

## Capítulo 2

### Evolución de la biodiversidad amazónica



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



Science Panel for the Amazon



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

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

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

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

### Cita sugerida

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, Rodríguez 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

## INDEX

<b>RESUMEN GRÁFICO</b> .....	<b>2</b>
<b>MENSAJES CLAVE</b> .....	<b>3</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>4</b>
<b>2.1 LA CUENCA DEL RÍO AMAZONAS</b> .....	<b>4</b>
<b>2.2 LA BIODIVERSIDAD AMAZÓNICA ES INMENSA Y MUY SUBESTIMADA</b> .....	<b>5</b>
<b>2.3 EVOLUCIÓN DE LOS BOSQUES AMAZÓNICOS</b> .....	<b>9</b>
<b>2.4 FORMACIÓN DE LA MEGADIVERSA BIOTA AMAZÓNICA</b> .....	<b>12</b>
2.4.1 DINÁMICAS DE DIVERSIFICACIÓN .....	12
2.4.2 CONECTIVIDAD GEOGRÁFICA A TRAVÉS DEL TIEMPO .....	14
2.4.3 DIVERSIFICACIÓN MEDIADA POR RASGOS EN UNA AMAZONÍA HETEROGÉNEA.....	20
<b>2.5 PÉRDIDA Y RECAMBIO DE ESPECIES EN LA AMAZONÍA: LECCIONES DEL REGISTRO FÓSIL</b> .....	<b>24</b>
<b>2.6 CONSERVACIÓN DE PROCESOS ECOLÓGICOS Y EVOLUTIVOS</b> .....	<b>30</b>
<b>2.7 CONCLUSIONES</b> .....	<b>34</b>
<b>2.8 RECOMENDACIONES</b> .....	<b>35</b>
<b>2.9 REFERENCIAS</b> .....	<b>36</b>

