

Capítulo 2 En Resumen

Evolución de la biodiversidad amazónica



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



THE AMAZON WE WANT
Science Panel for the Amazon

Evolución de la biodiversidad amazónica

Juan M. Guayasamin^a, Camila C. Ribas^b, Ana Carolina Carnaval^c, Juan D. Carrillo^d, Carina Hoorn^e, Lúcia G. Lohmann^f, Douglas Riff^g, Carmen Ulloa Ulloa^h, James S. Albertⁱ

Mensajes Clave y Recomendaciones

- 1) La Amazonía representa la mayor concentración de biodiversidad de la Tierra, con cerca del 10 % de todas las especies vegetales y animales conocidas, proporcionando recursos genéticos, ecológicos y económicos esenciales para la población amazónica y la sociedad mundial en su conjunto.
- 2) La biodiversidad amazónica está distribuida de forma heterogénea entre variados ecosistemas y ambientes, cada uno de los cuales alberga procesos ecológicos y evolutivos únicos. Los patrones de biodiversidad (como su riqueza y endemismo) suelen ser idiosincrásicos; por lo tanto, cada región y grupo taxonómico debe estudiarse individualmente.
- 3) La biodiversidad amazónica es el resultado de procesos naturales que operan a lo largo de inmensos períodos de tiempo (decenas de millones de años) y a través de la vasta escala espacial de todo el continente sudamericano.
- 4) La conservación de la biodiversidad amazónica depende del mantenimiento de los procesos evolutivos y ecológicos que la generaron. La diversificación de la biota local ocurrió en respuesta no solo a los cambios en los paisajes y climas, sino también a la presencia de otras especies. La biodiversidad amazónica genera más biodiversidad, local y regionalmente.

- 5) Comprender y preservar la Amazonía requiere de décadas de inversiones financieras y apoyo político para la ciencia de la biodiversidad amazónica, dando prioridad a las colecciones científicas locales y a las instituciones de investigación y educación que permitan el estudio de la biodiversidad amazónica a múltiples escalas espaciales y temporales. También requiere la formación de la próxima generación de científicos y conservacionistas amazónicos.

Resumen Este capítulo analiza la historia evolutiva de los ecosistemas terrestres y fluviales de la Amazonía, incluyendo acontecimientos geológicos y climáticos que se han producido a lo largo de millones de años en toda Sudamérica continental. El capítulo analiza el importante papel de las barreras geográficas, la heterogeneidad del hábitat, el cambio climático y las interacciones entre especies en la generación y el mantenimiento de los ecosistemas más biodiversos de la Tierra. Esta historia única produjo ambientes heterogéneos y hábitats diversos a múltiples escalas geográficas, que alteraron las conexiones entre poblaciones y permitieron la acumulación de la biota más diversa de la Tierra.

^a 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, Ecuador, jmguyasamin@usfq.edu.ec

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

^c Biology Department, City College of New York, 160 Convent Ave, New York, NY 10031, USA; Ph.D. Program in Biology, The Graduate Center, CUNY, 365 5th Ave, New York NY 10016, USA

^d CR2P, Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, Sorbonne Université, 57 Rue Cuvier, 75005 Paris, France

^e Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED), University of Amsterdam, Spui 21, 1012 WX Amsterdam, The Netherlands

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

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

^h Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd, St. Louis MO 63110, USA

ⁱ Department of Biology, University of Louisiana at Lafayette, 104 E University Ave, Lafayette LA 70504, USA

Evolución de los bosques amazónicos Las plantas con flores constituyen la principal estructura física de las selvas amazónicas. Presentan una gran variedad de formas de crecimiento, incluyendo árboles leñosos, arbustos y lianas, así como epífitas, juncos herbáceos, hierbas y bambúes¹. Los estudios de ADN sugieren que las plantas con flores se originaron en el Cretácico Inferior (hace aproximadamente 145-100 millones de años, o Ma)², y los fósiles indican que las plantas con flores no llegaron a dominar los ecosistemas tropicales hasta después del Cretácico Superior (aproximadamente 66 Ma)³⁻⁷.

Si bien algunos linajes amazónicos tienen orígenes realmente antiguos, que se remontan a principios del Cenozoico o el Cretácico, la mayoría de las especies que actualmente habitan la Amazonía surgieron en los últimos millones de años⁸⁻¹³. La amplia distribución de las edades evolutivas de las especies amazónicas sugiere que la formación de su biodiversidad actual tuvo lugar a lo largo de un inmenso período de tiempo⁸, y fue influenciada por muchos cambios en el paisaje a lo largo de este período¹⁴.

