine [1738] 1986). El botánico sueco dio ese nombre latino a las plantas, convencido de la



leyenda de la Condesa de Chinchón. Poco después, Joseph de Jussieu realizó una exploración más detallada, pero su obra no fue muy conocida (Jussieu [1737] 1936). Después de ellos, más exploradores buscaron quinas en América del Sur (WHMM 1930).

Las conexiones de las quinas dan cuenta del apetito de varios mercados internacionales, lo que condujo primero al extractivismo intensivo y luego al exitoso contrabando de semillas a Asia, luego de varios intentos de las monarquías y repúblicas europeas desde el siglo XVIII (Brockway 1979; Spruce 1996). La colonización europea del interior de África fue fundamental en el aumento de la demanda (Headrick 1981). La *cinchona* fue un incentivo decisivo para la apertura de vías hacia y en la Amazonía, luego utilizada para otros productos como el caucho.

La especie *C. officinalis* de Loja, en el sur de Ecuador, también llamada “*cinchona* fina”, fue la primera en ser extraída en el siglo XVII. Debido a la creciente demanda, las áreas de *Cinchona* de esa región fueron rápidamente destruidas, generando negocios lucrativos y alertas tempranas sobre los procesos destructivos asociados a la extracción de corteza (Espejo y Estrella 1993). El siglo XVIII fue testigo de procesos de auge y caída en Cuenca y Loja (Moya Torres 1994). En el siglo XVIII la demanda era tan alta que la corona española monopolizó el producto durante 38 años (Puig-Samper 1991; Estrella 1994; Crawford 2016) y envió dos grandes expediciones botánicas a Nueva Granada y Perú, uno de cuyos principales objetivos era el descubrimiento de las plantas contra la malaria. Uno de los objetivos de esas expediciones reales era determinar si los árboles de corteza fina de Loja estaban presentes en otros sitios, o encontrar especies igualmente efectivas (Caldas 1966; Nieto Olarte y Flórez Malagón 2001). Estas expediciones ayudaron a aumentar en gran medida el conocimiento sobre *Cinchona*, pero también contribuyeron a la intensificación de los conflictos en torno a la taxonomía, distribución y calidad de las diferentes especies (Fernández 2019). Incluso, el prusiano Alexander von Humboldt intervino en el asunto,



**Figura 11.2** Las regiones de *Cinchona* de América del Sur, siglo XIX. Fuente: Clements R. Markham, *Corteza peruana: un relato popular de la introducción del cultivo de chinchona en la India británica, 1860-1880*. Colección Wellcome. En <https://wellcomecollection.org/works/hjgh4e7c>

confundiendo aún más el tema y, como en otros asuntos, sin dar un reconocimiento explícito a las fuentes de su conocimiento (Cuvil 2011).

Hubo mucha controversia sobre la calidad de las quinas, un tema asociado con frecuentes adulteraciones (Crawford 2007). Esa situación cambió en 1820 cuando Pierre-Joseph Pelletier y Joseph B. Caventou aislaron por primera vez el alcaloide quinina, lo que condujo a un análisis mejorado. Luego de eso, fue posible medir la calidad de

diferentes especies y abrir nuevos sitios de extracción en Ecuador, Perú y Colombia, donde ayudó a configurar un espacio andino-amazónico, generando profundas transformaciones del paisaje (Figura 11.3). En esos países hubo tres períodos de auge, de los cuales el tercero, entre 1877 y 1882, principalmente en San-

Bolivia hacia la pendiente amazónica, explotada intensivamente desde principios del siglo XIX (Steere 1943; Anderson 1998; Zárate Botía 2001; Maldonado *et al.* 2017). Al igual que en Colombia, el uso de esta especie sentó las bases para la posterior explotación del caucho, al involucrar a la población nativa



**Figura 11.3** Recolección y secado de corteza de *Cinchona* en un bosque peruano. Fuente: Grabado en madera, de C. Leplante, c. 1867, según Faguet. Colección Wellcome. <https://wellcomecollection.org/works/werf33s3>

tander y en la pendiente y el piedemonte amazónico, permitió mejorar los frágiles vínculos entre la Amazonía y el país y sentó las bases para la posterior explotación del caucho (Zárate Botía 2001; Palacio Castañeda 2006). El análisis químico también permitió conocer que una de las especies con mayor contenido de quinina fue *C. calisaya*, distribuida en altitudes entre 200 y 3.300 m, especialmente en

en su explotación, definiendo una economía fuertemente basada en el libre acceso y la mano de obra barata.

En varios enclaves, como las regiones de Cuenca y Loja en Ecuador, y en Colombia, Perú y Bolivia, hubo una relación directa entre el poder político y los *cascañeros* (Moya Torres 1994; Zárate Botía 2001).

Las quinas fueron fundamentales para abrir pasos de montaña hacia la Amazonía, además de fortalecer los existentes y motivar la migración de locales y extranjeros hacia la Amazonía. Las áreas extractivas proliferaron en toda la Amazonía. Entre otras cosas, las rutas de transporte cambiaron; ya no transitaban por los Andes y puertos como Callao, Guayaquil o Cartagena; pero también a través de la Amazonía, vía Iquitos o Manaus, dinamizando las economías locales. Desencadenó cambios espaciales, sociales y económicos de gran escala, fomentando toda una serie de cadenas productivas, desde el empaque de la corteza hasta la provisión de alimentos, carne, banano, caña de azúcar, cacao, café, algodón, yuca, ñame, avena, frutales, tabaco y ganadería (Zárate Botía 2001). Bolivia incluso decretó un monopolio sobre *Cinchona* y creó un Banco de *Cinchona* en 1840 (Pardo Valle 1947).

Entre los principales usuarios de la corteza de *Cinchona* estaban los imperios europeos expansionistas, que la necesitaban para sus ejércitos en África y Asia. Habían estado tratando de contrabandear plantas desde al menos el siglo XVII, y finalmente lo lograron en 1860, cuando se enviaron semillas de *C. pubescens* desde Ecuador a Sri Lanka e India (Spruce 1996), y en 1865 cuando llegaron semillas de *C. calisaya* de Bolivia a las colonias holandesas de la isla de Java. Los británicos utilizaron la especie pobre en alcaloides *C. pubescens* para hacer totaquina, mientras que los holandeses recibieron semillas de la poderosa *C. calisaya*, que mejoraron genéticamente, aumentando su calidad y creando una nueva especie, *C. ledgeriana*, bautizada así en honor al contrabandista Charles Ledger, quien obtuvo ilegalmente las semillas de Manuel Incra Mamani, un hombre Indígena de Bolivia (Gramiccia 1988).

Hacia finales del siglo XIX, la producción sudamericana alcanzó su apogeo y poco a poco comenzó a estancarse, debido a que la producción holandesa en Java monopolizó el mercado y las compras británicas declinaron. En la primera mitad del siglo XX, Java representaba el 90-95% de la producción y el mercado mundial. Sólo pequeños envíos partían de América del Sur, representando

un porcentaje marginal de la producción, a veces comprados por miembros del Kina Bureau para sacarlos del mercado (Pardo Valle 1947). Cuando dejó de ser rentable, las inversiones de los quineros encontraron distintos destinos. En Bolivia y Colombia se convirtieron en barones del caucho (Stoian 2005). En Colombia, también dirigieron su capital financiero hacia los sectores del café y la navegación (Zárate Botía 2001).

Durante la Segunda Guerra Mundial hubo un breve pero muy intenso auge renovado en la extracción de quinas andinas (Hodge 1948; Cuví 2011). Esto llevó a la reapertura o al reordenamiento de las rutas desde la sierra hasta la Amazonía, también asociado a otras renovadas acciones extractivistas como las del caucho (Bangham 1945; Cuví 2011). Un caso importante viene de Tingo María, en Perú, donde, entre otras cosas, se hizo un frente de colonización asociado a una estación científica. Durante este período, Colombia fue el mayor proveedor de corteza, seguido por Ecuador, Bolivia y Perú. La escala del Programa *Cinchona* no tenía precedentes. En el siglo XVIII, cuando la corona española ejercía un monopolio de 38 años sobre la producción de *Cinchona*, se enviaban a la Real Botica 350.000 libras de corteza (de Andrés Turrión 1989). En cambio, a través del Programa *Cinchona*, entre 1941 y 1947 Estados Unidos importó aproximadamente 40 millones de libras de corteza seca. Esta cifra no incluye la corteza procesada en las fábricas latinoamericanas (Cuví 2011).

La quinina y otros alcaloides antimaláricos naturales obtenidos de la corteza de *Cinchona* siguen siendo fármacos antimaláricos importantes casi 400 años después de que se documentara científicamente su eficacia, aunque en una cantidad mucho menor. Desde la Segunda Guerra Mundial, se han utilizado ampliamente compuestos sintéticos como la cloroquina o la primaquina, entre otros (Greenwood 1995). Lo mismo puede decirse de la quinina sintética, utilizada desde 1944 (Woodward y Doe-ring 1945). Hubo algunos auges posteriores, por ejemplo, durante la Guerra de Vietnam, cuando aparecieron cepas de malaria resistentes a la síntesis (Greenwood 1995). Sin embargo, con el

tiempo la demanda del producto natural disminuyó considerablemente, limitando su uso a bebidas como tónicas, cosméticos o medicamentos para combatir cepas resistentes.

Los alcaloides de la *cinchona* estuvieron entre los primeros productos andino-amazónicos que se integraron a la terapéutica europea. Estos procesos contribuyeron a mitos sobre las riquezas potenciales de América del Sur (ver el Capítulo 9), cuyos productos se fueron incorporando paulatina y constantemente a los mercados internacionales. Los ciclos de auge y caída ilustran cómo la demanda de estos mercados impactó no solo los productos en sí, sino también los bosques que los contienen y las dinámicas económicas, sociales, comunicacionales, políticas y geopolíticas locales. Hoy podemos identificar casos similares en torno a la *guayusa* y la *ayahuasca*, entre otros productos. El caso también ilustra la larga duración de la biopiratería, proceso que aún presenciamos, por ejemplo, con la bioprospección de plantas útiles.

La disminución de la demanda de *quinares* sudamericanos desde el siglo XIX, primero por el desarrollo de plantaciones en el sudeste asiático, luego por la disminución de la demanda de corteza natural, ha cambiado el estatus de las plantas de *Cinchona*, que pasó de estar al borde en peligro de extinción a no amenazadas actualmente. Solo una de ellas, *C. mutisii*, es considerada En Peligro según la Lista Roja de la UICN, y otras tres son Vulnerables. Hoy, la presión proviene de la continua destrucción del hábitat.

### 11.3. Historia de la Economía Extractiva del Caucho

En el siglo XIX, el capitalismo europeo ya había establecido un marco para la búsqueda y transferencia de plantas silvestres que eran potencialmente útiles como materia prima para la industria y la farmacia. Aunque los nativos de la cuenca amazónica demostraron el uso de los productos de caucho a los europeos que llegaron desde el siglo XVI, no fue hasta el descubrimiento de

la vulcanización en 1839 que la aplicación industrial del caucho se multiplicó y se produjo un auge en la demanda. Entre las muchas especies productoras de látex en todo el mundo, las que pertenecen al género *Hevea*, especialmente *H. brasiliensis* (Euphorbiaceae) proveen el mayor rendimiento de látex de la más alta calidad. El rápido crecimiento de la demanda mundial de caucho condujo a un auge en la producción de caucho en la Amazonía.

Si bien la producción de caucho (“los árboles que producen oro”, Zeitzum López 1991) involucra a un gran número de países, su historia está ligada a las tierras bajas de Brasil, Perú y Bolivia) (Figura 11.4). En 1880, la cuenca amazónica era el único lugar del mundo que producía caucho silvestre. Brasil suministraba el 60% y Perú el 30% del consumo mundial de caucho (Haring 1986). En Perú, la economía del caucho coincide en parte con el período denominado de la “República Aristocrática (1895 - 1919)”, posterior a la Guerra del Pacífico (1879 - 1883), cuando el país perdió territorio y acceso a sus recursos renovables exportables, guano y salitre, contra Chile (Contreras y Cueto 2013). La derrota fue un duro golpe para la economía y la posición de Perú como el principal exportador de estos materiales, provocando el colapso económico (Pennano 1988). Sin guano y sin salitre, Perú recurrió a otras actividades económicas, como la explotación del caucho en la Amazonía peruana. Este período vio la consolidación global del capitalismo, lo que implicó la búsqueda de regiones en el mundo que pudieran proveer de recursos naturales a las grandes potencias económicas, así como el establecimiento de relaciones comerciales desiguales entre los países (Chirif 2011). Perú formó parte de este modelo económico desigual como país proveedor. En el caso de Bolivia, el uso del caucho se inició a principios de 1860. Se caracterizó por el hecho de que muchas familias dedicadas a la quina, ya en declive, se trasladaron al caucho. Impulsaron la producción a partir del establecimiento de cuarteles que les permitieron el acceso y control directo del bosque, así como consolidar la mano de obra indígena, dando lugar a relaciones desiguales patrón-cliente (Stoian 2005). El auge del caucho en

Bolivia ocurrió entre 1898 y 1919 y se caracterizó por altos precios más que volumen, un incentivo para la participación de capital privado, principalmente extranjero, y un Estado que se beneficiaba de la recaudación de impuestos sin ejercer ningún control sobre los derechos de los el bosque (Stoian 2005). En Brasil, este ciclo comenzó en 1850 y se estrelló hacia 1920 (Weinstein 1983; Dean 1987).

En 1896, el comerciante peruano Julio César Arana comenzó a explorar plantaciones de caucho en el valle del río Putumayo, ahora territorio de Colombia. Para 1905, había adquirido más de tres millones de hectáreas dentro del territorio colombiano, utilizando mano de obra Indígena para extraer caucho. En el transcurso de doce años de explotación del caucho nativo, la población Indígena de esta región pasó de 30 mil a menos de ocho mil, mientras que tuvieron ingresos por US\$75 millones por la exportación de 4.000 toneladas de caucho. En Brasil, las casas exportadoras de caucho se concentraron principalmente en las ciudades de Manaus (estado de Amazonas) y Belem (estado de Pará), que eran los principales puertos del sistema del río Amazonas. En su apogeo, el caucho fue uno de los principales productos de la economía brasileña, representando hasta el 40% de sus exportaciones, solo superado por el café (Weinstein 1983; Dean 1987; Becker 1995). En 1876, Henry Alexander Wickham, trabajando para el Real Jardín Botánico de Londres, recolectó 70.000 semillas de árboles de caucho en el valle del río Tapajós y las llevó a Inglaterra. Las plántulas resultantes se sembraron en colonias británicas en Malasia, generando plantaciones extensas y de alto rendimiento. Durante un período de 50 años, los británicos se convirtieron en los mayores productores de caucho del mundo, con efectos desastrosos en la economía de la Amazonía.

En Perú, la economía del caucho tenía su base en la ciudad de Iquitos, que recolectaba caucho de las zonas aledañas. El transporte entre Iquitos y Lima, sobre los Andes, era difícil. Por esta razón, Iquitos estaba naturalmente más conectado a los mercados por el río Amazonas. Esta conexión se incrementó a

partir de 1853 cuando se llegó a un acuerdo con Brasil para la navegación, circulación y comercio de barcos peruanos en el río Amazonas (Pennano 1988), y también se establecieron relaciones comerciales con Inglaterra y Estados Unidos. Para esa época, Charles Goodyear había descubierto la vulcanización del caucho (1839), y la demanda internacional aumentó, convirtiendo a Brasil en el primer y más importante productor de este producto. La ciudad de Iquitos, Perú, logró su auge económico del caucho después de Manaus (Chirif 2011). Los registros de exportación muestran que la exportación de caucho creció exponencialmente de 1862 a 1870, y nuevamente de 1884 a 1910, aunque al año siguiente, 1911, hubo una caída repentina de las exportaciones debido a la caída de los precios internacionales (García 1982; de la Rosa 2004).

En Perú, el caucho se explotó en la cuenca del Putumayo (hoy territorio colombiano), y en la región de Madre de Dios, donde se llevó a cabo una intensa búsqueda de nuevas zonas productoras de caucho. En Putumayo y Madre de Dios, esta actividad trastornó la vida de las poblaciones amazónicas locales, quienes fueron capturadas, esclavizadas y masacradas (“masacres de Putumayo”) para extraer caucho y satisfacer las crecientes demandas internacionales (García 1982; Casement 2014). Hacia 1870, a medida que crecía la demanda, la recolección del caucho se extendió a nuevas áreas y propició el surgimiento de Iquitos y Manaus como grandes centros caucheros. Al mismo tiempo, en Madre de Dios se buscaron nuevas rutas para la extracción y comercialización del caucho (de la Rosa 2004). Se utilizó el conocimiento ancestral sobre el manejo de los bosques de caucho (Pennano 1988), y quienes tenían ese conocimiento fueron esclavizados.

La Amazonía se integró al orden económico global, abasteciendo de caucho a centros económicos distantes y estableciendo relaciones comerciales entre países (Chirif 2011). En el caso de Bolivia, la economía del caucho se concentró en el norte de la Amazonía (a lo largo de los ríos Yata, Mamoré, Itenez, Orthon, Tahumanu y Madre de Dios). Su

partícipe decisivo y clave fue la llamada “Casa Suárez” (Nicolás Suárez y sus hermanos) que basó su éxito en el control de la cadena vertical de suministro (de carne y otros alimentos) para los cuarteles y peones, junto con un sistema de peonaje por deudas (en español “*habilito*”, en portugués “*aviamento*”), que se generalizó en toda la región y persiste hoy en el caso de la Nuez del Brasil (*B. excelsa*). Por otro lado, Casa Suárez apostó por el control de la ruta de transporte (ej. Cachuela Esperanza, Beni) y luego por el control y administración del territorio, específicamente, los cuarteles (Weinstein 1983; Stoian 2000, 2005).

Tanto en Perú como en Bolivia, antes de que se estableciera la explotación intensiva del caucho, las poblaciones locales se adentraban en la Amazonía para extraer látex utilizando técnicas nativas. Luego se transformaba y transportaba a pequeños puertos de embarque para su venta (Pennano 1988; Stoian 2000, 2005). En el caso de Perú, específicamente Putumayo, se utilizó mano de obra nativa para esta extracción, mientras que en Madre de Dios participaron tanto migrantes andinos como poblaciones Indígenas locales (García 1982; Pennano 1988). Hacia 1890, con el incremento de esta actividad, aparece la figura del *Regatón*, que luego se convirtió en el *aviador*, monopolizando así el comercio local del caucho (Pennano 1988). Como el *aviador* conocía las necesidades de los recolectores de caucho, les otorgó crédito bajo la condición de una cobranza futura, pero agregó intereses al préstamo. El *aviador* encontró fácilmente el respaldo de un banquero para comercializar el caucho mientras que, con el tiempo, los productores locales no pudieron pagar los préstamos y quedaron endeudados, a expensas del *aviador*. En ambos países, las primeras colonias caucheras estaban conformadas por un patrón, caucheros y peones (García 1982; Stoian 2005). El patrón era el dueño, que pagaba un salario fijo a los caucheros, mientras que los peones, en su mayoría Indígenas, recibían un pago a destajo, condenándolos a una servidumbre permanente por deudas sin poder salir. La economía del caucho estaba basada en un sistema económico de cadena local, en el que el cauchero dependía de empresas

comerciales para el crédito, empleaba trabajadores para cuidar la tierra y, en algunos casos, Indígenas semiesclavizados para el trabajo extractivo directo (Stoian 2005 y otros).

También se tomaron semillas de caucho de las Américas, creando grandes plantaciones en otras colonias, las cuales fueron dotadas de caminos, vías férreas, mano de obra más barata y mejores posibilidades de llegar a los mercados internacionales. En América del Sur ocurrió lo contrario, salvo ensayos aislados de Harvey Firestone y Henry Ford en Brasil o de Roberto Crawford (Pichis River) en Perú (San Román 1994). En los ríos Amazonas y Napo, se crearon haciendas de caucho a partir de concesiones legales de tierra relativamente pequeñas, que se convirtieron en empresas conjuntas que comercializaban caucho y productos agrícolas (Weinstein 1983; Becker 1995). En la frontera de Brasil, Perú y Colombia se establecieron poderosos linajes de explotación del caucho que entraron en constante conflicto entre sí, mientras que una disputa fronteriza entre Perú y Bolivia en Madre de Dios fue alimentada permanentemente por la expansión de la producción de caucho. Volviendo al auge comercial en Iquitos (Perú), Cachuela Esperanza (Bolivia) y Acre (Brasil), su éxito estuvo basado en un monopolio comercial regional, liderado por empresas o familias poderosas con capacidad de inversión, acceso a crédito y canales e incentivos para exportar (Weinstein 1983).

Durante el siglo XX, la Segunda Guerra Mundial interrumpió el suministro de caucho cultivado del sudeste asiático a las Fuerzas Aliadas y aumentó la demanda de caucho de los recolectores que extraían el látex de los árboles de caucho nativos esparcidos por toda la Amazonía. En respuesta a esta demanda, el gobierno brasileño organizó la “Batalla por el Caucho” para aumentar la producción de caucho en la Amazonía. Más de 30.000 “soldados de caucho” fueron reclutados, principalmente de la región nororiente de Brasil, y enviados a trabajar en las plantaciones de caucho de la Amazonía. Con el final de la Segunda Guerra Mundial, se detuvo la mayor parte del apoyo financiero de los gobiernos

internacionales para estos proyectos, y la economía de la región enfrentó un declive que duró casi dos décadas, afectando no solo a Brasil sino también a Perú y Bolivia (Weinstein 1983; Dean 1987); Pennano 1988; Stoian 2000, 2005). La economía extractivista basada en la explotación del caucho completó la integración de la Amazonía a la economía mundial; sin embargo, dependió mucho del declive de *Cinchona*, de la participación de capital extranjero y de un sistema de cuarteles que se fue consolidando y permaneció “intac-to” durante décadas. Posteriormente también fue profundamente afectado por la reorganización del acceso a los recursos forestales y la redistribución de la tierra por los procesos de reforma agraria, especialmente en Perú, Bolivia y Brasil.

#### 11.4. Otros “Commodities” de la Amazonía: Vida silvestre y productos no madereros

En la época prehispánica, la flora y la fauna de la Amazonía fueron objeto de consumo y comercio en todo el continente americano, bajo el control de diferentes pueblos amerindios y conservando la biodiversidad (Chernela 1985; Lopez-Zent 1998). Sin embargo, desde el siglo XIX, la industrialización global y la imposición de modelos económicos extractivos cambiaron la balanza para tener un impacto negativo en los ecosistemas y las poblaciones locales. Una enorme cantidad de vida silvestre de la Amazonía ha sido exportada a Estados Unidos, Europa y Asia para satisfacer la demanda de cuero, pieles y plumas, entre otros productos. Esto ha provocado la extinción de varias especies y la amenaza a otras. Los ocho países amazónicos han elaborado listas de especies amenazadas de flora y fauna, que incluyen más de 12.000 especies nativas (Sinovas *et al.* 2017), como plantas maderables y no maderables, incluyendo cedros, caobas, palmeras, lianas, enredaderas y orquídeas; así como animales pequeños y grandes como reptiles, mamíferos, peces y ranas. Estas especies son buscadas con fines industriales (farmacéuticos, alimenticios, cosméticos, textiles, moda, muebles), medicinales y ornamentales, así como para el mercado de mascotas.

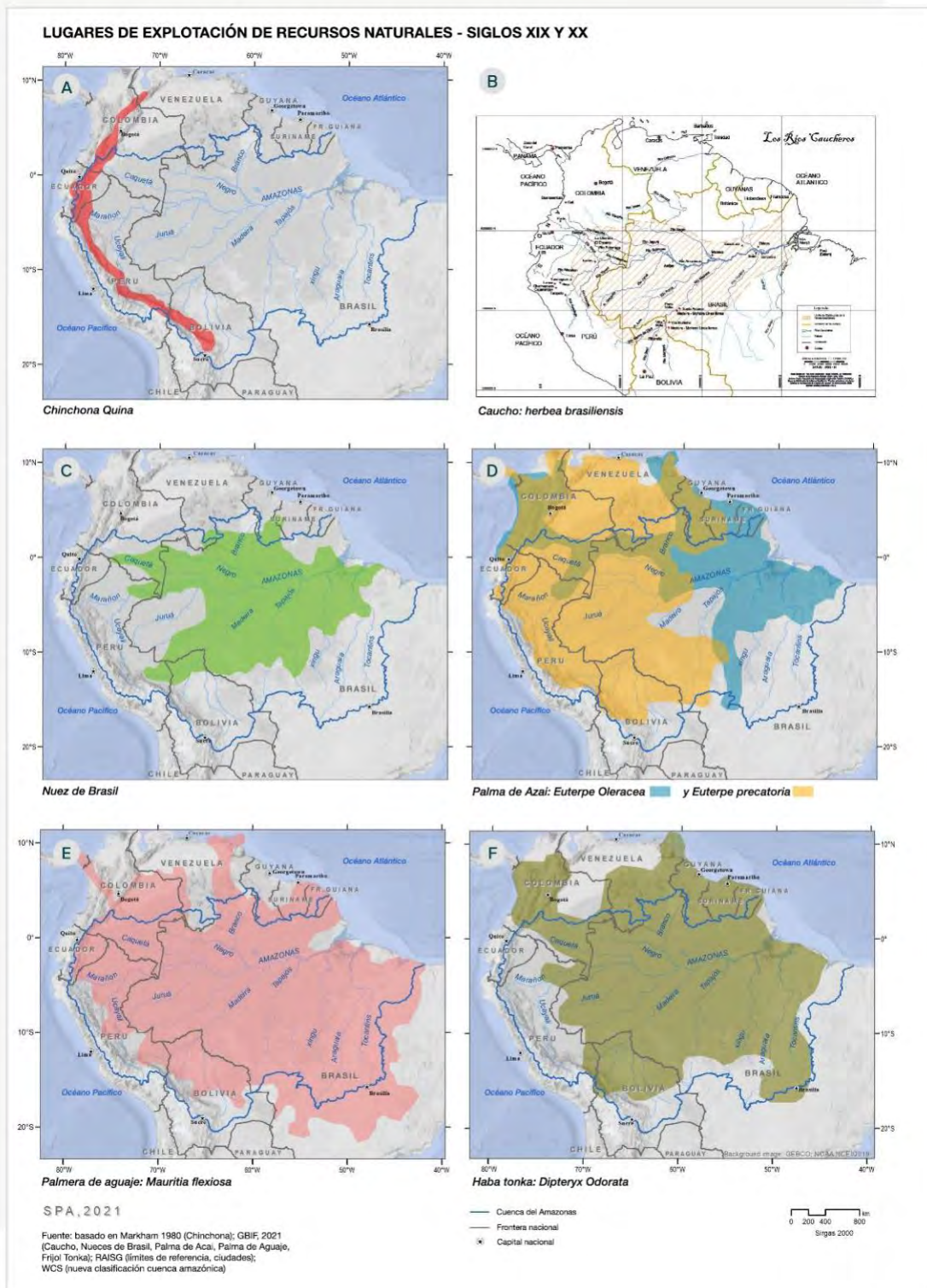
Los gobiernos nacionales han promulgado leyes y se han tomado medidas legales para reducir esta presión sobre la biodiversidad nativa, como la creación de reservas forestales o áreas protegidas, la regulación de la caza de ciertas especies, y la cría de plantas y animales en viveros y cautiverio para su comercialización. Sin embargo sigue existiendo la extracción lucrativa, descontrolada e ilegal de vida silvestre (Mayor *et al.* 2007; Rodríguez y García 2008). Durante los siglos XVI y XVII se comercializaron algunas especies animales, como el manatí (*Trichechus inunguis*) por su carne, piel y aceite, y la guacamaya (*Ara macao*) por sus plumas y sabor exótico. Entre los siglos XVIII y XIX, las tortugas del Amazonas y del Orinoco fueron casi exterminadas por la enorme recolección de sus huevos para hacer aceites, justo cuando se iniciaba la caza del caimán del Orinoco. Desde mediados del siglo XIX hasta principios del siglo XX, se capturaron animales como nutrias, tortugas carey, águilas y boas para la exportación de sus pieles, astas y caparazones. También se capturaron aves vivas por su plumaje y como mascotas; se disecaron aves, camarones, caracoles, concha y cal nácar; se almacenaron pieles de caimán, puma y jaguar; Se capturaron insectos, ostras, patos, perlas y tortugas de agua y tierra (morrocoy) y se recolectaron sus caparazones (Rodríguez y García 2008; Sinovas *et al.* 2017). Durante la década de 1920 en Bolivia, cuando bajaron los precios del caucho, aumentó el comercio de cueros y pieles de animales del bosque y la “Casa Suárez” en Cachueta Esperanza se convirtió en un importante punto de embarque (Letellier 1964). En la década de 1970 aumentó la demanda de pieles de fauna silvestre de las pasarelas de moda. Lo mismo sucedió con mariposas, tarántulas, ranas de colores, lagartijas, serpientes, aves ornamentales y peces como el paiche o el pirarucú, entre otros, para ser utilizados como mascotas, para investigación biomédica y etológica, y para publicidad dirigida a los turistas (Sinovas *et al.* 2017).

También hubo una alta demanda de exportación de especies maderables, como el cedro rojo (*Cedrela odorata*) y la caoba (*Swietenia macrophylla*), principalmente a Estados Unidos y México. En

Venezuela, debido a la sobreexplotación de estas especies, el gobierno nacional ordenó la creación de reservas forestales durante las décadas de 1950 y 1960, pero la tala legal eliminó especies maderables valiosas por encima del tamaño legal y dejó los remanentes dañados. Además, debido a la presión de las empresas privadas, se debilitaron las protecciones en muchas reservas forestales. La demanda interna de estas especies aumentó considerablemente desde 1946 hasta la década de 1960. Para satisfacer la demanda, se talaron especies de menor calidad como *Anacardium excelsum* (“mijao”) y *Tabebuia rosea* (“apamate”). En 1970 se inició un sistema que otorgaba temporalmente lotes de tiempo para la explotación de madera en reservas forestales, pero estos eran utilizados sin escrúpulos e ilegalmente por empresas madereras, sin control ni viveros para promover la regeneración de árboles maderables (Kamme-scheidt *et al.* 2003). Un ejemplo es la Reserva Forestal Imataca, que se extiende por los estados de Delta Amacuro y Bolívar, donde se encuentran los territorios ancestrales de varios pueblos Indígenas, y que fue declarada Patrimonio de la Humanidad por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO). Hoy, el Arco Minero ha destruido una parte importante de la Reser-

**Figure 11.4** Areas of historical distribution of use of A) *Cinchona* (species of the genus *Cinchona*, Rubiaceae), B) rubber (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae)<sup>1</sup>, C) Brazil nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), D) açai palm (*Euterpe precatoria*, Arecaceae), E) moriche/aguaje/palma real (*Mauritia flexuosa*, Arecaceae) and F) tonka bean (*Dipteryx odorata*, Fabaceae).





**Figura 11.4** Áreas de distribución histórica de uso de A) *Cinchona* (especies del género *Cinchona*, Rubiaceae), B) Caucho (*Hebea brasiliensis*, Euphorbiaceae), C) Nuez de Brasil (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), D) Palma de açaí (*Euterpe precatoria*, Arecaceae), E) moriche/aguaje/palma real (*Mauritia flexuosa*, Arecaceae) y F) Haba tonka (*Dipteryx odorata*, Fabaceae).

va Imataca, donde ocurre la explotación legal e ilegal de diversos minerales y una intensa deforestación.

Además, muchas plantas no maderables de gran importancia para la biodiversidad de los bosques tropicales tienen un gran atractivo comercial, incluyendo palmeras como la palma moriche (COL), palma aguaje (PER), palma real (BOL) (*Mauritia flexuosa*) (Figura 11.4), mamure (*Heteropsis spruceana*), y chiqui-chique (*Leopoldinia piasava*) (Clement *et al.* 2015; Levis *et al.* 2017). Además, los árboles de haba tonka (*Dipteryx odorata* y *D. punctata*, Fabaceae), han sido extraídos de los bosques en gran número desde el siglo XIX, gracias a sus frutos aromáticos utilizados principalmente en la industria de la perfumería (Torrealba 2011). Hay diferentes especies de árboles de haba tonka que se encuentran en Brasil, Perú, Bolivia, Ecuador, Colombia, Trinidad, Venezuela y las Guayanas (Torrealba 2011, Figura 11.4). En Venezuela, los árboles de haba tonka silvestre (“sarrapia”) se encuentran en los estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro, pero la mayor concentración de árboles (“sarrapiales”) se encuentra en el estado Bolívar, específicamente en los municipios Sucre y Cedeño, en el territorio que se extiende desde el norte del estado de Amazonas, sobre los ríos Suapure y Parguaza hasta el Bajo Caura. Durante la era del caucho (1875-1920), en esta región de Venezuela, se produjo un auge comercial del haba tonka (Scaramelli y de Scaramelli 2005). Su proceso de comercialización jugó un papel importante en la dinámica económica y cultural de varios pueblos Indígenas (Mapoyo, Panare, Piara y Jivi) y algunos campesinos del Medio Orinoco. Su uso fue seguido por oleadas migratorias de trabajadores de diferentes partes de Venezuela en el período 1890-1965, con una importante demanda durante la consolidación de la economía extractiva en Guyana y la institucionalización del peonaje por deudas (Torrealba 2011). Su producción sigue vigente a menor escala. Sus semillas siempre han sido muy apreciadas por Europa y Estados Unidos y han sido muy utilizadas en la fabricación de perfumes, en la industria tabacalera, la industria farmacéutica y en la producción de alimentos. La alta Amazonía fue el centro de domesticación y origen del cacao (Zarrillo

*et al.* 2018), que también fue cultivado y utilizado en el suroriente del actual Ecuador. Tanto en la época colonial como en los inicios de la poscolonial, la costa tenía la mayor cantidad de plantaciones de cacao, que alcanzaron su pico de producción a fines del siglo XIX y principios del XX y luego colapsaron debido a las plagas (McCook 2002). Hasta el día de hoy, los territorios amazónicos representan solo una proporción marginal de la producción nacional de cacao.

Después de una intensa extracción de *cinchona* durante el siglo XIX y de caucho a principios del siglo pasado, viene la cosecha de la Nuez del Brasil (Figuras 11.4). El período cauchero dejó un territorio amazónico caracterizado por la aparición y dilución de las “barracas” y la formación de nuevos asentamientos rurales (Stoian 2000, 2005). La región de Pará en Brasil está cubierta en gran parte por la cuenca del Tocantins, donde se inició la recolección de Nuez del Brasil a mediados del siglo XIX (Clement *et al.* 2015; Levis *et al.* 2017). Hay registros que mencionan la exportación de Nuez del Brasil a Europa ya en el siglo XVII, y aunque la cosecha fue relativamente intensa en Brasil tras el colapso de la industria del caucho, los menores costos operativos y laborales terminaron favoreciendo la producción en Madre de Dios (Perú), y Pando y Riberalta (Bolivia), las principales regiones exportadoras de Nuez del Brasil en la actualidad (Clay 1994, 1997). En ambas regiones, el surgimiento y la consolidación de una economía extractivista basada en la Nuez del Brasil se benefició del contexto socioeconómico (agroextractivismo basado en la recolección de materias primas del bosque) y del conocimiento y uso del bosque generado a partir del legado de la producción de caucho (Stoian 2000, 2005).

Es importante destacar la región de Pará, a la que alude el nombre de la nuez de Brasil, ya que históricamente provienen de esta región otras especies de importancia económica contemporánea. Esto incluye la palma de açai (*Euterpe oleracea*, Arecaceae, Figura 11.4), nombre que proviene de la palabra Indígena Iaçá, que escrita al revés es açai, cuyos frutos fueron elementos

importantes en la dieta de los pueblos Indígenas de la Amazonía central. Los palmitos de varias especies de palma de açai fueron explotados intensamente durante la década de 1940 en las regiones sur y suroriente de Brasil (*E. edulis* y *E. oleraceae*), afectando incluso a otras especies durante las décadas de 1960 y 1970 (*E. precatoria*). En el caso de Bolivia, esto continuó hasta la década de 1990 (Stoian 2004, Figura 11.4). Su uso también fue consecuencia del colapso de la industria del caucho (Stoian 2004, 2005). La contracción del mercado, las diferencias en los ciclos e intensidades de corte, el aumento de las distancias entre las áreas de suministro y las plantas de procesamiento, y la detección del botulismo hicieron que la producción disminuyera lentamente, dando paso a especies en sistemas manejados, como *Bactris gasipaes*. El uso intensivo de palmitos y la tala asociada de palmeras probablemente afectó las poblaciones de estas especies, especialmente *E. precatoria* (Johnson 1996; Stoian 2004). Sin embargo, las valoraciones sobre este tema son escasas. Por otro lado, en las últimas décadas se han consolidado las cadenas de suministro, producción, distribución y exportación de la pulpa o derivados de los frutos de açai (*E. oleracea* y *E. precatoria*), especialmente en Brasil. Dichos procesos aún se están fortaleciendo en otros países, como Colombia y Bolivia.

El extractivismo es parte de la historia, ocupación y reocupación de la Amazonía, como lo demuestra una economía basada en la *cinchona* y el caucho en el pasado reciente, y más adelante en el haba tonka, la palma de açai y la Nuez del Brasil. Durante los siglos XIX y XX, tales actividades fueron el resultado de políticas de seguridad nacional que promovieron la colonización y migración hacia la Amazonía, promovidas por repúblicas en proceso de estabilización, especialmente Brasil, Ecuador, Venezuela y Colombia. Estos procesos de ocupación fueron decisivos para iniciar y consolidar la geografía y geopolítica de la explotación a gran escala, como es el caso del caucho. A ello se sumaron los procesos de reforma agraria que tuvieron lugar desde mediados del siglo pasado, que definieron nuevas estructuras y configuraciones de propiedad de la tierra. Un ejemplo es el concepto de latifundios

en las tierras bajas de Bolivia que favorecieron la agricultura mecanizada y la ganadería intensiva, dejando las actividades extractivas a las comunidades campesinas e Indígenas. Por otro lado, se han identificado decenas de especies de PFNM promisorias, muchas de ellas especies de palmeras de usos múltiples que forman parte de la historia precolombina de la Amazonía (Homma 1992; Clement *et al.* 2015; Levis *et al.* 2017). Estos productos enfrentan el gran desafío de convertirse en una alternativa viable a la deforestación y, en el caso de las especies frutales amazónicas, a la domesticación y comercialización a través de sistemas agroforestales.