Resumen Gráfico

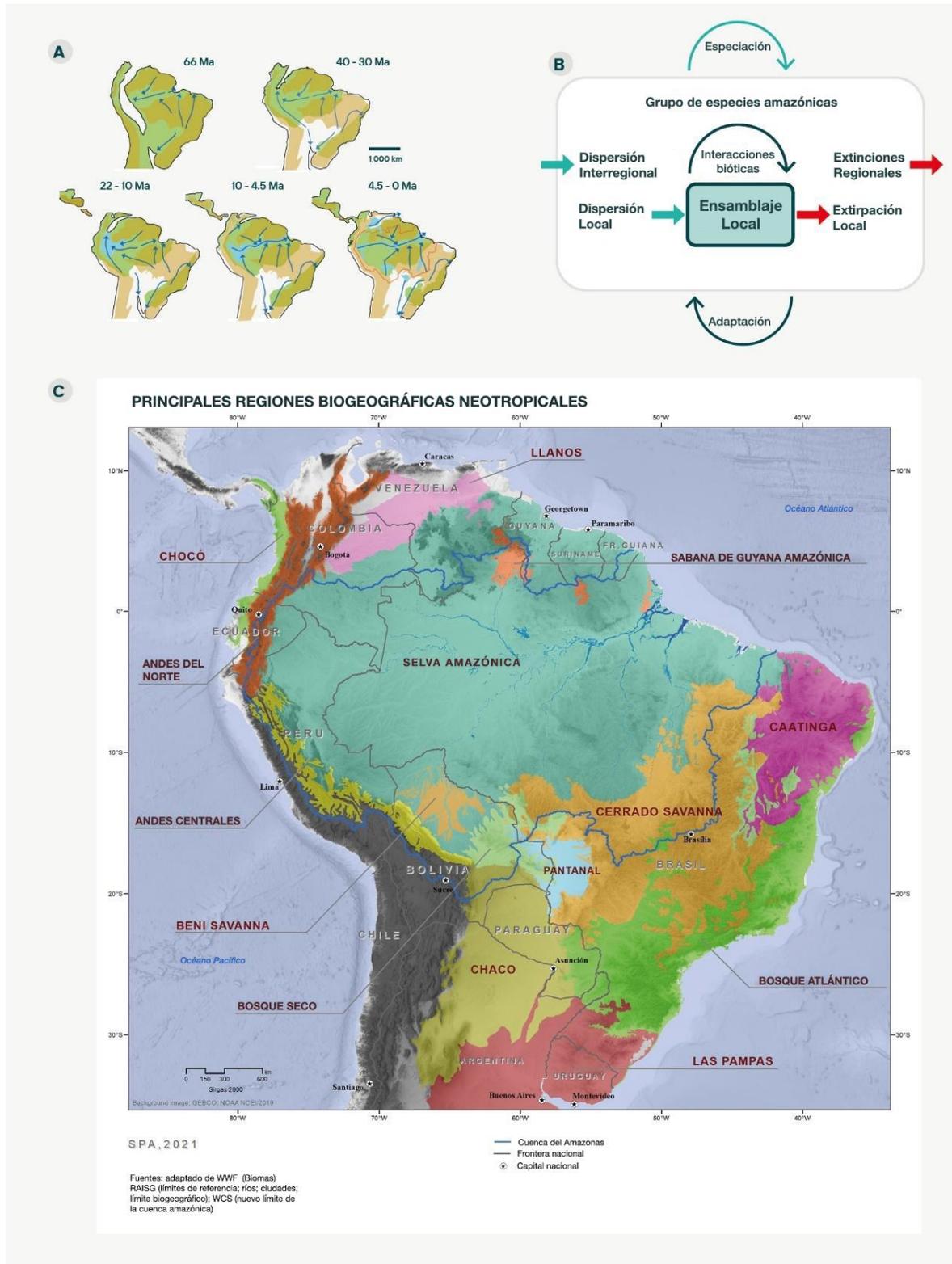


Figura 2.A Resumen gráfico.

# Evolución de la biodiversidad amazónica

Juan M. Guayasamin<sup>\*,a</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, endemividad) 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, [jmguayasamin@usfq.edu.ec](mailto:jmguayasamin@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).

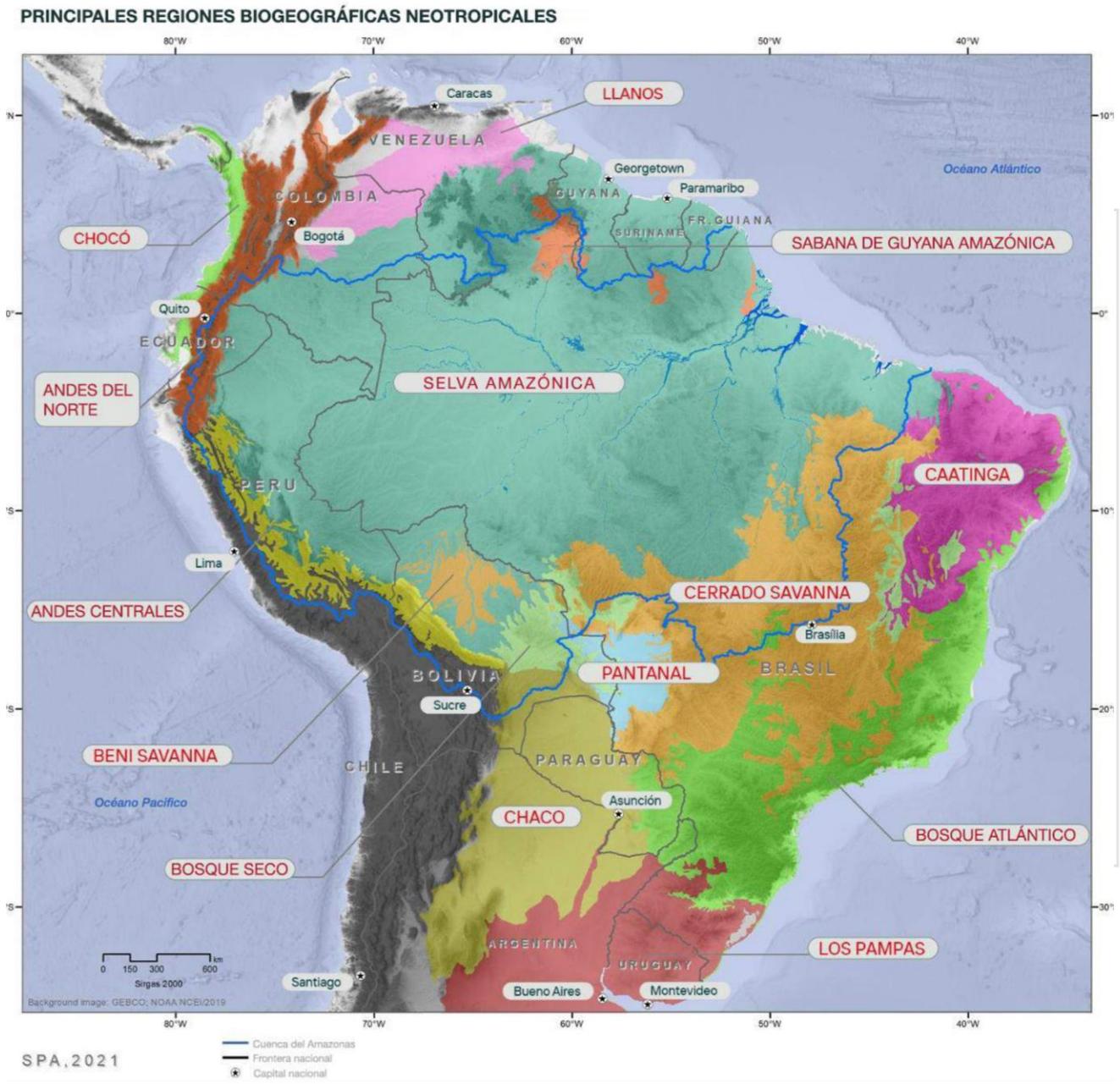
### 2.2 La biodiversidad amazónica es inmensa y muy subestimada