La última vez que la Amazonía sufrió una extinción masiva (antes de la crisis de biodiversidad actual) fue alrededor de 66 Ma, en asociación con el evento de impacto de un asteroide en el Cretácico-Paleógeno [K-Pg.]^{7,15,16}. La mayoría de los grupos modernos de organismos amazónicos se diversificaron rápidamente después de este evento, incluyendo las aves^{17,18}, mariposas¹⁹⁻²¹ y peces^{22,23}. Las comunidades de plantas similares a las que se observan en las selvas amazónicas modernas se vieron por primera vez en el Paleoceno (ca. 66-56 Ma^{24,25}), y muchos linajes de plantas se diversificaron en el Eoceno (ca. 58-41 Ma²⁶). La diversidad de las plantas del bosque tropical puede haber alcanzado su punto más alto durante el Eoceno, en una época en la que los climas tropicales húmedos predominaban en la mayor parte de Sudamérica^{25,27-29}. Los elementos característicos de las selvas neotropicales en el Paleoceno incluyen importantes miembros de familias de plantas claves, como ciertas herbáceas (por ejemplo,

Araceae, Zingiberaceae), arbustos (por ejemplo, Malvaceae), bejucos (por ejemplo, Menispermaceae) y árboles (por ejemplo, palmeras, Lauraceae^{24,30,31}).

Las estaciones más secas y los climas más fríos de principios del Oligoceno (ca. 30 Ma) contribuyeron a que se produjeran amplios cambios en la vegetación en algunas partes de Sudamérica. Las selvas húmedas sudamericanas, antes continuas y ampliamente distribuidas, se dividieron en dos, la selva amazónica y la atlántica, debido a la expansión de los bosques subtropicales abiertos en el centro de Sudamérica y al establecimiento de los bosques estacionales de diagonal árida estacional³²⁻³⁷. Estos cambios de vegetación coincidieron con el inicio de la formación de la Sierra de la Mantiqueira en el este de Brasil, así como de los Andes del norte de Perú hasta Venezuela, lo que contribuyó a cambios sustanciales en las corrientes de aire y los regímenes climáticos sudamericanos. Los climas cada vez más secos y los hábitats abiertos de tipo sabana fueron acompañados por cambios sustanciales en la composición de las especies (por ejemplo, las palmas), el origen de las gramíneas C4³⁸⁻⁴⁰, y la expansión de los pastizales y los bosques abiertos a expensas de los hábitats boscosos de dosel cerrado^{41,42}.

El continuo levantamiento de los Andes del Norte y el aumento de las precipitaciones orográficas⁴³ durante el Mioceno (ca. 23-5.3 Ma) condujeron a una profunda reorganización de la red fluvial y a la formación del sistema de mega-humedales^{3,44-46} (Figura 2.1). Este sistema estaba compuesto por un vasto (hasta 1 millón de km² en ocasiones) conjunto de ambientes lacustres y pantanosos situados en las llanuras de la Amazonía occidental⁴⁶⁻⁴⁸. Estos bosques inundables estacionales incluían palmeras (por ejemplo, *Grimsdalea*), helechos y hierbas (Poaceae)^{42,45,49,50}. Además, las incursiones marinas desde el Mar Caribe hacia el sur en la Amazonía occidental permitieron que los taxones tolerantes al agua marina y a los estuarios colonizaran las costas de Pebas^{47,50,51}.

En el Mioceno tardío y el Plioceno (ca. 10.0-4.5 Ma), el sobrellenado de las cuencas sedimentarias de la



Figura 2.1 La diversidad en el pasado en la Amazonia y el paisaje de los megahumedales. Izquierda: Cambios de diversidad a lo largo del tiempo, según el registro fósil. Obsérvese que la diversidad florística se ha mantenido alta desde el Paleógeno (ca. 60 Ma), mientras que los cocodrilos y moluscos se diversificaron con el inicio de los megahumedales y disminuyeron con su desaparición (modificado de ⁴⁴). Derecha: Reconstrucción del paisaje amazónico durante el Mioceno medio y tardío (16-7 Ma), destacando el caimán gigante *Purussaurus brasiliensis* depredando un *Trigonodon toxodont*. Ilustración de Orlando Grillo, en Hoorn & Wesseling (2010)⁴⁴.