### 11.5. Minería de Oro Histórica

Los rumores sobre las inmensas riquezas naturales de la Amazonía comenzaron con la conquista europea (Simón 1882; Rivero 1883; Whitehead 1988). Diversas exploraciones confirmaron la existencia de yacimientos de minerales metálicos y no metálicos, entre ellos hierro, oro, níquel, plata, coltán, torio, arcilla, arena, caliza, bauxita, diamante, cuarzo, jade, titanio, dolomita, fosfato, granito, yeso, zinc y cobre (Tinoco 2000; Martiz 2019). La minería más influyente e impactante ha sido, sin duda, la del oro. Muchas poblaciones actuales deben su existencia a que fueron enclaves de explotación de este recurso. La minería de oro legal e ilegal coexiste en la Amazonía y la legislación pertinente ha sufrido modificaciones significativas a lo largo de los años. Los europeos informaron que los amerindios extraían oro y lo comerciaban regional e interregionalmente, en varias comunidades del Orinoco y el Amazonas (Whitehead 1990, 1991). En el siglo XVI, el sistema colonial estableció que las minas eran propiedad de la corona, y en 1783 las Ordenanzas Mineras de la Nueva España ampliaron esto para incluir piedras preciosas, minerales no metálicos y carbón (Cartay 1988; Fernández 2001).

En el caso de Venezuela, en 1829 Simón Bolívar decretó que las minas eran propiedad de la República y dio a los ciudadanos la oportunidad de explotarlas bajo ciertas condiciones fijadas por el

Ejecutivo Federal. En 1854, José Gregorio Monagas, entonces Gobernador de la región de Guayana, promulgó el primer Código Minero de Venezuela, mientras su hermano, José Tadeo Monagas, era presidente de la República (Martiz 2019). La zona de explotación de minerales más importante se produjo entre 1850 y 1890. Los primeros descubrimientos de oro, en la zona de El Callao, dieron lugar a la solicitud de las primeras licencias, el registro de minas y la instalación de fábricas para la producción de oro en lingotes (Baptista 1997; Paúlo y Ángel 2006). Este período también se caracterizó por un auge de las inversiones de capital extranjero para la minería (oro, hierro y petróleo), los recursos forestales (balata, caucho) y el transporte (ferrocarriles y tranvías). En el caso de Guyana, se crearon empresas y fábricas líderes en el procesamiento del oro, como Compañía Minera El Callao (1870), Compañía Austin (Orinoco Exploring and Mining), South America Mining. Co, Compañía Minera de Nacupay, Chile, Alianza de Cicapra, El Porvenir, Nueva Hansa, Potosí, Buen Retiro, San Salvador y La Concordia (Torres 2001).

Durante el período 1866-1895 se extrajeron los yacimientos con los minerales de mayor ley en Venezuela (Torres 2001), y se instalaron molinos trituradores con torres en las minas pertenecientes a Nacupay, El Callao, Panamá, Mocupia y Potosí. Gold Field of Venezuela LTD (1898-1946), empresa inglesa, compró parte de las empresas que operaban en la zona y trabajó con los antiguos molinos de la empresa de Potosí. La mayor parte de su oro se exportaba porque Venezuela no tenía suficientes plantas de procesamiento para producir piezas industriales. En 1945 se aprueba en Venezuela la Ley de Minería, en la cual se declaran de utilidad pública los yacimientos minerales. Sin embargo, los criterios institucionales en su aplicación promovieron la corrupción y otros actos al margen de la ley. En 1977 se aprobó el Decreto 2039, eliminando el derecho a adquirir una cesión legal de tierra a través de una simple solicitud minera (área delimitada por coordenadas UTM) a las autoridades, junto con la libre exploración y explotación (Chacín 1998; Martiz 2019), aumentando la responsabilidad del proceso.

En 1970, la Compañía General de Minería de Venezuela CA (CVG MINERVEN) se encargó de las inversiones y modernización de las minas, cuyos yacimientos primarios de oro en el estado Bolívar se ubican en Tumeremo, El Callao, El Dorado y El Manteco, en la cuenca del río Cuyuní y las regiones drenadas por el Yuruarí, ríos Botánamo, Caroni, Venamo y Caura (Egaña 1979; Noguerol *et al.* 2000; Martiz 2019). Desde la década de 1970, estos desarrollos mineros han tenido un impacto significativo en los ríos, selvas y sabanas, así como en las poblaciones Indígenas de la región, como los Pemón, Yekuana, Sanemá, Lokono y Warao. También fueron impactados los pueblos afrodescendientes ubicados en la cuenca del Caura, que tienen su origen en los antiguos “*cumbes*” (pueblos de refugio de esclavos fugitivos), debido a la migración masiva de mineros de otras zonas del país y del extranjero. Adicionalmente, en el período 1970-1980, se encontraron otros yacimientos auríferos en Venezuela en los ríos Ventuari, Alto Orinoco, Atabapo, Guainía, Casiquiare y Negro, en el estado de Amazonas, y en Colombia en las montañas de Nakén (Guainía), Panapaná. (Cuiarí), los cerros de Taraira y Vaupés (González Bermúdez 1996).

Como sucedió en varias zonas de la Amazonía, muchos jóvenes Indígenas de diferentes etnias se trasladaron a trabajar en minas de oro tanto legales como ilegales, abandonando sus trabajos como maestros y enfermeros. Esto les resultó moderadamente rentable, o nada rentable, debido al alto costo de vida y al exceso de trabajo (González Bermúdez 1996). Algunas familias Indígenas comenzaron a trabajar en la minería del oro de aluvión, aisladas y separadas de las minas controladas por los criollos, pero la proliferación de la violencia, la llegada de comerciantes, la prostitución y el alcohol generaron conflicto y enfrentamiento. La importante inmigración de mineros no Indígenas y sus operaciones destruyeron el medio ambiente, las comunidades y los territorios Indígenas y sus economías, lo que provocó asesinatos, tráfico de drogas y robos, así como formas de esclavitud moderna.

Son bien conocidos los efectos destructivos de la actividad legal e ilegal o informal, de la minería a pequeña y gran escala, especialmente los agentes químicos utilizados en el procesamiento del oro (mercurio, cianuro). En Venezuela, los instrumentos utilizados en la minería tradicional no Indígena fueron la pala, el pico, el machete y la bandeja de madera. Las empresas extractivistas y los gobiernos nacionales se han interesado poco en estudiar el sistema y metodología de explotación del oro por parte de los pueblos Indígenas, que supieron conservar los sistemas naturales. En la antigüedad explotaban el oro, considerados rayos de sol (Whitehead 1990, 1991). Sabían de orfebrería y aleaciones de oro (con plata y cobre), de hacer ídolos; figuras geométricas, antropomorfas y zoomorfas; adornos personales; y finas láminas de oro que funcionaban como moneda en el comercio local y regional. Para muchos pueblos Indígenas caribes y arahuacos en la actualidad, la extracción de oro de aluvión no tiene restricciones rituales. La explotación de oro en minas a cielo abierto o excavación requiere de rituales para obtener la autorización de seres sobrenaturales y ancestros, como muestra de respeto y amor a la Madre Tierra. Estas limitaciones a ciertas formas de minería son acciones políticas para respetar y proteger la Amazonía, que han sido ignoradas por quienes solo están interesados en la extracción de materias primas, deshumanizando a las poblaciones locales y destruyendo la Amazonía.

La minería legal, con una legislación que ha sufrido modificaciones a lo largo de los años, ha coexistido con la minería ilegal de oro en la Amazonía. Ambos han tenido impactos sustanciales en las geografías y situaciones de las poblaciones Indígenas, afrodescendientes y campesinas, entre otras (Whitehead 1990; Tinoco 2000; Arvelo-Jiménez 2014). Los europeos informaron haber visto prendas y joyas de oro que adornaban a miembros de la élite local y otros individuos Indígenas. Los pueblos originarios de la Amazonía practicaron formas artesanales de minería, sin provocar cambios destructivos en el medio ambiente.

## 11.6. Explotación Histórica de Petróleo y Gas

El petróleo influyó en las economías amazónicas durante el siglo XX. Fue fundamental para la consolidación de procesos anteriores, como los asociados a la extracción de quina, caucho y otros productos. En América Latina, pocas materias primas han llevado a los mismos fuertes sentimientos de nacionalismo económico que surgieron en respuesta al petróleo. El debate político ha estado dominado por críticos y promotores de la inversión y participación de multinacionales extranjeras, con políticas petroleras que fluctúan desde arreglos de puertas abiertas hasta la nacionalización e incluso la expropiación de activos de propiedad extranjera (Bucheli 2010).

La explotación petrolera en la Amazonía se remonta al siglo XIX. Sin embargo, en las Tierras Bajas de Bolivia (*Oriente*), recién comenzó en la década de 1920 (Klein 1964). En la *Orinoquía* venezolana se ha llevado a cabo la explotación desde 1936, en la Amazonía colombiana desde la década de 1940, en el *Oriente* ecuatoriano desde la década de 1960 y en Perú desde la década de 1980. Brasil ha sido un gran consumidor pero un productor menor. Estos procesos estuvieron marcados por la intervención de empresas internacionales, a veces con la participación de las nacionales, siempre en asociación con las élites nacionales. El grado de apertura o control nacional ha variado.

En el *Oriente* boliviano se realizaron varias exploraciones e intentos, primero con empresas nacionales, luego internacionales (Klein 1964). Luego de varios intentos fallidos, en 1926 la Standard Oil operó once campos de producción en el *Oriente* y otros en diversas partes del país. Sin embargo, tuvo conflictos permanentes con el Estado, relacionados con incumplimientos, instalaciones clandestinas y otros temas. En la década de 1930, el resultado de la Guerra del Chaco, al igual que en el posterior conflicto entre Ecuador y Perú, estuvo relacionado con los intereses en conflicto entre Standard Oil y Shell. En 1936, Bolivia creó la empresa Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos (YPFB), lo que aumentó el conflicto al

confiscar todo a Standard Oil, quien solicitó la intervención del gobierno de los EE. UU. sin mucho éxito (Klein 1964; Klein y Peres-Cajías 2014).

El gas natural se encuentra en los mismos campos que el petróleo, pero solo adquirió importancia económica cuando se abrieron los mercados extranjeros. “Efectivamente, si bien los primeros registros de producción de gas natural datan de 1952, no fue sino hasta 1972, con el inicio de las exportaciones a Argentina, que la producción alcanzó niveles significativos” (Klein y Peres-Cajías 2014). Desde la década de 1970, el petróleo y el gas se han convertido en motores fundamentales para la economía Boliviana.

En Venezuela, los pueblos Indígenas usaban el aceite como medicina, para iluminar casas y para calafatear canoas (Fundación Polar 2010). En 1800, Humboldt registró la ubicación de varios campos en la región conocida como Campos Petrolíferos de la Faja del Orinoco (von Humboldt 1826; Fundación Polar 2010). El período petrolero moderno se inicia en 1875, con la fundación de la compañía nacional Compañía Minera Petrolífera del Táchira (González Rincones 1956). Sin embargo, la extracción de petróleo en la Cuenca del Bajo Orinoco se inició en 1936, con la Standard Oil y la perforación del Pozo La Canoa-1, en las zonas australes de Guárico, Anzoátegui, Monagas y Delta Amacuro (Fundación Polar 2010). En 1943 se promulgó una Ley de Hidrocarburos, especificando la duración de las licencias, impuestos y controles a las empresas extranjeras, lo que las obligaba a refinar parte de su producción dentro del país (Malavé Mata 1962). Durante la expansión de la industria petrolera venezolana a partir de la Segunda Guerra Mundial, es decir, la Plaza 1980 (Quintero 1972), se crearon nuevos tipos de licencias de exportación, como lo fueron las “reservas nacionales”, cuyas regalías se tradujeron en un aumento del porcentaje del PIB del 15% en 1914 al 50% en la década de 1960. La nacionalización de la producción de petróleo siguió en 1976. Se crea Petróleos de Venezuela SA (PDVSA), y ese país se convierte en miembro fundador de la Organización de Países Exportadores

de Petróleo (OPEP), generando altas ganancias nacionales.

Al igual que en otros países amazónicos, el auge petrolero tuvo impactos negativos en los pueblos Indígenas, como los Kariñas. Aunque poseen títulos coloniales sobre la tierra y reciben regalías de las empresas petroleras, han tenido que migrar a otras zonas del sur de su territorio debido al deterioro ambiental, que ha empobrecido la economía y deteriorado la salud (Jiménez y Perozo 1994; Whitehead 1994; Arvelo-Jiménez 2014). En la década de 1960, el cierre del Caño Mánamo, principal afluente del Delta del Orinoco, por parte de la industria petrolera, provocó inundaciones y un desastre ecológico en humedales, bosques y sabanas, que destruyó el equilibrio ambiental, cultural, social y económico del pueblo Indígena Warao y provocó impactos que persisten hasta el día de hoy (Heinen 1992).

En Colombia, la primera explotación de petróleo se dio en la costa, luego en la Orinoquia y finalmente en la Amazonía. La historia petrolera de Putumayo se remonta a 1937, con la empresa Saxon Petroleum. Texaco estuvo a cargo de la revitalización de esta actividad y en 1948 perforó el primer pozo, José María 1, en jurisdicción de Mocoa (hoy Puerto Guzmán). En 1955 se redujo el porcentaje de regalías que debían pagar las empresas petrolera como estímulo para explorar la Amazonía Sur, lo que llevó a Texaco a obtener en 1959 una licencia para la exploración de 16.000 km<sup>2</sup> por 30 años, la más extensa otorgada en Colombia hasta ese entonces. Texaco trasladó su trabajo desde la zona cercana al río Caquetá hasta la frontera con Ecuador, donde se perforó el pozo Orito 1 en 1963, convirtiéndose en el epicentro de la actividad petrolera (terminado en 1971) (Avellaneda Cusaría 2005).

La actividad petrolera en el Putumayo señaló la posibilidad de consolidar al país como productor de petróleo y articular esos territorios a la nación. La actividad petrolera permitió estimular una nueva forma de colonización, y transformar el paisaje de una manera más significativa de lo que generalmen-

te se atribuye a la colonización campesina, pues la apertura de caminos propició una “siembra de gente”. Se crearon nuevos municipios, como Orito, San Miguel, Valle del Guamuez y Puerto Caicedo, con el fin de administrar algunas regalías. Hubo inversiones en infraestructura vial para conectar los sitios de extracción. Los problemas de titulación y propiedad de la tierra continúan generando conflictos entre los residentes y las empresas (Avellaneda Cusarúa 2005).

La exploración petrolera inicial en Ecuador tuvo lugar en 1921. Los geólogos de Leonard Exploration Co., una empresa que obtuvo una licencia por 50 años que cubría 25.000 km<sup>2</sup> (Wasson y Sinclair 1927), finalmente no tuvieron éxito debido a la falta de financiación (Gordillo 2003; Rivadeneira 2004). Posteriormente, Shell realizó exploraciones a partir de 1938 (Tschopp 1953); después de obtener una licencia de diez millones de hectáreas en 1937, abrieron caminos desde los Andes centrales, construyeron un aeropuerto y causaron un impacto significativo en los pueblos Indígenas locales. No encontraron yacimientos suficientemente lucrativos en términos de calidad del crudo, y la explotación tuvo dificultades logísticas por su lejanía. Luego de la guerra de 1941 entre Ecuador y Perú, que varias personas asociaron con los intereses de empresas petroleras competidoras, el primero perdió gran parte de su territorio, incluyendo el área concesionada, por lo que Shell se retiró en 1948 (Rivadeneira 2004).

Luego de la salida de Shell de Ecuador, el presidente Galo Plaza afirmó que “el *Oriente* es un mito”, y agregó que Ecuador no fue diseñado para ser un país petrolero sino agrícola (Rivadeneira 2004). Sin embargo, en 1968, el Consorcio Texaco-Gulf, que en 1964 había obtenido una licencia de 1.400 millones de hectáreas por 58 años (Ramón *et al.* 2019), comenzó a perforar campos de alta calidad en la zona nororiental, comenzando con el pozo Lago Agrio 1 en 1967. Estas exploraciones fueron exitosas y el país comenzó a exportar petróleo crudo en 1972. En parte, esto fue posible gracias a las exploraciones realizadas en el lado colombiano del Putumayo en 1963. La corporación construyó

camino y un oleoducto que cruzaba los Andes hasta la costa. Operó durante casi 20 años con muy poca supervisión, causando una enorme contaminación. La empresa actuó como un estado paralelo en el territorio. Otras empresas también exploraron diversas áreas en las décadas de 1960 y 1970. El *Oriente* dejó de ser un mito y la fiebre del petróleo y sus oportunidades económicas atrajeron a miles de migrantes, algunos como parte de la reforma agraria y la colonización de 1973. Estos procesos fueron ampliamente criticados por algunos sectores de la población, entre ellos Jaime Galarza Zavala (1974), encarcelado por la Junta Militar gobernante por protestar. Aludió a los Siete Dinosaurios (Standard Oil de New Jersey, Shell, Mobil, Gulf, Texaco, BP y Standard Oil de California) que se comportaron como quisieron en los países.

### **11.7. El Inicio de la Ganadería Intensiva en la Amazonía**

La ganadería, junto con la construcción de carreteras y los programas de asentamiento inducidos por el gobierno, han sido los principales impulsores de la deforestación desde la década de 1960 (Fearnside 1987; Valentim y Vosti 2005). El ganado fue introducido a São Paulo, Brasil, desde Cabo Verde (África) en 1534 (Homma 2003). A mediados del siglo XVII, los colonos portugueses introdujeron el ganado en la Amazonía brasileña. Inicialmente, el ganado se criaba en pastizales establecidos después de la deforestación de áreas alrededor de la ciudad de Belem (Pará). Durante los siguientes tres siglos, hasta la década de 1960, la isla de Marajó, en Pará, fue el principal centro ganadero de la Amazonía brasileña. La ganadería también se llevó a cabo a lo largo de las secciones media y baja del río Amazonas, principalmente en sistemas de pastoreo extensivo en pastos nativos en las partes altas de las áreas temporalmente inundadas (Dias-Filho y Lopes 2020). Durante este período, la mayoría de las principales ciudades urbanas de la Amazonía tuvieron que depender de carne importada, a veces de otras partes del país o del extranjero para satisfacer la demanda. Debido a la falta de carreteras, en muchas circunstancias, la

carne se transportaba por vía aérea, lo que generaba escasez y productos de alto costo que solo eran accesibles para los segmentos más ricos de la población (Dias-Filho 2014; Dias-Filho y Lopes 2020).

En América Latina, la expansión ganadera desde mediados del siglo XIX ha sido en gran medida una historia de transformación de los bosques en pastos cultivados (Van Ausdal 2009). Esta transformación ambiental tomó mayor relevancia a principios de la década de 1960, cuando los gobiernos nacionales implementaron políticas para integrar la Amazonía con el resto de sus territorios. En Brasil, estas políticas incluyeron la construcción y mejora de caminos, subsidios para la agricultura e impresionantes programas de reasentamiento para familias rurales sin tierra (Valentim y Vosti 2005; Hecht 2011; Dias-Filho 2014; Dias-Filho y Lopes 2020). Los sistemas de ganadería extensiva también se convirtieron en una estrategia importante para los acaparadores de tierras y los especuladores para convertir los bosques en pastizales cultivados y reclamar tierras públicas no reguladas (Fearnside 1987), un proceso que sigue siendo un importante impulsor de la deforestación en la Amazonía en la actualidad (Stabile *et al.* 2020). En 1975, el hato bovino en la Amazonía brasileña ya alcanzaba los siete millones de cabezas en 20 millones de hectáreas de pastos. La carga ganadera resultante de 0,35 animales por hectárea fue un indicador de un sistema de producción muy extensivo con baja productividad (Valentim y de Andrade 2005).

Esta estrategia de desarrollo territorial estuvo basada casi en su totalidad en el uso limitado de tecnología, en particular germoplasma forrajero y opciones de manejo de pastos desarrollados e importados de regiones con diferentes condiciones ambientales (Dias-Filho 2014). La conversión de ecosistemas forestales diversificados en extensas áreas de pastizales homogéneos con pastos africanos exóticos en condiciones tropicales con altas temperaturas y humedad resultó en ecosistemas de pastizales cultivados con baja resiliencia, lo que favoreció la proliferación de plagas y enfermedades (Valentim y Moreira 2001).

Además, los agricultores adoptaron malas prácticas de manejo, como quemadas repetidas en un intento de controlar la regeneración de especies herbáceas y maderables nativas, así como la invasión de especies de plantas exóticas (Serrão *et al.* 1979). El fuego también fue mal utilizado para tratar de controlar un gran número de plagas, como el Salivazo (*Deois* sp. y *Zulia* sp.), lo que provocó una degradación rápida y severa de los pastos. Las quemadas repetidas favorecieron la volatilización del nitrógeno, la lixiviación de nutrientes y la erosión del suelo expuesto, degradando los pastizales de tres a cinco años después de su establecimiento (Valentim 1989).

Incluso en estas condiciones, Margulis (2003) informó que la ganadería de carne en la Amazonía brasileña, incluso con precios de 15% a 20% más bajos que en São Paulo, tenía una rentabilidad 113% mayor. Esto fue el resultado de costos sustancialmente más bajos de tierra y mano de obra. A pesar de ser rentable, la ganadería en la Amazonía durante la década de 1960 enfrentó varios problemas, como la rápida y extensa degradación de los pastos, la falta de experiencia técnica y de gestión entre los agricultores y la asistencia técnica insuficiente e inadecuada (Valentim 1989; Valentim y de Andrade 2005).

La reparación de los pastos degradados fue difícil y extremadamente costosa debido a la escasez de tractores, arados y gradas, y al alto costo de la cal y los fertilizantes. Como resultado, los agricultores aceleraron la deforestación para expandir el área de pastos (Serrão *et al.* 1979). Esto fue facilitado por un marco legal que requería que los agricultores brasileños deforestaran y quemaran sus pastos como prueba de que era “tierra productiva” para recibir un título de propiedad del gobierno (Fearnside 1987; Valentim y de Andrade 2005). Los incentivos económicos adicionales para la deforestación (Fearnside 1987) incluyeron impuestos más bajos para los propietarios de tierras deforestadas. Las preocupaciones nacionales e internacionales sobre el aumento de las tasas de deforestación a fines de la década de 1970 llevaron



a una mayor presión sobre los gobiernos para que cambiaran las políticas que incentivaban la deforestación para la ganadería y la agricultura en la Amazonía (Valentim y Vosti 2005; Hecht 2011).

### 11.8. Orígenes de las Grandes Carreteras y Centrales Hidroeléctricas

El final de la Segunda Guerra Mundial resultó en una reducción gradual de las políticas destinadas a garantizar un suministro adecuado y constante de recursos naturales estratégicos de la Amazonía (McCann 1995). Con algunas excepciones, desde entonces, las políticas de desarrollo económico han estado dominadas por la provisión de ayuda financiera y la implementación de políticas deliberadas de proteccionismo comercial para apoyar a los grupos industriales nacionales y multinacionales en marcos de sustitución de importaciones e industrialización dirigida por el estado (Brando 2012). La clave de este cambio fueron las mejoras en la infraestructura de transporte y el suministro confiable de energía de bajo costo.

Se construyeron aproximadamente 100 represas hidroeléctricas en la década de 1950, 103 en la década de 1960 y 151 en las décadas de 1970 y 1980 (Von Sperling 2012). Sin embargo, la construcción de represas en los ríos amazónicos ha provocado enfrentamientos entre desarrolladores, funcionarios gubernamentales, poblaciones indígenas y ecologistas (Von Sperling 2012). La cuenca amazónica, aproximadamente el 60% de la cual se encuentra en Brasil, es el foco de un programa masivo de construcción de represas hidroeléctricas. Si tienen éxito, estos planes eventualmente podrían convertir casi todos los afluentes del Amazonas en una cadena de embalses para la producción hidroeléctrica (Fearnside 2015). Rico en ríos, Brasil siempre ha considerado la energía hidroeléctrica como una forma de cumplir su ambición de ser una gran potencia mundial (Moran 2016). Brasil ha utilizado la energía hidroeléctrica desde finales del siglo XIX, pero las décadas de 1960 y 1970 prepararon el escenario para una mayor inversión en la construcción de grandes plantas. Algunas de las mayores represas

brasileñas en operación están ubicadas en la Amazonía y fueron planificadas o iniciadas durante este período. Este es el caso de Belo Monte (11.181 MW), ubicado sobre el río Xingu, y Tucuruí (8.370 MW), ubicado sobre el río Tocantins, ambos importantes afluentes del río Amazonas (Fearnside 1999, 2006).

La construcción de carreteras también ha sido un método clave para que los gobiernos nacionales aseguren la soberanía e integren los territorios amazónicos a las economías nacionales. Brasil comenzó a implementar una impresionante política de construcción de carreteras a principios de la década de 1950, que se aceleró después del golpe militar de 1964. Varias de estas carreteras, como la Transamazónica (BR-230), BR-163 y BR-319, aún están en proceso de mejora y pavimentación, lo que plantea muchas preocupaciones sobre sus compensaciones ambientales y socioeconómicas (Valentim y Vosti 2005; Laurance *et al.* 2009; Moran 2016). Esto es particularmente relevante ya que la densidad de carreteras en un condado está asociada con una mayor migración humana y deforestación en ese condado y efectos secundarios similares en los condados vecinos (Pfaff *et al.* 2007).

La construcción de nuevos caminos en la Amazonía también tiene implicaciones importantes para las comunidades rurales previamente aisladas o las comunidades extractivas indígenas afectadas por su construcción (Riley-Powell *et al.* 2018). A fines de la década de 1970, las evaluaciones y preocupaciones sobre los impactos socioeconómicos y ambientales pasados, presentes y futuros de las políticas que promovían la construcción de carreteras y represas hidroeléctricas en la cuenca amazónica ya estaban en aumento, tanto en la Amazonía como a nivel internacional. En ese momento, había un debate creciente entre los investigadores y los encargados de formular políticas sobre los desafíos y las posibles estrategias para mitigar los impactos negativos para promover el desarrollo sostenible e inclusivo. Varios procesos económicos se intensificaron en toda la Amazonía a partir de la década de 1970; por ejemplo, la extracción de

petróleo, la deforestación y la hidroelectricidad. Esto estuvo acompañado, en ocasiones motivado por, el fortalecimiento de las vías de acceso terrestre y la consolidación o creación de ciudades. Estos procesos continúan hasta el día de hoy. La apertura de vías terrestres viene acompañada de temas como la deforestación maderera y la apertura de la frontera agrícola.

### 11.9. Conclusiones

La mayor parte de los ciclos económicos de la Amazonía entre los siglos XIX y XX estuvieron motivados por la demanda de materias primas de los mercados externos, ubicados en las naciones industrializadas del Norte Global. Fueron parte de procesos geopolíticos y geográficos en el surgimiento y consolidación de las repúblicas. Tuvieron diferentes grados de participación de los Estados, apoyaron el surgimiento de élites poderosas y promovieron la percepción de los pueblos Indígenas y las comunidades locales como mano de obra barata o incluso gratuita (“deshumanización” de la Amazonía). Estos procesos extractivos continúan en parte hasta el día de hoy, cuando productos como la carne de res, el acei-te o la soya son producidos especialmente para la exportación desde los países amazónicos.

La Amazonía ha sido testigo de ciclos de auge y la caída en la explotación de materias primas, que han conformado diversas estructuras sociales, económicas y espaciales, a veces en detrimento de arreglos territoriales anteriores. Productos como la *cinchona* y el caucho provocaron la apertura de vías fluviales, carreteras, ciudades, asentamientos y centros de acopio y distribución, así como movimientos de población. Los auges económicos asociados a los *commodities* atrajeron a migrantes que paulatinamente se apoderaron de los territorios, casi siempre en detrimento de las poblaciones ancestrales.

Hay dos grandes continuidades dentro de la economía extractivista desde el siglo XIX hasta 1970; 1) un sistema neocolonial o poscolonial derivado de la extracción de materias primas, con

mano de obra barata esclavizada o reclutada, para la exportación, y 2) el manejo de bosques de tierras bajas y sabanas tropicales milenarias mantenidas por pueblos Indígenas, afro y algunos campesinos. Sin identificar, revalorizar y adoptar los importantes aportes de los saberes y prácticas Indígenas a la gestión de la Amazonía, la región seguirá siendo heredera del sistema colonial, que hoy implica la destrucción irreversible de bosques y otros ecosistemas.

La Amazonía ha sido vista como un reservorio de materias primas de valor estratégico global, particularmente en tiempos de crisis. En la década de 1950, los gobiernos nacionales comenzaron a promover la ocupación e integración de la Amazonía, percibida como una región vacía y con su soberanía en riesgo, a través de políticas centradas en la construcción de carreteras; explotación de minerales como oro, petróleo y hierro; proyectos hidroeléctricos; reasentamiento de poblaciones pobres sin tierra; y la promoción de proyectos de deforestación y agricultura y ganadería subsidiada.

### 11.10. Recomendaciones

- Mirando hacia el futuro, debemos aprender de los grupos Indígenas y sus miles de años de gestión exitosa y sostenible y la configuración de los recursos naturales. Cómo desarrollar modelos económicos que eviten prácticas de explotación asimétricas, como el peonaje por deudas, es un de-safío clave.
- Diversos productos andino-amazónicos han generado economías de enclave a lo largo de los siglos, con procesos de auge y caída. Las actividades económicas deben realizarse en marcos de sostenibilidad, garantizando el bienestar a largo plazo de las comunidades amazónicas.

### 11.11. Referencias

- Achan J, Talisuna AO, Erhart A, *et al.* 2011. Quinine, an old anti-malarial drug in a modern world: role in the treatment of malaria. *Malar J* **10**: 1–12.
- Acosta M solís. 2019. La *Cinchona* o quina. Planta nacional del Ecuador. 17 (65): 305-311, 1989. Rev la Acad Colomb

- Ciencias Exactas, Físicas y Nat: 214–20.
- Aloise PG and Macke J. 2017. Eco-innovations in developing countries: The case of Manaus Free Trade Zone (Brazil). *J Clean Prod* 168: 30–8.
- Andersson L. 1998. A revision of the genus *Cinchona* (Rubiaceae-Cinchoneae). *Mem York Bot Gard*.
- Andrés Turrión M de. 1989. Quina del Nuevo Mundo para la Corona española. *Asclepio* 41: 305–23.
- Arvelo-Jiménez N. 2014. Movimientos etnopolíticos contemporáneos y sus raíces organizacionales en el sistema de interdependencia regional del Orinoco. *Anuario Antropológico*: 133–60.
- Ausdal S Van. 2009. Pasture, profit, and power: An environmental history of cattle ranching in Colombia, 1850–1950. *Geoforum* 40: 707–19.
- Avellaneda Cusaría A. 2005. Petróleo, seguridad ambiental y exploración petrolera marina en Colombia. *Íconos - Rev Ciencias Soc*: 11.
- Bangham WN. 1945. Rubber returns to Latin America. *New Crop new world*, Charles Morrow Wilson, Ed Nueva York Macmillan Co: 81–108.
- Baptista A. 1997. Bases cuantitativas de la economía venezolana 1830-1995. *Fundación Polar*.
- Becker BK. 1995. Undoing myths: the Amazon-an urbanized forest. Paris: *Man and the Biosphere Series 15*. UNESCO.
- Bottazzi P, Reyes-García V, Crespo D, *et al*. 2014. Productive diversification and sustainable use of complex social-ecological systems: a comparative study of indigenous and settler communities in the Bolivian Amazon. *Agroecol Sustain food Syst* 38: 137–64.
- Brando C. 2012. The political economy of financing late development: credit, capital and industrialisation; Colombia 1940–67.
- Brockway LH. 1979. Science and colonial expansion: the role of the British Royal Botanic Gardens. *Am Ethnol* 6: 449–65.
- Bucheli M. 2010. Major trends in the historiography of the Latin American oil industry. *Bus Hist Rev*: 339–62.
- Caldas FJ de. 1966. Memoria sobre el estado de las quinas en general y el particular sobre la de Loja. *Obras Complet Fr José caldas Publicadas por la Univ Nac Colomb como Homen con Motiv del sesquicentenario su muerte 1816 - Oct 29 -1966*.
- Cartay R. 1988. *Historia económica de Venezuela: 1830-1900*. Vadell Hermanos Valencia.
- Casement R. 2014. *Diario del Amazonas*. Lima, Peru: FUNDACION M.J. BUSTAMANTE DE LA FUENTE.
- Chacín Y. 1998. Fases históricas y su influencia en la legislación minera en Venezuel. *Geominas* 26.
- Chernela J. 1985. Indigenous fishing in the Neotropics: the Tukanoan Uanano of the black-water Uaupes river basin in Brazil and Colombia. *Interciencia* 10: 78–86.
- Chirif A. 2011. El auge del caucho o el juego de las apariencias. In: *Libro Azul Británico. Informes de Roger Casement y otras cartas sobre las atrocidades en el Putumayo*.
- Clay JW. 1994. Brazil Nuts-The Use of a Keystone Species for Conservation and Development. *Wildlife Utilization Study*. World Wildl Fund, Washington, DC.
- Clay JW. 1997. Brazil nuts: the use of a keystone species for conservation and development. *Harvest wild species Implic Biodivers Conserv*: 246–82.
- Clement CR, Denevan WM, Heckenberger MJ, *et al*. 2015. The domestication of Amazonia before European conquest. *Proc R Soc B Biol Sci* 282: 20150813.
- Collier, R., & Kesson, K. A. 1981. *Jaque al barón: la historia del caucho en la Amazonía*. Centro Amazónico de Antropología y Aplicación Práctica. Lima: CAAAP
- Contreras C and Cueto M. 2013. *Historia del Perú contemporáneo: desde las luchas por la independencia hasta el presente*. Lima, Peru: Instituto de Estudios Peruanos, IEP: Universidad del Pacífico. CIUP: Pontificia Universidad Católica del Perú, PUCP,.
- Crawford JM. 2007. “Para desterrar las dudas y adulteraciones”: Scientific expertise and the attempts to make a better bark for the royal monopoly of quina (1751–1790). *J Spanish Cult Stud* 8: 193–212.
- Crawford MJ. 2016. *The Andean wonder drug: Cinchona bark and imperial science in the Spanish Atlantic, 1630-1800*. University of Pittsburgh Press.
- Cuvi N. 2011. The *Cinchona* Program (1940-1945): science and imperialism in the exploitation of a medicinal plant. *Dynamis* 31: 183–206.
- Dean W. 1987. *Brazil and the struggle for rubber: a study in environmental history*. Cambridge University Press.
- Dias-Filho MB. 2014. *Reclaiming the Brazilian Amazon: the restoration and management of pasture lands*. Embrapa Amaz Orient.
- Dias-Filho MB and Lopes MJ dos S. 2020. *Histórico e desafios da pecuária bovina na Amazônia*. Belém, PA: Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2020.
- Duchelle AE, Guariguata MR, Less G, *et al*. 2012. Evaluating the opportunities and limitations to multiple use of Brazil nuts and timber in Western Amazonia. *For Ecol Manage* 268: 39–48.
- Egaña M. 1979. *Venezuela and its mines*. Caracas: Central Bank of Venezuela.
- Espejo E and Estrella E. 1993. Voto de un Ministro Togado de la Audiencia de Quito. In: *Voto de un ministro togado de la Audiencia de Quito*. Comisión nacional permanente de conmemoraciones cívicas (CNPCC).
- Estrella E. 1994. Eugenio espejo y la economía de la quina. In: Estrella E (Ed). *Voto de un ministro togado de la audiencia de quito sobre si es o no conveniente un estanco de la cascarilla*, Real Jardín Botánico de Madrid. Quito, Ecuador: Comisión Nacional Permanente de Conmemoraciones Cívicas.
- Fearnside PM. 1987. Causes of deforestation in the Brazilian Amazon. *Geophys Amaz Veg Clim Interact*: 37–61.
- Fearnside PM. 1999. Social Impacts of Brazil's Tucuruí Dam. *Environ Manage* 24: 483–95.
- Fearnside PM. 2006. Dams in the Amazon: Belo Monte and Brazil's hydroelectric development of the Xingu River Basin. *Environ Manage* 38: 16–27.
- Fearnside PM. 2015. Amazon dams and waterways: Brazil's Tapajós Basin plans. *Ambio* 44: 426–39.
- Fearnside PM. 2016. Environmental policy in Brazilian Amazonia: Lessons from recent history. *Novos Cad NAEA* 19.
- Fernández A. 2001. Aproximación sinóptica. *Cronología de la normativa técnico-legal minera en Venezuela (1498-2001)*.