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

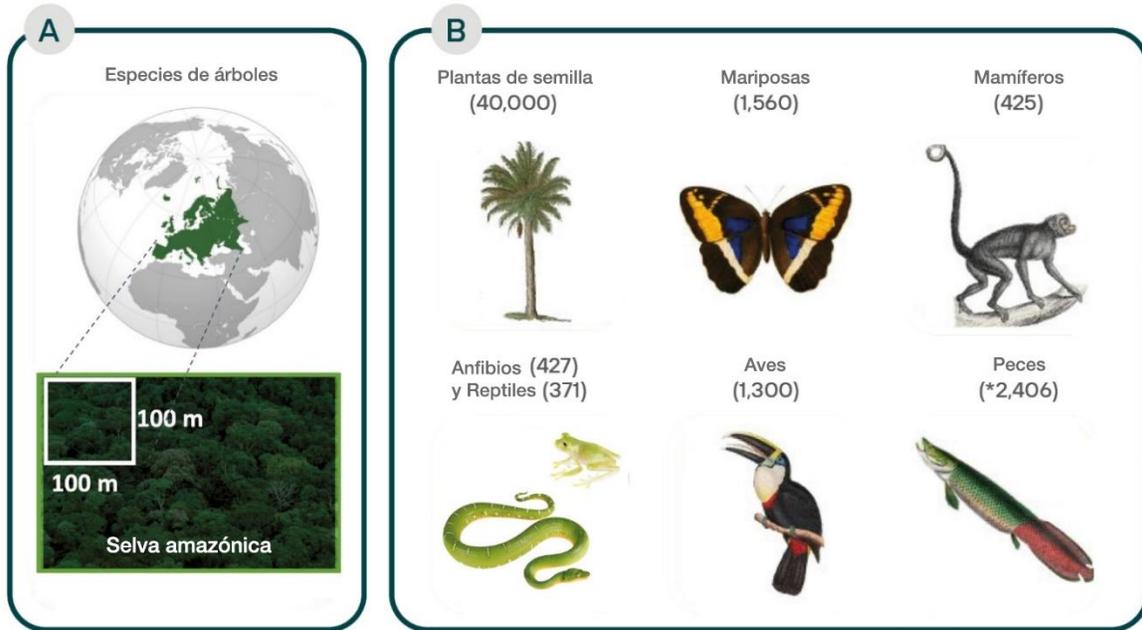


**Figura 2.1** La cuenca de drenaje del río Amazonas (polígono azul delgado) y la distribución original de las principales regiones biogeográficas neotropicales. Nótese que la región de la Diagonal Estacionalmente Seca (compuesta por la Caatinga, el Cerrado y el Gran Chaco) separa las selvas amazónicas 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 Tarumaniiidae (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 (*Synophis 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-Amazónía) 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

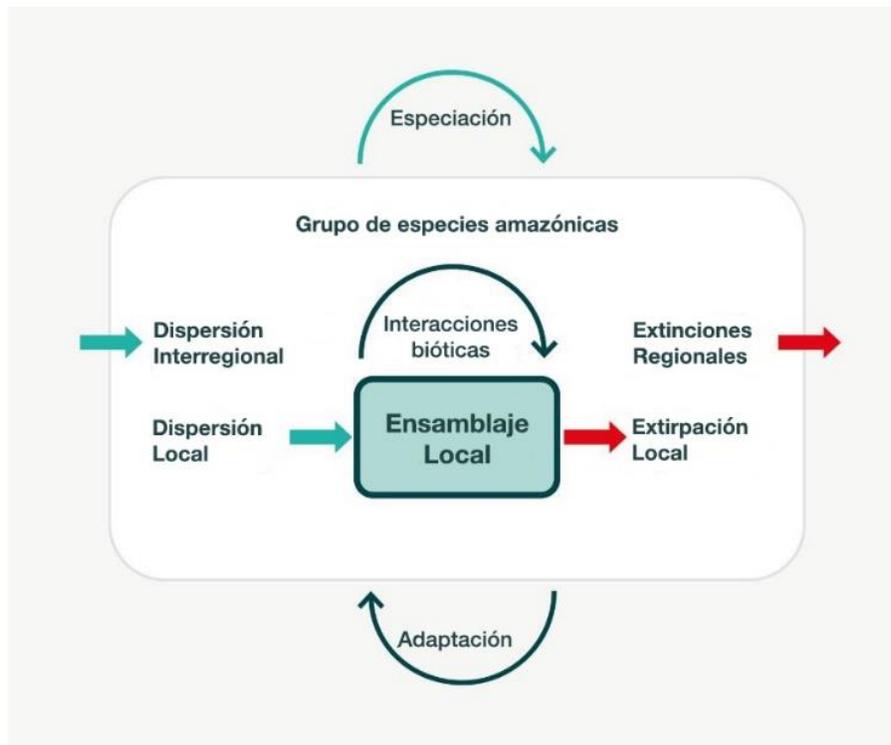
la Amazonía sirve simultáneamente como cuna y museo evolutivo. Aún así, los grupos con diferentes edades filogenéticas promedio tienden a habitar diferentes porciones geográficas de la cuenca amazónica. Los conjuntos de especies en las tierras altas de las Guayanas y los escudos brasileños (>250 a 300 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).