Amazonía occidental con sedimentos derivados de los Andes condujo a una nueva reorganización del drenaje y al inicio del moderno río Amazonas transcontinental. Al secarse el Sistema de Pebas, la mayor parte de la fauna de moluscos asociada se extinguió, así como los crocodilianos panamazónicos^{52,53}. En contraste con el alto recambio de moluscos y crocodilianos, la fauna de peces amazónica moderna ha permanecido prácticamente sin cambios a nivel de género y niveles taxonómicos superiores (ca. 9-4.5 Ma⁵⁴). Las antiguas superficies de los humedales de Pebas fueron colonizadas por muchos linajes diferentes^{14,55}, en un proceso de expansión de los bosques montañosos que se sugiere que continuó hasta el Pleistoceno tardío⁵⁶. Los cambios en el paisaje también condujeron a una mayor diversificación de numerosos linajes de plantas, como los géneros de plantas con flor *Inga* (Leguminosae⁵⁷) y *Guatteria* (Annonaceae⁵⁸). Alrededor de la misma época, las laderas andinas fueron colonizadas por muchos linajes de plantas, incluyendo especies de las familias Malvaceae⁵⁹, Arecaceae (i.e., palmeras⁶⁰) y Chloranthaceae (es decir, *Hedyosmum*⁶¹). En el Mioceno tardío al

Plioceno (ca. 11-4 Ma⁶²), el levantamiento de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos completó el aislamiento de las cuencas cisandinas (Orinoco-Amazonia) de las transandinas (vertiente del Pacífico, Magdalena y Maracaibo), resultando en el aislamiento de sus biotas acuáticas. Las evidencias sugieren que durante el Mioceno existían altos niveles de diversidad de especies de plantas gracias a una combinación de baja estacionalidad, alta precipitación y suelos heterogéneos²⁵.

El levantamiento Andes del Norte durante el Neógeno (ca. 23-2.6 Ma) tuvo profundos efectos en los paisajes amazónicos, impactando en la diversificación y adaptación de los linajes tanto en las llanuras (<250 m) como en las alturas (>300 m)^{54,62-64}. Se han detectado diferentes patrones de diversificación dentro y entre los grupos de la cuenca amazónica, con una mayor riqueza de especies en las llanuras y un mayor endemismo en las montañas⁶⁵. La formación de los Andes del Norte y su asociada dinámica climática impulsaron la rápida radiación de las plantas⁶⁶⁻⁷¹ y animales en los Andes^{46,64,72}. Cerca de las cimas de las montañas, las plantas del ecosistema del páramo experimentaron

uno de los índices de especiación más altos jamás registrado en la Tierra^{61,73,74}.

Durante el Cuaternario (los últimos 2.6 Ma), el enfriamiento climático global y los ciclos de glaciaciones, junto con los procesos geomorfológicos regionales, alteraron importantes aspectos de los paisajes amazónicos. Los extensos abanicos aluviales (planicies de sedimentos de más de 10.000 km²) se extendieron desde los Andes hasta la Amazonía (por ejemplo ⁷⁵⁻⁷⁷), y las llanuras de inundación variaron de tamaño según los cambios en los patrones de precipitación y el nivel global del mar⁵⁶.

Los efectos de estos importantes cambios climáticos y paisajísticos en la composición del paisaje y de la vegetación aún no se comprenden en su totalidad. Los estudios puntuales sobre registros sedimentarios y fósiles^{45,50,78}, así como los modelos climáticos⁷⁹⁻⁸¹, sugieren que los patrones generales de la cobertura vegetal regional (por ejemplo, bosques y sabanas) fueron relativamente más estables en la América del Sur tropical que en otras regiones del mundo durante los últimos 100.000 años^{25,82,83}.

Los datos de varias fuentes sugieren que las oscilaciones climáticas del Pleistoceno no fueron el principal motor de la formación de la biodiversidad amazónica. Las evidencias directas del registro fósil indican que la mayoría de los géneros de plantas y peces amazónicos se originaron mucho antes del Pleistoceno ^{25,84,85}. De hecho, las paleobiotas fósiles amazónicas estaban compuestas en su mayoría por géneros modernos en el Mioceno (c. 22-5 Ma), incluyendo pastos⁴² y peces⁸⁶. Los estudios de los perfiles de polen en los núcleos de sedimentos indican que los ecosistemas de sabana y pastizales abiertos nunca han estado muy extendidos en las tierras bajas de la Amazonía⁸⁷⁻⁸⁹. Por último, los estudios de ADN en muchos grupos modernos de plantas y animales muestran índices de diversificación relativamente constantes a lo largo de los últimos millones de años, sin variaciones bruscas durante el Pleistoceno^{12,90}.