- Geominas 29.
- Fernández J. 2019. La solución del enigma botánico de las quinas? Incompetencia o fraude. La Orotava Fund Canar Orotava Hist la Cienc.
- Fundación Polar. 2010. Diccionario de historia de Venezuela.
- Galarza J. 1974. El festín del petróleo. Universidad Central.
- García J. 1982. Del caucho al oro: El proceso colonizador de Madre de Dios. *Rev española Antropol Am* 12: 255–71.
- Garmendia A. 2005. Garmendia Salvador, A. (1999). El árbol de la Quina (*Cinchona* spp.) : distribución, caracterización de su hábitat y arquitectura. Loja, Ecuador Editor Univ Técnica Part Loja.
- González Bermúdez J. 1996. Historia de la Amazonía. Barrancomina y Santafé de Bogotá: Ministerio de Educación Nacional-Programa Fondo Amazónico-Fundación Caminos de Identidad.
- González Rincones R. 1956. Pioneros del petróleo en Venezuela: La compañía petrolera del táchira fundada en 1878. Caracas: Editorial Sucre.
- Gordillo R. 2003. ¿El Oro del diablo? Ecuador: historia del petróleo.
- Gramiccia G. 1988. The Life of Charles Ledger (1818–1905). London: Macmillan Education UK.
- Greenwood D. 1995. Conflicts of interest: the genesis of synthetic antimalarial agents in peace and war. *J Antimicrob Chemother* 36: 857–72.
- Haggis AW. 1941. Fundamental Errors in the Early History of *Cinchona*: Part I. *Bull Hist Med* 10: 417–59.
- Haring R. 1986. Burguesía regional de la Region Amazonica Peruana 1880-1980. *Amaz Peru* 7: 67–84.
- Headrick DR. 1981. The tools of imperialism: technology and the expansion of European colonial empires in the nineteenth century. Oxford, USA: Oxford University Press, USA.
- Hecht SB. 2011. The new Amazon geographies: Insurgent citizenship, “Amazon Nation” and the politics of environmentalisms. *J Cult Geogr* 28: 203–23.
- Hecht SB and Cockburn A. 2011. The fate of the forest: developers, destroyers, and defenders of the Amazon. University of Chicago Press.
- Heinen HD. 1992. The early colonization of the Lower Orinoco and its impact on present day indigenous peoples.
- Hodge WH. 1948. Wartime *Cinchona* procurement in Latin America. *Econ Bot* 2: 229–57.
- Homma AKO. 1992. The dynamics of extraction in Amazonia: a historical perspective. In: Non-timber Products from Tropical Forests - Evaluation of a Conservation and Development Strategy. JSTOR.
- Homma AKO. 2003. História da agricultura na Amazônia: da era pré-colombiana ao terceiro milênio. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2003.
- Humboldt FWHA von. 1821. An account of the *Cinchona* forests of South America; drawn up during five years residence and travels on the South American continent. In: An illustration of the genus *Cinchona*; comprising descriptions of all the officinal Peruvian barks, including *severa*. Londres.
- Humboldt FWHA von. 1826. Viage á las regiones equinociales del nuevo continente: hecho en 1799 hasta 1804, por Al. de Humboldt y A. Bonpland. Rosa.
- Hvalkof S. 2000. Outrage in rubber and oil: Extractivism, indigenous peoples, and justice in the Upper Amazon. *People, plants, justice Polit Nat Conserv* 83.
- Jiménez S and Perozo A. 1994. Esperando a KUYUJANI: Tierras, Leyes y auto demarcación: Encuentro de Comunidades Yekuana del Alto Orinoco. Caracas Asoc Otro Futur GAIA-IVIC.
- Johnson D V. 1996. Sustainable management of assai boliviano (*Euterpe precatoria*) for palm-heart production in the Tarumá Forest Concession Paraiso, Velasco Province, Santa Cruz, Bolivia. Inf Prep para BOLFOR/USAID Boliv Trop Res Dev Inc Gainesville, Florida.
- Jussieu [1737] J. 1936. Description de l’arbre à quinquina. In: Pancier M (Ed). La Société du Traitement des Quinquines.
- Kammesheidt L, Torres Lezama A, Franco W, and Plonczak M. 2003. Historia del aprovechamiento forestal y los tratamientos silviculturales en los bosques de los Llanos Occidentales de Venezuela y perspectivas de manejo forestal sostenible.
- Klein HS. 1964. American oil companies in Latin America: the Bolivian experience. *Inter Am Econ Aff* 18: 47–72.
- Klein HS and Peres-Cajías JA. 2014. Bolivian oil and natural gas under state and private control, 1910-2010. *Boliv Stud Journal/Revista Estud Boliv* 20: 141–64.
- la Condamine [1738] C de. 1986. Estudio sobre la quina [1738] . In: Viaje a la América meridional por el río de las Amazonas. Barcelona: Alta Fulla.
- la Rosa FJU de. 2004. La era del caucho en el Amazonas (1870-1920): modelos de explotación y relaciones sociales de producción. In: Anales del Museo de América.
- Laurance WF, Goosem M, and Laurance SGW. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends Ecol & Evol* 24: 659–69.
- Letellier A. 1964. El amuleto del general. Renov La Paz.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, *et al.* 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* (80-) 355: 925–31.
- Lopez-Zent E. 1998. A Creative Perspective of Environmental Impacts by Native Amazonia Human Populations. INTERCIENCIA-CARACAS- 23: 232–40.
- Malavé Mata H. 1962. Petróleo y desarrollo económico de Venezuela. Venezuela.
- Maldonado C, Barnes CJ, Cornett C, *et al.* 2017. Phylogeny Predicts the Quantity of Antimalarial Alkaloids within the Iconic Yellow *Cinchona* Bark (Rubiaceae: *Cinchona calisaya*). *Front Plant Sci* 8: 391.
- Margulis S. 2003. Causas do desmatamento da Amazônia brasileira.
- Martiz M. 2019. Sector Minero. Empresas propiedad del Estado en Venezuela. In: La Sangrienta Fiebre del Oro. Pranes, guerrilla y militares. Caracas: Transparencia, Venezuela.
- Mayor P, Santos D, and López-Béjar M. 2007. Sostenibilidad en la Amazonía y Cría de Animales Silvestres. Iquitos, Peru.
- McCann FD. 1995. Brazil and World War II: The Forgotten Ally. What Did You Do in the War, Zé Carioca? *Estud Interdiscip Am Lat y el Caribe* 6: 35–70.
- McCook S. 2002. Las epidemias liberales: Agricultura, ambiente y globalización en Ecuador (1790-1930). In: Estudios sobre

- historia y ambiente en América. Instituto Panamericano de Geografía e Historia y El Colegio de México.
- Moran EF. 2016. Roads and dams: infrastructure-driven transformations in the Brazilian Amazon. *Ambient & Soc* 19: 207–20.
- Moya Torres A. 1994. Auge y crisis de la cascarilla en la Audiencia de Quito, Siglo XVIII.
- Nieto Olarte M and Flórez Malagón AG. 2001. Remedios para el imperio. Historia natural y la apropiación del Nuevo Mundo. *Rev Estud Soc*: 113–5.
- Noguero JH, Mejia GT, and Añez ARF. 2000. Imataca, tierra dorada, siempre verde: macro-vision tecnica-cientifica. Universidad de Oriente.
- Ortiz Crespo F. 1994. La *Cinchona* antes y después del Virreinato del Conde de Chinchón. *Interciencia* 19: 130–6.
- Palacio Castañeda GA. 2006. Fiebre de tierra caliente. Una historia ambiental de Colombia 1850-1930. Bogotá: Ilsa.
- Pardo Valle N. 1947. Legislación boliviana sobre quininas, quinina y lucha anti-palúdica. La Paz, Editor Don Bosco.
- Paúlo G and Ángel R. 2006. Evolución Histórica de la Minería Venezolana desde la precolonia hasta nuestros días. In: Ponencia presentada en el I Congreso Internacional de Minería y Metalurgia en el contexto de la Historia de la Humanidad: Pasado, Presente y Futuro. Mequinenza 6-9, julio. Mequinenza.
- Pennano G. 1988. La economía del caucho. Centro de Estudios Teológicos de la Amazonía Iquitos, Perú.
- Pfaff A, Robalino J, Walker R, *et al.* 2007. Road investments, spatial spillovers, and deforestation in the Brazilian Amazon. *J Reg Sci* 47.
- Pinho PF, Marengo JA, and Smith MS. 2015. Complex socio-ecological dynamics driven by extreme events in the Amazon. *Reg Environ Chang* 15: 643–55.
- Puig-Samper MÁ. 1991. El oro amargo. La protección de los quinares americanos y los proyectos de estanco de la quina en Nueva Granada. Madrid: Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, e Instituto de la Ingeniería de España.
- Quintero R. 1972. Antropología del petróleo.
- Ramón GM, Pérez R, and Jarrín P. 2019. Francisco Campos-Rivadeneira and Roberto Levi- Castillo: Their lives and contributions to the study of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Ecuador. *Biomédica* 39: 172–98.
- Riley-Powell A, Lee G, Naik N, *et al.* 2018. The Impact of Road Construction on Subjective Well-Being in Communities in Madre de Dios, Peru. *Int J Environ Res Public Health* 15: 1271.
- Rivadeneira M. 2004. Breve reseña histórica de la exploración petrolera de la Cuenca Oriente. In: La cuenca oriente: Geología y petróleo. Lima: IFEA-Instituto Francés de Estudios Andinos.
- Rivero J. 1883. . Historia de las Misiones de los Llanos de Casanare y los Ríos Orinoco y Meta. Silvestre y compañía.
- Rodríguez NJM and García OR. 2008. Comercio de fauna silvestre en Colombia. *Rev Fac Nac Agron Medellín* 61: 4618–45.
- Ruiz H. 1792. Quinología o Tratado del árbol de la quina ó cascarilla, con su descripción y la de otras especies de quinos nuevamente descubiertas en el Perú, del modo de beneficiarla, de su elección, comercio, virtudes, y extracto elaborado con cortezas recientes. En la oficina de la viuda é hijo de Marin.
- San Román J. 1994. Perfiles Históricos de la Amazonía Peruana. Centro de Estudios Teológicos de la Amazonía, Centro Amazónico de Antropología y Aplicación Práctica, Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. 281 pp.
- Scaramelli F and Scaramelli KT de. 2005. The roles of material culture in the colonization of the Orinoco, Venezuela. *J Soc Archaeol* 5: 135–68.
- Schmink M. 2011. Forest citizens: changing life conditions and social identities in the land of the rubber tappers. *Lat Am Res Rev*: 141–58.
- Serrão EAS, Falesi IC, Veiga JB da, and Teixeira Neto JF. 1979. Productivity of cultivated pastures on low fertility soils of the Amazon of Brazil. *Pasture Prod acid soils Trop*: 195–225.
- Simón P. 1882. Noticias historiales de las conquistas de Tierra Firme en las Indias Occidentales. M. Rivas.
- Sinovas P, Price B, King E, *et al.* 2017. Wildlife trade in the Amazon countries: an analysis of trade in CITES listed species. In: Technical Report Prepared for the Amazon Regional Program.
- Sperling E Von. 2012. Hydropower in Brazil: overview of positive and negative environmental aspects. *Energy Procedia* 18: 110–8.
- Spruce R. 1996. Los bosques de cascarilla de ‘El Limón’ en las estribaciones occidentales del Chimborazo. In: Wallace A (Ed). *Notas de un botánico en el amazonas y en los andes apuntes de los viajes por el amazonas y sus tributarios, el trombetas, río negro, uaupés, casiquiari, pacimoni, huallaga y pastaza; también por las cataratas del orinoco, a lo largo de la cordillera de lo.* Quito: Abya-Yala.
- Stabile MCC, Guimarães AL, Silva DS, *et al.* 2020. Solving Brazil’s land use puzzle: Increasing production and slowing Amazon deforestation. *Land use policy* 91: 104362.
- Steere W. 1943. Health precautions of Central and South America and the Caribbean Area, Prepared by the Medical Intelligence Branch, Preventive Medicine Division. New York Botanical Garden, NY.
- Stoian D. 2000. Shifts in forest product extraction: the post-rubber era in the Bolivian Amazon. *Int Tree Crop J* 10: 277–97.
- Stoian D. 2004. Todo lo que sube tiene que bajar: la economía del palmito (*Euterpe precatoria*) en el norte amazónico de Bolivia. *Prod For Medios Subsist y Conserv* 3: 117–40.
- Stoian D. 2005. La economía extractivista de la Amazonía norte boliviana. CIFOR, Jakarta (Indonesia).
- Tinoco G. 2000. Brasil 500 Anos. A Construção Do Brasil e Da América Latina Pela Mineração. FA Freitas L(Comp) Bras Cent Tecnol Miner.
- Torrealba G. 2011. La economía política de la sarrapia: Etnografía histórica de las actividades extractivas entre los Mapoyo del Orinoco Medio, Venezuela. Unpubl Master’s Thesis, Inst Venez Investig Científicas.
- Torres IE. 2001. The Mineral Industry of Argentina. *Miner Yearb* 3: 1–10.
- Tschopp HJ. 1953. Oil explorations in the Oriente of Ecuador, 1938–1950. *Am Assoc Pet Geol Bull* 37: 2303–47.
- Valentim JF. 1989. Mais pastagens, menos devastação: tecnologia

- permite redução de queimadas na formação de pastagens. Caderno de Cultura.
- Valentim JF. 2015. Environmental governance and technological innovations for sustainable development in the Amazon. Embrapa Acre-Capítulo em livro científico.
- Valentim JF and Andrade CMS de. 2005. O desafio da pecuária extensiva sustentada. Embrapa Acre-Artigo em periódico indexado.
- Valentim JF and Moreira P. 2001. Produtividade de Forragem de Gramíneas e Leguminosas em Pastagens Puras e Consorciadas no Acre. Embrapa Acre-Boletim Pesqui e Desenvolv.
- Valentim J and Vosti S. 2005. The Western Brazilian Amazon. In: Slash-and-burn agriculture: the search for alternatives. . New York: Columbia University Press.
- Wasson T and Sinclair JH. 1927. Geological explorations east of the Andes in Ecuador. Am Assoc Pet Geol Bull 11: 1253–81.
- Weinstein B. 1983. The Amazon rubber boom, 1850-1920. Stanford University Press.
- Whitehead N. 1988. Lords of the Tiger Spirit. A history of the Caribs in Colonial Venezuela and Guyana. Dordrecht and Providence, Foris Publications.
- Whitehead NL. 1990. The Mazaruni Pectoral: A Golden Artefact Discovered in Guyana and the Historical Sources Concerning Native Metallurgy in the Caribbean, Orinoco and Northern Amazonia. J Archaeol Anthropol 7: 19–38.
- Whitehead N. 1991. Los Señores de los Epuremei. Un examen de la transformación del comercio y la política Indígenas en el Amazonas y Orinoco, 1492-1800. Ethnohist del Amaz: 255–86.
- Whitehead NL. 1994. The ancient Amerindian polities of the Amazon, the Orinoco, and the Atlantic coast: a preliminary analysis of their passage from antiquity to extinction. Amaz Indians from prehistory to Present Anthropol Perspect: 33–53.
- WHMM. 1930. Souvenir: *Cinchona* tercentenary celebration and exhibition at the Wellcome Historical Medical Museum.
- Woodward RB and Doering W von E. 1945. The total synthesis of quinine. J Am Chem Soc 67: 860–74. Zárate Botía C. 2001. Extracción de quina: la configuración del espacio andino-amazónico de fines del siglo XIX. Universidad Nacional de Colombia-Sede Amazonia.
- Zarrillo S, Gaikwad N, Lanaud C, *et al.* 2018. The use and domestication of *Theobroma cacao* during the mid-Holocene in the upper Amazon. Nat Ecol Evol 2: 1879–88.
- Zeitum Lopez S. 1991. Amazonia Boliviana. Introducción al Estudio de la Temática Norteamazonica. Impresores Producciones Gráficas Visión, La Paz.

## Capítulo 12

### Lenguas Amazónicas: Dimensiones de la diversidad

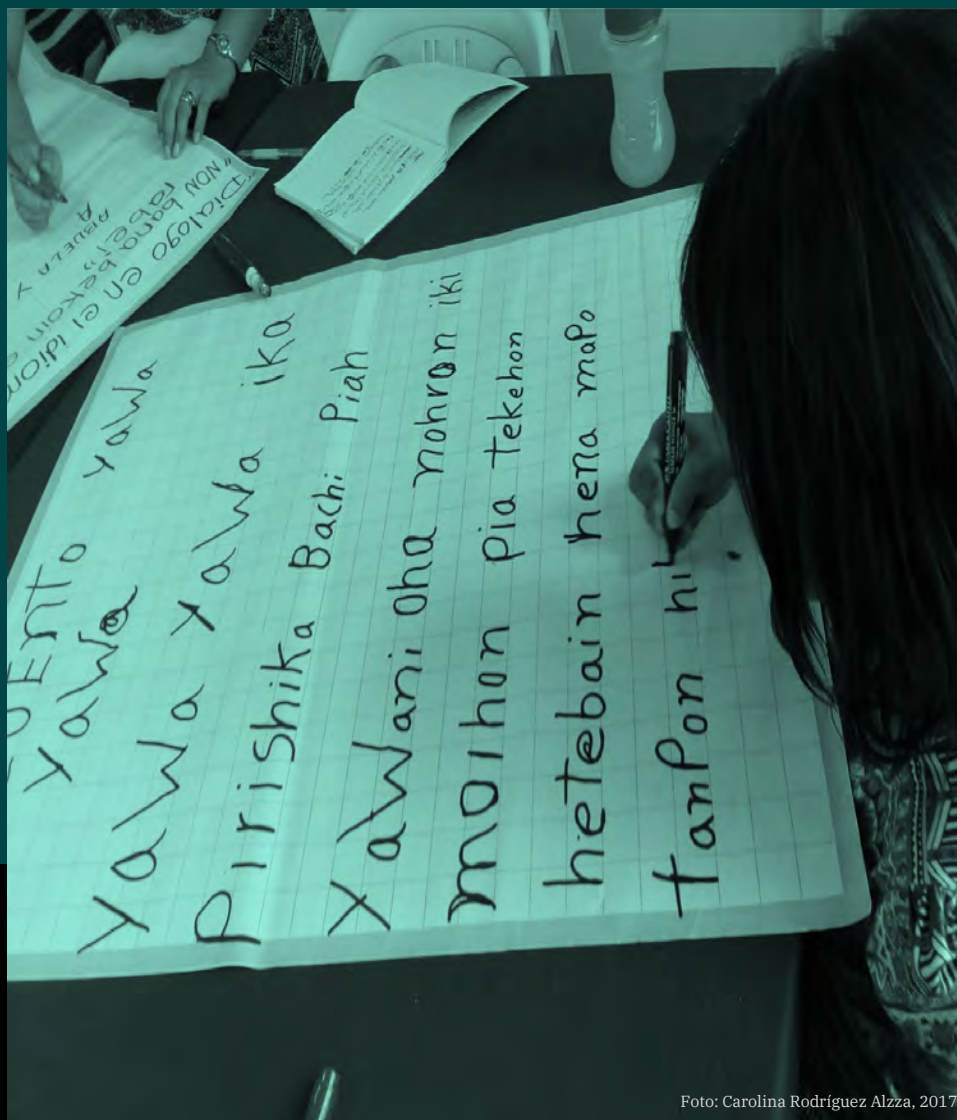


Foto: Carolina Rodríguez Alzaa, 2017

## INDEX

RESUMEN GRÁFICO.....	12.2
MENSAJES CLAVE .....	12.3
RESUMEN .....	12.3
12.1 INTRODUCCIÓN .....	12.4
12.2 DIVERSIDAD LINGÜÍSTICA .....	12.4
12.3 EL SURGIMIENTO DE LA DIVERSIDAD LINGÜÍSTICA GENEALÓGICA.....	12.5
12.4 DIVERSIFICACIÓN LINGÜÍSTICA Y CAMBIO A TRAVÉS DEL CONTACTO.....	12.6
12.5 VARIACIÓN EN LA LENGUA.....	12.9
12.6 VITALIDAD Y PELIGRO DE LA LENGUA .....	12.9
12.7 POLÍTICAS OFICIALES QUE APOYAN EL MANTENIMIENTO DE LA LENGUA.....	12.12
12.8 DOCUMENTACIÓN .....	12.13
12.9 FACTORES DEL CAMBIO: ALGUNOS EJEMPLOS .....	12.14
12.10 ¿QUÉ ES EXACTAMENTE LO QUE SE ESTÁ PERDIENDO? ALGUNOS EJEMPLOS.....	12.18
12.11 IMPORTANCIA DE LAS LENGUAS INDÍGENAS EN NUEVOS CONTEXTOS.....	12.20
12.12 CONCLUSIONES .....	12.21
12.13 RECOMENDACIONES.....	12.21
12.14 AGRADECIMIENTOS.....	12.22
12.15 REFERENCIAS .....	12.22



Resumen Gráfico



Figura 12.A Resumen Gráfico.

## Lenguas Amazónicas: Dimensiones de la diversidad

Hein van der Voort<sup>a\*</sup>, Carolina Rodríguez Alzza<sup>b\*</sup>, Tod Dillon Swanson<sup>c</sup>, Mily Crevels<sup>d</sup>

### Mensajes clave

- Una de las dimensiones más importantes de la diversidad lingüística de la región amazónica es su diversidad genealógica. Con respecto a las familias y lenguas aisladas, la Amazonía es una de las partes más ricas del mundo, y esta diversidad se refleja en la biodiversidad amazónica, posiblemente no por coincidencia. La mayoría de las lenguas amazónicas están en peligro, mientras que pocas han sido lo suficientemente documentadas y estudiadas.
- Cada lengua representa la herencia de siglos de creatividad cultural e intelectual que tiene valor científico y cultural para la humanidad en su conjunto. Con la pérdida de cada cultura y cada lengua, perdemos una forma alternativa y posiblemente única, desarrollada a lo largo de muchos siglos, de entender el mundo.
- Todas las lenguas y culturas están permanentemente sujetas a cambios, y todas son capaces de adaptarse a las nuevas circunstancias. Sin embargo, desde la llegada de los europeos hace cinco siglos, la región amazónica ha perdido el 75% de sus lenguas (Aikhenvald 2012; Rodrigues 1993). La desaparición de la diversidad lingüística en la Amazonía, la desintegración de las sociedades Indígenas, la extinción de especies biológicas y la destrucción de los ecosistemas amazónicos son partes de un mismo problema.
- Los componentes importantes para prevenir la extinción de la lengua son la valorización de los hablantes a través del reconocimiento de los derechos Indígenas, la protección de las tierras Indígenas y las alternativas económicas sostenibles a la deforestación incontrolada y la prospección de minerales. La promoción activa de los derechos lingüísticos por parte de los gobiernos de los países amazónicos es una medida relevante para frenar su pérdida.
- Los propios pueblos Indígenas están aprovechando la creciente conectividad en toda la Amazonía y están desarrollando soluciones mediante el uso de la lengua de nuevas formas, como las redes sociales, en las que los jóvenes hablantes participan sin sentirse estigmatizados y promueven la documentación y la re-vitalización de sus lenguas.

### Resumen

Este capítulo trata sobre la extraordinaria diversidad de las lenguas Indígenas de la región amazónica. Esta diversidad se presenta en términos de sus distintas dimensiones: la existencia de un número relativamente elevado de lenguas en la región; cómo estas lenguas se relacionan entre sí, representando una diversidad genealógica impresionante; su distribución geográfica en las diferentes subregiones amazónicas; los efectos del contacto lingüístico que se han producido en varias áreas lingüísticas; los diferentes niveles de peligro y las diferentes circunstancias sociales que contribuyen a ello; y, finalmente, lo que se pierde cuando desaparecen las lenguas. La pérdida de diversidad lingüística implica la desaparición de los sistemas de conocimiento Indígena sobre el medio ambiente y la organización social, y es paralela a la pérdida de biodiversidad.

*Palabras clave: Lenguas amazónicas, diversidad lingüística, vitalidad lingüística, lenguas en peligro, factores de cambio*

---

<sup>a</sup> Museu Paraense Emílio Goeldi, Av. Magalhães Barata 376, Belém 66040-170, Brazil, hvoort@museu-goeldi.br

<sup>b</sup> Pontificia Universidad Católica del Perú, Av. Universitaria 1801, San Miguel Lima 32, Peru, carolina.rodriguez@pucp.edu.pe

<sup>c</sup> Arizona State University, 1151 S Forest Ave, Tempe AZ 85281, United States

<sup>d</sup> Universiteit Leiden, 2311 EZ Leiden, The Netherlands

### 12.1 Introducción

Este capítulo presenta las dimensiones que hacen de la región amazónica un lugar de extraordinaria diversidad lingüística. Los primeros informes de colonizadores, misioneros, viajeros, aventureros y científicos europeos mencionan la notable multitud de lenguas habladas por los diversos pueblos de la región. También destacaron el hecho de que estas lenguas parecían ser radicalmente diferentes entre sí. La cantidad de lenguas que se hablaban en ese momento supera con creces las más de 300 lenguas que se cuentan hoy. Estas lenguas restantes se clasifican en alrededor de 50 familias y lenguas aisladas, que se asemejan a una *patchwork quilt* (una figura formada con pedazos de tela) cuando se indican mediante colores en un mapa (Figura 12.1).

La investigación lingüística ha refinado cada vez más nuestra comprensión de esta diversidad, no solo con respecto a la clasificación genealógica, las huellas de contacto y las características tipológicas. Las lenguas también difieren debido a factores históricos, sociales y culturales. Además, en la coyuntura actual, las lenguas difieren notoriamente en cuanto a niveles de vitalidad. Mientras que algunas lenguas disfrutan de un alto grado de vitalidad y pueden contar con el apoyo de las políticas lingüísticas nacionales y locales, otras corren un grave riesgo de extinción. Sin embargo, todas las lenguas amazónicas pueden considerarse en algún grado de peligro, debido a las presiones de las sociedades nacionales y globales. La pérdida continua de diversidad lingüística implica la desaparición de los sistemas de conocimiento indígena sobre el medio ambiente y la organización social, y es paralela a la pérdida de biodiversidad.

### 12.2 Diversidad Lingüística

A pesar de la dificultad para establecer el número exacto de lenguas diferentes que se hablan en el planeta, los lingüistas coinciden en que son al menos 6.000. Algunas de esas lenguas tienen cientos de millones de hablantes y 20 de esas lenguas son habladas por aproximadamente la mitad de la población

mundial. Esto implica que todas las demás lenguas son habladas por la otra mitad de la humanidad. Además, se estima que la mitad de las más de 6.000 lenguas del mundo son habladas por no más del 0,2% de la población mundial. La mayoría de estas lenguas están en cierto grado de peligro (Moseley ed. 2010).

La densidad de lenguas no está uniformemente distribuida en todo el mundo. En algunas regiones se hablan pocas lenguas y en otras regiones la cantidad de lenguas diferentes es extrema. A modo de ejemplo, a lo largo de la costa de Groenlandia se habla una sola lengua inuit en varios dialectos diferentes, bajando desde el Noroccidente, rodeando el extremo sur, hasta el Oriente, cubriendo un tramo de 4.000 km. Por el contrario, en Nueva Guinea, que tiene aproximadamente la mitad del tamaño de Groenlandia, se hablan aproximadamente 1.000 lenguas diferentes. En términos de número de lenguas, Nueva Guinea es extremadamente diversa.

La región amazónica también es muy diversa lingüísticamente en términos cuantitativos. Se estima que en la actualidad se hablan más de 300 lenguas indígenas en la Amazonía. Este número, sin embargo, es una fracción de las más de 1.000 lenguas que se hablaban cuando llegaron los colonizadores europeos. Durante los últimos cinco siglos, las enfermedades exógenas, la violencia colonial, la esclavitud y el despojo han disminuido las poblaciones indígenas y, en el proceso, muchas lenguas se extinguieron. Aunque las poblaciones indígenas han ido en aumento durante los últimos 50 años, la mayoría de sus lenguas están en peligro.

Para establecer qué se pierde cuando desaparecen las lenguas y cuáles son las causas de este proceso, tendremos que explicar cuál es la naturaleza de la diversidad lingüística en la Amazonía y de dónde proviene. En los párrafos anteriores, hemos considerado la diversidad lingüística en términos de número de lenguas. También hay otras formas de ver la diversidad lingüística, las cuales están relacionadas con la forma en que surgen y desaparecen las lenguas.

### 12.3 El Surgimiento de la Diversidad Lingüística Genealógica

Todas las lenguas vivas cambian con el tiempo y, por lo tanto, muestran variaciones. El cambio lingüístico puede ser causado por diferentes factores internos y externos. Las lenguas cambian a lo largo del tiempo, por lo que es posible que tengamos dificultades para comprender las etapas anteriores de una lengua tal como se estableció en forma escrita hace siglos, o, a veces, incluso como la hablaban nuestros abuelos. Además, cuando diferentes poblaciones que hablan la misma lengua viven separadas en ubicaciones geográficas distantes, los desarrollos lingüísticos separados a lo largo del tiempo dan lugar a variaciones contemporáneas de la misma lengua, conocidas como dialectos. Si pasa suficiente tiempo, digamos mil años, los dialectos pueden volverse tan diferentes que ya no sean mutuamente inteligibles y pueden considerarse lenguas diferentes. Debido a que tales lenguas se originan a partir de un ancestro común, se consideran relacionadas genealógicamente.

El surgimiento de nuevos dialectos y lenguas a través de la diversificación histórica da como resultado familias lingüísticas. Un ejemplo bien conocido es la familia de lenguas Romances, que consiste en el Español, Francés, Portugués, Italiano y otras lenguas, y que se desarrolló a partir de una lengua anterior conocida como el latín vulgar. De hecho, las lenguas Romances son parte de una sola rama de una familia más grande y antigua, las lenguas Indoeuropeas, que incluye familias de lenguas Celtas, Germánicas, Eslavas, Indoiranias y otras. Por lo tanto, los cientos de lenguas Indoeuropeas están relacionadas genealógicamente. Hay varias familias lingüísticas muy grandes en el mundo, como la familia Austronesia, la familia Níger-Congo y la familia Sino-Tibetana. Tres grandes familias lingüísticas están ampliamente representadas en la región amazónica: Arawak, Caribe y Tupí.

Hay quizás 250 familias de lenguas diferentes en el mundo hoy en día, algunas de las cuales son muy pequeñas y contienen solo dos o tres lenguas, muchas de las cuales se encuentran solo en América del Sur. Algunas lenguas son aisladas; no pertenecen a ninguna familia conocida y pueden considerarse familias compuestas por una única lengua. Un ejemplo en Europa es el Euskera, que incluso después de siglos de investigación lingüística no ha sido clasificado en ninguna familia conocida (pero, ver Bakker 2020). Hay alrededor de 125 lenguas aisladas en el mundo, y la región amazónica alberga un excesivo número de ellas (Seifart y Hammarström 2018). Explicar este elevado número de lenguas aisladas representa un desafío para la lingüística amazónica y las áreas de investigación afines.

La Tabla 12.1<sup>i</sup> muestra que la región amazónica tiene un número relativamente bajo de lenguas en comparación con otras regiones. Sin embargo, el número de familias y lenguas aisladas representadas por esas relativamente pocas lenguas es muy alto. En términos de unidades genealógicas, la diversidad lingüística en de la Amazonía es bastante excepcional.

La Tabla 12.2<sup>ii</sup> profundiza en esta diversidad, considerando cada país de la cuenca amazónica. Los números que se presentan son aproximaciones. La mayoría de las lenguas pertenecen a una de las principales familias lingüísticas (Tupí, Arawak, Caribe,

**Tabla 12.1** Algunos indicadores de diversidad lingüística<sup>i</sup>.

	Lenguas	Familias	Aislados
<b>Mundo</b>	6.000+	250	125
<b>Norteamérica</b>	400	35	20
<b>Sudamérica</b>	500	45	40
<b>Amazonía</b>	300+	25	20
<b>Nueva Guinea</b>	1,000+	50	20

<sup>i</sup> Basado en Moseley (ed. 2010), Hammarström *et al.* (2021), Campbell (ed. 2018) y otros recursos generales.

<sup>ii</sup> Basado en Crevels (2012) y Moore (2007).

Macro-Je). La literatura sobre estas familias es amplia. Para resúmenes generales, ver, por ejemplo, Campbell y Grondona eds. (2012), Dixon y Aikhenvald eds. (1999), Epps y Michael eds. (en preparación).

La clasificación de las lenguas en familias requiere una cuidadosa investigación lingüística comparada históricamente, y depende de datos lingüísticos descriptivos confiables y bien analizados. Especialmente en la Amazonía, estos datos no siempre están disponibles y, en vista de la situación de peligro de la mayoría de las lenguas amazónicas, los investigadores se enfrentan a una carrera contra el tiempo. La relevancia científica de la diversidad lingüística genealógica de la Amazonía tiene ramificaciones para otros campos de la ciencia, como la arqueología.

La distribución geográfica de las familias lingüísticas se puede mostrar en un mapa usando diferentes colores y puede ayudar a reconstruir patrones de demografía y migraciones prehistóricas. La Figura 12.1 muestra la diversidad lingüística de la Amazonía.

Además, cuanto mayor sea la diversidad dentro de una familia lingüística en una región específica, más probable es que la familia lingüística se haya originado allí. Por lo tanto, se estima que el centro de origen de la familia lingüística Tupí se encuentra en la región fronteriza de los estados brasileños de Mato Grosso y Rondônia (Galucio *et al.* 2015). La clasificación

**Tabla 12.2** Número de lenguas, familias y lenguas aisladas en la Amazonía<sup>ii</sup>.

País/territorio	Lenguas	Familias	Aislados
<b>Brasil</b>	120	14	7
<b>Bolivia</b>	34	11	8
<b>Colombia</b>	49	13	6
<b>Ecuador</b>	9	4	2
<b>French Guiana</b>	6	3	-
<b>Perú</b>	48	19	5
<b>Venezuela</b>	37	5	4

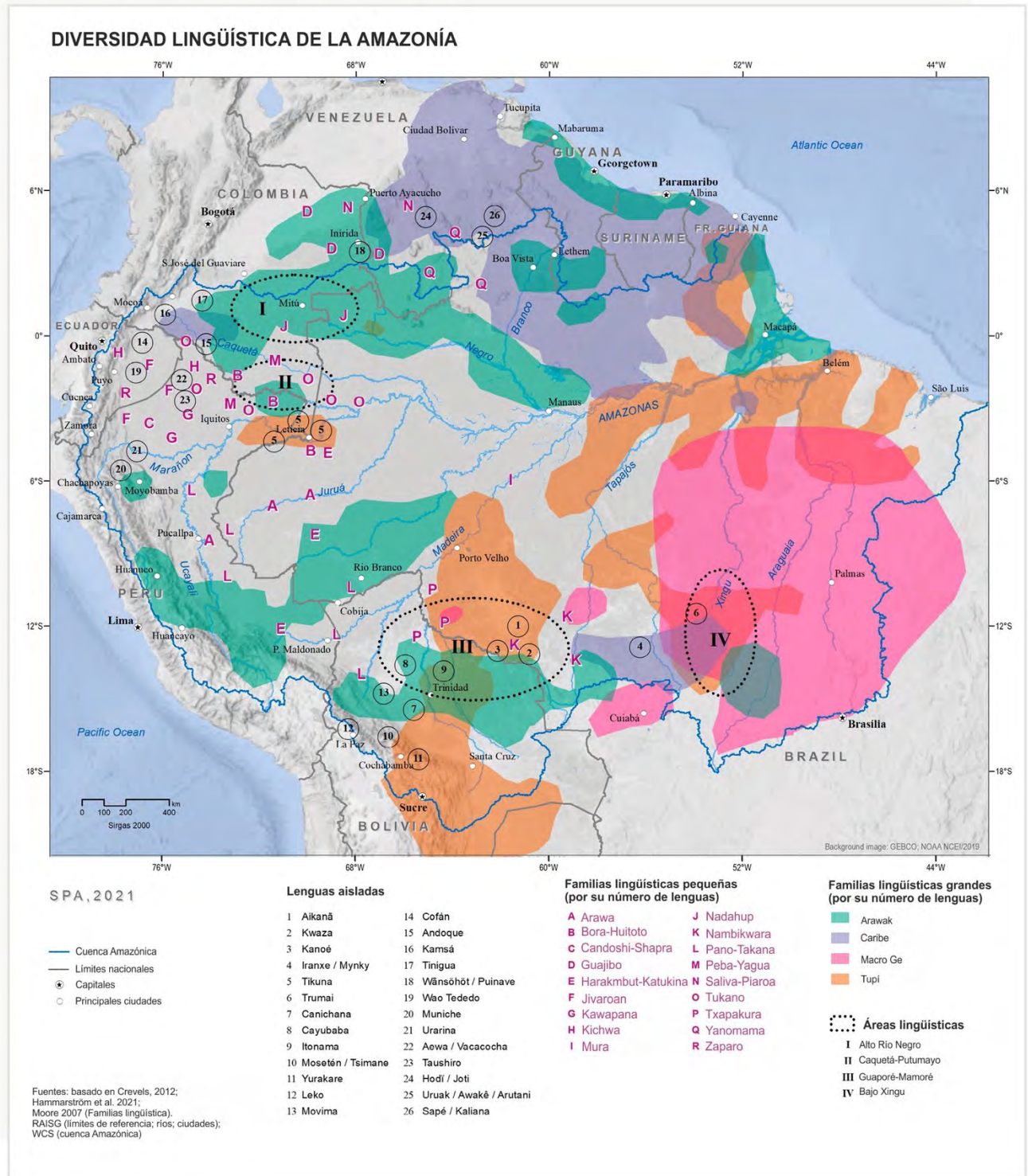
de lenguas implica la reconstrucción de cambios de sonido y palabras, como términos para cultura material e inmaterial, tecnología de subsistencia y características de la naturaleza y el paisaje. Por lo tanto, la lingüística comparada puede enseñarnos no solo dónde vivía la gente, sino también cómo vivían (Campbell 1998).

La lingüística comparada también implica establecer la profundidad temporal relativa entre lenguas de la misma familia. El método histórico comparativo puede retroceder en el tiempo quizás hasta 7.000 años. Más allá de eso, las lenguas pueden haber cambiado tanto que no sea posible establecer ninguna relación familiar. Este es también uno de los factores que pueden explicar la existencia de lenguas aisladas. Otra posible explicación de las lenguas aisladas es que todas las demás lenguas de la misma familia se han extinguido. Con más de 10 lenguas aisladas en las cabeceras de los ríos Guaporé y Mamoré, una región del tamaño de Alemania, el suroeste de la Amazonía alberga una de las mayores concentraciones de lenguas aisladas del planeta.

Por definición, las lenguas aisladas no comparten un ancestro común como ninguna otra lengua conocida y, por lo tanto, son genealógicamente únicas. En consecuencia, sus vocabularios tienden a ser completamente diferentes y pueden mostrar propiedades estructurales que nunca han sido atestiguadas para ninguna otra lengua. Por otro lado, el hecho de que cualquier lengua, incluyendo las aisladas, también comparta propiedades con otras lenguas puede ser el resultado del contacto lingüístico o puede señalar rasgos, tendencias o límites que son universales en las lenguas humanas. Por lo tanto, la investigación de las estructuras gramaticales de todas las lenguas no solo es relevante para el estudio tipológico de las lenguas, sino que también puede tener una gran importancia para el estudio de la cognición y el cerebro humano.