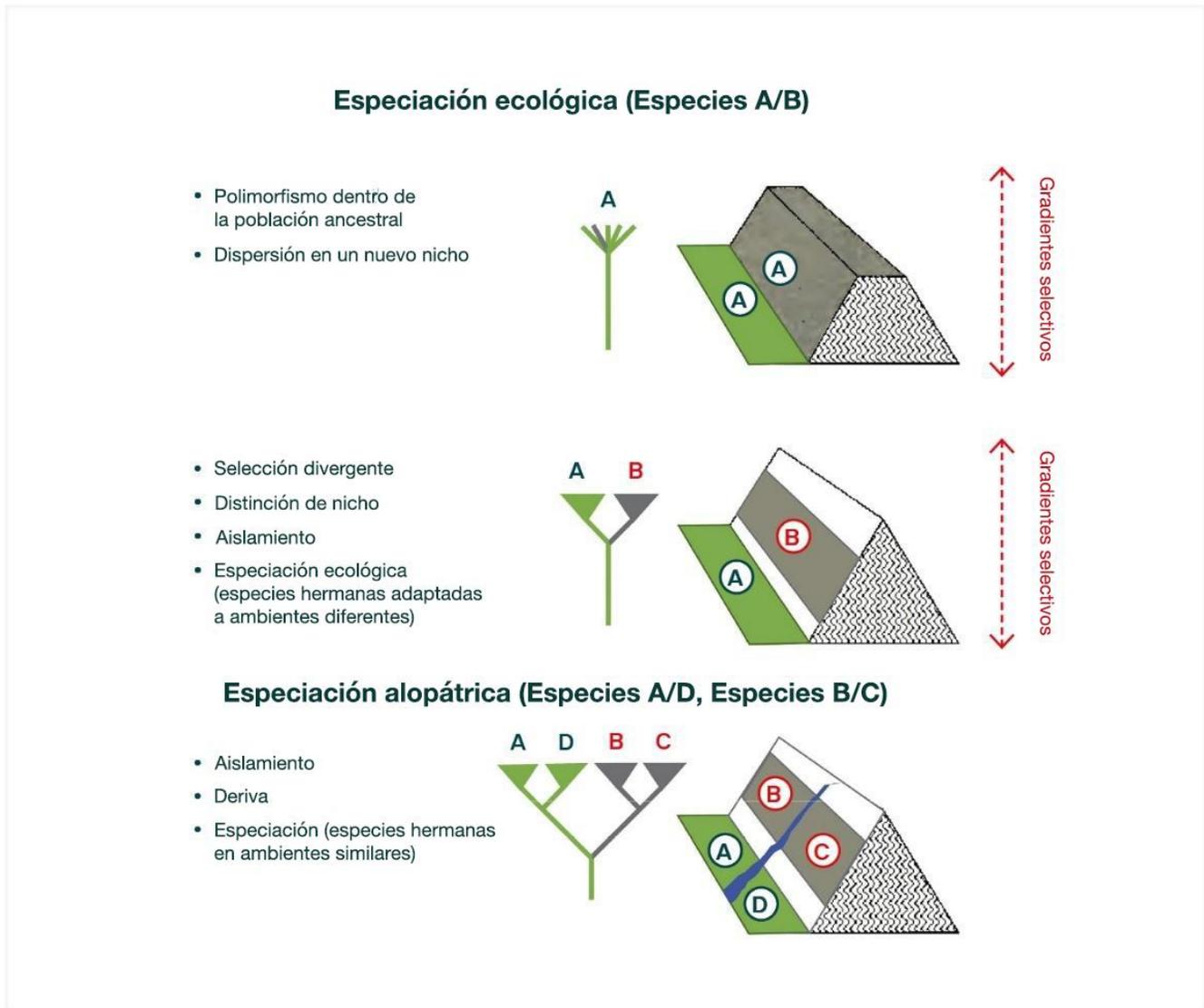
La heterogeneidad del hábitat ha jugado un papel importante en la formación de la biodiversidad amazónica, con cambios geológicos que también impactan las condiciones ecológicas disponibles para la biota amazónica. El levantamiento andino, por ejemplo, ha tenido un efecto importante en el clima neotropical; 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-