Sin embargo, algunas zonas montañosas de los escudos de las Guayanas y Brasil en la Amazonía oriental experimentaron cambios sustanciales en la estructura de la vegetación durante el Cuaternario^{80,91}, en las proporciones relativas de bosques de dosel cerrado, bosques de dosel abierto y sabanas de bosque abierto^{80,83,92}. Los efectos de las oscilaciones climáticas del Pleistoceno en la diversificación de las biotas amazónicas todavía no se comprenden completamente. Es crucial continuar con los estudios sobre la historia evolutiva de organismos amazónicos que caracterizan los distintos ambientes de la región para mejorar los modelos predictivos de los efectos del cambio climático antropogénico⁹³.

Ensamblando la Megadiversa Biota Amazónica La biodiversidad amazónica se formó a través de una combinación única e irreplicable de procesos que entremezclan factores geológicos, climáticos y biológicos a través de extensas distancias espaciales y temporales, involucrando a taxones distribuidos por todo el continente sudamericano y evolucionando a lo largo de decenas de millones de años (Figura 2.1).

¿Cuántos años tienen las especies de la Amazonía? Las especies amazónicas y los taxones superiores exhiben un amplio rango de edades evolutivas, de tal manera que la Amazonía sirve simultáneamente como cuna evolutiva (es decir, un lugar de alta originación de especies) y museo (es decir, las especies tienden a acumularse a través de bajos índices de extinción). Este patrón se observa en muchos grupos taxonómicos (por ejemplo, plantas⁹⁴, ranas cohete amazónicas o *Allobates*⁹⁵, y peces⁶⁵), aunque también existen excepciones^{96,97}. Al mismo tiempo, se observan patrones contrastantes de núcleo-periferia en muchos taxones neotropicales^{65,98-100}. Aunque todas las biotas regionales están compuestas por taxones con un amplio intervalo de edades evolutivas, el perfil de edades está inclinado hacia edades más antiguas en los escudos en relación con las tierras bajas, representadas por las cuencas sedimentarias. Aunque tanto las especies jóvenes como las viejas se encuentran en los escudos y en la base de los Andes,

las combinaciones de especies en las cuencas sedimentarias se componen principalmente de especies más jóvenes.

Dinámica de diversificación Desde una perspectiva macroevolutiva, el número de especies en una región geográfica puede entenderse como un equilibrio entre los índices de especiación e inmigración que aumentan el número total de especies, y la extinción que disminuye la riqueza de especies^{96,101,102}. La diversificación en respuesta a las barreras geográficas es uno de los procesos más extendidos que facilitan la especiación (especiación alopátrica). El levantamiento de los Andes separó a los taxones de las tierras bajas previamente conectados, impidiendo la dispersión y estableciendo nuevos climas que han fomentado la evolución de linajes independientes¹⁰³⁻¹⁰⁵. Este aislamiento llevó a Sudamérica a albergar una megafauna de mamíferos peculiar y endémica¹⁰⁶. La tectónica que formó los Andes y provocó los grandes cambios ambientales también elevó la ruta terrestre que acabó con un prolongado aislamiento de Sudamérica de otros continentes durante la mayor parte del Cenozoico¹⁰⁷. Este aislamiento, que llevó a Sudamérica a albergar una peculiar y endémica megafauna de mamíferos, cesó cuando la formación del istmo de Panamá facilitó el intercambio biótico entre Norteamérica y Sudamérica, a través del evento conocido como el Gran Intercambio Biótico Americano¹⁰⁸. Esta conexión tuvo grandes implicaciones para el agrupamiento histórico de la fauna y la flora amazónicas.