#### 12.4 Diversificación Lingüística y Cambio a través del Contacto

Las lenguas pueden cambiar a través del contacto con otras lenguas. El contacto lingüístico ocurre en



**Figura 12.1** Diversidad lingüística de la Amazonía. Fuentes: Crevels (2012), Hammarström *et al.* (2021), Moore (2007), RAISG (2020), Venticinquet *et al.* (2016).

situaciones de bilingüismo o multilingüismo, o cuando entran en contacto personas que no hablan la misma lengua (Thomason 2001; Winford 2003). Los principales indicadores del contacto lingüístico son las palabras prestadas, pero las lenguas también pueden sufrir influencias en sus sistemas de sonido y gramática. Debido al contacto, las lenguas pueden mostrar similitudes específicas con otras lenguas, aunque no estén relacionados genealógicamente. Uno de los retos de la lingüística comparativa radica en distinguir las huellas del contacto de las del desarrollo genealógico (Campbell 1998). Los vestigios del contacto lingüístico y el conocimiento sobre la direccionalidad de la influencia lingüística pueden ser muy relevantes para nuestra comprensión de las relaciones culturales, sociales y comerciales presentes y pasadas entre las poblaciones.

El contacto lingüístico puede dar lugar a la aparición de nuevas lenguas. Cuando diferentes sociedades no entienden las lenguas de los otros, pueden crear una lengua gramaticalmente simplificada con un vocabulario limitado, conocida como pidgin. Las lenguas pidgin no se hablan como lengua materna y se usan en contextos específicos, como con fines comerciales. En situaciones más profundas o dramáticas de contacto intercultural, una lengua pidgin puede ser la única lengua disponible para la nueva generación y resultar en una nueva lengua que se hable como primera lengua. En el contexto de la trata de esclavos a través del Atlántico han surgido muchas lenguas criollas; se trata de lenguas con un léxico que tiende a originarse a partir de las lenguas dominantes involucradas en el contacto y una gramática que no se remonta a ninguna lengua específica, pero que puede reflejar rasgos universales. Un ejemplo amazónico de una lengua criolla es el Kheuól, que está basada en el léxico francés y lo hablan los pueblos Indígenas Karipuna de Amapá y Galibi-Marworno (Ferreira y Alleyne 2007).

Otro tipo nuevo son las lenguas mixtas (o en Inglés *intertwined* o *bilingual mixed language*). Tales lenguas pueden surgir en raras circunstancias sociales cuando un nuevo grupo étnico emerge de dos grupos étnicos diferentes y siente la necesidad de tener una lengua propia. Estas lenguas mixtas tienden a

estar compuestas por los componentes gramaticales y léxicos de las lenguas contribuyentes. Un ejemplo de una lengua Indígena en Sudamérica es Island Carib, que es una lengua con estructura gramatical Arawak y léxico Caribe que surgió cuando los hombres que hablaban una lengua Caribe masacraron a los hombres de un grupo de habla Arawak y se casaron con sus mujeres. Sus hijos adquirieron la gramática de sus madres y el léxico de sus padres (Hoff 1994).

Los pidgins, los criollos y las lenguas mixtas no pueden clasificarse satisfactoriamente en familias, porque no tienen un solo antepasado claro. Las lenguas criollas y mixtas son muy raras en la región amazónica. Sin embargo, tales lenguas se hablan de forma nativa y sufren procesos de cambio lingüístico a lo largo del tiempo como cualquier otra lengua. Por lo tanto, no se puede excluir la posibilidad de que ciertas familias o lenguas aisladas de lenguas amazónicas conocidas hayan comenzado como lenguas criollas o mixtas hace muchos siglos. Apenas existe documentación e investigación sobre las lenguas pidgin entre la población Indígena de la región amazónica. Una explicación de la relativa ausencia de nuevas lenguas inducidas por el contacto lingüístico en la Amazonía se combina con la enorme diversidad lingüística de ciertas regiones con tradiciones generalizadas de multilingüismo.

Las situaciones de contacto lingüístico a largo plazo y multilingüismo en una región específica pueden dar como resultado la difusión de rasgos léxicos, fonológicos y gramaticales entre lenguas, independientemente de su clasificación genealógica (Hickey ed. 2017; Matras *et al.* 2006; Muysken ed. 2008). Con el tiempo, digamos varios siglos, las lenguas involucradas pueden llegar a parecerse entre sí y formar lo que se conoce como área lingüística o Sprachbund. Un ejemplo clásico es la región de los Balcanes, donde las lenguas eslavas, albanesas, rumanas, turcas, romanías y griegas tienen ciertos rasgos en común que se desconocen entre otras lenguas eslavas, romances y turcas fuera de la región. La región amazónica contiene varias áreas lingüísticas (indicadas en círculos punteados en la Figura 12.1). La más famosa y sorprendente es la región del Alto Río Negro,

donde las lenguas de la familia Tucano, Arawak, Naduhup y Kakua-Nukak comparten rasgos gramaticales que no se comparten con lenguas relacionadas genealógicamente fuera de la región (Aikhenvald 2002; Epps y Stenzel eds. 2013; Epps y Michael 2017).

### 12.5 Variación en la Lengua

Tanto el cambio de lengua histórico como el cambio de lengua inducido por contacto son tipos de variación lingüística. De hecho, la variabilidad es una característica importante de cualquier lengua. Lo que generalmente se llama un "lengua" no es una entidad claramente definible. Una lengua viva puede variar a lo largo del tiempo; por región; a través de los estratos sociales; según ocupación, género o edad; dependiendo de la audiencia; etc. La documentación y descripción de las lenguas europeas ampliamente habladas, como el Español, el Inglés o el Alemán, cubre cientos de años de variaciones sociales, regionales y de otro tipo. El estudio de estas lenguas ocupa gran parte de los archivos y bibliotecas, y da como resultado muchos libros nuevos y proyectos digitales cada año. El contraste con las lenguas amazónicas no podría ser mayor. Tenemos suerte si una lengua amazónica puede presumir de una sola descripción gramatical integral, y muchas lenguas amazónicas están subdocumentadas. Sin embargo, las lenguas amazónicas son tan ricas y variables como cualquier otra lengua y, afortunadamente, la documentación y el estudio de la variación dialectal, los estilos del habla, el uso especializado de la lengua y el arte verbal están comenzando a recibir la atención que merecen (p.ej., Beier *et al.* 2002; Hildebrandt *et al.* 2017).

Los ejemplos concretos incluyen la lengua Hup (Naduhup) de la frontera entre Brasil y Colombia, que tiene tres áreas dialectales donde la pronunciación, el significado de las palabras y la gramática pueden diferir. Las lenguas Mondé (Tupí) de los grupos étnicos Zoro, Cinta Larga, Gavião y Aruá de Brasil son, de hecho, diferentes dialectos de la misma lengua. Son mutuamente inteligibles, aunque cada grupo puede insistir en que el otro grupo "habla diferente".

Varias lenguas amazónicas tienen variedades de habla separadas para hombres y mujeres. En Kukama-Kukamiria (posiblemente Tupí-Guaraní criollo) de Perú y Colombia, por ejemplo, los hombres y las mujeres usan diferentes pronombres personales. Muchos grupos Indígenas, por ejemplo, los Yanomami de Brasil y Venezuela, los Kalapalo (Caribe) de Brasil y los Nanti (Arawak) de Perú, realizan diálogos ceremoniales en rituales de saludo, narración de cuentos, reportes de noticias y otras ocasiones especiales. Estos son solo algunos ejemplos de la variación de la lengua en la región amazónica. Uno de los primeros signos del peligro de la lengua es la pérdida de dicha variación. Cuanto más cambia una población a otra lengua, o cuanto más sus costumbres sociales están bajo presión externa, menos posibilidades y oportunidades habrá para la variación dialectal, social o de otro tipo en la lengua original.

### 12.6 Vitalidad y Peligro de la Lengua

Como se mencionó anteriormente, muchas lenguas amazónicas se han extinto durante los últimos siglos. Las lenguas pueden volverse obsoletas y desaparecer de diferentes maneras. Esto puede suceder cuando las lenguas cambian en un proceso histórico gradual. Alternativamente, las personas pueden abandonar su lengua materna y cambiar a otra lengua existente, generalmente por razones económicas, políticas u otras. Las lenguas también pueden extinguirse cuando desaparecen sus hablantes, por ejemplo, debido a desastres naturales o genocidio.

La aparición y extinción de las lenguas puede considerarse como un proceso natural que ha existido siempre. Sin embargo, desde el inicio de la colonización europea en el siglo XV, el ciclo se ha roto definitivamente y se están extinguiendo muchas más lenguas en comparación con las nuevas que surgen. Durante el último siglo, este proceso incluso se ha acelerado. Esto ha llevado a una disminución dramática de la diversidad lingüística y del patrimonio cultural e histórico inmaterial contenido en ella.

Sin embargo, muchas lenguas sobreviven hoy en la cuenca amazónica. Hasta 200 grupos Indígenas ais-



lados o recientemente contactados (CIDH 2013; Loebens y Neves eds. 2011; Ricardo y Góngora eds. 2019) continúan hablando sus lenguas. Los grupos Indígenas amazónicos luchan por mantener sus lenguas dentro y fuera de sus propios territorios. En las ciudades, por ejemplo, la lengua nacional es dominante y el uso de lenguas Indígenas a menudo es estigmatizado. El desarrollo de políticas lingüísticas puede contrarrestar los prejuicios y apoyar el uso de las lenguas Indígenas como un derecho fundamental. Tales políticas pueden fomentar que las personas hablen su lengua local. Sin embargo, los factores socioeconómicos pueden disminuir el impacto de dichas políticas.

Existen diferentes propuestas para medir el grado de peligro o vitalidad de una lengua (Wurm ed. 1996; Krauss 2007; Brenzinger 2007; Moseley 2009; Lewis y Simons 2010; Campbell 2017; Hammarström *et al.* 2018; Lee y Van Way 2018). La mayoría ha creado categorías para diferentes grados de peligro, como vital, vulnerable, en peligro grave y en peligro crítico.

La evaluación del peligro de cada una de las 2.464 lenguas incluidas en el Atlas de las lenguas en peligro del mundo de la UNESCO (Moseley ed. 2010) se ha basado en nueve factores de evaluación de la vitalidad lingüística. Estos factores, enumerados en la Tabla 12.3, fueron establecidos por un grupo de expertos lingüistas ad hoc de la UNESCO (2003).

El número de hablantes (Factor 2) y su proporción con respecto a la población total (Factor 3) son criterios importantes para evaluar la vitalidad de la lengua. Desafortunadamente, estos números a menudo no están claramente especificados, lo que puede generar confusión y cifras poco confiables, como lo observó Moore (2007). El pueblo Yawalapiti de Brasil comprende 262 individuos, mientras que el pueblo Ocaina de Perú cuenta con solo 150. Sin embargo, la lengua Yawalapiti tiene como máximo 5 hablantes (Troncarelli y Viveiros de Castro 2021), mientras que unas 50 personas hablan la lengua Ocaina (Crevels 2012). Esto significa que solo el 2% de la población de Yawalapiti habla la lengua, mientras que el 33% de la población de Ocaina habla la lengua.

Además del número de hablantes, la evaluación de la vitalidad de la lengua también debe incluir otros factores. La transmisión de una lengua entre generaciones (Factor 1) es un componente crucial. Una lengua con mil hablantes no es necesariamente una lengua vital si sus hablantes se limitan a generaciones mayores, con pocos o ningún hablante joven. Las interrupciones en la transmisión a la siguiente generación generalmente resultan de la opresión crónica de las poblaciones Indígenas y la estigmatización de sus lenguas. Una consecuencia de la ruptura con la herencia lingüística es la pérdida del conocimiento histórico, social, cultural y ambiental de los hablantes más antiguos. Algunas de las razones por las que las generaciones más jóvenes prefieren aprender las principales lenguas nacionales en lugar de las lenguas Indígenas se discutirán en las siguientes secciones.

Todas las lenguas amazónicas están amenazadas de extinción de una forma u otra. Quizás solo 20 de las más de 300 lenguas amazónicas pueden considerarse relativamente seguras en términos de los grados de peligro reconocidos por la UNESCO (ver Moseley 2012). Alrededor de 150 lenguas están en peligro (que van desde vulnerables hasta definitivamente en peligro), alrededor de 75 están en grave peligro y no menos de 75 están en peligro crítico. La Tabla 12.4 pretende ser una muestra ilustrativa de 16 lenguas amazónicas distribuidas proporcionalmente entre los diferentes grados de peligro.

Las poblaciones amazónicas siempre han sido parte de extensas redes sociales. Convivencia e intercambio de actividades sociales; tales como rituales, festividades y matrimonios mixtos; han animado a la gente a aprender más de una lengua. La “Gente del Centro” colombiano representa un complejo cultural en el que confluyen siete grupos etnolingüísticos, hablantes de diferentes lenguas de tres familias lingüísticas, y una aislada: Murui-Muine, Ocaina y Nounya (Witoto), Bora-Miraña, Muinane (Bora), Resígaro (Arawak) y Andoque (lengua aislada). A pesar de las diferencias lingüísticas, la comunicación es posible gracias a un trasfondo sociocultural común que subyace a las tradiciones orales (héroes míticos, géneros discursivos similares). En las ceremonias o

**Tabla 12.3** Factores evaluativos de la vitalidad del lenguaje (UNESCO 2003).

FACTOR	CARACTERÍSTICA
1	Transmisión intergeneracional de la lengua
2	Número absoluto de hablantes
3	Proporción de hablantes dentro de la población total
4	Cambios en los dominios del uso de la lengua
5	Respuesta a nuevos dominios y medios
6	Disponibilidad de materiales para la enseñanza de la lengua y la alfabetización
7	Actitudes y políticas lingüísticas gubernamentales e institucionales, incluyendo el estado y uso oficial
8	Actitudes de los miembros de la comunidad hacia su propia lengua
9	Tipo y calidad de la documentación.

**Tabla 12.4** Representación proporcional (5%) de la situación de peligro de las lenguas amazónicas (adaptado parcialmente de Crevels 2012).

LENGUA	FAMILIA	PAÍS	POBLACIÓN	HABLANTES	NIVEL DE PELIGRO
<b>CAYUBABA</b>	LENGUA AISLADA	BO	1.424	< 2	crítico
<b>ZÁPARO</b>	ZAPARA	EC	346	2	
<b>KANOÉ</b>	LENGUA AISLADA	BR	310	4	
<b>AKURIYO</b>	CARIBE	SU	50	3	
<b>LATUNDÊ</b>	NAMBIKWARA	BR	22	18	severo
<b>PISAMIRA</b>	TUKANO	CO	61	25	
<b>LOKONO</b>	ARAWAK	GY/GF/VE/SU	19.500	2.500	
<b>MIRAÑA</b>	WITOTO	CO	715	<100	
<b>MACHIGUENGA</b>	ARAWAK	PE	11.238	5.000	en peligro
<b>CAVINEÑA</b>	TACANA	BO	2.005	601	
<b>RIKBAK TSA</b>	MACRO-JE	BR	1.323	1.085	
<b>SHIWIAR</b>	JIVARO	EC	1.198	942	
<b>EMÉRILLON</b>	TUPI	GF	400	400	
<b>KUIVA</b>	GUAHIBO	CO/VE	1.840	1.840	
<b>MATSÉS</b>	PANO	PE/BR	6.500	6.500	
<b>TIKUNA</b>	LENGUA AISLADA	BR/CO/PE	50.000	50.000	relativamente a salvo

festivales de curación, por ejemplo, cada grupo utiliza su propia lengua; el éxito de la comunicación radica en el conocimiento mutuo, activo o pasivo, apoyado en parte por matrimonios y alianzas interétnicas. El creciente contacto con la sociedad occidental también ha motivado a las personas a aprender lenguas nacionales, como el Español o el Portugués. Sin embargo, parte de la población sigue siendo monolingüe en alguna lengua Indígena, especialmente los pertenecientes a generaciones mayores. Los jóvenes y los adultos suelen ser bilingües o incluso multilingües.

A pesar del multilingüismo que caracteriza a muchas poblaciones amazónicas, las lenguas Indígenas se utilizan progresivamente en menos dominios de habla (Factor 4). Dependiendo del contexto particular, esto puede deberse a una ideología lingüística que asocia las lenguas Indígenas con un bajo nivel educativo, la pobreza o la ruralidad, y las lenguas nacionales con el desarrollo social, cultural y económico. Esto fomenta la discriminación y la vergüenza de los hablantes de las lenguas locales, lo que los lleva a evitar hablar su lengua en público, por ejemplo. Además, los espacios lingüísticos dominantes de las oportunidades laborales y el avance socioeconómico motivan el cambio a una lengua nacional o global. Por cualquiera de estas razones, hablar una o varias lenguas Indígenas no se considera una ventaja (Factor 8), y esas lenguas pueden perder dominios de uso.

A pesar de estas tendencias y actitudes adversas, los

propios pueblos Indígenas están cada vez más preocupados por la situación de sus lenguas y exigen políticas eficaces para proteger sus derechos lingüísticos. Es un avance esperanzador que se estén organizando a nivel nacional e internacional para detener la ola de pérdida de lenguas. Los pueblos Indígenas ahora están liderando iniciativas, como el Grupo de Trabajo de América Latina, que tiene como objetivo desarrollar estrategias en el marco de la proclamación de las Naciones Unidas de 2022-2032 como la Década Internacional de las Lenguas Indígenas.

### 12.7 Políticas Oficiales que Apoyan el Mantenimiento de la Lengua

Los gobiernos suelen tener políticas diferentes, según consideren la diversidad lingüística como un problema o como un derecho (Factor 7). En Bolivia, las lenguas Indígenas son reconocidas oficialmente a nivel nacional a través del artículo 2 de la Constitución. Asimismo, según las Constituciones de Perú y Colombia, las lenguas son reconocidas oficialmente en los territorios donde se hablan. Otros países, como Ecuador y Venezuela, establecen en sus Constituciones que las lenguas Indígenas son oficiales para los grupos que las hablan. Solo Bolivia exige por ley el uso de al menos dos lenguas en sus actividades de gobierno. Si bien una de ellas debe ser Español, la otra puede ser una lengua Indígena según conveniencia. En otros países amazónicos, el uso de lenguas Indígenas es reconocido oficialmente solo donde predominan. En el municipio brasileño de São Gabriel da Cachoeira, las lenguas Nheengatú,

Tabla 12.5 Leyes seleccionadas con respecto a las lenguas Indígenas.

País	Título	Año
Bolivia	Constitución	2009
	Ley General de Derechos y Políticas Lingüísticas (N° 269)	2012
Brasil	Constitución	1988
	Ley de Directrices y Bases de la Educación (N° 9.394/96)	1996
	Inventario Nacional de Diversidad Lingüística (N° 7.387/10)	2010
Colombia	Constitución	1991
	Ley de lenguas (N° 1381)	2010
Ecuador	Constitución	2008
Perú	Constitución	1993
	Ley que regula el uso, conservación, desarrollo, recuperación, promoción y difusión de las lenguas originarias del Perú (N° 29735)	2011
Venezuela	Constitución	1999
	Ley de lenguas Indígenas	2008

Baniwa y Tukano tienen estatus de cooficiales.

Como muestra la Tabla 12.5, algunos países de la región amazónica han desarrollado leyes adicionales con respecto a las lenguas Indígenas. Brasil incluye el derecho constitucional a mantener las lenguas nativas y tiene una política lingüística en su ley de educación. En los últimos años, Ecuador abrió un debate en torno a la pertinencia de contar con una política lingüística nacional. Además, las organizaciones Indígenas de la Amazonía han emprendido iniciativas para promover el reconocimiento de sus lenguas como parte de los derechos Indígenas. En Perú, el Gobierno Territorial Autónomo de las Naciones Wampis declaró la necesidad de continuar transmitiendo la lengua Wampis y garantizar la educación en ella. A pesar de estos avances, los hablantes de lenguas Indígenas continúan enfrentando graves dificultades para usar su lengua en lugares públicos o cuando intentan acceder a los servicios gubernamentales.

La enseñanza de lenguas Indígenas en las escuelas es una de las estrategias de mantenimiento lingüístico apoyada por las políticas de algunos países. A mediados del siglo XX, los Estados amazónicos comenzaron a desarrollar planes de educación bilingüe con la participación del Instituto Lingüístico de Verano (SIL, por sus siglas en inglés). Después de acuerdos oficiales con los Estados y los ministerios de educación, los lingüistas misioneros del SIL se desplegaron en varios países y establecieron bases cerca de las tierras Indígenas. Uno de sus métodos fue la colocación de maestros Indígenas para abrir escuelas en las comunidades y comenzar a enseñar en su propia lengua y en la lengua nacional. Posteriormente, los sectores educativos de los países amazónicos asumieron la responsabilidad de la educación Indígena y la creación de materiales pedagógicos. Por ejemplo, en Ecuador se creó en 1988 un sistema de educación intercultural bilingüe (DNEIB). El gobierno peruano se ha propuesto extender la educación intercultural bilingüe a las escuelas secundarias en su plan hacia el 2021.

Los gobiernos a menudo carecen de conocimientos detallados sobre las lenguas minoritarias que se ha-

blan en sus países. Especialmente con respecto a las lenguas Indígenas, el acceso a información confiable es difícil, si es que está disponible. Cuando el gobierno brasileño se dio cuenta de que su alta diversidad lingüística representaba un patrimonio cultural inmaterial, decidió desarrollar una política de protección. Esto dio lugar a una iniciativa para establecer un Inventario Nacional de Diversidad Lingüística. Con la ayuda de lingüistas profesionales, ahora se han iniciado proyectos piloto con varias lenguas, con el objetivo de recopilar información lingüística y etnohistórica básica, un conocimiento detallado de la situación sociolingüística real de cada lengua y de las demandas de los hablantes para la protección y revitalización de la lengua (ver Galucio *et al.* 2018). El objetivo final de un inventario completo será una base sólida para políticas lingüísticas gubernamentales informadas.

### 12.8 Documentación

Todas las lenguas amazónicas se encuentran en cierto grado de peligro. Por lo tanto, la documentación y la descripción profesional de las lenguas son de suma importancia (Factor 9). La descripción de una lengua debe constar al menos de una gramática completa, un diccionario y una colección de textos. En la década de 1990, la alarma internacional sobre la crisis global de extinción de lenguas hizo que los lingüistas intensificaran los esfuerzos para documentarlas. Para el cambio de siglo, la documentación se había convertido en una subdisciplina de la lingüística. Esto fue además alentado por la revolución digital que creó el Internet y que permitió el registro audiovisual de alta calidad, utilizando equipos de campo altamente portátiles y disponibles a un costo relativamente bajo. La documentación lingüística moderna consiste en crear un registro de archivo completo y permanente de una lengua tal como se usa en diferentes contextos sociales y culturales, que representa la mayor diversidad posible de diferentes variedades y tipos de discurso (Gippert *et al.* 2006; Woodbury 2003). Durante las últimas décadas, varios programas de documentación de lenguas y culturas locales e internacionales han apoyado proyectos en la Amazonía, y un número considerable de lenguas posee sustanciales registros au-

diovisuales en archivos digitales debidamente catalogados en Europa, Estados Unidos y Brasil. Dicho material se puede utilizar como base para materiales pedagógicos y tiene el potencial de alimentar los esfuerzos de revitalización de las lenguas. Algunas de las cuestiones complejas involucradas en los archivos de lenguas Indígenas incluyen la accesibilidad en línea, los derechos diferenciales de uso y las cuestiones de privacidad (Seyfeddinipur *et al.* 2019). A pesar de estos desarrollos, la mayoría de las lenguas amazónicas aún carece de descripción y documentación adecuada, siendo esta a menudo una de las principales demandas de los grupos Indígenas con respecto a su lengua (Galucio *et al.* 2018). Como muestra la experiencia, la documentación tiende a buscarse desesperadamente después de que una lengua ha desaparecido. Una de las posibles soluciones sería crear centros regionales de documentación y archivos de lenguas, donde los pueblos Indígenas puedan desarrollar sus propias iniciativas de documentación.

### 12.9 Factores del Cambio: Algunos Ejemplos

Aunque el cambio es natural, la región amazónica está perdiendo diversidad lingüística a un ritmo alarmante y acelerado. Para comprender cómo operan los motores de este cambio, es útil recordar que la vitalidad de la lengua requiere una masa crítica de hablantes que vivan en la misma área, y que esta población debe tener confianza en que su lengua tiene futuro y que será un medio productivo de subsistencia de sus hijos y también de su bienestar social. Los factores de cambio pueden amenazar estas condiciones.

Los movimientos misioneros cristianos, las epidemias y una sucesión de auges extractivos (cascarilla, quinina, caucho, pieles de animales salvajes, petróleo y minería) han sido los principales factores de la pérdida de lenguas. Tres movimientos religiosos en particular se destacan por el alcance de su impacto: los jesuitas (1600-1767), los salesianos (1880-presente) y el Instituto de Lingüístico de Verano protestante/Traductores de la Biblia Wycliffe (1945-1970). A pesar de las diferencias, estos grupos son simila

res en el sentido que tenían políticas lingüísticas bien desarrolladas, estrategias panamazónicas, funcionaban como instituciones (cuasi) gubernamentales y estaban motivados por el celo cristiano. Significativamente, los jesuitas y el Instituto Lingüístico de Verano también fueron finalmente expulsados de la región porque su influencia sobre la población Indígena excedía o rivalizaba con la del Estado.

En 1668, el obispo Alonso de la Peña Montenegro estableció una política lingüística para los sacerdotes misioneros que trabajaban en todo el Reino de Quito, que en ese momento incluía todos los pueblos españoles en la Amazonía, en una obra masiva titulada Itinerario para Parrachos de Indios. Aunque sus políticas se refieren más directamente a lo que ahora es Ecuador y Perú, tuvieron implicaciones para la región más amplia bajo su jurisdicción. En esta obra el obispo dispuso que todos los sacerdotes misioneros debían aprender una lengua Indígena (De La Peña Montenegro 1668: 21). Al mismo tiempo, reconoció que en algunas misiones había demasiadas lenguas para que las aprendiera un solo sacerdote. Cita a San José de Ávila en un afluente del río Napo donde se hablaban ocho lenguas diferentes. Como sería imposible aprender todo esto, dispuso que se seleccionara una lengua regional y se enseñara a los hablantes de lenguas menores (De La Peña Montenegro 1668: 32).

La selección de los jesuitas sobre qué lengua usar estuvo basada en parte en una jerarquía moral basada en sus creencias sobre los orígenes de la diversidad lingüística. Según el padre Bernardo Recio, una primera división en 60 lenguas primarias “fue ordenada por Dios Nuestro Señor para bien del género humano” en la torre de Babel. Estas lenguas corresponden a las civilizaciones agrarias organizadas en pueblos regidos por la razón y la ley natural que los jesuitas pretendieron crear en sus reducciones como precursores de una sociedad convertida al cristianismo. Una de estas lenguas, según Recio, es la “lengua de los Incas” que en el dialecto de Quito se llama “Quichua”. El Quichua, escribe, “es genuinamente, y por sí mismo una lengua, y como raíz y fuente de muchas lenguas se puede suponer que es-

tuvo entre las sesenta y dos de la torre de Babel” (Recio [1773] 1947: 413-414)<sup>iii</sup>. Aunque el Quichua era solo la lengua de las misiones en ciertas áreas de la Amazonía occidental, la exaltada opinión de Recio sobre esta lengua es indicativa de actitudes más amplias de los jesuitas hacia las lenguas comerciales que seleccionaron. En cambio, lo que Recio llama “la extrañísima división de las lenguas gentiles” entre las lenguas habladas por los grupos más pequeños de los pueblos amazónicos, no fueron, a su juicio, obra de Dios, sino degeneraciones inspiradas por el diablo, o como él lo ha dicho, ese “enemigo del género humano para hacer más difícil y hasta imposible el remedio de su salud [la predicación del evangelio]” (Recio [1773] 1947: 465). No se creía que estas lenguas fueran capaces de una comunicación racional, civilizada o moral y no debían ser preservadas. Por ello, era moralmente permisible capturar a los hablantes de estas lenguas “por su propio bien” y enseñarles la lengua racional y moral de la misión.

Por supuesto, los Indígenas amazónicos no cambiaron de lengua solo para complacer a los jesuitas. El proceso fue complejo. Los diarios de los misioneros de este período describen una región que experimentaba una gran movilidad, con hablantes de una lengua que a menudo se mudaban al territorio de otro grupo para escapar de epidemias o saqueadores de esclavos, a veces desplazando a grupos que habían vivido allí antes. El colapso de la población, combinado con la movilidad, probablemente condujo al matrimonio entre personas que hablaban lenguas distintas y más pequeñas, pero que compartían una lengua comercial en común. Aunque los datos son limitados, parece claro que la ruptura colonial del período jesuita condujo a la pérdida de muchas lenguas menores. De las ocho lenguas que Peña Montenegro sabía que estaban presentes en la misión de Ávila del siglo XVII, solo el Kichwa permaneció en el siglo XIX. En todo esto, la infraestructura de la misión jesuita desempeñó un papel en la determinación de qué lenguas sobrevivieron y llegaron a ser vistas como lenguas más civilizadas o cristianas. Es importante señalar que el beneficiario de esta reducción de la diversidad no fue el Español o el Portu-

gués, sino las lenguas usadas en el comercio regional, así como el aumento en la capacidad bilingüe en estas lenguas. En 1767 los jesuitas fueron expulsados de las colonias españolas y portuguesas, y las misiones cayeron en el abandono.

En la década de 1880, el auge del caucho, que afectó a tantos otros aspectos de la vida amazónica, tuvo un gran impacto, provocando la expansión de algunas lenguas y la extinción o el aislamiento de muchas otras. La demanda internacional de caucho promovió una creciente fuerza laboral Indígena. Muchos Indígenas se congregaron en asentamientos caucheros donde vivían en una situación precaria de hacinamiento y saneamiento deficiente. Los capataces hicieron correrías en comunidades Indígenas y secuestraron a jóvenes que crecieron trabajando en los asentamientos caucheros. Otros Indígenas llegaron a las fábricas de caucho a través de esquemas de endeudamiento llamados habilitación, repartos, o endeude. Esta consistía de una deuda que nunca podría ser pagada. Cansados del trato violento, muchos Indígenas huyeron a la selva y volvieron a aislarse. Otros Indígenas murieron por las precarias condiciones en las que vivían y la violencia física. De esta manera, Indígenas, fratrias, mitades y clanes fueron diezmados o eliminados físicamente (p.ej., los Nonuya y Tinigua en Colombia), comprometiendo así el sistema de alianzas matrimoniales y la transmisión de lenguas.

Aunque los jesuitas habían sido expulsados, otras misiones católicas continuaron, a veces con efectos devastadores en las culturas y sociedades Indígenas. A fines del siglo XIX, se establecieron pueblos misioneros en la región de Río Negro. Los grupos Indígenas locales que huían de los abusos en los asentamientos de caucho fueron atraídos u obligados a trasladarse a misiones, donde se les prohibió mantener sus tradiciones religiosas y culturales. Basándose en fuentes publicadas como Nimuendajú (1950) y Hemming (2003), así como en entrevistas personales, Epps (2005) relata cómo las misiones salesianas adquirieron un control cada vez mayor de la región durante la primera mitad del siglo XX.

<sup>iii</sup> “Quichua” es la ortografía colonial utilizada por Recio para la lengua que ahora se escribe oficialmente como “Kichwa” en Ecuador.

Una de las primeras estrategias utilizadas para destruir los estilos de vida Indígenas fue la erradicación de las casas comunales, satanizándolas como sucias, promiscuas e infernales. Además, hicieron campaña para ridiculizar y difamar las prácticas shamánicas y destruyeron activamente objetos rituales e instrumentos musicales ceremoniales. Reemplazaron las tradiciones Indígenas con rituales y doctrinas católicas. Inicialmente, los salesianos se acercaron con desdén a las lenguas Indígenas, pero luego vieron que el uso de una lengua local sería ventajoso, por lo que promovieron la lengua Tukanó, que luego ganó prestigio y dominio en la región. Una de las tácticas más devastadoras y probadas que se utilizaron contra las lenguas y las culturas Indígenas fueron los internados de las misiones, donde las generaciones más jóvenes fueron alienadas de sus familias y su cultura, recibieron castigos corporales por hablar su lengua materna y fueron adoctrinadas con la cultura y la religión de las misiones (Epps 2005).

A medida que avanzaba el siglo XX, un factor significativo del cambio lingüístico y cultural fue la conectividad acelerada de las regiones de aguas blancas previamente aisladas, como las cabeceras de los afluentes en el Amazonas occidental, donde se encuentra la mayor concentración de familias lingüísticas y lenguas aisladas. En ausencia de carreteras y pistas de aterrizaje, la accidentada geografía de estas áreas había creado zonas de refugio que limitaban el contacto no solo con el Estado sino también entre las lenguas Indígenas. Los acontecimientos en torno a la Segunda Guerra Mundial comenzaron a romper este aislamiento. En la década de 1930, para satisfacer las crecientes demandas de la guerra, Standard Oil en Perú y Royal Dutch Shell en Ecuador construyeron carreteras y pistas de aterrizaje para facilitar la extracción en el corazón de las áreas donde vivían los grupos en situación de aislamiento voluntario. En otros países ocurrió una dinámica similar. La necesidad de mano de obra Indígena en estas industrias llevó a grupos previamente aislados que hablaban lenguas Indígenas a una fuerza laboral común.

En el período inmediatamente posterior a la Se-

gunda Guerra Mundial, el Instituto Lingüístico de Verano (SIL) firmó contratos con ministerios de educación en varios países amazónicos (Perú 1945, Ecuador 1952, Bolivia 1955, Brasil 1956, Colombia 1962, Surinam 1967) (CEAS 1979). Su misión era desarrollar ortografías sistemáticas para cada lengua amazónica, traducir la Biblia a cada una de estas lenguas y enseñar a los pueblos Indígenas a leerlas. Para ello crearon grandes bases norteamericanas en Yarinacocha en Perú, Limoncocha en Ecuador, Loma Linda en Colombia, Porto Velho en Brasil y Tumi Chucua en Bolivia. Se trajeron consultores nativos de muchas lenguas pequeñas para que residieran en estas bases durante el año académico. Durante los meses de verano, los lingüistas del SIL se iban a vivir a las comunidades de los consultores. Para facilitar los viajes entre los pueblos del grupo Indígena y las bases, crearon pistas de aterrizaje en lugares remotos. Esta estrategia aumentó considerablemente las comunicaciones entre los grupos lingüísticos en las bases, así como con el Estado.

La política lingüística del SIL difería de la de los jesuitas de manera significativa. Basándose en los argumentos de Martín Lutero y John Wycliffe para traducir la Biblia al Alemán y al Inglés, señalaron que la Biblia podría traducirse a cualquier lengua sin perder ningún significado crucial. En la práctica, esto significó que, a diferencia de los jesuitas que atribuían un mayor valor moral a las lenguas regionales, el SIL veía todas las lenguas como estructuras moralmente neutras e intercambiables. De hecho, parecían priorizar las lenguas amazónicas más remotas o incluso no contactadas, como su misión más famosa entre los Wao Tededo (Waorani) en Ecuador (Long 2019).

Además, el SIL tenía motivaciones religiosas para crear lectores alfabetizados en cada lengua amazónica. Esto significó que crearan no solo diccionarios y gramáticas, sino también materiales didácticos en lenguas nativas para los primeros grados escolares. También usaron sus bases amazónicas para capacitar a los primeros maestros de escuelas bilingües en muchas de las lenguas amazónicas, todo esto fuera del contexto comunitario. El legado del SIL para las lenguas Indígenas fue mixto. Por un lado, se elevó la

visibilidad y el prestigio de las lenguas menores. Los contratos del SIL con los ministerios de educación dieron a estos grupos lingüísticos un contacto más directo con el Estado, lo que probablemente retrasó su asimilación a favor de las lenguas regionales. Al crear sistemáticamente escrituras que se parecían al Español y al Portugués, facilitaron la integración bilingüe con estas lenguas. Sin embargo, también dejaron atrás una controversia persistente entre las escrituras más antiguas, que se asemejan a las lenguas y escrituras ibéricas, y las adoptadas por movimientos Indígenas más recientes que enfatizan la diferencia. Las encuestas del SIL sobre la diversidad lingüística amazónica aumentaron el número de lenguas y dialectos reconocidos. También crearon el *Ethnologue* (Eberhard *et al.* 2021), en el que muchos confían para obtener estadísticas sobre la variedad y vitalidad de las lenguas amazónicas. Al mismo tiempo, el SIL es una organización misionera conservadora de América del Norte dedicada a socavar las prácticas ceremoniales Indígenas tradicionales, declarándolas demoníacas y convirtiendo a los grupos Indígenas que aún viven en aislamiento voluntario. Debido a que estas prácticas finalmente se consideraron incompatibles con servir como un brazo de los ministerios de educación en los estados laicos, el SIL perdió sus contratos en toda la región en la década de 1980. Sin embargo, el SIL continúa representando un socio clave en una red internacional de organizaciones evangélicas que son muy activas en el proselitismo religioso en la Amazonía.

A medida que se abrió la comunicación con áreas de lenguas remotas en la primera mitad del siglo XX, los hablantes de estas lenguas más pequeñas se integraron gradualmente como miembros votantes del Estado. El servicio en el ejército nacional puso en contacto sostenido a jóvenes de diferentes grupos lingüísticos y ayudó a forjar una identidad lingüística común como, por ejemplo, peruanos, brasileños o ecuatorianos que hablaban la lengua del Estado. Para las mujeres jóvenes durante este período, a menudo era el matrimonio con un hombre mestizo o la experiencia de trabajar como empleada doméstica interna en un pueblo de la región lo que le hacía tener contacto sostenido con la lengua nacional.

En estos nuevos contextos, los padres de la generación contemporánea sufrieron muchas veces una grave discriminación idiomática, lo que provocó que animaran a sus hijos a hablar Español o Portugués para evitar sufrir lo que ellos habían sufrido. Las lenguas nacionales no son las únicas beneficiarias de la discriminación lingüística. La aceleración de la conectividad también creó jerarquías entre las lenguas Indígenas. Las lenguas más pequeñas y de contacto más reciente a menudo se consideraban atrasadas o salvajes en comparación con las lenguas más grandes y cosmopolitas de las misiones, como el Kichwa o la *Língua Geral*. Como resultado, las lenguas Indígenas más pequeñas perdieron hablantes ante las lenguas Indígenas más grandes, y estas a las lenguas del Estado.