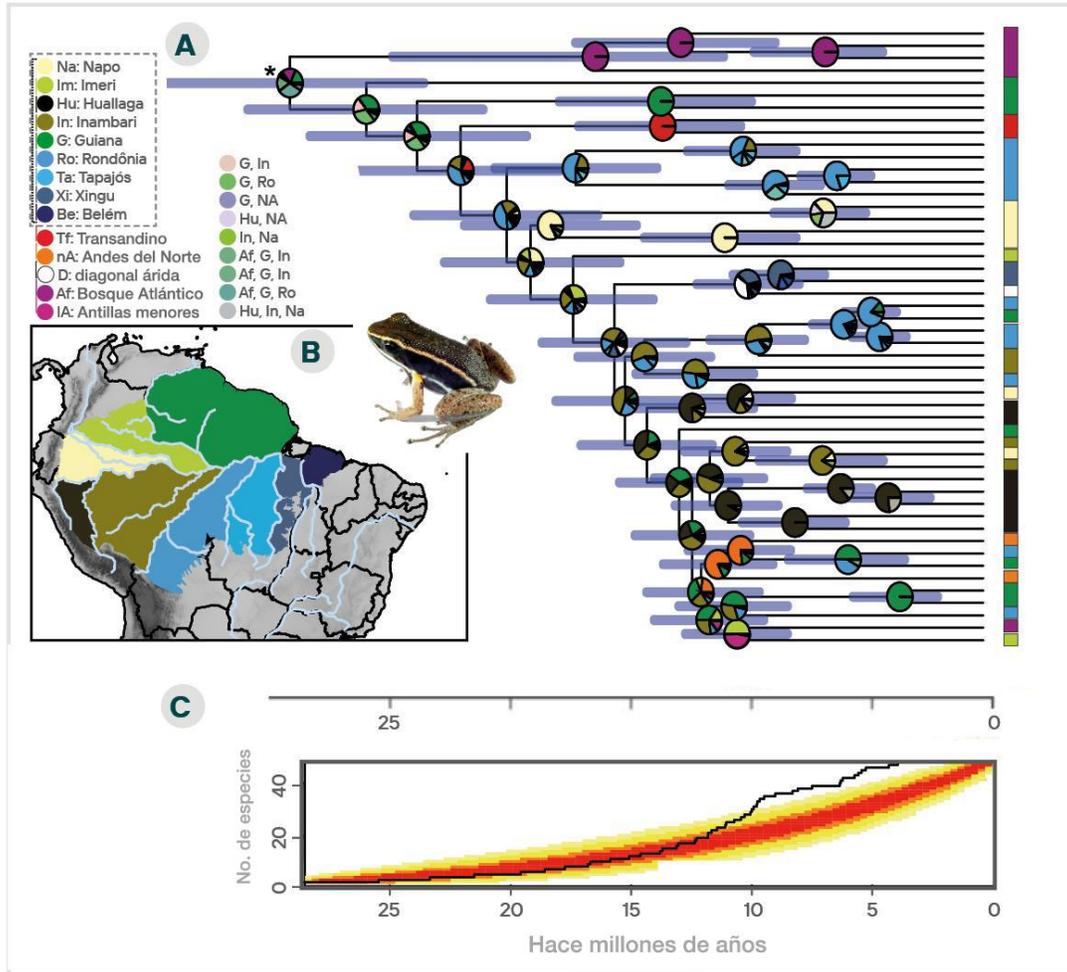
**Figura 2.5** Mecanismos comunes de especiación en la Amazonía y en otros lugares. Especiación ecológica: el proceso por el cual se forman nuevas especies como consecuencia de la selección a lo largo de gradientes climáticos o ecológicos, como los que se encuentran en los Andes. Tener en cuenta que 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).