La reorganización de la red fluvial provocada por el levantamiento andino también fragmentó la fauna acuática del noroeste de Sudamérica, dejando una clara señal en todos los taxones principales¹⁰³. Entre las familias de peces de agua dulce, la diversidad relativa de especies y las distribuciones biogeográficas en el Mioceno tardío eran efectivamente similares a las modernas. Los cambios en la conectividad del paisaje también han afectado fuertemente la dispersión, el flujo genético y la diversificación biótica dentro de la Amazonía. Por ejemplo, los grandes ríos amazónicos de las tierras bajas representan importantes barreras

geográficas para grupos de primates^{e.g., 109,110}, aves^{92,111}, peces¹¹², mariposas^{113,114}, avispas¹¹⁵ y plantas¹¹⁶⁻¹¹⁹. En las aves, uno de los grupos mejor estudiados en la Amazonía, se ha demostrado que las especies de la selva no inundada tienen asociaciones ecológicas e historias evolutivas diferentes en relación con las especies que habitan los bosques que sí se inundan y con las de las zonas de vegetación abierta (Figura 2.2)^{120, 121, 122}. Sin embargo, como los organismos difieren tanto en sus rasgos (por ejemplo, capacidad de dispersión, tolerancia fisiológica), las mismas condiciones del paisaje que permiten conexiones demográficas y genéticas en algunos grupos, pueden reducir conexiones en otros. Por ejemplo, mientras grandes ríos de las zonas bajas, como el Amazonas y el Negro, constituyen barreras efectivas a la dispersión para las especies de monos y aves (representando límites entre especies estrechamente relacionadas de esos grupos¹²³), estos mismos cursos de agua sirven como corredores de dispersión para las especies ribereñas y aluviales de peces, aves, mamíferos y plantas con semillas dispersadas por peces o tortugas^{e.g., 54,124}.

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 en el nivel del mar, por millones de años. Se cree que los cambios climáticos del pasado han modificado 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, provocando a menudo la fragmentación de las poblaciones y la especiación^{80,83,92,125}. Las oscilaciones climáticas del Pleistoceno (2,6-0.01 Ma), en sinergia con la caza humana¹²⁶, mermaron la megafauna sudamericana en ~80%^{127,128}. Estas extinciones probablemente redujeron la población de las especies de árboles con semillas de gran tamaño que dependían de los grandes herbívoros para su dispersión y, en consecuencia, la extensión del área habitada por estos árboles disminuyó aproximadamente entre un 26 y un 31 %¹²⁹. Además, dado que el tamaño de los