Sin embargo, quizás el mayor factor que genera la pérdida de las lenguas sea un cambio en el tipo de empleo al que aspiran los jóvenes. Debido a que la pérdida de tierras, la deforestación y el agotamiento de los animales de caza han dificultado el sostenimiento de una familia en los territorios Indígenas, muchos buscan trabajos fuera, como el trabajo de temporada en los campos petroleros de Ecuador o en la agricultura. Para los trabajos administrativos se requiere educación formal, y aunque los gobiernos de toda la Amazonía se han comprometido a brindar educación en la lengua Indígena, persisten serias dificultades. Por ejemplo, muchas comunidades nativas son demasiado pequeñas para cumplir con el umbral de la cantidad de niños necesarios para que una escuela sea económica o administrativamente viable y, a menudo, hay escasez de maestros calificados dispuestos a trabajar en áreas remotas. Como resultado, muchas familias en Ecuador, Brasil y otros lugares envían a sus hijos a escuelas secundarias regionales donde la lengua de instrucción es el Portugués o el Español. Como resultado, estas lenguas tienden a convertirse en el medio preferido de comunicación social entre los adolescentes, así como en ejemplificar el tipo de habla educada que probablemente los llevará a conseguir el empleo deseado. Cuando se combinan, estos dominios lingüísticos representan lo que muchos hablantes perciben como la lengua de un buen futuro. Los



niños que asisten a estas escuelas secundarias hablan mejor Español o Portugués y pueden obtener mejores trabajos que sus primos que se quedaron en sus comunidades sin asistir a secundaria. Sin embargo, con demasiada frecuencia, la expectativa de un futuro mejor resulta ser un espejismo. Muchos jóvenes Indígenas que han terminado la secundaria no pueden continuar su educación debido a la pobreza, a la educación deficiente en las escuelas secundarias, la discriminación y la falta general de becas. Muchos dominan el Español o el Portugués sin recibir las ventajas del empleo en el mercado nacional o global. Como resultado, algunos se sienten alienados de los centros urbanos a los que migran sin un camino viable para el retorno permanente a sus comunidades de origen.

En contraste con el creciente prestigio de las lenguas globales, las lenguas Indígenas se asocian cada vez más con dominios de uso que se perciben como de un futuro más limitado. Por ejemplo, las niñas pueden asociar su lengua materna con ser una experta sembrando yuca o preparando chicha. Los hombres asocian su lengua materna con ser un cazador experto. Aunque estas habilidades solían hacer que una persona tuviera un alto status en sus comunidades, el sustento que ofrecían se ha vuelto menos sostenible. Como resultado, un número cada vez mayor de jóvenes aspira a casarse con alguien que tenga un título de secundaria o universitario y que domine la lengua del empleo profesional.

### **12.10 ¿Qué es Exactamente lo que se está Perdiendo? Algunos Ejemplos**

¿Qué se pierde cuando desaparecen las lenguas? Ese es el tema de un maravilloso libro del lingüista Nicholas Evans (2010). En esta sección solo mencionaremos algunos ejemplos de la Amazonía. Es fácil subestimar el alcance de la pérdida de lenguas porque ocurre no solo en el número de hablantes, sino también de manera menos visible en las funciones, los dominios y las formas en que se usan las lenguas. ¿Qué se está perdiendo realmente? El trabajo más amplio del SPA examina las amenazas a la biodiversidad de la región en conjunto. La pérdida de la diversidad lingüística está interconectada con la des-

trucción ambiental y la pérdida más amplia de especies en los microambientes donde se hablan las lenguas. Las poblaciones amazónicas a menudo identifican sus lenguas como el habla de un lugar en particular, como “el habla de la gente del río Pastaza”. Dentro de esta cuenca fluvial, los hablantes pueden desglosar aún más su lengua, como el habla de un afluente menor. Se cree que esta lengua tributaria es el habla no solo de las personas sino también de las plantas y animales locales, quienes se cree que hablaron esta lengua antes de adquirir sus cuerpos animales. Por lo tanto, las plantas y los animales locales están incluidos en la lengua del lugar como audiencia, interlocutores, tropos y metáforas (Swanson y Reddekop 2017). Se les cantan canciones rituales a las yucas, a los pecaríes o a los monos lanudos. Los juegos de palabras humorísticos imitan sus sonidos. Se utilizan marcadores sonoros simbólicos y evidenciales para evocar su presencia en la conversación. El canto de los pájaros, el viento y el agua transmiten canciones de amor de esposas a esposos a lo largo de la distancia. Incluso cuando los entornos son similares, las distintas lenguas de los afluentes vecinos interactúan con el medio ambiente de manera diferente. A medida que aumentan la deforestación y la extinción local de animales, los lugares se empobrecen y las formas de hablar que los ocupaban desaparecen. De manera similar, cuando las lenguas desaparecen, también desaparece toda una historia de compromiso cultural humano con estos lugares.

Un claro ejemplo es la pérdida de los nombres de las especies. Estos nombres varían mucho de un río a otro y conllevan una gran cantidad de conocimiento. Por ejemplo, los nombres de las aves a menudo son representaciones onomatopéyicas del sonido que estas especies emitieron por primera vez al transformarse de un estado previamente humano. Cuando se pierden los nombres también se pierde esta referencia a sus relatos de origen e historia. Estos nombres también llevan consigo sistemas de relación y clasificación biológica (Berlin 2014). En algunas lenguas, las plantas tienen nombres de animales que evocan relaciones simbióticas o cualidades de comportamiento complejas utilizadas en la curación. Por ejemplo, una de las especies de anturios

se llama 'hoja trompetista' en Kichwa, porque se asemeja a la cola de un pájaro trompetero que se levanta durante su paso. Debido a que el pájaro pisa alto mientras marcha, la hoja se aplica como cataplasma para curar las piernas de los niños con dificultad para caminar. A través de la cataplasma se transfiere al niño el comportamiento del ave, no sólo por la similitud en la hoja sino también por el nombre de la especie. Cuando se pierde el nombre de la especie de la planta, también se pierde la analogía del comportamiento con el ave, así como su uso medicinal. Relacionada con estas pérdidas está la relación distintiva amazónica con la naturaleza incrustada en las lenguas nativas. Por ejemplo, mientras que las lenguas Indígenas usan los mismos términos para describir los cuerpos humanos y animales, las lenguas europeas incorporan ideas de superioridad humana sobre la naturaleza al usar términos separados para distinguir la cualidad cultural del cuerpo humano (manos, uñas) de la de los animales (patas, garras) (Nuckolls y Swanson 2020: 71). Cuando una lengua europea reemplaza a una lengua amazónica, la relación distintiva con la naturaleza que tenía también se pierde. Las lenguas amazónicas están tan arraigadas en sus microambientes que la pérdida de especies empobrece la diversidad lingüística y viceversa. Otra área de pérdida son los topónimos de ríos y montañas, que llevan consigo una larga historia de conocimiento geográfico local.

En cuanto a la conexión entre las lenguas Indígenas y el conocimiento de los usos médicos de las plantas en la Amazonía occidental, investigaciones recientes de Cámara-Leret y Bascompte (2021) indican que dicho conocimiento tiende a ser lingüísticamente específico. En comparación con América del Norte y Nueva Guinea, la "singularidad lingüística" del uso de plantas medicinales Indígenas es mayor en la región amazónica. El 91% del conocimiento del uso médico de las plantas se limita a una sola lengua en particular. En otras palabras, en el 91% de los casos observados por Cámara-Leret y Bascompte, los hablantes de diferentes lenguas no comparten el uso médico de una planta en particular, sino que es exclusivo de una lengua y, por lo tanto, también culturalmente específico. La investigación ha demostrado que esto es independiente del nivel de peligro

de una planta o lengua en particular, o a qué clan o familia lingüística pertenecen respectivamente. Sin embargo, este alto grado de especificidad lingüística del conocimiento de las plantas medicinales Indígenas implica que cuando una lengua desaparece, dicho conocimiento se pierde para siempre.

Otra área importante de pérdida es la lengua de las relaciones sociales. Las lenguas amazónicas también ayudaron a mantener el orden social y la cohesión mediante el uso de términos de parentesco, marcadores probatorios que reconocen el habla de otros y elementos gramaticales que expresan delicadeza emocional, cortesía y cariño. A medida que el entorno social llegó a incluir relaciones más complejas con los ciudadanos del Estado que no estaban relacionados, esta lengua de ternura y refinamiento empezó a sonar inapropiada, disminuida y desaparecida. Con la pérdida de tales formas de expresión, se pierden sistemas completos de convivencia que se desarrollaron durante siglos (Gow 2000). Finalmente, el contacto con otras lenguas puede influir no solo en el vocabulario, sino también en la gramática y en el sistema de sonido de una lengua. En consecuencia, las lenguas Indígenas hoy en día pueden perder algunas de sus características más distintivas debido a la influencia española o portuguesa. Por ejemplo, la lengua amazónica Kichwa tiende a preferir verbos y adverbios más que sustantivos. Aunque el Kichwa utiliza un pequeño conjunto de raíces verbales, este se amplifica con una impresionante gama de ideófonos y gestos simbólicos sonoros que califican aún más los eventos expresados por los verbos (Nuckolls 1996). Esto le da a la lengua una capacidad altamente desarrollada para la evocación, la ambigüedad, la sutileza, la multivalencia y el uso matizado de la perspectiva. Al mismo tiempo, aunque tiene impresionantes posibilidades gramaticales para la nominalización de verbos, carece de los sustantivos abstractos ahora comunes en el discurso técnico, científico y comercial; así como la amplia gama de verbos ilocucionarios como 'amenazar', 'prometer', 'ordenar', 'concluir', que facilitan una comunicación legal y técnica precisa en lenguas europeas (Nuckolls y Swanson 2018: 179). A través del contacto sostenido con la educación lingüística europea, la lengua nativa de los hablantes especial-

mente más jóvenes puede sufrir la pérdida de ciertas distinciones fonológicas específicas, como el tono y la laringalización, y distinciones gramaticales, como evidenciales y marcadores de perspectiva. Por ejemplo, el elaborado sistema de casos de sustantivos utilizado por los hablantes mayores de Wao Tededo (lenguas aisladas) en Ecuador está desapareciendo rápidamente en el habla de la gente más joven. Las personas más jóvenes acostumbradas a escribir también son mucho menos propensas a utilizar los gestos y los ideófonos que caracterizaron la narración de historias de sus mayores.

### 12.11 Importancia de las Lenguas Indígenas en Nuevos Contextos

Entre los muchos factores de cambio lingüístico también hay algunos que favorecen el florecimiento de las lenguas Indígenas. En los últimos años, la Amazonía ha visto un aumento en la conectividad a través de las redes sociales, en particular Facebook y WhatsApp. Muchos miembros jóvenes incluso de grupos remotos ahora tienen cuentas en estas redes. De hecho, puede ser que cuanto más aisladas estén las comunidades, más ávidamente los jóvenes busquen la conectividad que les brindan estos medios. Si bien las redes sociales sin duda están creando una avalancha de mensajes en las lenguas nacionales, también brindan un nuevo foro para las lenguas Indígenas. Mientras que la migración impulsa la pérdida de lenguas al quitar un dominio público donde una lengua Indígena puede ser dominante y libre de discriminación, las redes sociales contrarrestan esta tendencia al crear nuevos espacios privados que pueden conectar comunidades de hablantes sin temor a la discriminación. Además, debido a que las redes sociales son informales y no las usan los monolingües mayores, los hablantes de lenguas Indígenas se envían mensajes de texto sin tener que preocuparse por mezclar Español o Portugués, o incluso cambiar a estas lenguas en medio de una oración.

Otro factor de cambio de la lengua contrarrestado por las redes sociales es la hegemonía de las lenguas nacionales en la transmisión de noticias, artes, entretenimiento y deportes. Si bien el costo y las licencias gubernamentales anteriormente limitaban el

acceso de los Indígenas a las ondas de radio, las emisoras nativas ahora prosperan en las redes sociales, evitando estos controles. La mayoría de los países amazónicos ahora tienen redes de comunicadores activos en lenguas Indígenas en las redes sociales, incluso en lenguas más pequeñas como Wao Tededo, Secoya o Kofán en Ecuador. En algunos casos, estos pueden ser informales, pero también incluyen voces institucionales más formales, como los directores de comunicación de las Naciones u organizaciones Indígenas. Un migrante Shipibo, por ejemplo, ahora puede sintonizar una variedad de ofertas de Facebook con noticias deportivas locales, servicios religiosos, reuniones comunitarias, ceremonias y música tradicional, todo transmitido en Shipibo a través de la Red de comunicadores Indígenas del Perú, filial Ucayali con nombres como Shipibo Comunicación y Radio TV digital Shipibo. Además, los activistas pan Indígenas en la Amazonía occidental ahora suelen tener amigos en Facebook de grupos brasileños tan lejanos como el Xingu. Por lo tanto, son conscientes del orgullo y la revitalización de las lenguas nativas en toda la Amazonía. Hasta cierto punto, las redes sociales también están contrarrestando la pérdida de formas de lengua más antiguas. Así como ahora hay ciudadanos científicos que registran conteos de especies biológicas en teléfonos celulares, también hay jóvenes ciudadanos documentadores que registran las historias, canciones u otras formas de discurso ritual de sus abuelos con celulares y los publican en YouTube, Vimeo o Facebook. Aunque inadecuado para la documentación y la creación de un registro duradero, la grabación y publicación de los celulares puede crear conciencia sobre las formas de habla que están en peligro entre otros jóvenes activistas que pueden seguir el ejemplo. Finalmente, el Internet abre nuevas vías importantes para la educación en lenguas Indígenas en los territorios, limitando la migración. Por ejemplo, las escuelas más pequeñas pueden utilizar la educación a distancia. Los videos de YouTube en lengua Indígena grabados por ancianos en comunidades vecinas se pueden usar en clases donde el maestro puede tener un conocimiento limitado de la lengua local.

Por lo tanto, aunque la mayoría de los factores de cambio asociados con la modernidad trabajan para

disminuir la diversidad lingüística, existe la esperanza de que otros puedan contrarrestar estas fuerzas, abriendo nuevas vías para su preservación y revitalización.

### 12.12 Conclusiones

Este capítulo presenta parte de la asombrosa diversidad de lenguas amazónicas, su vitalidad y su vulnerabilidad que conlleva a la pérdida. La mayor parte de la diversidad lingüística de la Amazonía se concentra en el Occidente, con menos familias lingüísticas en el Oriente. Coincidentemente o no, esta diferencia corresponde aproximadamente a divisiones geológicas, con la Amazonía Occidental cubriendo suelos aluviales andinos más jóvenes con mayor biodiversidad, y la Amazonía Oriental, suelos más antiguos, más erosionados y con menos biodiversidad. El Capítulo 10 analiza las sorprendentes correlaciones entre la diversidad biológica y lingüística.

La diversidad lingüística de la Amazonía está muy amenazada, quizás incluso más que la biodiversidad. La desaparición acelerada de las lenguas se puede atribuir a cinco siglos de colonización por parte de los europeos y sus descendientes, quienes trajeron enfermedades, pobreza, violencia y genocidio a las poblaciones locales. Después de la década de 1970 se sumaron los efectos de la globalización.

Cada lengua representa la herencia de siglos de creatividad cultural e intelectual que tiene valor científico y cultural para la humanidad en su conjunto. Con la pérdida de cada cultura y cada lengua, la humanidad pierde otra forma alternativa y posiblemente única de entender el mundo que nos rodea. La supervivencia de una lengua es interdependiente de la integridad de su comunidad de hablantes, que nuevamente suele estar ligada a la protección legal y ecológica de sus tierras. Con la pérdida de una lengua muchas veces se debilita el sentido de ser un pueblo distinto con derecho a un territorio. Es difícil sobrestimar lo que se pierde cuando desaparece una lengua amazónica.

Para contrarrestar estas pérdidas, los pueblos Indígenas hacen un llamado a los lingüistas para que los

ayuden a documentar y codificar sus lenguas mediante el registro audiovisual, la creación de ortografías y la compilación de diccionarios. Además, las organizaciones Indígenas de toda la región han presionado a sus gobiernos para que garanticen los derechos y el reconocimiento formal de sus lenguas y establezcan programas de educación bilingüe. Esto ha resultado en un progreso sustancial en la obtención de estatus legal y derechos de educación bilingüe, especialmente para las lenguas más grandes. Sin embargo, quedan todavía desafíos. A menudo, las políticas permanecen en su mayoría en papel, con iniciativas para proteger las lenguas Indígenas que cuentan con muy pocos fondos y personal.

### 12.13 Recomendaciones

Para cambiar el rumbo de la desaparición de la diversidad lingüística amazónica, se deben enfrentar los factores que ponen en peligro su supervivencia. Esta sección contiene una serie de recomendaciones que son directa o indirectamente beneficiosas para el mantenimiento de la lengua en la Amazonía.

- Los censos nacionales confiables sobre lenguas, incluyendo la población y el número de hablantes, los niveles de competencia y la situación sociolingüística, realizados por lingüistas profesionales, pueden ayudar a los gobiernos a saber qué lenguas existen y cuál es su situación. Dicho conocimiento es fundamental para las políticas públicas y las campañas de sensibilización.
- Se debe consultar a las comunidades Indígenas sobre sus prioridades con respecto a las políticas lingüísticas y se deben atender sus demandas.
- El bilingüismo o multilingüismo debe valorarse en lugar de considerarse un obstáculo, tanto por la sociedad en general como por las propias comunidades Indígenas. Uno no tiene que abandonar su lengua materna para aprender una lengua nacional.
- Se debe mejorar la educación Indígena y se debe desarrollar materiales educativos de alta calidad en lenguas Indígenas. Los gobiernos deben apoyar el estudio profesional y la documentación de las lenguas Indígenas.

nas, porque los resultados de dicho trabajo también forman una base necesaria para el desarrollo de materiales educativos adecuados y mejoran las posibilidades de políticas públicas exitosas con respecto a las lenguas.

- Los territorios Indígenas deben ser protegidos contra la degradación ecológica, y la presencia de personas ajenas debe contar con el consentimiento informado de sus poblaciones.
- Debe evitarse el desarrollo insostenible y, en su lugar, deben ofrecerse alternativas de economías.
- Las poblaciones Indígenas aisladas no deben ser contactadas a menos que ellas mismas tomen la iniciativa.
- Las lenguas Indígenas, las culturas, las religiones y otros aspectos de la vida Indígena deben ser respetados por la sociedad en general. Esto requiere currículos educativos adecuados, campañas de concientización y reemplazar los estereotipos y mitos con información confiable. Sólo un público informado sobre la diversidad y sus ventajas está en condiciones de valorarla, defenderla y ayudar a preservarla.

### 12.14 Agradecimientos

Los autores están muy agradecidos con Doris Fagua y Gustavo Solís por sus valiosos comentarios y con Alicia Rolla por ayudar a crear el mapa lingüístico. También agradecemos a la coordinadora del WG4, Simone Athayde, por su orientación y sus esfuerzos en nombre de este capítulo.

### 12.15 Referencias

Aikhenvald AY. 2012. Languages of the Amazon. Oxford: Oxford University Press.  
 Aikhenvald AY. 2002. Language contact in Amazonia. Oxford: Oxford University Press.  
 Bakker P. 2020. Advances in Proto-Basque reconstruction with evidence for the Proto-Indo-European-Euskarian hypothesis. *Fontes Linguae Vascon Stud Doc* **52**: 563–94.  
 Beier C, Michael L, and Sherzer J. 2002. Discourse forms and processes in indigenous lowland South America: an areal-typological perspective. *Annu Rev Anthropol* **31**: 121–45  
 Berlin B. 2014 [1992]. Ethnobiological classification. Princeton: Princeton University Press.  
 Brenzinger M. 2007. Language endangerment throughout the

world. In: Brenzinger M (Ed). Language diversity endangered. Berlin: De Gruyter Mouton.  
 Cámara-Leret R and Bascompte J. 2021. Language extinction triggers the loss of unique medicinal knowledge. *P Natl Acad Sci USA* **118**(24): e2103683118.  
 Campbell L. 2017. On how and why languages become endangered: reply to Mufwene. *Language* **93**: e224–e233.  
 Campbell L. 1998. Historical linguistics: an introduction. Edinburgh: Edinburgh University Press.  
 Campbell L (Ed). 2018. Language isolates. Oxon: Routledge.  
 Campbell L and Grondona V (Eds). 2012. The Indigenous languages of South America : a comprehensive guide. Berlin: De Gruyter Mouton.  
 Colegio de Etnólogos y Antropólogos Sociales AC (CEAS). 1979. Dominación ideológica y ciencia social: el I.L.V. en México. Declaración José C. Mariátegui. México: Nueva Lectura.  
 Crevels M. 2012. Language endangerment in South America: the clock is ticking. In: Campbell L and Grondona V (Eds). The Indigenous Languages of South America. Berlin: De Gruyter Mouton.  
 Dixon RMW and Aikhenvald AY (Eds). 1999. The Amazonian languages. Cambridge: Cambridge University Press.  
 Eberhard DM, Simons GF, and Fennig CD (Eds). 2021. Ethnologue: languages of the world. (Twenty-fourth edition.) Dallas, Texas: SIL International. <http://www.ethnologue.com>. Viewed 15 Sep 2021.  
 Epps P. 2005. Language endangerment in Amazonia: the role of missionaries. In: Wohlgemuth J and Dirksmeyer T (Eds). Bedrohte Vielfalt: aspekte des Sprach(en)tods / aspects of language death. Berlin: Weißensee Verlag.  
 Epps P and Michael L (Eds). In preparation. Amazonian languages: an international handbook. Berlin: De Gruyter Mouton.  
 Epps P and Michael L. 2017. The areal linguistics of Amazonia. In: Hickey R (Ed). The Cambridge handbook of areal linguistics. Cambridge: Cambridge University Press.  
 Epps P and Stenzel K (Eds). 2013. Upper Rio Negro: cultural and linguistic interaction in Northwestern Amazonia. Rio de Janeiro: Museu do Índio – FUNAI, Museu Nacional.  
 Evans N. 2010. Dying words: endangered languages and what they have to tell us. Chichester: Wiley-Blackwell.  
 Ferreira J-A and Alleyne MC. 2007. Comparative perspectives on the origins, development and structure of Amazonian (Karipúna) French Creole. In: Huber M and Vellupilai V (Eds). Synchronic and diachronic perspectives on contact languages. Amsterdam / Philadelphia: John Benjamins.  
 Galucio AV, Meira S, Birchall J, et al. 2015. Genealogical relations and lexical distances within the Tupian linguistic family. *Bol Mus Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas* **10**(2): 229–74.  
 Galucio AV, Moore D, and Voort H van der. 2018. O patrimônio linguístico no Brasil: novas perspectivas e abordagens no planejamento e gestão de uma política da diversidade linguística. *Rev Patrim Hist Art Nac* **38**: 194–219.  
 Gippert J, Himmelmann NP, and Mosel U (Eds). 2006. Essentials of language documentation. Berlin / New York: Mouton de Gruyter.  
 Gow P. 2000. Helpless: the affective preconditions of Piro so-

- cial life. In: Overing J and Passes A (Eds). The anthropology of love and anger: aesthetics of conviviality in native Amazonia. London: Routledge.
- Hale K, Krauss M, Watahomigie LJ, *et al.* 1992. Endangered languages. *Language* **68**(1): 1-42.
- Hammarström H, Castermans T, Forkel R, *et al.* 2018. Simultaneous visualization of language endangerment and language description. *Lang Doc & Cons* **12**: 359-92
- Hammarström H, Forkel R, Haspelmath M, *et al.* 2021. Glottolog 4.4. Leipzig: Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology. <http://glottolog.org>. Viewed 15 Sep 2021.
- Hemming, J. 2003. Die if you must: Brazilian Indians in the twentieth century. London: Macmillan.
- Hickey R (Ed). 2017. The Cambridge handbook of areal linguistics. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hildebrandt KA and Hu S. 2017. Documenting variation in endangered languages. Honolulu: University of Hawai'i Press.
- Hoff B. 1994. Island Carib, an Arawakan language which incorporated a lexical register of Cariban origin, used to address men. In: Bakker P and Mous M (Eds). Mixed languages: 15 case studies in language intertwining. Amsterdam: IFOTT.
- IACHR Inter-American Commission on Human Rights. 2013. Pueblos Indígenas en aislamiento voluntario y contacto inicial en las Américas: recomendaciones para el pleno respeto a sus derechos humanos. IWGIA, Grupo Internacional de Trabajo sobre Asuntos Indígenas.
- Krauss M. 2007. Classification and terminology for degrees of language endangerment. In: Brenzinger M (Ed). Language diversity endangered. New York: De Gruyter Mouton.
- Lee NH and Van Way JR. 2018. The language endangerment index. In: Campbell L and Belew A (Eds). Cataloguing the world's endangered languages. London / New York: Routledge.
- Lewis MP and Simons GF. 2010. Assessing endangerment: expanding Fishman's GIDS. *Rev Roum Linguist*, **55**(2): 103-20.
- Loebens GF and Oliveira Neves LJ. 2011. Povos Indígenas isolados na Amazônia: a luta pela sobrevivência. Manaus: EDUA / CIMI.
- Long KT. 2019. God in the rainforest: a tale of martyrdom and redemption in Amazonian Ecuador. New York: Oxford University Press.
- Matras Y, McMahon A, and Vincent N. 2006. Linguistic areas: convergence in historical and typological perspective. Basingstoke / New York: Palgrave Macmillan.
- Moore D. 2007. Endangered languages of lowland tropical South America. In: Brenzinger M (Ed). Language diversity endangered. Berlin: De Gruyter Mouton.
- Moseley C. 2009. Each language is a unique world of thought. Interview by Iglesias Kuntz L. *Unesco Courier*.
- Moseley C. 2010. Atlas of the world's languages in danger. Paris: Unesco. <http://www.unesco.org/culture/en/endangeredlanguages/atlas>. Viewed 15 Sep 2021.
- Moseley C. 2012. The UNESCO Atlas of the world's languages in danger: context and process. <http://www.dspace.cam.ac.uk/handle/1810/243434>. Viewed 15 Sep 2021.
- Muysken P (Ed). 2008. From linguistic areas to areal linguistics. Amsterdam / Philadelphia: John Benjamins.
- Nimuendajú C. 1950. Reconhecimento dos rios Içána, Ayari e Uaupés: Relatório apresentado ao Serviço de Proteção aos Índios do Amazonas e Acre, 1927. *J Soc Americanistes* **39**: 125-82.
- Nuckolls J. 1996. Sounds like life: sound-symbolic grammar, performance, and cognition in Pastaza Quechua. Oxford: Oxford University Press.
- Nuckolls J and Swanson T. 2018. Respectable uncertainty and pathetic truth in Amazonian Quichua-speaking culture. In: Proust J and Fortier M (Eds). Metacognitive diversity: an interdisciplinary approach. Oxford: Oxford University Press.
- Nuckolls J and Swanson T. 2020. Amazonian Quichua language and life: introduction to grammar, ecology and discourse. Lanham, MD: Lexington Books.
- Peña Montenegro A de la. 1968. Itinerario para parochos de indios. Joseph Fernandez de Buendia. Madrid.
- RAISG. 2020. Amazonian Network of Georeferenced Socio-Environmental Information. <https://www.amazoniasocioambiental.org/en/>. Viewed 15 Sep 2021.
- Recio B. 1947 [1773] Compendiosa relación de la cristiandad de Quito. Consejo Superior de Investigaciones Científicas Instituto Santo Toribio de Mogrovejo.
- Ricardo F and Gongora MF. 2019. Cercos e resistências: povos Indígenas isolados na Amazônia brasileira. São Paulo: Instituto Socioambiental.
- Rodrigues A Dall'Igna. 1993. Línguas Indígenas: 500 anos de descobertas e perdas. *Ciência Hoje* **16**(95): 20-6
- Seifart F and Hammarström H. 2018. Language isolates in South America. In: Campbell, L (Ed). Language isolates. Oxon: Routledge.
- Seyfeddinipur M, Ameka F, Bolton L, *et al.* 2019. Public access to research data in language documentation: challenges and possible strategies. *Lang Doc & Cons* **13**: 545-63.
- Swanson T and Reddekop J. 2017. Looking like the land: beauty and aesthetics in Amazonian Quichua philosophy and practice. *J Am Acad Relig* **85**(3), 682-708.
- Thomason SG. 2001. Language contact: an introduction. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Troncarelli MC and Viveiros de Castro E. 2021 [2003]. Yawalapiti. In: Pantaleoni FR (Ed). Povos Indígenas no Brasil. São Paulo: Instituto Socioambiental (ISA). <https://pib.socioambiental.org/pt/Povo:Yawalapiti>. Viewed 15 Sep 2021.
- UNESCO. 2003. Vitalidad y peligro de desaparición de las lenguas. In: Reunión Internacional de Expertos sobre el programa de la UNESCO "Salvaguardia de las lenguas en peligro." [https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000183699\\_spa](https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000183699_spa). Viewed 15 Sep 2021.
- Venticinque E, Forsberg B, Barthem R, *et al.* 2016. An explicit GIS-based river basin framework for aquatic ecosystem conservation in the Amazon. [https://knbc.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp\\_computing.6.1](https://knbc.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp_computing.6.1). Viewed 15 Sep 2021.
- Winford D. 2003. An introduction to contact linguistics. Malden: Blackwell.
- Woodbury AC. 2003. Defining documentary linguistics. In:

Austin PK (Ed). Language documentation and description, vol. I. London: School of Oriental and African Studies..  
Wurm SA. 2001 [1996]. Atlas of the world's languages in danger of disappearing. Paris: UNESCO Publishing.

## **Capítulo 13**

### Presencia africana en la Amazonía: Un vistazo



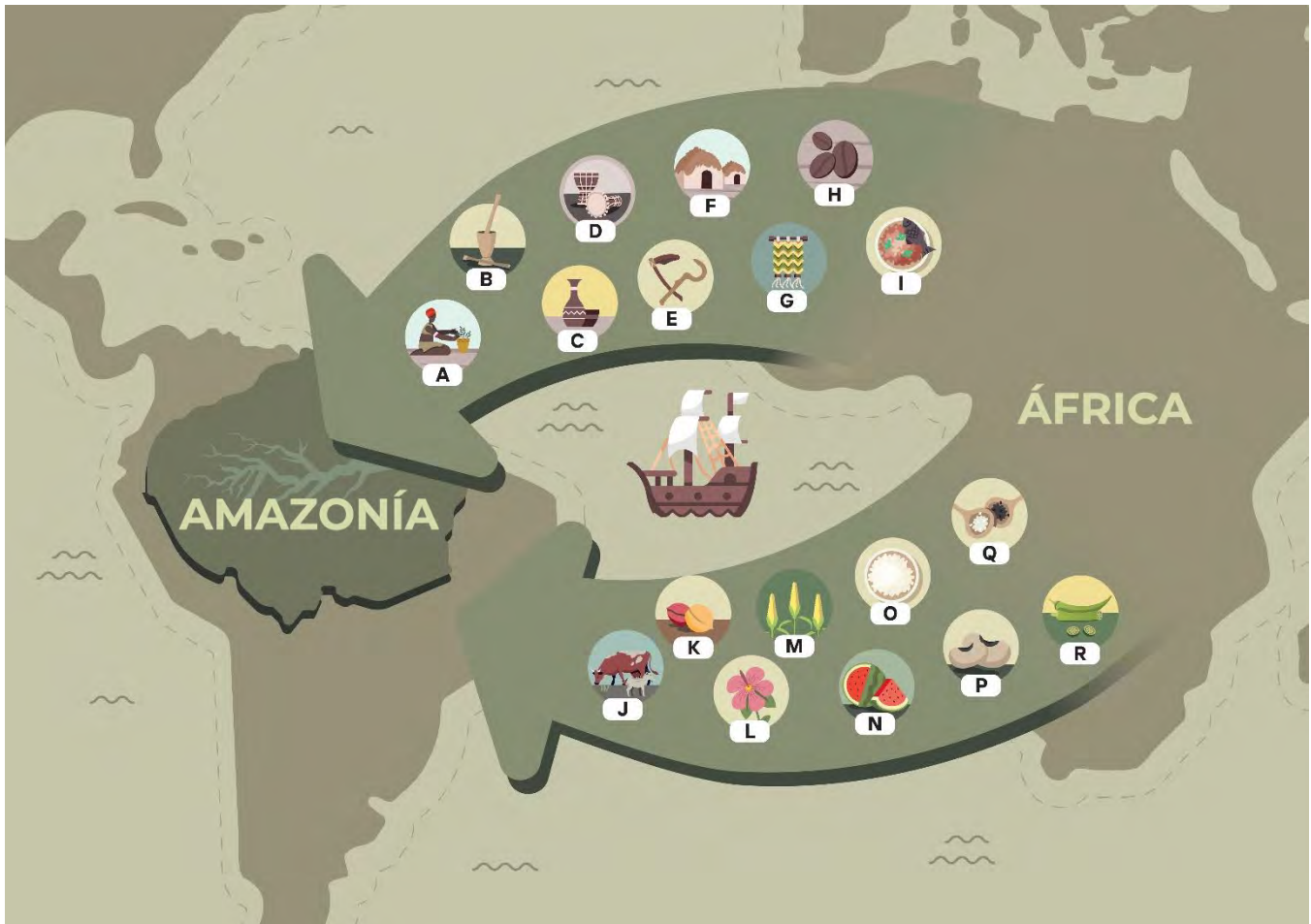
Foto: Amazon Conservation Team



## INDEX

<b>RESUMEN GRÁFICO</b> .....	<b>13.2</b>
<b>MENSAJES CLAVE</b> .....	<b>13.4</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>13.4</b>
<b>13.1 INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>13.5</b>
<b>13.2 LA PRESENCIA Y LOS ROLES DE LOS PUEBLOS AFRODESCENDIENTES EN LAS REGIONES TROPICALES DE LAS AMÉRICAS: UNA ENCRUCIJADA INTERDISCIPLINAR</b> .....	<b>13.7</b>
13.2.1 TRÁFICO DE ESCLAVOS, PUERTOS DE LLEGADA Y ENTRADA A LA AMAZONÍA.....	13.8
13.2.2 AVANZANDO DENTRO DE AMÉRICA DEL SUR .....	13.9
13.2.2.1 <i>Colombia y Panamá: arribo indirecto a la región amazónica</i> .....	13.9
13.2.2.2 <i>Brasil y Surinam: arribo directo a la región amazónica</i> .....	13.10
<b>13.3 IMPLICACIONES DE SER ORIGINARIO DE REGIONES TROPICALES EN LA ADAPTACIÓN DE LOS AFRICANOS ESCLAVIZADOS Y SUS DESCENDIENTES EN LAS AMÉRICAS</b> .....	<b>13.13</b>
<b>13.4 RASTREANDO EL LEGADO AFRICANO EN LAS AMÉRICAS</b> .....	<b>13.14</b>
13.4.1 LOS BARCOS DE ESCLAVOS Y EL INTERCAMBIO CULTURAL ENTRE LAS REGIONES TROPICALES DE ÁFRICA Y LAS AMÉRICAS .....	13.15
<b>13.5 AGROECOSISTEMAS DE CIMARRONES Y ESCLAVOS DE LAS PLANTACIONES. ESTRATEGIAS DE RESILIENCIA EN LAS REGIONES TROPICALES DE LAS AMÉRICAS</b> .....	<b>13.17</b>
<b>13.6. RELIGIÓN Y NATURALEZA</b> .....	<b>13.19</b>
<b>13.7 AGROBIODIVERSIDAD, LA ESTRATEGIA DE RESILIENCIA TANTO EN LA ESCLAVITUD COMO EN LA LIBERTAD</b> .....	<b>13.20</b>
<b>13.8 ROLES AFRICANOS EN EL CUIDADO Y LA PRODUCCIÓN: PRÁCTICAS CULINARIAS Y MEDIOS DE VIDA AFRICANOS EN LAS REGIONES TROPICALES DE LAS AMÉRICAS</b> .....	<b>13.21</b>
<b>13.9 LA CONTRIBUCIÓN AFROLATINOAMERICANA AL ÁFRICA: UN APORTE CULTURAL BIDIRECCIONAL</b> ....	<b>13.22</b>
<b>13.10 INVESTIGACIÓN, HISTORIA Y TRANSFORMACIÓN DEL PAISAJE EN LIBERTAD: UNA MIRADA A LOS CONTEXTOS AFROAMAZÓNICOS</b> .....	<b>13.22</b>
13.10.1 QUILOMBOS BRASILEÑOS Y CONSEJOS COMUNITARIOS DE LA REGIÓN DEL PACÍFICO COLOMBIANO: REFLEXIONES SOBRE LOS GRUPOS AFRODESCENDIENTES INVISIBLES EN LA AMAZONÍA .....	13.24
13.10.1.1 <i>Brasil</i> .....	13.24
13.10.1.2 <i>Colombia</i> .....	13.24
<b>13.11 CONCLUSIÓN</b> .....	<b>13.26</b>
<b>13.12 RECOMENDACIONES</b> .....	<b>13.28</b>
<b>13.13 REFERENCIAS</b> .....	<b>13.29</b>

Resumen Gráfico



**Figura 13.A** A partir del siglo XV se produjo un importante intercambio de biodiversidad entre Europa, África, el Caribe y las Américas. Esto se conoce como el Intercambio Colombino (del inglés *Columbian Exchange*). Prestar atención a este tipo de intercambio entre regiones tropicales es fundamental para el diseño de estrategias de conservación. Los intercambios entre las regiones tropicales de África y las regiones tropicales de América fueron más extensos y complejos en términos de recursos genéticos y conocimientos que entre otras regiones con menor biodiversidad. De hecho, la gente, las mercancías, la cultura, el material genético y las ideas viajaron de un lado a otro entre los puertos de esclavos en la costa occidental de África y diferentes regiones tropicales de las Américas: el Caribe, las costas del norte, del occidente y del oriente de América del Sur. Estas rutas eran caminos directos o indirectos hacia la región amazónica.