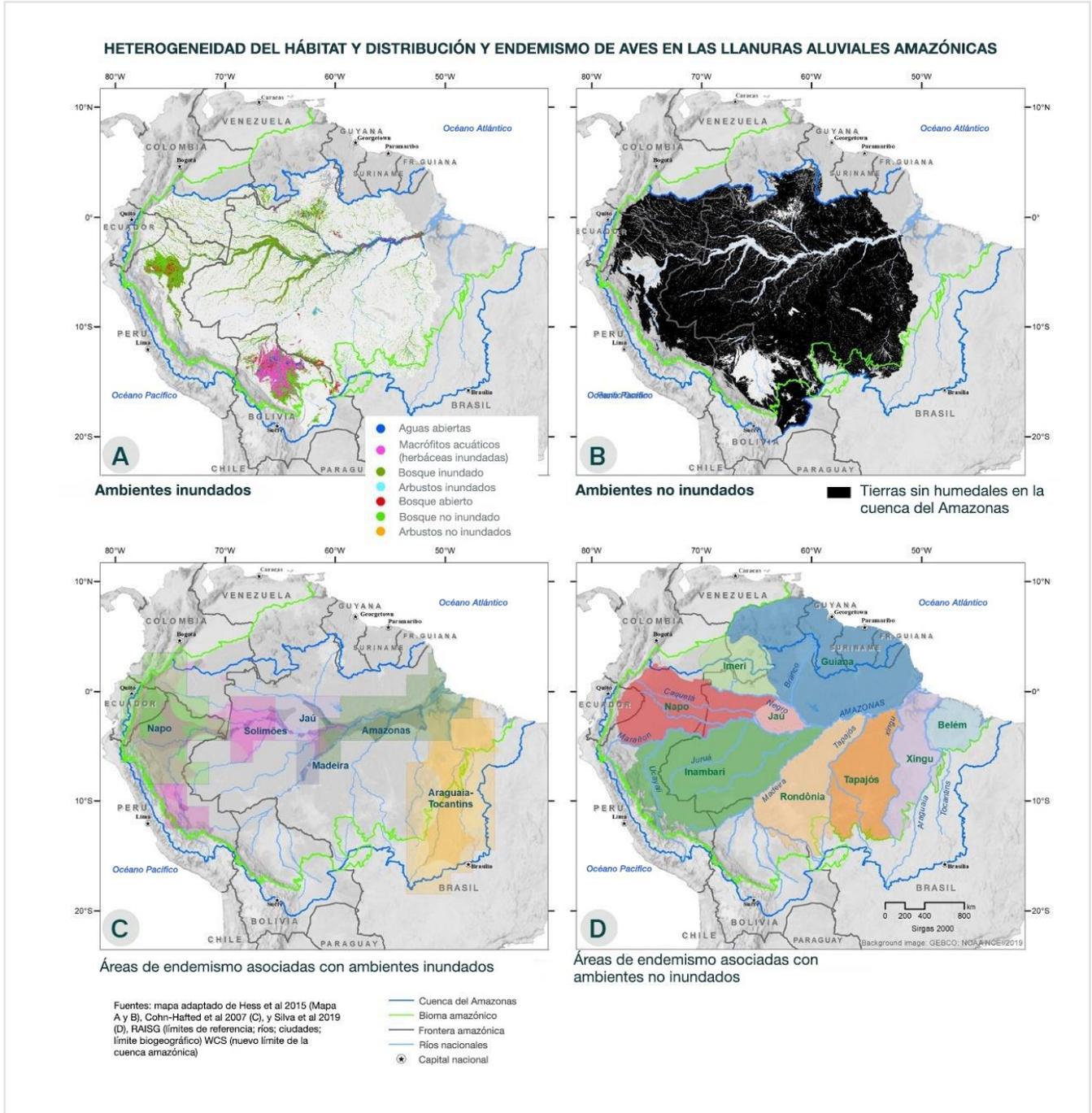
Esta heterogeneidad de hábitat puede ser una de las razones por las que los cambios en el paisaje del pasado que promovieron la diversificación de linajes coexistentes en la Amazonía dieron como resultado diferentes patrones geográficos de distribución de especies entre grupos y diferentes tiempos de 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).

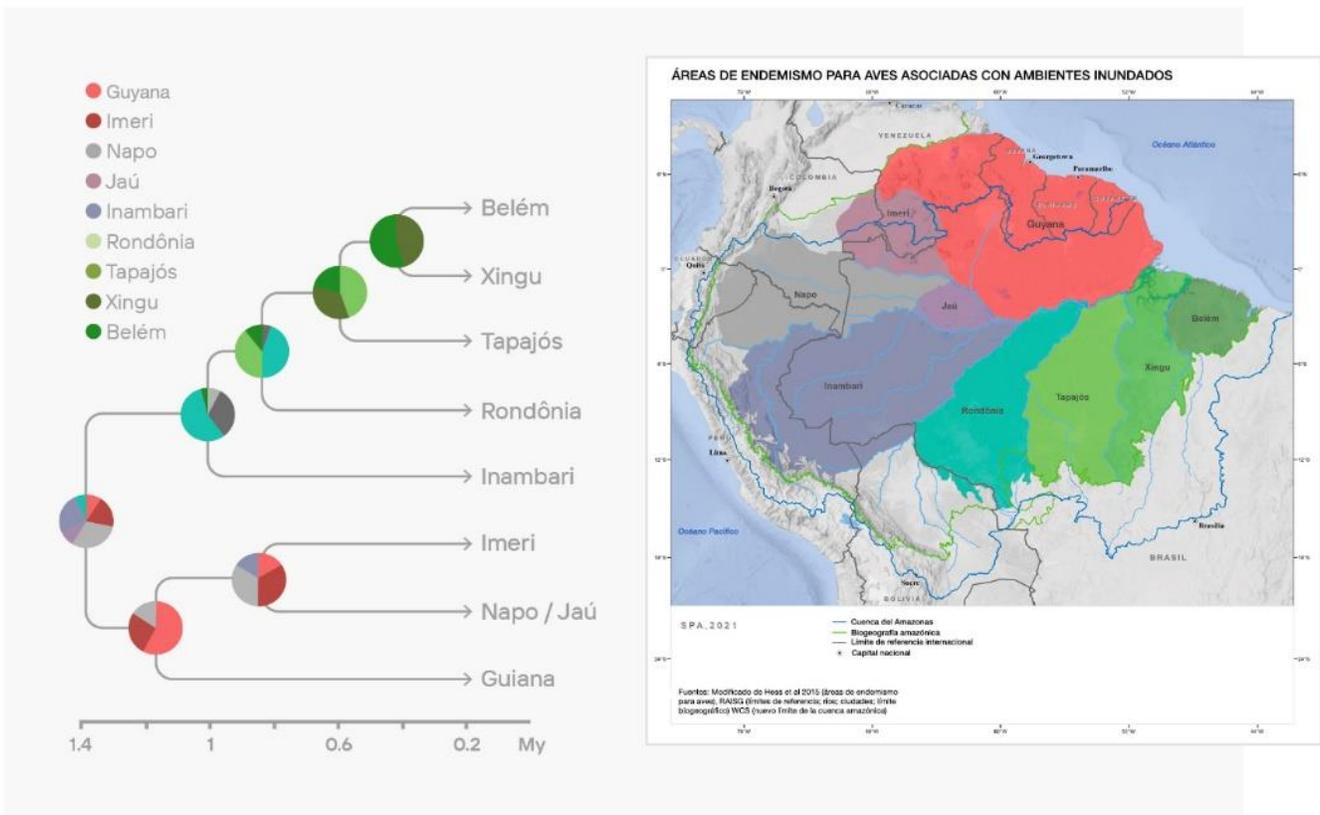
Por el contrario, las poblaciones asociadas con ambientes estacionalmente inundados, cuyos hábitats disponibles se distribuyen actualmente a lo largo de los principales ríos amazónicos, han sido impactadas por cambios drásticos de hábitat debido a cambios en el sistema de drenaje durante los últimos 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 especialmente 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, Rondônia, 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.

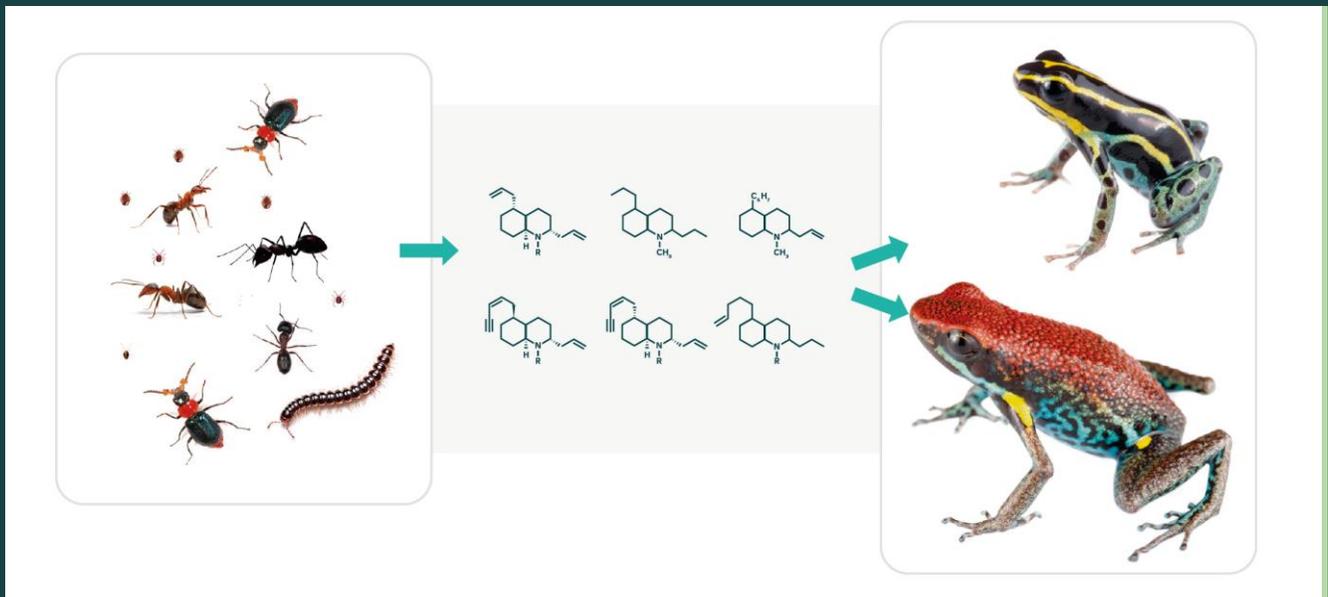
A lo largo de su larga historia geológica, la Pan-Amazónica ha sufrido grandes cambios ambientales, impulsados principalmente por fuerzas tectónicas regionales y climáticas globales. La Pan-Amazónica una vez se extendió sobre la mayor parte del norte

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 Saltarinas: 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