Esta imagen se enfoca en una parte del Intercambio Colombino: la contribución de África a las regiones tropicales de las Américas. El conocimiento africano jugó un papel muy importante en términos de la adaptación de la biodiversidad africana en las Américas. De hecho, uno de los propósitos principales del Capítulo 13 es arrojar luz sobre el papel que desempeñó el conocimiento indígena de las regiones tropicales de África en las regiones tropicales de las Américas, como lo resaltan muchos académicos destacados. Por lo tanto, la imagen ilustra especies de plantas y animales y actividades humanas que representan el conocimiento y las creencias de los Pueblos Indígenas africanos que viajaban en barcos de esclavos hacia las regiones tropicales de las Américas.

Las especies de la imagen son un pequeño ejemplo de la amplia biodiversidad africana traída en barcos negreros para sobrevivir a la travesía del Atlántico. La mayoría de ellos pasó a formar parte de las sociedades y la vida cotidiana del Nuevo Mundo. A su llegada, las especies africanas de animales y plantas domésticas necesitaban adaptarse a las condiciones y contextos del Nuevo Mundo. Tanto los esclavos como los cimarrones desarrollaron sistemas de subsistencia biodiversos que les permitieron adaptarse y sobrevivir a las nuevas condiciones. El resumen gráfico ilustra contribuciones que incluyen el conocimiento de la gestión de ecosistemas y la biodiversidad; especies de plantas alimenticias y medicinales (H, I, L, M, N, O, P, Q, R y S); animales domésticos (J); técnicas y prácticas agrícolas (A, B,

E); sistemas de creencias y naturaleza (D); Construcción, artesanía y prácticas culinarias (C, F, G e I), y por supuesto, música. Estos son los activos de los pueblos africanos para la resiliencia en las Américas. Muchos de estos activos son hoy parte de la cultura latinoamericana. Las prácticas de resiliencia de los esclavos africanos y los cimarrones se nutrieron ampliamente del conocimiento de los Pueblos Indígenas de las regiones tropicales de las Américas. Además, en los sistemas agrícolas de ambos continentes se encuentra una mezcla de agrobiodiversidad de las regiones tropicales de África y las regiones tropicales de las Américas. El legado africano en las regiones tropicales de las Américas es tan vasto como amargo.

A. Conocimiento agrícola; B. Pílon (objeto pesado en forma de mazo); C. Tradiciones de alfarería y tallado; D. Tambores sagrados e instrumentos musicales; E. Herramientas africanas antiguas; F. Construcción y techado de viviendas; G. Tejido tradicional; H. Nueces de café; I. Arroz Jollof; J. Caprinos, ovinos y bovinos; K. Nuez de cola; L. hibisco; M. mijo perla (*Pennisetum glaucum*); N. Sandía (*Citrullus lanatus*); O. Arroz africano (*Oriza glaberrima*); P. Guisante de ojo negro o fríjol caupí; Q. Especias; R. okra (*Abelmoschus esculentus*).

## Presencia africana en la Amazonía: un vistazo

Martha Cecilia Rosero-Peña<sup>a\*</sup>

### Mensajes clave

- Los esclavos africanos llegaron a las Américas desde regiones tropicales donde habían manejado ecosistemas y se habían dedicado a la agricultura y la domesticación de especies por milenios. Los barcos negreros no solo transportaban indígenas africanos esclavizados y recursos genéticos como plantas y ganado, sino que también traían consigo conocimientos fundamentales sobre la adaptación de las especies para la agricultura y la ganadería en las Américas. Muchas especies que se encuentran en la dieta diaria de las sociedades americanas son de origen africano. Este conocimiento ha contribuido a transformaciones positivas de los paisajes tropicales en las Américas.
- Un elemento comúnmente pasado por alto en la historia de la Amazonía se refiere a la presencia y el papel de los pueblos de origen africano en la región. Los trabajos de investigación sobre el aporte de la población afrodescendiente a las Américas han sido más prolíficos en los países de habla no hispana.
- La historia de los pueblos de origen africano en la Amazonía ofrece aportes a la investigación que pueden apoyar políticas de conservación. Es fundamental apoyar la investigación en relación con la biodiversidad, los idiomas, la gestión en ecosistemas y las técnicas. Las comunidades afrodescendientes que habitan la región amazónica son actores estratégicos en la conservación de las selvas tropicales, la biodiversidad, los ecosistemas, las cuencas hidrográficas y la agricultura sostenible.
- Los sistemas de medios de vida de los pueblos afrodescendientes son altamente biodiversos en términos de las especies y los ecosistemas involucrados. Los científicos consideran muy positiva la gestión que realizan los afrodescendientes en varias zonas boscosas de regiones tropicales de las Américas, como la Amazonía, en términos de transformación del paisaje.
- Existen diferencias significativas entre las regiones oriental y occidental de América del Sur en cuanto a la percepción general de la presencia afrodescendiente en la Amazonía. Una razón podría ser la ubicación geográfica de la Amazonía en relación con los lugares donde España, Portugal y Holanda fundaron ciudades y construyeron puertos en las costas de América del Sur. En Brasil y Surinam, los barcos negreros desembarcaban en puertos y ciudades que facilitaron la entrada directa a la región amazónica. En el Imperio español, los barcos negreros abastecían de esclavizados africanos y mercancías a las actividades económicas y poblaciones asentadas en regiones ubicadas desde la cordillera de los Andes hacia el occidente. En el caso de la región occidental de América del Sur, llegar al Amazonas requiere atravesar los Andes. Las regiones al oriente de los Andes eran consideradas zonas agrestes fuera del control de las autoridades imperiales, en las que se refugiaban los cimarrones y los que huían de la ley.
- Los estereotipos coloniales aún juegan un papel central en la percepción de la población afrodescendiente en América del Sur, especialmente en la Amazonía occidental. Los estereotipos y el racismo se reflejan en las políticas públicas, la exclusión de estos grupos de la sociedad y su expulsión de la selva tropical que habitan ancestralmente.

### Resumen

Este capítulo tiene como objetivo avanzar en la comprensión de la historia de los pueblos de origen africano en la Amazonía y otras regiones tropicales de las Américas. Hay un énfasis en los patrones de asentamiento

---

<sup>a</sup> Center for Latin American Studies. Tropical Conservation and Development Program, University of Florida, USA, mcrose-ro@ufl.edu, enerosero@gmail.com

y las tradiciones de uso y manejo de los recursos naturales durante los dos períodos principales en la historia de los pueblos africanos en estas regiones: la esclavitud y los períodos posteriores a la abolición o libertad. Se basa en dos enfoques fundamentales que ilustran las contribuciones a la adaptación de los recursos genéticos, el conocimiento, los sistemas de creencias y las prácticas de gestión que han generado transformaciones positivas del paisaje tropical, que incluyen prácticas de gestión de los recursos naturales hasta el momento: la perspectiva del intercambio cultural y el enfoque sociohistórico. El capítulo se enfoca en tres países: Brasil, Surinam y Colombia. El capítulo propone argumentos geográficos y sociológicos al análisis sobre la invisibilidad de los pueblos afrodescendientes tanto en la investigación académica como en políticas en América Latina y la región amazónica. Además, este capítulo sugiere que existe la necesidad de que los académicos amazónicos comprendan mejor el manejo de los recursos naturales por parte de los pueblos afrodescendientes. Finalmente, se plantea que los afrodescendientes deben ser considerados uno de los actores clave para el desarrollo de estrategias de conservación. Es fundamental incluirlos en los enfoques de políticas de investigación y desarrollo científico para la región amazónica.

*Palabras clave: Pueblos de origen africano, manejo de recursos, legado botánico africano, ganadería, agrobiodiversidad, religiones africanas tradicionales, sistemas de creencias, cimarrones, palenqueros, comunidades quilombolas, palenques, perspectiva sociohistórica ambiental, resiliencia*

### 13.1 Introducción

Un elemento comúnmente pasado por alto en la historia de la Amazonía se refiere a la presencia y el papel de los pueblos de origen africano en la región. Las historias convencionales enfatizan correctamente los roles de los Pueblos Indígenas, los colonizadores europeos y los grupos posteriores de migrantes. Los pueblos africanos también forman parte de esa historia, pero sus contribuciones se han invisibilizado de forma rutinaria y, por lo tanto, se han subestimado. Esto es profundamente problemático porque sus patrones de asentamiento de tierras y tradiciones de manejo de recursos han contribuido de manera importante al conocimiento sobre la sostenibilidad en la Amazonía y en otras regiones de las Américas. La historia de los pueblos de origen africano en la Amazonía ofrece aportes a la investigación que pueden apoyar políticas de conservación.

Este capítulo narra la historia de los afrodescendientes esclavizados en las regiones tropicales de las Américas, particularmente en la Amazonía, desde una perspectiva histórica social y ambiental, así como un enfoque de intercambio cultural. Estas perspectivas permiten enfocarse en cómo las personas de origen africano contribuyeron a las prácticas de manejo sostenible en diferentes fases de adaptación a los paisajes tropicales en las Américas.

Revisamos la historia de estas poblaciones en la Amazonía durante dos fases clave: el período de la esclavitud, cuando fueron obligados a trabajar en las plantaciones o escaparon a los bosques y crearon sociedades cimarronas; y el período posterior a la abolición o liberación, cuando los afrodescendientes accedieron a los recursos naturales y ejercieron mayor libertad y autonomía.

El capítulo emplea enfoques de intercambio socioambiental histórico y cultural para mostrar cómo las poblaciones afrodescendientes han realizado manejo sostenible de los recursos en regiones de alta diversidad biológica, como la Amazonía. Aunque otros grupos culturales, como los Pueblos Indígenas, han contribuido de manera similar con prácticas de manejo sostenible, los pueblos de origen africano han hecho una contribución distinta al inspirarse en las tradiciones y creencias religiosas de sus territorios ancestrales (Cabrera 1954). Múltiples corrientes de pensamiento en los estudios afrolatinoamericanos, en los que el trabajo realizado por académicos y activistas afro ha tenido un papel principal, han sido cruciales para comprender las prácticas de los pueblos de origen africano en la Amazonía y en otras partes del trópico americano. Dicho trabajo de investigación llama la atención sobre las contribuciones de los pueblos de origen africano al manejo sostenible de los recursos en la Ama-

zonía (Cabrera 1954; Brandon 1991; Arocha 1998; Carney y Acevedo Marín 2003; García y Walsh 2017; Oliva 2017).

El capítulo analiza las rutas del comercio de esclavos, vinculando los sitios de origen con los sitios de destino en las regiones tropicales de las Américas. Destacar los puertos de llegada es clave para dar sentido a la migración de grupos de origen africano hacia y dentro de los diferentes países que comparten la cuenca amazónica. Hay un enfoque particular en tres países de la cuenca amazónica a los que se llevaron esclavos africanos: Brasil, Colombia y Surinam. Los barcos de esclavos embarcaron a la fuerza a los africanos, principalmente a lo largo de la costa tropical cultural y ecológicamente diversa de África Occidental. En consecuencia, los barcos negreros transportaban africanos de diferentes grupos étnicos con diversos sistemas de conocimiento, cultura y espiritualidad. El Paso Medio a través del Atlántico fue una prueba de supervivencia abrumadora para los africanos esclavizados (Carney y Rosomoff 2009). Los que sobrevivieron aportaron profundos conocimientos y amplia experiencia en la gestión de hábitats tropicales. Al igual que las sociedades indígenas de la Amazonía, los africanos a menudo procedían de regiones de la selva tropical y tenían sus propios conocimientos, creencias espirituales y experiencias profundas de larga data que luego aplicaron. Además, los barcos negreros transportaban diversa biota vegetal africana, que luego pasó a formar parte de la economía y la dieta de las sociedades del Nuevo Mundo, en gran medida gracias al saber hacer de las personas de origen africano (Wood 1996; Carney y Rosomoff 2009; Van Andel 2010)

La segunda parte de este capítulo se enfoca en los conocimientos y prácticas de los pueblos esclavizados, especialmente en las estrategias de manejo de recursos naturales de los pueblos de origen africano, enfatizando cómo las prácticas agroecológicas les permitieron adaptarse a nuevos ecosistemas y así autosostenerse. Las estrategias agroecológicas fueron aplicadas tanto por grupos esclavizados de origen africano como por comunidades cimarronas de esclavos que escaparon. En ambas situaciones, los afrodescendientes utilizaron estrategias agrícola-

las en las que imitaron los estratos de vegetación forestal con cultivos diversificados e incorporaron la agrobiodiversidad en medio de cultivos específicos, lo que permitió la adaptación a nuevos ambientes tropicales, incluyendo la Amazonía. Como resultado, los asentamientos cimarrones en varias partes de las Américas se consideran refugios de alta biodiversidad, debido a los conocimientos, rituales y prácticas locales (Carney y Voeks 2003; Legrás 2016; Carney 2020). Las poblaciones de origen africano han hecho una contribución significativa a las prácticas de manejo sostenible de los recursos en la Amazonía al basarse en prácticas tradicionales de los ecosistemas tropicales de África y adaptarlas a los ecosistemas tropicales de las Américas. Además, las religiones africanas tradicionales, sus valores sociales y reglas han desempeñado un papel central en la gestión de los recursos naturales. Aunque los pueblos de origen africano adaptaron sus sistemas de creencias en las Américas, el vínculo intrínseco entre los individuos, la sociedad y la naturaleza heredados de África continúa siendo la base de las reglas espirituales construidas en la diáspora (Eneji *et al.* 2012; Ekeopara y Ekpenyong 2016)

Si bien los pueblos de origen africano hicieron importantes contribuciones al conocimiento sobre las prácticas de manejo sostenible de los recursos en la Amazonía durante el período colonial, en el siglo XIX y a pesar de la liberación de los esclavos, el racismo blanco y la segregación social persistieron. El resultado fue que la sociedad blanca hegemónica ignoró las contribuciones de origen africano al manejo sostenible. En términos de religión africana, las creencias fueron consideradas brujería y condenadas al ostracismo por la Iglesia Católica. Además, la ciencia occidental también ignoró estas contribuciones, ya que también estaba dominada por los blancos. Esto ayuda a explicar la oscuridad en la que cayeron las contribuciones de origen africano, una oscuridad de la que ahora están siendo rescatadas, en particular por académicos afrolatinoamericanos.

Las comunidades afrodescendientes han navegado en este entorno sociopolítico desde que se promulgaron las leyes para abolir la esclavitud. Los bosques tropicales húmedos continuaron siendo un medio

de vida alternativo para los pueblos afro en el período posterior a la esclavitud (Leal 2004; Leal y Van Ausdal 2014; De-Torre 2018). Carney (2020) nos advierte sobre el regreso de la era de las plantaciones, que hoy se evidencia en países como Brasil y Colombia. Los bosques tropicales húmedos que alguna vez fueron considerados insalubres e improductivos por las sociedades latinoamericanas dominantes, hoy están siendo destruidos por la agricultura convencional. Al mismo tiempo, las sociedades occidentales están desplazando por la fuerza a los pueblos afro e indígenas de sus territorios ancestrales en muchas regiones de la selva tropical. Por el contrario, los ecosistemas biodiversos en la Amazonía y en otras partes del trópico de las Américas podrían manejarse de manera sostenible reconociendo las prácticas agroecológicas de los pueblos de origen africano. El “Plantationocene” amenaza los ecosistemas biodiversos como los de la Amazonía, así como las culturas que podrían manejarlos de manera sostenible (Carney 2020).

A lo largo del texto, este capítulo destaca mensajes centrales que hacen evidentes varias lagunas de información e investigación sobre la presencia africana en la Amazonía para informar el diseño de políticas efectivas. Lechini (2008) afirma que ignorar a los afrodescendientes en la investigación científica sobre lo social, cultural e histórico de los países iberoamericanos hace de ésta, una tarea incompleta. Este capítulo agrega a esta afirmación la necesidad de incluir el medio ambiente, la agroecología y el manejo de los ecosistemas tropicales a esta ecuación. Por lo tanto, los estudios de investigación para informar políticas de conservación necesitan una perspectiva interdisciplinaria que identifique y tenga en cuenta las contribuciones de las poblaciones africanas. Un abordaje interdisciplinario en la investigación debe considerar la perspectiva diferenciada como un camino para comprender e incluir las singularidades de los afrodescendientes en la región amazónica.

La necesidad de apoyar la investigación sobre biodiversidad, lenguajes, manejo de ecosistemas y técnicas en contextos de comunidades afrodescendientes permite una mejor comprensión de las estrategias de vida y el conocimiento ontológico relacional

asociado. Además, es esencial incluir el pensamiento académico afrolatinoamericano en la investigación y el diseño de políticas, en particular el generado por académicos afrolatinoamericanos. Esto permite obtener una comprensión de primera mano sobre el grupo social afrodescendiente y la situación actual que enfrentan en la región. Además, una mejor comprensión de las contribuciones de los afrodescendientes a la América tropical requiere promover la investigación en los países de habla no inglesa de la cuenca donde la investigación sobre los pueblos afroamazónicos es muy incipiente. Los esfuerzos por considerar a los afrodescendientes como actores clave para la conservación de regiones como la Amazonía serían inciertos y estériles si no cuentan e incluyen a los propios afrodescendientes y sus intereses de investigación.

Por otro lado, considerar a los grupos afroamazónicos como actores estratégicos para la conservación, el desarrollo sostenible y la gobernanza es una tarea desafiante en los países de la cuenca amazónica. Las comunidades afrodescendientes han sido invisibles en la sociedad latinoamericana y en los programas gubernamentales. Persiste el pernicioso mito de que los grupos afrodescendientes e incluso indígenas son incapaces de tomar decisiones. El enfoque diferencial mencionado anteriormente es una vía para abordar el racismo estructural y la desigualdad, ya que tiene en cuenta la diversidad cultural de la Amazonía.

### **13.2 La Presencia y los Roles de los Pueblos Afrodescendientes en las Regiones Tropicales de las Américas: Una Encrucijada Interdisciplinaria**

Las ideas propuestas en este capítulo se ubican en la encrucijada interdisciplinaria entre los aspectos sociológicos, históricos y ambientales relacionados con la gestión de la biodiversidad y los medios de vida de las sociedades afrodescendientes en la Amazonía. Específicamente, el capítulo explora la contribución a la agrobiodiversidad y la gestión de contextos tropicales por parte de los pueblos africanos que llegaron a las regiones amazónicas de Brasil, Colombia y Surinam. Dos marcos permiten este enfoque interdisciplinario; en primer lugar, la perspectiva de

intercambio cultural desarrollada por importantes académicos cuya investigación ofrece pistas cruciales para rastrear la agrobiodiversidad de los africanos esclavizados en las Américas. Esta perspectiva también puede aportar al estudio sobre la contribución de los afrodescendientes liberados a su continente de origen. En segundo lugar está la perspectiva sociohistórica en la era post-esclavista, la cual nos ayuda a ilustrar la capacidad de los pueblos de origen africano para gestionar los ecosistemas naturales y los cambios que implementaron en busca de su sustento. Estos grupos han luchado por mantenerse cultural, social y económicamente sin los recursos de una reparación justa después de la abolición de la esclavitud.

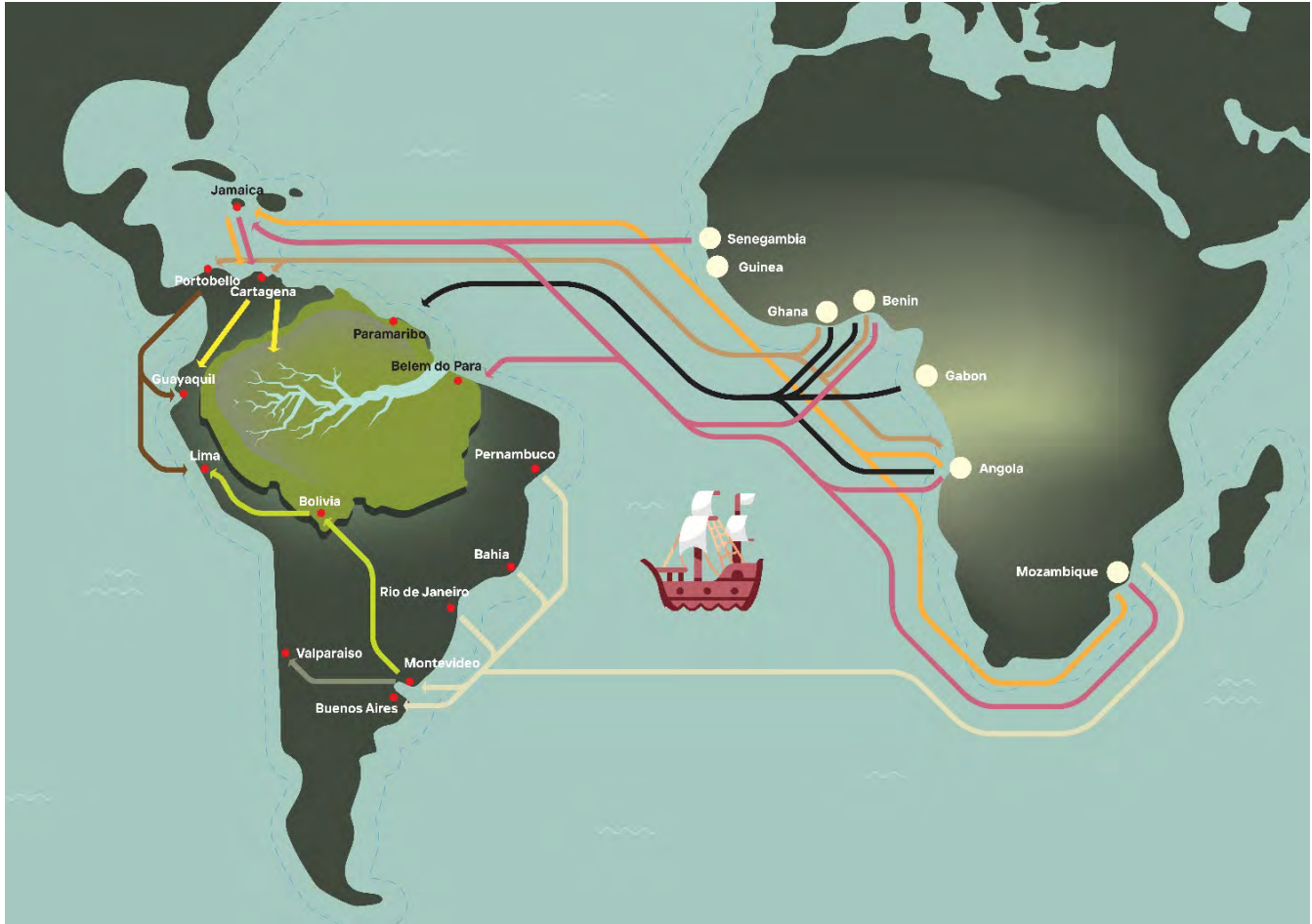
### 13.2.1 Tráfico de esclavos, puertos de llegada y entrada a la Amazonía

Esta sección presenta algunas regiones de origen de los africanos esclavizados y los puertos en donde desembarcaron los barcos negreros. El capítulo se enfoca en tres países para ilustrar las diferencias en la presencia afrodescendiente en la región amazónica: Colombia, Surinam y Brasil. Colombia representa a los países de la Amazonía occidental, en los que existe una menor percepción de la presencia africana en la Amazonía. Sin embargo, Colombia cuenta con comunidades afrodescendientes en esta región. Además, la Constitución colombiana reconoce el carácter colectivo de los territorios afro y puede facilitar la gobernabilidad local y la autodeterminación. Brasil y Surinam son países con importantes poblaciones afrodescendientes en la Amazonía. Los barcos de esclavos en estos países desembarcaban a las puertas de la región amazónica, y muchos africanos esclavizados lograron escapar. Actualmente existen múltiples comunidades cimarronas con procesos de organización que habitan y manejan diversos ecosistemas en la selva tropical. Adicionalmente, este capítulo considera algunos elementos centrales que median las dinámicas comerciales en ambos lados de América del Sur, que han jugado un papel en la migración interna y la llegada de esclavos a la región amazónica (Borucki 2009; O'Malley y Borucki 2017).

Durante los 400 años que duró la trata de esclavos africanos se realizaron más de 80.000 viajes y se transportaron aproximadamente 12,5 millones de personas, principalmente a manos de Gran Bretaña, Francia, España, Portugal y Holanda (Eltis 2001 p. 42; Romero 2017). Los europeos obtuvieron su mercancía humana a lo largo de la costa occidente de África en los países que ahora se conocen como Togo, Benín, Nigeria, Angola, Ghana y Guinea. Llamaron a la costa occidente de África la “Costa de los Esclavos” (Figura 13.1). A fines del siglo XVIII, el tráfico de esclavos aumentó a quince mil africanos por año (Miller 1989).

Es importante destacar el papel tanto del mercado marítimo de esclavos como de la densa red de tráfico dentro de América del Sur, que incluía múltiples rutas, transbordos y transacciones entre comerciantes. Estas dinámicas comerciales afectaron directa o indirectamente la llegada de esclavos a la región amazónica, especialmente al occidente de América del Sur. O'Malley y Borucki (2017) resaltan la importancia del desembarco inicial de cautivos africanos en el Nuevo Mundo para comprender el comercio interno de esclavos en América del Sur. Una persona africana que llega a su destino final puede considerarse un sobreviviente de la odisea del comercio transatlántico de esclavos. Durante este viaje, una persona era vendida y comprada varias veces dentro de la densa red de tráfico, que incluía diferentes puertos en las islas del Caribe y múltiples traficantes de esclavos e intermediarios como los holandeses, ingleses, franceses y daneses. Mientras se llevaban a cabo las innumerables transacciones, una persona esclavizada enfrentaba situaciones extremadamente drásticas que incluían hambre, desnutrición, enfermedades, lesiones, palizas y abusos de todo tipo (Newson y Minchin 2007). Además, dependiendo de los puertos de desembarco y destinos dentro de América del Sur, los esclavos se vieron obligados a marchar durante varios días por la diversa geografía, soportando climas extremos como el frío de los Andes. El viaje dentro de América del Sur dependía de muchas variables, como la geografía, el imperio gobernante y sus leyes, la demanda de mano de obra y los costos de transporte. Para satisfacer la deman-





**Figura 13.1** Rutas del comercio de esclavos y principales puertos de desembarco en América del Sur.

da de mano de obra esclava en el occidente de América del Sur, el viaje de una persona esclavizada también podría incluir viajes por tierra para hacer transbordo y continuar la travesía a lo largo de la costa del Pacífico (Maya 1998; O'Malley y Borucki 2017).

### 13.2.2 Avanzando dentro de América del Sur

La dominación española y portuguesa de América del Sur influyó tanto en la incursión de los imperios en la Amazonía como en la llegada de personas de origen africano. Según Granero (1992), la incursión española hacia la Amazonía no fue tan decisiva y directa como la de los portugueses en Brasil, o la de los holandeses, franceses e ingleses en la Amazonía Norte.

#### 13.2.2.1 Colombia y Panamá: arribo indirecto a la región amazónica

En 1717, la corona española fundó el Virreinato de la Nueva Granada. Esta entidad territorial facilitaba tanto el acceso a la parte occidental de Sudamérica como también la navegación en dos océanos, el Atlántico y el Pacífico. Esta posición geográfica le daría a España acceso al Amazonas a través del noroeste de América del Sur y de la Cordillera de los Andes hacia el oriente.

Por otro lado, había varias rutas centrales para el transporte de esclavos africanos y mercancías hacia el occidente y el oriente de América del Sur (ver Figura 13.1). Una ruta era desde los puertos de Cartagena de Indias en la actual Colombia y Portobello en

la actual Panamá, a Guayaquil (Ecuador) y Lima (Perú) (Klein 1993; Maya 1998). La ruta terrestre desde Cartagena hacia las regiones del sur aprovechaba la navegabilidad de grandes ríos como el Magdalena y el Atrato, por donde los comerciantes desembarcaban sus mercancías humanas. Muchos cautivos fueron llevados a las regiones densamente boscosas del norte de Colombia (ver cuadro 13.1). Muchas personas esclavizadas llegaron a la región paralela al Océano Pacífico. Otros debieron caminar hacia el sur atravesando toda Colombia hasta llegar a Quito. Otros esclavizados tuvieron que caminar a través de los Andes hacia el Perú (Maya 1998; Romero 2017; O'Malley y Borucki 2017). A mediados del siglo XVII, Cartagena de Indias ya era el principal puerto negrero de toda Hispanoamérica (Maya 1998 p. 7). La mayor oferta de esclavos que ingresó por el puerto colombiano de Cartagena provino de Benín, Angola, Ghana y Guinea. Las principales etnias fueron los Ararats, Lucumí, Zape, Angola, Congo, Viáfara, Cambindo, Matambas, Carabalí y Popó. Romero (2017) menciona que los africanos mantuvieron como apellidos los nombres de sus etnias y lugares de origen.

Una ruta para transportar a los africanos al sur de la Amazonía y a otras regiones controladas por los españoles utilizó las redes comerciales del Océano Atlántico Sur desde Mozambique hasta Montevideo y Buenos Aires (Silva da Silva y Costa Barbosa 2020). Luego, según O'Malley y Borucki (2017), los españoles hacían marchar a los africanos esclavizados por la región del Río de la Plata para llegar a la Cordillera de los Andes en el Alto Perú (hoy Bolivia). Los esclavos a menudo marchaban hasta los mercados costeros peruanos y a Valparaíso en Chile (O'Malley y Borucki 2017).

Los viajes de los esclavos dentro de América del Sur han sido muy incipientemente registrados por los historiadores. Además, la llegada de personas esclavizadas a la región forestal de los Andes orientales y su participación en las posteriores oleadas de migración a la Amazonía se han abordado mínimamente en la literatura. Renard-Casevitz *et al.* (1988) realizaron un estudio interétnico sobre los dos primeros siglos de la colonización española desde los

Andes ecuatorianos hasta los Andes bolivianos y el límite con las selvas montañosas orientales. El estudio revela la presencia de una población de origen africano que cumple varios roles; las crónicas coloniales mencionan grupos de africanos con los contingentes españoles cargando cañones y abriendo caminos. También mencionan esclavos en busca de oro, trabajando en plantaciones de azúcar y participando en revueltas con el grupo Indígena Masiagua de Perú. Los académicos también destacan la presencia de asentamientos de negros cimarrones en el piedemonte amazónico. Durante el período temprano de la colonización, la frontera entre los Andes y las regiones selváticas como la Amazonía no solo era ecológica, sino también epistémica; Castro-Gómez (2010) menciona la concepción de una región andina donde floreció la civilización en contraste con el salvajismo natural y cultural de la Amazonía.

En Colombia también se llevó a cabo la misión de traer civilización y salvación que se viene realizando desde los primeros tiempos de la colonización española. En Putumayo, los negros jugaron un papel central en la fundación de Mocoa. A pesar de la presencia de afrodescendientes y la evidencia de *palenques* en el occidente amazónico colombiano, el estudio sobre la población afro en esta región es muy reciente. La evidencia de la presencia de afrodescendientes en el occidente de la cuenca amazónica desde la época colonial amerita líneas de investigación antropológicas, ecológicas y sociológicas similares a las que se han llevado a cabo en la región oriental de América del Sur y el Caribe, que permitan realizar estudios comparativos.

#### 13.2.2.2 Brasil y Surinam: arribo directo a la región amazónica

A mediados del siglo XVII, los holandeses establecieron su colonia en el nororiente de América del Sur. Entre finales del siglo XVII y principios del siglo XVIII, Curazao fue un importante centro atlántico, desde donde salían cargamentos de esclavos hacia la colonia holandesa de Surinam (O'Malley y Borucki 2017). Se estima que 300.000 africanos llegaron a Surinam como esclavos, desde las regiones entre el

### Cuadro 13.1 El mercado de Mompox

Mompox es la isla fluvial más grande de Colombia a orillas del río Magdalena. Los africanos esclavizados ingresaron al interior del país por el río Magdalena y el río Cauca. Se distribuyeron hacia las haciendas, los centros poblados y hacia la región del Pacífico. Toda la región por donde corren estos ríos estaba cubierta por densos bosques, que fueron refugio de los cimarrones que eventualmente tuvieron relaciones comerciales con los centros urbanos. Recordemos que la llegada a la Amazonía por el lado occidental de América del Sur se dio de manera indirecta en países como Colombia, Ecuador y Perú, ya que sus economías se asentaron en relación a los Andes y el Pacífico. Llegar al Amazonas requería cruzar la alta cordillera de los Andes.



**Figura 13B.1** Mercado, Mompox, Colombia, 1826. Las rutas de entrada a las regiones occidentales de América del Sur y la Amazonía partían de Cartagena de Indias y los principales ríos colombianos. Fuente: Alcide Dessalines d'Orbigny, *Voyage pittoresque dans les deux Amériques* (D'Orbigny 1853 p. 59) (Paris, 1836), p. 59, fig. 2. (Copia en el Departamento de Colecciones Especiales, Biblioteca de la Universidad de Virginia) *Imágenes de esclavitud: Un registro visual del tráfico de esclavos y la vida de los esclavos en la doáspora africana temprana*, consultado el 15 de abril de 2021, <http://slaveryimages.org/s/slaveryimages/item/748> Derechos: La imagen es de dominio público. Los metadatos están disponibles bajo Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International.



**Figura 13.2** La región establecida en tiempos de Colón como “Terra Firma” es una zona de ingreso de mercancías y esclavos a América del Sur y, por tanto, a la región amazónica. La región abarca los países actuales de Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana, Panamá y Venezuela. Mapa dibujado por R. Bonne y otros (1771). Fuente suministrada a Wikimedia Commons, el repositorio de medios gratuito de Geographicus Rare Antique Maps como parte de un proyecto de cooperación. <https://www.geographicus.com/>

sur de Gabón y el norte de Angola, Ghana y Benín, principalmente para trabajar en las plantaciones de azúcar.

La crueldad de los amos holandeses hizo que muchos esclavos escaparan y se refugiaron en la densa selva amazónica. De hecho, Thompson (2006) argumenta que los países productores de azúcar tenían las historias laborales más brutales y la mayoría de las comunidades cimarronas. Las comunidades cimarronas en Surinam son diferentes y tienen su propia cultura e idioma; estos grupos lucharon por

la libertad durante aproximadamente un siglo y lograron establecer territorios autónomos dentro de densas selvas tropicales (Van Andel 2010). Surinam declaró la abolición de la esclavitud en 1863. Los antiguos esclavos de las plantaciones costeras se asentaron principalmente en la capital Paramaribo. Como lo ilustra la Figura 13.5, en la actualidad, todavía existen 6 comunidades cimarronas semiindependientes con una población total de 72.553 (Vossen *et al.* 2014). Surinam es considerado uno de los lugares con mayor diversidad étnica y cultural del mundo, con un 37% de población de origen indio asiático, un

15% de origen javanés y un 52% afrodescendiente (Moya 2012).

Por otro lado, las rutas de esclavos a Brasil incluían puertos en varias regiones de la costa occidental de África, como Senegambia, África centro-occidental y Bahía Santa Helena, el Golfo de Benín y Suroriente de África, especialmente Mozambique (Arruda *et al.* 2014; Silva da Silva y Costa Barbosa 2020). Los puertos de Benguela y Luanda extendieron la ruta de Angola, que fue responsable de la oferta directa de africanos como esclavos para ser enviados a las Américas (Miller 1989, 1997; Ferreira 2012; Gardner *et al.* 2012). Durante el período colonial, los barcos negros llegaban a los puertos de Bahía y Pernambuco, lejos de la Amazonía, debido a la floreciente economía azucarera.

Aunque las actividades extractivas eran consideradas de menor importancia para la economía nacional, estas eran la base de la economía amazónica. Pará (Grão Pará) es un gran estado ubicado en el Delta Amazónico. Los portugueses utilizaron Belém do Pará para controlar el acceso al río Amazonas (Legrás 2016; Silva da Silva y Costa Barbosa 2020). A fines del siglo XVII, Belém se convirtió en la capital de la región amazónica. La esclavitud desempeñó un papel importante en la región amazónica colonial. Los esclavos africanos fueron fundamentales para el crecimiento económico del estado de Grão-Pará y Maranhão. Al desembarcar, los esclavos negros fueron trasladados al interior para impulsar la economía brasileña. Muchos esclavos permanecieron en Belem trabajando para los pobladores como músicos, carniceros, artesanos, curanderos y agricultores (Alonso 2012; Silva y Saldivar 2018). A mediados del siglo XIX, el auge de la extracción de caucho era la actividad económica central de la región amazónica, tan importante para Brasil como el café. Esto aumentó la necesidad de mano de obra esclava. Sectores de la sociedad civil de Para, a partir de 1869, promovieron la necesidad de emancipar a todos aquellos que realizaban trabajos serviles (Vergolino-Henry y Figueiredo 1990; Da-Fonseca 2011).

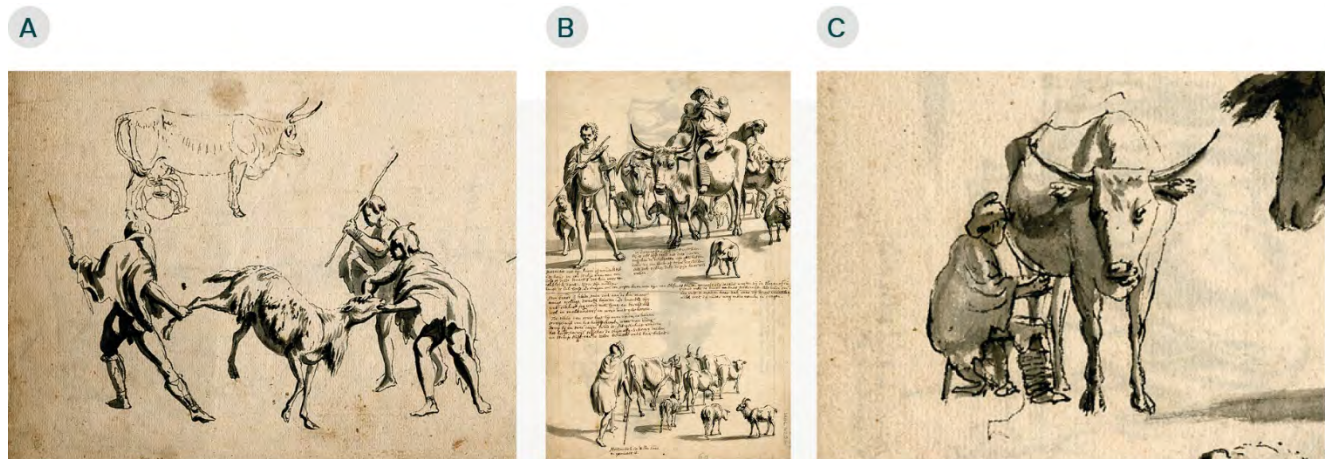
Los trabajos de investigación sobre el aporte de la población afrodescendiente a las Américas han sido

más prolíficos en los países de habla no hispana. Sin embargo, hay aspectos fundamentales que requiere atención por parte de la investigación como las prácticas tradicionales de los ecosistemas tropicales de África que se adaptaron a las condiciones tropicales de las Américas. Académicos afrolatinoamericanos avanzan en comprender plenamente esas prácticas en términos de sus orígenes y adaptación.

### **13.3 Implicaciones de ser Originario de Regiones Tropicales en la Adaptación de los Africanos Esclavizados y sus Descendientes en las Américas**

Las sociedades latinoamericanas, incluyendo ciertas tendencias académicas, piensan que los grupos afrodescendientes deben su conocimiento, cultura y acción al contacto con los Pueblos Indígenas americanos, criollos y europeos. Sin embargo, esta perspectiva pasa por alto o ignora varios aspectos que han jugado un papel central tanto en la resiliencia de los Pueblos Indígenas africanos como en sus contribuciones a la economía y el bienestar de las sociedades de las Américas.

Cuando los portugueses llegaron para explorar el África Occidental en 1443, los Pueblos Indígenas habían estado construyendo complejos culturales y agrícolas durante milenios; ya habían domesticado muchas especies que el mundo conoce hoy y desarrollado medios de vida y sistemas extractivos en los diversos ecosistemas tropicales de África (Foreign Office 1920; UNESCO 1959; Carney y Rosomoff 2009; Van Andel *et al.* 2014). Provenir de una zona tropical fue una ventaja significativa para los africanos, cuando se compara su habilidad para adaptarse al trópico americano con la de los europeos. Esto se puede observar en los sistemas agrícolas y estrategias de subsistencia de los pueblos afrodescendientes, tanto los esclavizados como los miles que huyeron a la selva (*cimarrones*), como ilustraremos con ejemplos tanto del oriente como del occidente de América Latina (Carney 2020). La composición florística de los bosques tropicales africanos y las regiones tropicales de las Américas es muy diferente; Vossen *et al.* (2014) afirman que África y las Américas comparten solo el 1% del número total de especies, incluyendo las denominadas malas hierbas.



**Figura 13.3** Cuando comenzó la trata transatlántica de esclavos, los barcos transportaban indígenas africanos esclavizados y sus conocimientos sobre el cultivo de especies de plantas tropicales y la crianza de animales domésticos desconocidos en las Américas en ese momento. Las primeras representaciones realistas de ganado de Khoikhoi (Cabo Occidental, Sudáfrica) probablemente se dibujaron alrededor de 1713 o antes. El ganado pertenecía a las razas Sanga, que resultaron del cruzamiento del ganado salvaje autóctono encontrado en el norte de África y el Sahara hace 8.000 años con el cebú jorobado introducido en África desde Asia hace más de 2.000 años o antes. A) Hombre Khoi lidiando con una oveja recalcitrante; B) Familia Khoi que viaja con sus animales domésticos: bueyes, ovejas, cabras y perros; C) Persona khoi ordeñando. Fuente: Biblioteca digital mundial. La Biblioteca del Congreso. Con el apoyo de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura <https://www.wdl.org/en/item/11278/>. Fecha de descarga: 04.02.2021

Los Pueblos Indígenas africanos lograron sobrevivir identificando similitudes con la flora de su continente de origen e incluso renombrando muchas de las especies que encontraban (Van Andel *et al.* 2014).

Además, las naciones latinoamericanas también pasan por alto el hecho de que muchas de las actividades económicas que conocemos hoy en las regiones tropicales de las Américas son ajenas a este continente. Algunos ejemplos familiares para los latinoamericanos son la ganadería y las actividades agrícolas que se han expandido a expensas de los bosques tropicales, transformando los paisajes. La ganadería proviene originalmente de Europa, África y Asia; es decir, las especies de bovinos, ovinos, caprinos, porcinos, pastos y muchas otras plantas forrajeras fueron importadas a las Américas durante la conquista y la época colonial (De-Mortillet 1879; Epstein 1971; MacHugh y Bradley 2001; Carney y Rosomoff 2009). En cuanto a la agricultura, también podemos decir que muchas especies y técnicas de cultivo son ajenas a las Américas. El café y la caña de azúcar se volvieron centrales en la economía global. Estas especi-

es se cultivaron a expensas de los bosques y los humanos esclavizados. Además, el conocimiento africano sobre el manejo de ecosistemas tropicales para el sustento se debió requerir a fin de adaptar las especies foráneas de plantas y animales a las condiciones de América del Sur. La evidencia del conocimiento y la contribución de los africanos a las Américas con respecto a tecnologías agrícolas y ganaderas ha sido estudiada por importantes académicos. Estos investigadores han refutado la creencia generalizada de que muchas técnicas agrícolas para el cultivo de especies tropicales se atribuyen al ingenio europeo. Este es el caso del arroz (*Oryza glaberrima*), una especie vegetal emblemática de África, cultivo que se volvió crucial en economía de las Américas, y se adaptó gracias al conocimiento africano (Wood 1996; Carney 1996; Carney y Rosomoff 2009).

### 13.4 Rastreado el Legado Africano en las Américas

Carney (2009, p. 5) menciona que el vínculo entre cultura y medio ambiente ha sido tradicionalmente la agricultura. De hecho, el legado africano en las

Américas se remonta tanto a la agrobiodiversidad como al conocimiento de técnicas agrícolas, manejo de semillas y adaptación a nuevos entornos, así como a prácticas culinarias (Carney y Rosomoff 2009; Zabala-Gómez 2017).

Esta sección analiza varios enfoques de investigación interesantes que enfatizan otros roles de las poblaciones africanas, especialmente para estrategias de conservación y manejo sostenible de regiones de gran importancia para la conservación biológica como la Amazonía.

La domesticación independiente de especies de plantas y animales comenzó entre 13.000 y 15.000 años atrás. La producción de alimentos surgió de manera independiente en al menos nueve áreas del mundo, y las especies y el conocimiento han viajado entre continentes en diferentes momentos de la historia humana (Diamond 2002; Gupta 2004). En África, la domesticación de especies podría haber tardado dos o tres milenios en realizarse (Carney y Rosomoff 2009). Hay dos épocas centrales en las que tuvo lugar un importante intercambio botánico. El intercambio monzónico entre las regiones del Viejo Mundo se produjo entre el 300 a. C. y el 700 d. C., y una de las rutas, el Océano Índico occidental a través de África, contribuyó al intercambio de casi 2.000 especies de cereales, tubérculos vegetales y leguminosas a Asia, por lo que ayudó a transformar diversos sistemas alimentarios (Carney y Rosomoff 2009 p. 7; Seland 2014). La segunda época fue en el siglo XV con la expansión ibérica, que resultó en el llamado Intercambio Colombino (Carney y Rosomoff 2009 p. 7; Van Andel 2010; Van Andel et al. 2014). Los africanos han contribuido plausiblemente a los sistemas alimentarios mundiales, especialmente a los de las Américas. El intercambio de plantas de origen africano hacia las Américas y el papel de los africanos esclavizados en la adaptación de estas especies también se refleja en los cultivos comerciales en las plantaciones del Nuevo Mundo (Carney 2009, 2020). Las especies de origen del sur de Asia, como los plátanos y las bananas, llegaron a África a través del antiguo comercio de productos básicos dentro del Viejo Mundo, y se convirtieron en alimentos básicos cruciales mucho antes de que los portugueses co-

menzaran a explorar la costa de África occidental. Posteriormente, los plátanos y las bananas se convirtieron en alimentos básicos fundamentales en algunas regiones tropicales de las Américas a partir del llamado “intercambio colombino”. Según Crosby (2003), durante este tiempo hubo intercambios cruciales entre el Viejo y el Nuevo Mundo en términos de cultivos alimentarios, conocimientos e incluso enfermedades, que han sido desatendidos por los estudios económicos.

#### **13.4.1 Los barcos de esclavos y el intercambio cultural entre las regiones tropicales de África y las Américas**

El intercambio de plantas de origen africano y el papel de los africanos esclavizados en la adaptación de estas especies al Nuevo Mundo comenzó precisamente con los barcos negreros. Los barcos de comercio de esclavos transportaron a más de 12,5 millones de seres humanos, sin incluir a la tripulación, y los alimentos básicos que eran cruciales para cruzar con éxito el Atlántico fueron transportados junto con las personas esclavizadas. Según Carney y Rosomoff (2009), los barcos se aprovisionaban en diferentes lugares de la costa occidente de África, lo que abastecía una gran diversidad de especies vegetales y animales para la subsistencia humana. La *Oryza glaberrima* se introdujo en las Américas como alimento básico en los barcos de esclavos; esta especie es cultivada hoy en América por personas de origen africano (Carney y Acevedo Marín 2003; Carney 2009; Carney y Rosomoff 2009; Van Andel 2010). Hace cuatro mil años, los africanos domesticaron el arroz a lo largo de la llamada Costa del Arroz, que es el área tropical entre Senegambia, Sierra Leona y Liberia (Johnny *et al.* 1981; Van Andel *et al.* 2014). Las especies africanas fueron desplazadas por las asiáticas (*O. sativa* L.) cuando se introdujeron los molinos mecánicos en las Américas. En la tradición oral tanto de los países que comparten la región amazónica como de los Estados Unidos, se cuenta la historia de mujeres africanas que escondían granos de arroz en su cabello, lo cual les permitía cultivarlo en las Américas (Carney 2004; Van Andel 2010). En la región del Pacífico de Colombia, las comunidades afrodescendientes habitantes de los bosques tropi-



**Figura 13.4** Un negro fugitivo. Pierre Jacques Benoit (1782-1854) fue un artista belga que visitó la colonia holandesa de Surinam en 1831 (Benoit 1839). Los ecosistemas tropicales de las Américas eran lugares familiares para los cimarrones, teniendo en cuenta que sus lugares de origen eran principalmente las regiones tropicales de África. “Este grabado muestra a un esclavo fugitivo sentado en su refugio, con varios utensilios y bienes, incluyendo un rifle y una canoa, junto a un río en la selva”. El autor se encontró una vez con uno de estos fugitivos en un bosque casi impenetrable donde había vivido durante tres años. “No tenía familia ni compañía y vivía de cangrejos, monos, serpientes, plátanos, todo lo que la naturaleza le ofrecía. Solo se había aventurado dos veces a Paramaribo, para intercambiar varios productos forestales por perdigones, pólvora y ginebra”. Derechos: La imagen es de dominio público. Los metadatos están disponibles bajo Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International.

cales han cultivado y molido arroz tradicionalmente. Según informantes clave de Noanamá, departamento del Chocó de la mencionada región (B. Muriillo, comunicación personal, 22 de junio de 2021), una práctica muy común de las mayores (mujeres con grandes conocimientos tradicionales, generalmente entradas en años) habitantes de selva era esconder objetos de valor como dinero u oro en su cabello cuando navegaban por los ríos para visitar los

centros urbanos. Varios académicos han destacado el papel de las mujeres de origen africano en la agencia, la resistencia y la resiliencia del grupo (Carney 2009; Hurtado *et al.* 2018).

El cultivo de arroz africano fue fundamental para la economía de varios países de las Américas. Carney (2004, p. 13) comenta que en 1775 en Brasil se promovía el cultivo de algodón y arroz en la región ama-

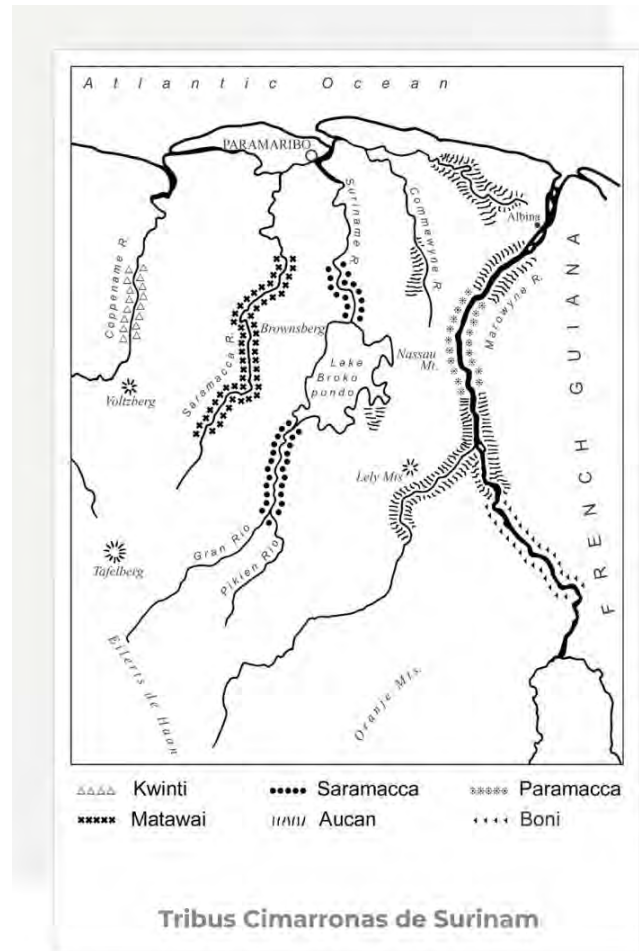


zónica — Belem do Pará y Maranhão — y se compraban africanos en la costa occidental por su conocimiento de la técnica de cultivo. El arroz también se cultivaba en plantaciones de azúcar, que tenían un gran número de africanos esclavizados, como en la región de Pernambuco. En Surinam, los estudios antropológicos registraron 74 nombres de arroz en las lenguas de las comunidades cimarronas (Van Andel 2010). Como se mencionó anteriormente, el cultivo de especies de arroz africano (*Oryza glaberrima*) ha sido central en las plantaciones de arroz y en la economía de los Estados Unidos y América del Sur. El cultivo y su tecnología se han atribuido al ingenio de los propietarios de las plantaciones. Sin embargo, las huellas de investigaciones históricas, arqueológicas y etnobotánicas realizadas por importantes estudiosos en diferentes contextos de las Américas presentan evidencia de la contribución africana en términos de tecnología y agricultura para cultivos comerciales y alimentarios de origen africano. El Café, la okra, el sésamo y la nuez de cola, entre otras especies africanas, actualmente también forman parte de la cultura alimentaria, agrícola y gastronómica en particular de América tropical y el Caribe (Clarence-Smith y Topik 2003; Carney 2009; Carney y Rosomoff 2009; Van Andel 2010; Harris *et al.* 2014; Van Andel *et al.* 2014; Agha 2016).

Otra especie nativa icónica de la selva tropical del África es el árbol de la nuez de cola, el principal ingrediente de la Coca-Cola. Esta nuez se encuentra en los sistemas de cultivo de algunos Pueblos Indígenas de la Amazonía, evidencia de los intercambios de especies para el cultivo entre los continentes. Otro ejemplo de intercambio es el cacao, que es central en la economía rural de Ghana.

### 13.5 Agroecosistemas de Cimarrones y Esclavos de las Plantaciones. Estrategias de Resiliencia en las Regiones Tropicales de las Américas

El fenómeno cimarrón se reporta en la región norte y nororiente de Sudamérica, en el Caribe (Thompson 2006), y en la región occidental de Sudamérica (De Friedemann y Arocha 1986; Renard-Casevitz *et al.* 1988; De Friedemann 1993; Maya 1998). Asimismo, los alimentos básicos de los barcos de esclavos se convirtieron en las semillas básicas de los cimarrones para la agricultura de subsistencia en las



**Figura 13.5** Tribus Cimarronas de Surinam. Ilustración de H. Rypkema. Centro de Biodiversidad Naturalis. Muchas especies de plantas africanas que llegaron inadvertidamente en barcos de esclavos ayudaron a los cimarrones y a los grupos de esclavos a sobrevivir. Sin embargo, las nuevas composiciones de flora y fauna obligaron a estas comunidades a construir sus propias clasificaciones y adaptarse a un nuevo entorno. Fuente: Ilustración de H. Rypkema. En: Van Andel *et al.* (2014).

Américas. La supervivencia de las personas esclavizadas que lograron escapar dependía de sus habilidades y conocimientos para obtener suministros de alimentos en los nuevos entornos. De manera similar, en los espacios territoriales autónomos cimarrones, construidos en medio de los bosques de la América tropical, estas comunidades dependían de conocimientos y técnicas desarrolladas en el África occidental y central (Maya 1998; Thompson 2006). En Colombia, algunos enclaves cimarrones se dedicaron al pastoreo de ganado cebú, al cultivo de maní



**Figura 13.6** A “Vista del mercado central de verduras, frutas y aves de Paramaribo en 1831 (Surinam) ubicado entre casas de estilo holandés” (traducción). Se destaca el papel central de los afrodescendientes en el mercado de alimentos. Las mujeres jugaron un papel central en la comercialización de alimentos en las regiones del oriente y nororiente de América del Sur. Estas mujeres fueron llamadas *higglers* en las colonias británicas y *quitandeiras* en Brasil (Carney 2020; Carney & Rosomoff 2009). También se observan cabras, que son una especie foránea a las Américas, así como ganado vacuno, porcino y ovino. Vue de gran Marché aux légumes, fruits et volailles in *Slavery Images*, available: <http://slaveryimages.org/s/slaveryimages/item/2355> B) Lechera y mujeres negras cargando leche en Surinam. Fuente: "Figura 66" en Pierre Jacques Benoit, *Voyage à Surinam; description des possessions néerlandaises dans la Guyane* (Bruxelles: Société des Beaux-Arts de Wasme et Laurent, 1839). Derechos: La imagen es de dominio público. Los metadatos están disponibles bajo Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International.

vinculado a ritos funerarios, a la cría de cerdos y a la construcción fortificada de *palenques*. Estas características dan cuenta de las comunidades cimarronas y los lugares de origen de los Pueblos Indígenas africanos que llegaron a Colombia por la ciudad portuaria de Cartagena de Indias.

Tanto los esclavos de las plantaciones como los cimarrones fugitivos dependían para sobrevivir de sus conocimientos botánicos medicinales, curativos y mágicos, religiosos y nutricionales, entre otras habilidades (Carney y Marín 2003; Andel *et al.* 2007; van't Klooster *et al.* 2016). Andel *et al.* (2014) mencionan que el patrimonio botánico africano en las Américas se refleja en las prácticas de subsistencia de los grupos que aún habitan los bosques tropicales. Los sistemas de cultivos múltiples de muchas comunidades del cinturón tropical africano transformaron la selva tropical en un bosque alimentario, incorporando alimentos básicos amerindios como

maíz, cacao, camote, yuca y maní (Carney y Rosomoff 2009; Carney y Acevedo 2003 pp. 25, 88).

La palabra Kilombo proviene de la sociedad guerrera de los Ovimbundil, una etnia bantú de la meseta del centro de Angola cuya lengua es principalmente el umbundu y estaban en permanente conflicto con los europeos. En Brasil, el Consejo Portugués de Ultramar definió oficialmente el asentamiento de africanos esclavizados fugitivos como *quilombo*. A fines del siglo XVI, había más de cincuenta ingenios azucareros en Brasil y en ellos trabajaban unos quince mil esclavos africanos. Científicos sociales, arqueólogos e historiadores han estudiado el fenómeno cimarrón en Palmares, Estado de Alagoas, considerado uno de los más importantes de Brasil. Estos esclavos procedían directamente de las zonas bantúes de Angola y Congo en el siglo XVII. Establecieron relaciones locales tanto con Pueblos Indígenas como con comerciantes locales y europeos

(Domínguez y Funari 2008; Stenou 2004). Estos asentamientos también albergaron a indígenas, mulatos, *caboclos*, soldados fugados y otros individuos discriminados por la sociedad mayoritaria. Las mismas características han sido reportadas para otras regiones donde hubo asentamientos de esclavos fugitivos. Las comunidades cimarronas son un depósito de recursos, conocimientos y prácticas agrícolas sobre plantas africanas, los cuales alteran ligeramente el paisaje de los bosques naturales. Tanto las especies alimenticias como las medicinales que se encuentran en los agroecosistemas cimarrones provienen de varias regiones tropicales de África; Carney y Acevedo (2003) mencionan algunas de estas regiones: las sabanas occidentales entre Costa de Marfil y el lago Chad, la selva tropical centro-occidental que comprende Nigeria y Congo, y las sabanas orientales entre Sudán, Etiopía y Uganda. Además de las especies alimenticias, los africanos esclavizados también trajeron plantas medicinales.

Carney y Acevedo (2003) argumentan que el Caribe tiene una rica farmacopea; de 82 plantas medicinales identificadas, 43 son nativas de África.

### 13.6. Religión y Naturaleza

Las poblaciones de origen africano han hecho una contribución significativa a las prácticas de manejo sostenible de los recursos en la Amazonía al aprovechar las prácticas tradicionales de los ecosistemas tropicales de África y adaptarlas a los ecosistemas tropicales de las Américas. El arroz africano se considera un regalo de Dios y, como el resto de la naturaleza, es parte de la forma de comprender el mundo y de la religión tradicional. Las prácticas tradicionales han sido evidentes en la adaptación de sistemas agrícolas y especies vegetales y animales de origen africano en las Américas. Asimismo, las religiones africanas tradicionales fueron transformadas y recreadas en las Américas, manteniendo el vínculo



**Figura 13.7** Imágenes de casas de negros. Pierre Jacques Benoit (1782-1854). Agrobiodiversidad en el patio de la entrada y los alrededores de la casa. Sistemas agrícolas multiestratos y mixtos de cimarrones y pueblos esclavizados para la alimentación, la comercialización, la medicina y los rituales.

intrínseco entre individuo, sociedad y naturaleza descrito en los sistemas de creencias, principios y códigos de conducta escatológicos de las sociedades africanas (Ekeopara y Ekpenyong 2016; Eneji *et al.* 2012). Partiendo de Escobar (2018), se puede decir que los africanos llegaron a ambientes que facilitaron la relación ontológica, permitiéndoles adaptarse y seguir siendo en el mundo. La madre universal para los pueblos de origen africano equivale al monte. Según las primeras líneas del libro más renombrado de la escritora e investigadora cubana Lidia Cabrera, “El monte es el lugar de donde todo surge y el lugar al que todo vuelve. Todo está en el monte, las fuerzas sobrenaturales, los ancestros, los Orishas, los buenos espíritus y los malos espíritus... del monte salió la vida, nosotros [los afrodescendientes] somos hijos del monte” (Cabrera 1954). Los grupos de origen africano desarrollaron diferentes religiones y creencias como el candomblé en Brasil; santería, ifá y abakuá en Cuba; vudú en Haití; el orisha en Trinidad y Tobago; winti entre los criollos de Surinam; y varias otras creencias entre los cimarrones. Algo en común entre las nuevas religiones afrodescendientes es el papel central que juega la naturaleza y la relación que se establece entre ésta y los seres humanos. Una historia que conecta tres continentes a través del viaje transatlántico es la de la astuta araña Ananse (Deandrea 2004). Este es un personaje mítico de la cultura Akan del sur de Ghana y Costa de Marfil y es muy conocido entre los afroamericanos y afrocaribeños. El personaje también ha tejido una red por Sudamérica. La tramposa Ananse es central en el arte y la literatura en Brasil y Surinam. Ananse habría llegado a la Amazonía colombiana por la Costa Pacífica. La araña conecta intrínsecamente al ser humano afro con el territorio ancestral y la naturaleza desde los rituales asociados al nacimiento (Arocha 1999; Escobar 2018; Lozano 2017).

### 13.7 Agrobiodiversidad, la Estrategia de Resiliencia tanto en la Esclavitud como en la Libertad

Terratenientes y cronistas de Indias reportaron una gran diversidad de especies en las huertas de los esclavos, entre las que se encontraba una gran variedad de especies tanto de África como de América.

Carney y Rosomoff (2009, p. 135) mencionan que estas parcelas fueron llamadas los jardines botánicos de los desposeídos del Mundo Atlántico. Las parcelas se convirtieron en espacios de adaptación de semillas africanas, muchas de las cuales aún se comercializan tanto para consumo humano como para procesos industriales. De igual forma, estos autores mencionan la agrobiodiversidad en las parcelas de plantaciones de esclavizados reportadas en países como Guayana Francesa, Surinam, Estados Unidos (Carolina del Norte y del Sur y Virginia), Colombia, Cuba, Curazao, Jamaica y Brasil, entre otros. Algunas de las especies de origen africano reportadas son los cereales, entre ellos el mijo (*Pennisetum glaucum*), el sorgo (*Sorghum bicolor*) y el arroz (*Oryza glaberrima*); tubérculos como el ñame (*Discorea Cayenensis*); musa, incluyendo plátano y banano (*Musa spp.*); taro/eddo (*Coloasia esculenta*); legumbres, incluyendo frijol carita o caupí (*Vigna unguiculata*), y guandú o arveja del Congo (*Cajanus cajan*); bebidas, incluyendo el café (*Coffea spp.*), el tamarindo (*Tamarindus indica*), la nuez de cola (*Cola spp.*) y hibisco/rosela (*Hibiscus sabdariffa*); plantas oleaginosas, incluyendo el sésamo (*Sesamum radiatum*), el ricino (*Ricinus communis*) y el aceite de palma/dendê (*Elaeis guineensis*); vegetales, como la okra (*Abelmoschus esculentus*), el amaranto (*Amaranthus spp.*), y la pimienta de Guinea (*Xylopiya aethiopica*); y forrajes, como el pasto de Guinea (*Panicum maximum*), el pasto de Pará/Angola (*Panicum muticum*) y el pasto Bermuda (*Cynodon dactylon*).

Los africanos no solo domesticaron plantas, sino que tradicionalmente han sido pastores (Diamond 2002). Las tierras bajas tropicales americanas no tenían grandes animales domesticados. El ganado africano bien puede haber hecho aportes genéticos a las razas que han demostrado ser adecuadas para las condiciones climáticas de los llanos de Venezuela y Colombia y otras regiones de América tropical, como la pampa argentina. Asimismo, las gramíneas eran escasas en el trópico y muchas especies de pastos forrajeros se originaron en África. A esto se le ha llamado “la africanización de los pastizales tropicales del Nuevo Mundo” (Carney y Rosomoff 2009, p. 166).

Sobre el papel de la agricultura en la conexión de la cultura y el medio ambiente, también es posible enfatizar las prácticas culinarias como un valor cultural en las sociedades tradicionales. Pueblos Indígenas de las Américas y África integran ecosistemas y conocimientos sobre ciclos y dinámicas que muy a menudo incluyen los fundamentos ontológicos de estos grupos.

### 13.8 Roles Africanos en el Cuidado y la Producción: Prácticas Culinarias y Medios de Vida Africanos en las Regiones Tropicales de las Américas

Tanto en las regiones occidental como oriental de América del Sur, la literatura menciona el papel central de las mujeres africanas esclavizadas vinculadas a la preparación de alimentos y a diversas actividades domésticas, tanto en plantaciones como en ciudades (Zabala-Gómez 2017; Silva da Silva y Costa Barbosa 2020).

La cocina es una práctica que da fe de la presencia africana en las Américas. Los ingredientes de las costumbres alimentarias de África todavía están presentes en las prácticas culinarias de la diáspora. Los ingredientes y, muy a menudo, los nombres de

las recetas, todavía son de origen africano y se pueden rastrear hasta varios países en áreas tropicales o regiones de las Américas. El fufu de Ghana, Nigeria y Camerún es un guiso de ñame, puré de plátano y otros tubérculos feculentos al que se le añade carne (en República Dominicana se llama *mangú*; en Puerto Rico lo llaman *Mofongo*; en Cuba es *plátano fufu*). En Colombia se ha reportado una variante del fufu elaborado con yuca y guandú (*Guandul*) (Gómez 2017; Zabala-Gómez 2017). En la región sur occidental de Colombia, el arroz (*Oryza glaberrima*) no era un alimento consumido por las élites durante la época colonial, pero era uno de los productos agrícolas que se encontraban en las huertas de los esclavizados. Con el paso del tiempo, el arroz se convirtió en la base fundamental de la tradición culinaria de la región (Zabala-Gómez 2017). Las mujeres esclavizadas o cimarronas adaptaron los arroces con verduras y frijoles de origen africano a las condiciones de las regiones de América. El *arroz de cuxá*, por ejemplo, se prepara con hojas de acedera (hibisco). El nombre Cuxá proviene del nombre mandinga del hibisco (la kucha).

Como sugiere Zabala-Gómez (2017), las cocinas eran espacios de libertad para las personas esclavizadas.



**Figura 13.8** Biodiversidad y prácticas culinarias en el territorio de un consejo comunitario afrodescendiente en el Pacífico colombiano. Los grupos afropacíficos migraron a la Amazonía colombiana en diferentes momentos buscando alternativas de vida y libertad. A) un inventario de especies vegetales asociadas a platos afrorepresentativos y su distribución espacial en una parcela de alimentación familiar afro; B) 21 platos y utensilios diferentes que se tejen o elaboran en la comunidad Bubuey del Consejo Comunitario Negros en Acción. Créditos fotográficos: Martha Rosero-Peña. Convenio SENA-Tropenbos, Colombia.

vizadas. La cocina ha sido tradicionalmente un espacio social, cultural, simbólico, físico y geográfico que, a diferencia de otros, era un lugar donde las personas esclavizadas no eran perseguidas por los esclavistas. Las cocinas bien podrían haber jugado un papel importante en la conservación de la biodiversidad ligada a recetas, conocimientos y creencias. La cocina está ligada a la agricultura, la alimentación familiar y las prácticas de salud de los afrodescendientes, quienes obtenían especies de diferentes lugares del territorio forestal para realizar diversos tipos de actividades de subsistencia.

### **13.9 La Contribución Afrolatinoamericana al África: Un Aporte Cultural Bidireccional**

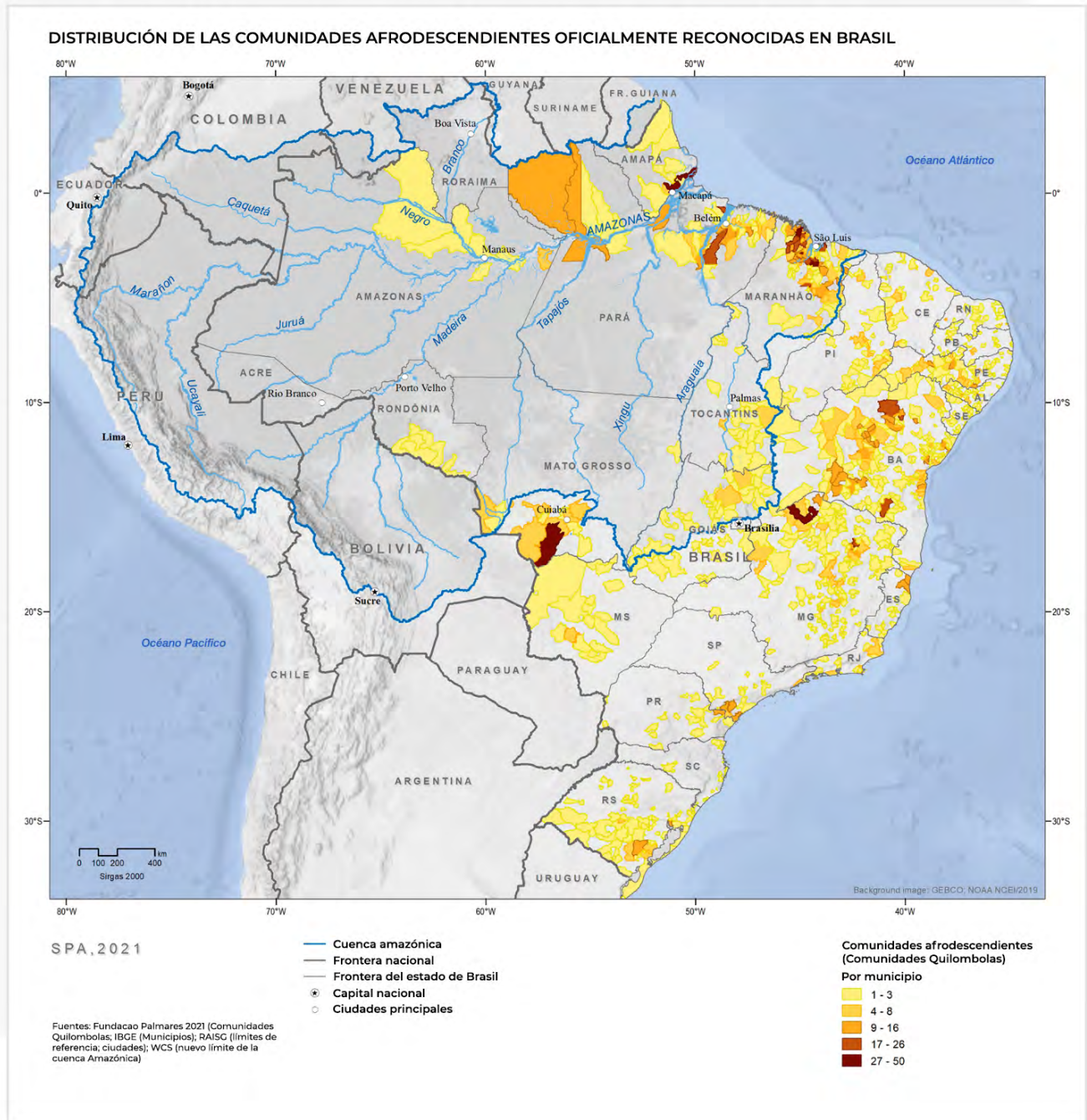
Este documento ha mencionado varios aspectos de la presencia afrodescendiente en la Amazonía, de una sola manera: desde África hacia las Américas. ¿Sería posible que los esclavizados hubieran regresado a África en algún momento de la historia? De hecho, después de la abolición de la esclavitud, comenzó a formarse la diáspora brasileña en África. Ferreira (2012), Law (1997) y Mann (1999) afirman que durante los siglos de comercio de esclavos, mercancías, cultura, material genético e ideas viajaron de ida y vuelta en los barcos entre la Costa de los Esclavos y Brasil. Los microestudios, que incluyen biografías y etnografías, pueden dar cuenta de aspectos que los estudios macro y globales pasan por alto, pero que explican muchos atajos en la historia; Este intercambio puede explicar por qué hay especies de las regiones tropicales de América que se cultivan y utilizan en contextos africanos. Realmente hubo un intercambio cultural que incluyó a cientos de esclavos liberados que regresaron a África Occidental desde Brasil en la década de 1830. Establecieron una continua comunicación comercial, cultural e intelectual con familiares y conocidos que se quedaron en Brasil. Se conoce que algunos de los que regresaron enviaron dinero a Brasil para comprar la libertad de sus hijos. Este intercambio puede deberse al hecho de que algunos puertos de las Américas, como Salvador de Bahía, tenían estrecho contacto con ciertas regiones de África (Klein 1993). En ambos casos, el intercambio incluyó material genético vegetal y animal, aspectos culturales y religiosos, y

conocimientos sobre las técnicas de cultivo del material intercambiado entre ambos lados del Atlántico (Carney y Rosomoff 2009; Falola y Akinyemí 2017).

### **13.10 Investigación, Historia y Transformación del Paisaje en Libertad: Una Mirada a los Contextos Afroamazónicos**

Las políticas globales de colonización y descolonización han influido en el interés académico por los afrodescendientes en América Latina y la Amazonía. La literatura histórica ha mencionado con frecuencia a los afrodescendientes desde la conquista ibérica y los períodos coloniales. Siempre es posible rastrear personas de origen africano en la historia gracias a cronistas, sacerdotes católicos, historiadores y traficantes de esclavos. Sin embargo, tan pronto como los países latinoamericanos abolieron la esclavitud, los afrodescendientes desaparecieron de la literatura histórica (Andrews 1994). Las doctrinas deterministas coloniales y el pensamiento social darwinista del siglo XIX influyeron en el entorno político latinoamericano. Los países latinoamericanos pretendían proyectar una imagen de fuerza y superioridad racial frente a un mundo que se abría al imperialismo (Lechini 2008; Marquardt 2011). A principios del siglo XX, el blanqueamiento de los grupos sociales a través del mestizaje cobró impulso en las políticas de desarrollo de los países latinoamericanos. En 1922, en Colombia, la conjunción entre intereses políticos ultraconservadores y estudios pseudocientíficos influyó en la percepción de los Pueblos Indígenas y Afrodescendientes como obstáculos para el desarrollo colombiano. También se promulgó esta política de mestizaje para promover la inmigración de europeos y buscar blanquear la sociedad colombiana (Castro-Gómez 2009).

La investigación enfocada en el mestizaje entre blancos e indígenas oscureció la presencia afro en la sociedad latinoamericana. A mediados del siglo XX, académicos afrolatinoamericanos visibilizaron el tema afro olvidado en la literatura y en la investigación antropológica. Esto coincide con la descolonización africana y el interés por estudios sistemáticos de la problemática de la población afrodescen-



**Figura 13.9** Territorios legalmente constituidos de comunidades afrodescendientes en Brasil. La presencia de descendientes de esclavizados africanos es significativa no solo en la Amazonía sino en la gran mayoría del territorio brasileño. La geografía del país facilitó el desembarco directo de barcos negreros en la región amazónica. Contar con estas comunidades para las estrategias de conservación de los recursos naturales es muy importante por las características de sus sistemas de vida y de manejo de la naturaleza. Fuentes: Fundação Palmares Cultural (2021) WCS-Venticinque et al. (2016), IBGE (2017), RAISG (2020).

diente en América Latina (Lechini 2008). Los movimientos raciales afrolatinoamericanos en Brasil y Colombia fueron motivados por el pensamiento político y el movimiento afroamericano de derechos civiles. En respuesta, ambos países construyeron constituciones nacionales más plurales e incluyentes. Los movimientos afrolatinoamericanos iniciaron debates nacionales sobre la desigualdad racial después de las constituciones nacionales de Brasil (1988) y Colombia (1991). La constitución colombiana abre una puerta para que tanto las comunidades afrocolombianas como los Pueblos Indígenas gobiernen sus territorios con relativa autonomía.