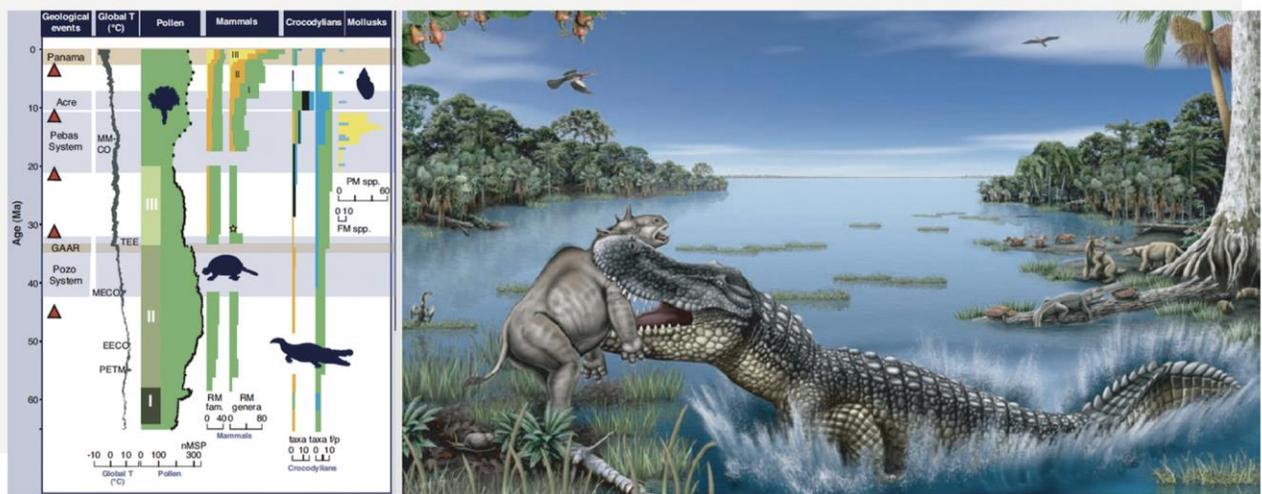
ambientes terrestres como acuáticos fueron extirpados por uno o más de los eventos antes mencionados, incluyendo las especies que se espera que brinden una variedad de funciones ecológicas. El registro fósil evidencia pulsos de extinciones entre cada una de las etapas anteriores.

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-



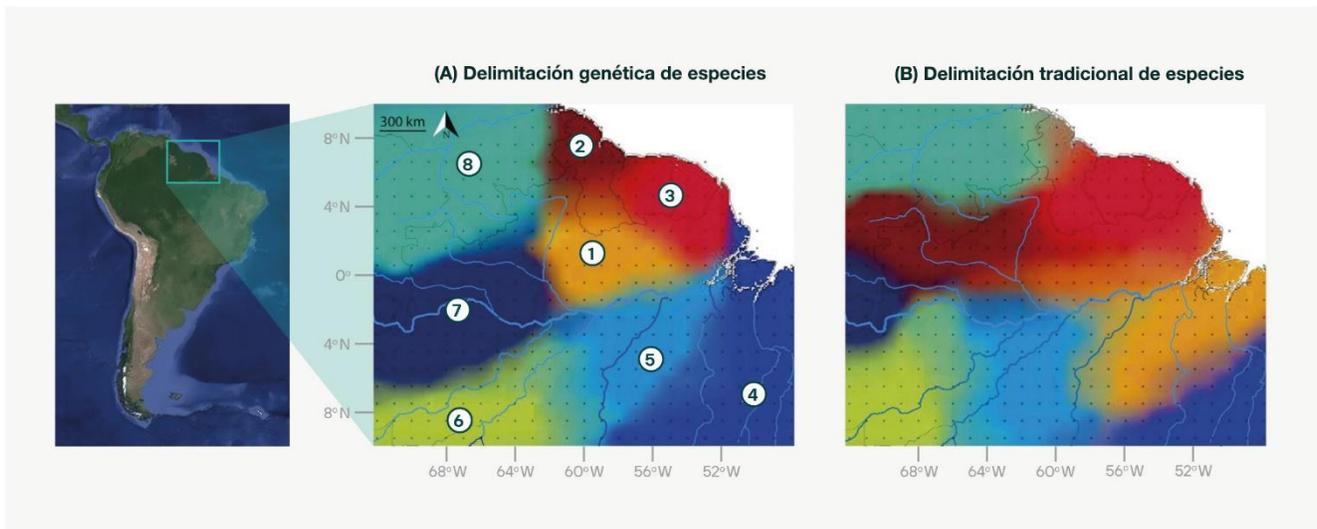
**Figura 2.9** Áreas de endemismo deforestadas (rojo), boscosas (verde), represas (rombos negros) y aves (polígonos amarillos) en la Amazonía. Tener en cuenta que las mayores amenazas inmediatas para la biodiversidad amazónica se encuentran a lo largo de la frontera agrícola en el sureste de la Amazonía, 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** Bioregionalización 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. Rastreando 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, 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, Armbrrecht 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. Rastreado 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-hidroxibatracotoxinas), "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 parmalli* 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.

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)