### **13.10.1 Quilombos Brasileños y Consejos Comunitarios de la Región del Pacífico cColombiano: Reflexiones sobre los Grupos Afrodescendientes Invisibles en la Amazonía**

Existe un potencial significativo para los esfuerzos de conservación biocultural en los territorios de los Pueblos Afrodescendientes en Brasil, Surinam y Colombia, teniendo en cuenta sus contextos y realidades. Actualmente, las comunidades afrodescendientes en países como Brasil y Colombia han logrado avances significativos en la titulación de las tierras que habitaron ancestralmente. Este camino ha sido arduo ya que el proceso de abolición no consideró compensación ni distribución de tierras. La población afro en toda América del Sur enfrentó muchas dificultades y escasez económica en el período posterior a la abolición. Las comunidades afro en diferentes regiones de Brasil y Colombia se han formado de diferentes maneras; aún quedan *quilombos* que se formaron en el período colonial, tierras compradas colectivamente por comunidades afro-libres, comunidades en tierras donadas por esclavistas vecinos para mantener cerca la mano de obra barata, y tierras donadas por iglesias, entre otros. En los territorios que habitan las comunidades afro, llevan a cabo estrategias de subsistencia que permiten la biodiversidad y el aprovechamiento de diferentes tipos de ecosistemas, manteniendo una relación rural/urbana vinculada a los mercados locales y nacionales (Leal 2004). Este es un enfoque de subsistencia que les ha permitido sobrevivir desde su llegada como esclavos a las regiones boscosas de varios países de la cuenca.

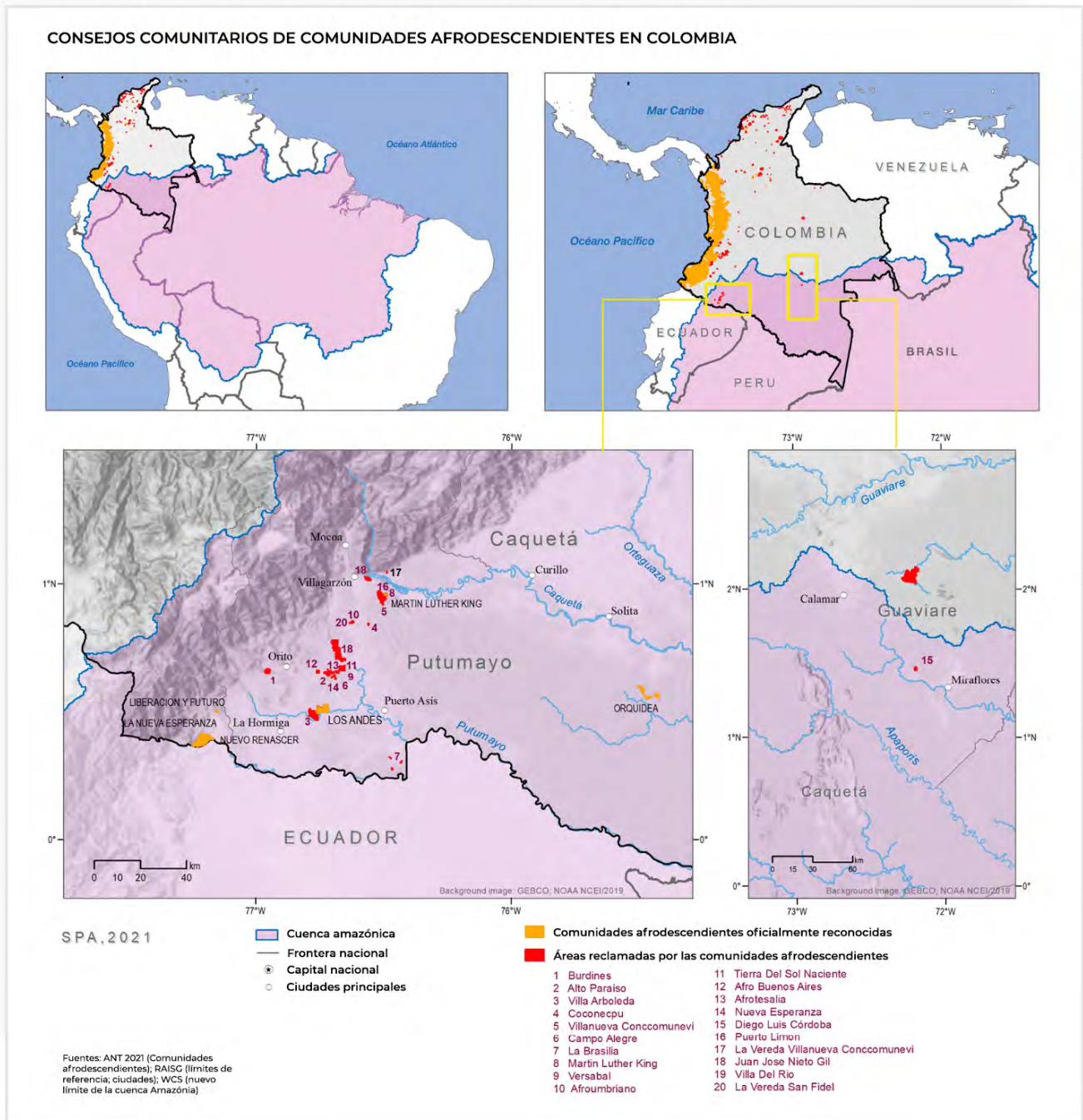
#### *13.10.1.1 Brasil*

El Instituto de Colonización y Reforma Agraria (INCRA) emitió 154 títulos a 217 comunidades afrobrasileñas y 13.145 familias *quilombolas*; estos títulos corresponden a aproximadamente un millón de hectáreas. Esta cifra es muy baja considerando que la ley de titulación tiene casi 30 años y hay más de 4.500 comunidades negras esperando que se reconozcan oficialmente sus territorios ancestrales. La Figura 13.9 muestra comunidades afrodescendientes legalmente reconocidas en Brasil (Fiabani 1988; De-Torre 2018).

#### *13.10.1.2 Colombia*

El período posterior a la abolición de la esclavitud se considera la transición de los afrocolombianos hacia la noción clásica de “campesinado”. En la década de 1960, los movimientos de Pueblos Indígenas y Afrodescendientes comenzaron a cuestionar las políticas rurales que los agrupaban dentro del grupo de los criollos, siguiendo la legislación de principios del siglo XX promulgada para que sus líneas raciales fueran físicamente blanqueadas y diluidas a través del mestizaje (Ulloa 2007; Castro-Gómez 2009; Oliva 2017). Diferentes períodos de auge violento y extractivo en la Amazonía han promovido la migración interna de afrocolombianos principalmente desde la región del Pacífico hacia la Amazonía (Trujillo Quintero 2014; Kothari et al. 2018), donde estas poblaciones son cada vez más visibles (Acosta Romero 2019). Desde la promulgación de la constitución de 1991, los Pueblos Indígenas y Afro en Colombia tienen derecho a la ciudadanía. Se reconoce el carácter colectivo de sus territorios ancestrales y la autoridad de estos pueblos dentro de estos territorios. A partir de este hito histórico, las comunidades afrocolombianas del Pacífico iniciaron procesos de reivindicación de estos derechos. Las comunidades afro en otras regiones del país se están volviendo cada vez más visibles. Anteriormente, tanto las comunidades afro como los Pueblos Indígenas se consideraban parte de la categoría demográfica de campesinos. Recientemente, algunas universidades colombianas han comenzado a estudiar a los Afroama-





**Figura 13.10** Este mapa muestra territorios legalmente reconocidos de comunidades afrodescendientes en Colombia. En toda la selva de la región del Pacífico existen 6 millones de hectáreas tituladas. La Constitución colombiana de 1991 legitimó el proceso de titulación. Las comunidades afrodescendientes de la Amazonía están siguiendo el camino de las comunidades del Pacífico en el ejercicio de los derechos civiles y la gobernabilidad étnica de los territorios ancestralmente ocupados. Fuentes: WCS-Venticinque *et al.* (2016), RAISG (2020), Agencia Nacional de Tierras ANT (2020).

zónicos, y cada vez hay más ONG interesadas en realizar proyectos y programas con este grupo poblacional.

A lo largo de la región forestal del Pacífico existen 6 millones de hectáreas de territorios colectivos de comunidades afrodescendientes tituladas. La Amazonía fue el centro del conflicto civil de Colombia, y estos territorios son un testimonio de las experiencias de las comunidades afro que intentan proteger su tierra en medio del conflicto armado. La presencia permanente de grupos armados, el narcotráfico y la minería han generado devastación, desplazamiento forzado masivo, masacres, reclutamiento de jóvenes, hostilidad entre la sociedad civil y zozobra (Escobar 2015; Martínez y Tamayo 2016; Nocua Caro 2019). Además, las plantaciones de palma aceitera se están expandiendo a expensas de los bosques del Pacífico colombiano (Carney 2020 p. 17). Luego de los acuerdos de paz de 2016 entre el gobierno colombiano y las FARC, un año de tranquilidad fue recursos, lo que puede resultar no solo en un uso insostenible de los recursos, sino también en violencia hacia los Pueblos Indígenas y Afrodescendientes.

### 13.11 Conclusión

Utilizando tanto un enfoque de intercambio cultural como una perspectiva ambiental sociohistórica, este capítulo ilustra temas pasados por alto relacionados con los descendientes de africanos en las regiones tropicales de las Américas, incluyendo la Amazonía. Estos enfoques permiten identificar tanto vacíos de investigación como aspectos para nutrir marcos de políticas para la conservación de los recursos naturales y las estrategias de bienestar comunitario de las personas afrodescendientes. En primer lugar, los estudios sobre la contribución de los pueblos africanos a las Américas se han enfocado tradicionalmente en aspectos culturales como la música o el deporte (Cordova 2019). Uno de los aspectos descuidados ha sido el hecho de que los esclavos africanos llegaron a las Américas desde regiones tropicales donde la domesticación de especies, la agricultura y el manejo de ecosistemas ya existían desde hacía milenios. El origen tropical fue

una ventaja para los africanos esclavizados en las Américas. La capacidad de gestionar la biodiversidad africana y los ecosistemas de gran complejidad ayudó a los pueblos esclavizados a adaptarse a la situación extrema a la que se enfrentaban. Estas habilidades deben haber jugado un papel esencial en sus estrategias para mantener la resiliencia frente a entornos hostiles, ya sea trabajando en plantaciones o viviendo en medio del bosque como cimarrones que huyen de los amos esclavistas. Estas habilidades podrían haber contribuido a la adaptación de muchas especies de flora y fauna a las Américas; las especies siguen siendo parte de la alimentación, la cultura y la economía de la región. Los barcos de esclavo desempeñaron un papel importante en el transporte de recursos genéticos en forma de alimento para el viaje transatlántico, facilitando el intercambio de muchas especies entre los continentes. Los barcos también transportaron el conocimiento, las creencias y las prácticas de los pueblos esclavizados, fundamentales para la adaptación de especies para la agricultura y la ganadería en las Américas (Carney y Rosomoff 2009). Quedan lagunas en la investigación, incluyendo las estrategias que adoptaron los pueblos africanos para su propia adaptación, supervivencia y economía durante la esclavitud y la liberación (Carney y Voeks 2003; Van Andel 2010; Vossen *et al.* 2014; De-Torre 2018; Carney 2020). Los investigadores coinciden en el papel de los africanos en la transformación positiva de los paisajes de la América tropical (Leal 2004; Leal y Van Ausdal 2014). Hay otro aspecto descuidado que puede haber influido en la poca investigación sobre los africanos en la Amazonía. La mayor parte del conocimiento, particularmente el construido en la Amazonía sobre los afrodescendientes, ha tenido lugar en países de habla no hispana (Oliva 2017).

Podría decirse que existen razones geográficas, económicas y sociológicas para la invisibilidad histórica de los afrodescendientes en los países latinoamericanos. Por un lado, una explicación geográfica está relacionada con los lugares y puertos por donde desembarcaron los esclavos en América del Sur. Aunque la historia de la colonización ibérica reporta tempranamente la presencia de Pueblos Indígenas africanos esclavizados en la Amazonía, la llegada si-

guió patrones diferentes en las colonias españolas y portuguesas. Los portugueses fundaron estratégicamente puertos, enclaves económicos y ciudades a las puertas de la Amazonía. Por lo tanto, la sociedad colonial en la Amazonía brasileña tenía una amplia relación con los africanos esclavizados. Además, este imperio tenía la supremacía del comercio de esclavos. No en vano, Brasil es el país latinoamericano con la mayor población afrodescendiente. El Imperio Español fundó las principales ciudades y enclaves económicos centrales desde los Andes hacia el occidente, hacia los océanos. Por lo tanto, hubo una mayor demanda de personas esclavizadas en la producción agrícola y la servidumbre doméstica para la sociedad mayoritaria en esta porción geográfica. En el caso de la región occidental de América del Sur, llegar al Amazonas requiere cruzar la cordillera de los Andes. Las regiones al oriente de los Andes eran consideradas salvajes y refugio de salvajes, cimarrones, bandoleros y forajidos. En la Amazonía se establecieron enclaves extractivos que motivaron oleadas de colonización en diferentes momentos de la historia. Los esclavos establecieron sociedades cimarronas en el Amazonas occidental y jugaron un papel central en la historia de la cuenca.

Por otra parte, la explicación sociológica de la invisibilización de los afrodescendientes en la cuenca amazónica está asociada a constructos deterministas y estereotipos que giran en torno a la presencia africana en las Américas. El *primer* constructo sociológico es la idea de que los pueblos afrodescendientes solo han contribuido con mano de obra pesada y no calificada, lo que está relacionado con los estereotipos sobre su fuerza y resistencia (De Friedemann y Arocha 1986; Wood 1996; Carney 1996, 2009). El *segundo* constructo es la “noción espacial de cultura”, característica de algunos enfoques antropológicos (Maya 1998; Castro-Gómez 2010 p. 28), que identifica grupos humanos específicos con determinadas regiones geográficas. La percepción es que los pueblos afro solo se encuentran en las regiones costeras y en ciertos lugares de los Andes. También está la noción del salvajismo africano con la que eran recibidos los esclavizados llegados a las Américas. El *tercer* constructo es el ideal de blancura

en la sociedad latinoamericana, que se inició durante la Ilustración. En este período, las expediciones botánicas consideraban superior el conocimiento europeo, y el conocimiento de los Pueblos Indígenas y Afrodescendientes como una doxa supersticiosa que engañaba los sentidos (Castro-Gómez 2010). Un *cuarto* constructo involucra la relación de las sociedades latinoamericanas con la naturaleza, el bosque y sus habitantes. Estas son consideradas tierras improductivas, y los salvajes que las habitan son perezosos e incapaces de convertirlas en áreas productivas. Finalmente, tanto los pueblos afro como los indígenas en las Américas son considerados pueblos sin historia propia y sin capacidad de acción (Grano 1992).

La historia de los pueblos de origen africano durante su esclavitud y posterior liberación muestra formas de fortalecer la resiliencia y navegar por las incertidumbres. El acceso a entornos que otros segmentos de la población ven con aprensión y desdén ha permitido que los afrodescendientes se adapten, mantengan sus medios de vida y su salud, y ejerzan sus sistemas de creencias. Son estrategias que ofrecen claves para el bienestar y la conservación. La relación dinámica entre la selva tropical, las áreas rurales y los centros y mercados urbanos permite que las familias afro tengan una diversidad de estrategias de subsistencia y, por lo tanto, mantengan la resiliencia económica.

Este capítulo no pretende ahondar en la invisibilidad de los grupos afro en las estadísticas y políticas de bienestar nacionales ni en la vulneración de sus derechos civiles y humanos en los distintos países de la cuenca. Académicos en toda la región lo están haciendo muy bien, incluyendo los afrolatinoamericanos (Buffa 2008; Lechini 2008; Oliva 2017). Este capítulo quiere llamar la atención sobre un grupo tradicionalmente desatendido por la ciencia y su contribución a la conservación de las regiones tropicales de las Américas. Destacados académicos latinoamericanos afirman que ignorar a los afrodescendientes en la investigación científica sobre aspectos sociales, culturales e históricos de los países iberoamericanos es una tarea incompleta. Este ca-

pítulo suma a esta afirmación la necesidad de incluir a esta comunidad en temas de investigación como agricultura y agroecología y manejo de ecosistemas y biodiversidad. Estos últimos temas son una bisagra para integrar disciplinas en la investigación sobre la contribución de los afrodescendientes a la economía y el bienestar de las Américas.

Además, los académicos han llamado la atención sobre la importancia de las estrategias de adaptación de los afrodescendientes a las selvas tropicales en la transformación positiva de dichos paisajes en las Américas. Sin embargo, los arreglos agronómicos complejos en los sistemas domésticos y agrícolas, y las prácticas de agrobiodiversidad y de manejo de plantas en policultivo, están siendo reemplazados gradualmente por nuevas oleadas de plantaciones en monocultivo. La historia de los afrodescendientes en las selvas tropicales y subtropicales de las Américas brinda pistas para sortear las incertidumbres y fortalecer la resiliencia de estos grupos. Esta historia también muestra posibles caminos para asegurar el bienestar de la población antiguamente esclavizada, y al mismo tiempo la conservación. La titulación de territorios ancestrales y la autodeterminación son vías adecuadas para iniciar reparaciones históricas, y pueden restaurar la posibilidad de que los afrodescendientes encuentren su propio camino. A modo de conclusión, la mitología del pueblo Akan de Ghana les muestra a los afrodescendientes en las Américas un camino para navegar en la diáspora: el pájaro Sankofa les recuerda a las personas mirar hacia el pasado mientras se avanza hacia el futuro (Carney y Rosomoff 2009 pág. 27).

### 13.12 Recomendaciones

- Las poblaciones de origen africano han hecho una contribución significativa a las prácticas de manejo sostenible de los recursos en la Amazonía. Los esclavos africanos llegaron a las Américas desde regiones tropicales donde habían manejado ecosistemas, se habían dedicado a la agricultura y domesticado especies durante milenios. Este conocimiento ha contribuido a transformaciones positivas de los paisajes tropicales en las Américas.

- Considerar a las comunidades afrodescendientes como actores estratégicos en la conservación de la biodiversidad, los ecosistemas, las cuencas hidrográficas, los bosques húmedos tropicales y la agricultura sostenible.
- Brindar apoyo a la investigación sobre biodiversidad, lenguajes, manejo de ecosistemas, técnicas y prácticas de manejo ambiental en contextos de comunidades afrodescendientes.
- Incluir a las poblaciones afrodescendientes en los esfuerzos de investigación, prestando especial atención a los países de habla hispana donde la investigación es muy incipiente; estos países pueden aprender de la investigación realizada en Surinam y Brasil.
- Investigar para informar políticas de conservación requiere una perspectiva interdisciplinaria que contribuya a identificar y tomar en cuenta las contribuciones de las poblaciones de origen africano.
- Un enfoque interdisciplinario en la investigación debe considerar la perspectiva diferenciada como un camino para comprender la diversidad cultural en la Amazonía y diseñar estrategias de conservación específicas al contexto (estadísticas étnico-raciales y datos socioculturales).
- Las doctrinas deterministas y el pensamiento político darwinista han influido mucho en América Latina. Todavía existe una tendencia en la sociedad en general a considerar a los afrodescendientes y a los Pueblos Indígenas como grupos incapaces de tomar decisiones. Esto influye en el diseño y la gobernanza de las políticas ambientales en los países amazónicos.
- Las estrategias para considerar a los afrodescendientes y Pueblos Indígenas como actores centrales en la toma de decisiones deben revisar las constituciones y legislaciones de los países latinoamericanos para la legitimación efectiva de acciones incluyentes.
- Aprender de procesos colaborativos llevados a cabo entre comunidades Afroamazónicas y actores no gubernamentales que han establecido relaciones de largo plazo con grupos locales y la experiencia *in situ* para acompañar sus procesos.
- Apoyar iniciativas de ONG que actualmente tra-

bajan con comunidades afro, así como con grupos de mujeres y jóvenes en la Amazonía.

- Promover las contribuciones de las comunidades afrodescendientes a las Américas a través de programas de educación, políticas y medios. Esto puede ayudar a abordar problemas estructurales y estereotipos a largo plazo.
- Los afrodescendientes enfrentan situaciones críticas de violencia y desplazamiento forzado que no solo violan sus derechos fundamentales, sino que también trastornan los sistemas de manejo sostenible de los bosques tropicales. Estos grupos han estado históricamente ausentes de los programas gubernamentales y requieren apoyo estratégico.
- Apoyar programas de educación sobre las comunidades afrodescendientes de los países de la cuenca, tanto para la sociedad mayoritaria como para los propios afrodescendientes, incluyendo su historia, aportes y manejo de los recursos naturales. Esta acción contribuye al proceso de fortalecimiento social y cultural interno que llevan adelante las organizaciones afrodescendientes.

### 13.13 Referencias

- Acosta Romero D. 2019. Procesos de poblamiento Afrodescendientes en el Putumayo. Informe de Investigación. Políticas públicas y procesos organizativos. Bogotá D.C.
- Agencia Nacional de Tierras (ANT). 2020. Territorios colectivos de Comunidades negras, afrocolombianas, raizales y palenqueras (CNARP) <http://otr.agenciadetierras.gov.co/OTR/Observatorio/ AccesoATierras?area=1&subarea=3&>.
- Agha A. 2016. Clay is everything: archaeological analyses of colonial period inland swamp rice embankments. In: Stringer CE, Krauss KW, Latimer JS (Eds). *Headwaters to estuaries: advances in watershed science and management -Proceedings of the Fifth Interagency Conference on Research in the Watersheds*. March 2-5, 2015, North Charleston, South Carolina. e-General Technical Report SRS-211. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture Forest Service, Southern Research Station.
- Alonso JLR. 2012. Entre Aguas, Fronteras De La Amazonia. *CLIO Rev Pesqui Histórica* **30**: 1–22.
- Andrews GR. 1994. Afro-Latin America: The Late 1900s (J Burdick, N Scheper-Hughes, and P Wade, Eds). *J Soc Hist* **28**: 363–79.
- Arocha J. 1998. Inclusion of Afro-Colombians: Unreachable national goal? *Lat Am Perspect* **25**: 70–89.
- Arocha JR. 1999. Ombligados de Ananse: hilos ancestrales y modernos en el Pacífico colombiano. *Cent Estud Soc*.
- Arrom J. 1883. Cimarrón: apuntes sobre sus primeras documentaciones y su probable origen. *Cimarrón Apunt sobre sus Prim Doc y su probable Orig* **XIII**: 47–58.
- Arruda JDC, Silva CJ Da, Sander NL, and Barros FB. 2014. Traditional ecological knowledge of palms by quilombolas communities on the Brazil-Bolivia border, Meridional Amazon. *Novos Cad NAEA* **17**.
- Benoit PJ. 1839. “Un nègre fugitif”, Slavery Images: A Visual Record of the African Slave Trade and Slave Life in the Early African. In: Bruxelles: Société des Beaux-Arts de Wasme et Laurent. Diaspora.
- Bonne R and others. 1771. Carte de la Terre Ferme, de la Guyane et du Pays des Amazones.
- Borucki A. 2009. Las rutas brasileñas del tráfico de esclavos hacia el Río de la Plata, 1777-1812. In: 4 Encontro Escravidão e liberdade no Brasil Meridional de 13 a 15 de maio.
- Brandon G. 1991. The Uses of plants in healing in an Afro-Cuban religion, santería. *J Black Stud* **22**: 55–76.
- Buffa D. 2008. Los estudios afroamericanos y africano en América Latina: herencia, presencia y visiones del otro/compilado por Gladys Lechini (D Buffa and J Becerra-Córdoba, Eds). Centro de Estudios Avanzados: Programa de Estudios.
- Cabrera L. 1954. El Monte, Ed. La Habana, Cuba.
- Carney J. 1996. Landscapes of technology Transfer: Rice cultivation and African Continuities. *Technol Cult* **37**: 5.
- Carney JA. 2020. Subsistence in the Plantationocene: dooryard gardens, agrobiodiversity, and the subaltern economies of slavery. *J Peasant Stud*: 1–25.
- Carney JA. 2004. ‘With grains in her hair’: rice in colonial Brazil. *Slavery Abol* **25**: 1–27.
- Carney JA and Rosomoff RN. 2009. In the Shadow of Slavery. In: Africa’s botanical legacy in the Atlantic world. University of California Press.
- Carney JA and Voeks RA. 2003. Landscape legacies of the African diaspora in Brazil. *Prog Hum Geogr* **27**: 139–52.
- Carney JA. 2009. Black Rice: The African origins of rice cultivation in the Americas. Harvard University Press.
- Carney J and Acevedo Marín R. 2003. Plantas de la Diáspora Africana en la botánica americana de la fase Colonial. *Mem y Soc* **7**: 9–23.
- Castro-Gómez S. 2009. Tejidos oníricos : movilidad, capitalismo y biopolítica en Bogotá (1910-1930). Editorial Pontificia Universidad Javeriana.
- Castro-Gómez S. 2010. La hybris del punto cero: Ciencia, raza e ilustración en la Nueva Granada (1750-1816). Bogotá: Editorial Pontificia Universidad Javeriana.
- Clarence-Smith WG and Topik S. 2003. The Global Coffee Economy in Africa, Asia, and Latin America, 1500–1989 (WG Clarence-Smith and S Topik, Eds). Cambridge University Press.
- Cordova RD. 2019. Afroperuanos, historia y cultura: un recuento. *Lima Minist Cult*.
- Crosby AW. 2003. The Columbian Exchange: Biological and Cultural Consequences of 1492, 30th Anniversary Edition.
- Cusicanqui SR. 2012. Ch’ixinakax utxiwa: A Reflection on the Practices and Discourses of Decolonization. *South Atl Q* **111**: 95–109.

- D'Orbigny AD. 1853. Voyage dans les deux Amériques augmenté de renseignements exacts jusqu'en 1853 sur les différents états du nouveau monde. In: Furne et Cie., Libraires-éditeurs.
- Da-Fonseca DR. 2011. O trabalho do escravo de origem africana na Amazônia. *Rev Eletrônica Veredas Amaz* **1**.
- Deandrea P. 2004. Transatlantic I-con: The many shapes of ananse in contemporary literatures. *J Transatl Stud* **2**: 1–26.
- De-Friedemann NS. 1993. La saga del negro: presencia africana en Colombia. Instituto de Genética Humana, Facultad de Medicina.
- De-Friedemann NS and Arocha J. 1986. De sol a sol: génesis, transformación y presencia de los negros en Colombia. Planeta Colombiana Editorial SA, Bogotá, CO.
- De-Mortillet G. 1879. The origin of the domestic animals. *Am Nat* **13**: 747–53.
- De-Torre O. 2018. The people of the river: Nature and identity in black Amazonia, 1835-1945.
- Diamond J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* **418**: 700–7.
- Domínguez LS and Funari PPA. 2008. Arqueología de los esclavos africanos e indígenas en Brasil y Cuba. *Rev História da Arte e Arqueol* **9**: 1–20.
- Ekeopara CA and Ekpenyong OE. 2016. African Traditional Religion and National Development in Nigeria. *Res Humanit Soc Sci* **6**: 19–28.
- Eltis D. 2001. The volume and structure of the transatlantic slave trade: A Reassessment. *William Mary Q* **58**: 17.
- Eneji VO, Ntamu U, Unwanade C, et al. 2012. Traditional African Religion in Natural Resources Conservation and Management in Cross River State, Nigeria. *Environ Nat Resour Res* **2**.
- Epstein H. 1971. The origin of the domestic animals of Africa. Africana.
- Escobar A. 2015. Territórios da diferença: a ontologia política dos “direitos ao território” *Cuad Antropol Soc*: 25–38.
- Escobar A. 2018. Designs for the Pluriverse. Duke University Press.
- Falola T and Akínýemí A. 2017. Culture and Customs of the Yorùbá. Pan-African University Press.
- Ferreira R. 2012. Cross-Cultural Exchange in the Atlantic World. New York: Cambridge University Press.
- Fiabani A. 1988. Quilombos e comunidades remanescentes: resistência contra a escravidão e afirmação na luta pela terra. : 39–52.
- Foreign Office. 1920. Nigeria. Handbooks prepared under the direction of the Historical Section of the Foreign Office.
- Fundação Palmares Cultural. 2021. Certificação Quilombola. [http://www.palmares.gov.br/?page\\_id=37551](http://www.palmares.gov.br/?page_id=37551).
- Garcia JS and Walsh C. 2017. Sobre pedagogías y siembras ancestrales. In: Walsh C (Ed). Pedagogías decoloniales Tomo II.
- Gardner TA, Burgess ND, Aguilar-Amuchastegui N, et al. 2012. A framework for integrating biodiversity concerns into national REDD+ programmes. *Biol Conserv* **154**: 61–71.
- Gómez EZ. 2017. Tejidos oníricos: movilidad, capitalismo y biopolítica en Bogotá (1910-1930). *Maguaré* **24**: 439–45.
- Granero FS. 1992. Oposición colonial y resistencia indígena en la alta Amazonía. CEDIME, Centro de Investigación de los Movimientos Sociales del Ecuador.
- Gupta AK. 2004. Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration. *Curr Sci* **87**: 54–9.
- Harris L, good boat Neely H de, and show de face wid Neely N. 2014. From African canoe to plantation crew: tracing maritime memory and legacy. *Coriolis Interdiscip J Marit Stud* **4**: 34–52.
- Hurtado MXA, Hurtado NKA, Barona AMS, et al. 2018. Demando mi libertad. Mujeres negras y sus estrategias de resistencia en la Nueva Granada, Venezuela y Cuba, 1700-1800 (A Vergara Figueroa and CL Cosme Puntiel, Eds). Universidad Icesi.
- IBGE. 2017. Malha Municipal. <https://www.ibge.gov.br/geociencias/organizacao-do-territorio/estrutura-territorial/15774-malhas.html?=&t=o-que-e>.
- Johnny M, Karimu J, and Richards P. 1981. Upland and swamp rice farming systems in Sierra Leone: the social context of technological change. *Africa (Lond)*: 596–620.
- Klein HS. 1993. Las características demográficas del comercio Atlántico de esclavos hacia Latinoamérica. *Boletín del Inst Hist Argentina y Am “Dr Emilio Ravignani.”*
- Kothari A, Salleh A, Escobar A, et al. 2018. Pluriverse A Post-Development Dictionary.
- Law R. 1997. Ethnicity and the Slave Trade: “Lucumi” and “Nago” as Ethnonyms in West Africa. *Hist Afr* **24**: 205–19.
- Leal CM. 2004. Black Forests: The Pacific Lowlands of Colombia, 1850--1930. University of California, Berkeley.
- Leal C and Ausdal S Van. 2014. Paisajes de libertad y desigualdad: historias ambientales de las costas Pacífica y Caribe de Colombia (B Göbel, ME Góngora Mera, and A Ulloa, Eds). *Desigual socioambientales en América Lat*: 169–210.
- Lechini G. 2008. Los estudios sobre África y Afroamérica en América Latina. El estado del arte. *G Lechini (comp) Los Estud afroamericanos y africanos en América Lat Herencia, presencia y visiones del otro Córdoba CLACSO, Coediciones con Programa Estud Africanos*: 11–32.
- Legrás H. 2016. Slavery in Latin America. In: The Encyclopedia of Postcolonial Studies. Oxford, UK: John Wiley & Sons, Ltd.
- Lozano Lerma BR. 2016. Pedagogías para la vida, la alegría y la re-existencia Pedagogías de mujeresnegras que curan y vinculan. *[Con]textos* **5**: 11–9.
- MacHugh DE and Bradley DG. 2001. Livestock genetic origins: Goats buck the trend. *Proc Natl Acad Sci* **98**: 5382–4.
- Marquardt B. 2011. Estado y constitución en la Colombia de la Regeneración del Partido Nacional1886-1909. *Cienc política* **6**: 56–81.
- Martínez JN and Tamayo CAV. 2016. Conflicto armado, posconflicto con las FARC-EP y medio ambiente en Colombia. Una mirada coyuntural del departamento de Putumayo. *Criterios Rev Estud Fac Ciencias Económicas* **6**: 19–30.
- Maya A. 1998. Demografía histórica de la trata por Cartagena, 1533-1810. *Geogr humana Colomb los afrocolombianos - Tomo VI* **6**: 3–41.
- Miller JC. 1989. The Numbers, Origins, and Destinations of Slaves in the Eighteenth-Century Angolan Slave Trade. *Soc Sci Hist* **13**: 381.
- Miller JC. 1997. Way of death: merchant capitalism and the Angolan slave trade, 1730--1830. Univ of Wisconsin Press.

- Mann K. 2001. Shifting Paradigms in the Study of the African Diaspora and of Atlantic History and Culture. *Slavery Abol* **22**: 1–2.
- Montserrat P and Villar Pérez L. 1995. Los agroecosistemas.
- Moya JC. 2012. Migración africana y formación social en las Américas, 1500-2000. *Rev Indias* **72**: 321–48.
- Newson LA and Minchin S. 2007. Cargazones de negros en Cartagena de Indias en el siglo xvii: nutrición, salud y mortalidad (H Calvo-Stevenson and A Meisel-Roca, Eds). *Cart Indias en el siglo XVII*.
- Nocua Caro D. 2019. Violencia sociopolítica contra líderes sociales y defensores de derechos humanos en el postconflicto: Dificultades y retos para la implementación de una paz estable y duradera en Colombia. *Rev Latinoam Derechos Humanos* **30**.
- O'Malley GE and Borucki A. 2017. Patterns in the intercolonial slave trade across the Americas before the nineteenth century. *Tempo* **23**: 314–38.
- Oliva E. 2017. Intelectuales afrodescendientes: apuntes para una genealogía en América Latina. *Tabula Rasa*: 47–65.
- Olival KJ, Hosseini PR, Zambrana-Torrel C, et al. 2017. Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. *Nature* **546**: 646–50.
- RAISG. 2020. Amazonian Network of Georeferenced Socio-Environmental Information <https://www.amazoniasocioambiental.org/en/>. Viewed
- Renard-Casevitz F-M, Saignes T, and Taylor AC. 1988. Al este de los Andes: relaciones entre las sociedades amazónicas y andinas entre los siglos XV y XVII. Editorial Abya Yala.
- Romero MD. 2017. Poblamiento y Sociedad en el Pacífico colombiano - siglos XVI al XVIII. Programa Editorial Universidad del Valle.
- Seland EH. 2014. Archaeology of Trade in the Western Indian Ocean, 300 BC–AD 700. *J Archaeol Res* **22**: 367–402.
- Silva da Silva MA and Costa Barbosa BC. 2020. La “ciudad ennegrecida”: esclavos en el Belém do Grão-Pará colonial. *Rev Estud Bras* **7**: 109.
- Silva GM and Saldivar E. 2018. Comparing ideologies of racial mixing in Latin America: Brazil and Mexico. *Sociol Antropol* **8**: 427–56.
- Stenou K. 2004. Newsletter “The Slave Route Project” International Year to Commemorate the Struggle against Slavery and its Abolition.
- Thompson AO. 2006. Flight to freedom: African runaways and Maroons in the Americas. Kingston, Jamaica: University of West Indies Press.
- Trujillo Quintero HF. 2014. Realidades de la Amazonía Colombiana: Territorio, Conflicto Armado y Riesgo Socioecológico. *Rev ABRA* **34**.
- Ulloa A. 2007. La articulación de los pueblos indígenas en Colombia con los discursos ambientales, locales, nacionales y globales. *Articul raciales, mestizaje y nación en América Lat*: 279–326.
- UNESCO. 1959. Africa's lost past: the startling rediscovery of a continent. The UNESCO Courier: a window open on the world, XII, 10.
- Andel T Van. 2010. African Rice (*Oryza glaberrima* Steud.): Lost Crop of the Enslaved Africans Discovered in Surinam. *Econ Bot* **64**: 1–10.
- Andel TR Van, 't Klooster CIEA van, Quiroz D, et al. 2014. Local plant names reveal that enslaved Africans recognized substantial parts of the New World flora. *Proc Natl Acad Sci* **111**: E5346–E5353.
- Andel T Van, Behari-Ramdas J, Havinga R, and Groenendijk S. 2007. The medicinal plant trade in Suriname. *Ethnobot Res Appl* **5**: 351.
- Van't Klooster C, Andel T Van, and Reis R. 2016. Patterns in medicinal plant knowledge and use in a Maroon village in Suriname. *J Ethnopharmacol* **189**: 319–30.
- Venticinque E, Forsberg B, Barthem R, et al. 2016. An explicit GIS-based river basin framework for aquatic ecosystem conservation in the Amazon. [https://knb.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp\\_computing.6.1](https://knb.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp_computing.6.1).
- Vergolino-Henry A and Figueiredo AN. 1990. A presença africana na Amazônia colonial: Uma notícia histórica. Documentos históricos. Vol. 1. Belém: Governo do Estado do Para, Secretaria de Estado de Cultura. *Arq Publico do Para Falangola Ed*.
- Vossen T, Towns A, Ruyschaert S, et al. 2014. Consequences of the Trans-Atlantic slave trade on medicinal plant selection: Plant use for cultural bound syndromes affecting children in Suriname and Western Africa (HA El-Shemy, Ed). *PLoS One* **9**: e112345.
- Wood PH. 1996. Black majority: Negroes in colonial South Carolina from 1670 through the Stono rebellion. WW Norton & company.
- Zabala-Gómez E. 2017. Trapiches de esclavitud, fogones de libertad: cocina y alimentación de los esclavizados en el Valle del Río Cauca (1750-1851). *Maguaré* **31**: 227–50 Zuidema PA and Boot RGA. 2002. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *J Trop Ecol* **18**: 1–31.

CONTACT INFORMATION

**SPA Technical-Scientific Secretariat New York**

**475 Riverside Drive, Suite 530**

**New York NY 10115**

**USA**

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

**spa@unsdsn.org**

**SPA Technical-Scientific Secretariat South America**

**Av. Ironman Victor Garrido, 623**

**São José dos Campos – São Paulo**

**Brazil**

**spasouthamerica@unsdsn.org**

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

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

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