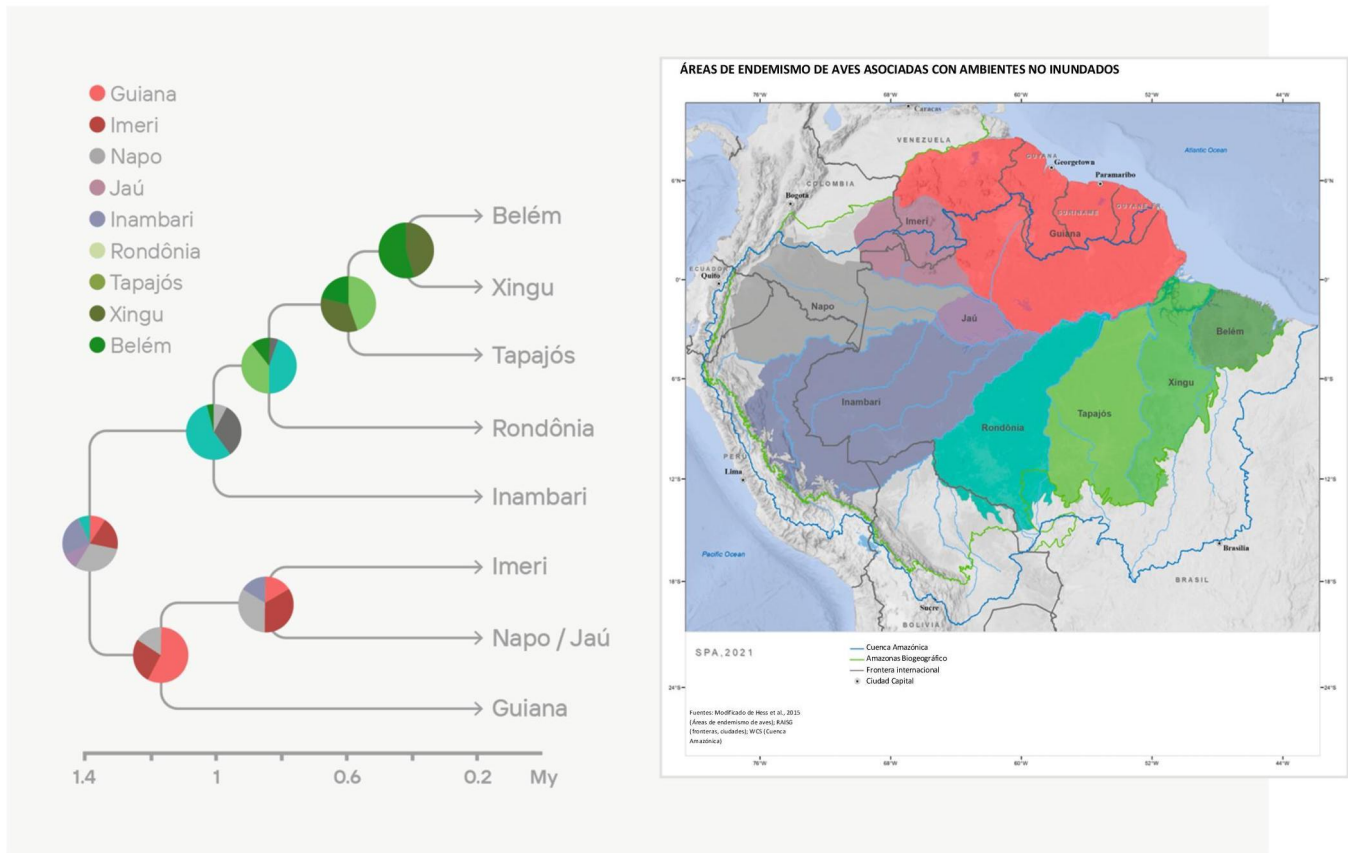


Figura 2.2 Resumen de los patrones de diversificación para 21 clados taxonómicos de aves amazónicas restringidas al sotobosque de las tierras bajas amazónicas. Izquierda: Relaciones entre nueve áreas de endemismo, inferidas a partir de datos genéticos; los gráficos circulares denotan las probabilidades de áreas ancestrales. Derecha: Áreas de endemismo actualmente reconocidas para las aves de la zona de estudio, fuentes ^{120, 121, 122}.

frutos se correlaciona con la densidad de la madera, se cree que la disminución de los árboles de semillas grandes ha reducido el contenido de carbono en la Amazonía en aproximadamente un 1,5 % tras la extinción de la megafauna¹²⁹.

La heterogeneidad del hábitat también ha desempeñado un papel importante en la formación de la biodiversidad amazónica. El levantamiento de los Andes, con una elevación media de 4.000 m, creó una heterogeneidad de hábitats y de clima, al mismo tiempo que condujo a la humidificación de las llanuras amazónicas y a la aridificación de la Patagonia^{130,131}. Esto ha proporcionado numerosas oportunidades para eventos de colonización, adaptación y especiación en una gran cantidad de

taxones, incluyendo ranas, aves y plantas, en diferentes momentos^{59,104,132,133}. Como consecuencia, los Andes tienen una biodiversidad desproporcionadamente alta en relación con su superficie¹³⁴. Los repetidos ciclos de conectividad ecológica y aislamiento espacial en las alturas de los Andes (como se observa en los páramos actuales) pueden haber actuado como una "bomba de especies", aumentando significativamente los índices de especiación en los taxones altoandinos debido a la acción conjunta de la alopatría, la selección natural y la adaptación^{68,74,90}.

Entrelazados con estos procesos paisajísticos hay innumerables procesos bióticos que crean nuevas especies y evitan la extinción de otras (por ejemplo,

competencia, depredación, parasitismo, mutualismo y cooperación). Estas interacciones bióticas pueden conducir a la coevolución de nuevos rasgos, aumentar la heterogeneidad estructural y las dimensiones funcionales de los hábitats, incrementando también la diversidad genética y fenotípica de los ecosistemas amazónicos. Los comportamientos de los organismos afectan fuertemente e incluso crean muchos hábitats importantes en la Amazonía. Las lombrices de tierra (Clitellata, Annelida) representan un ejemplo clásico de cómo la construcción de nichos aumenta la heterogeneidad del hábitat y la biodiversidad en la Amazonía. Las lombrices de tierra son importantes especialistas del ecosistema, 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 plagas¹³⁵. Otros taxones amazónicos también son importantes especialistas de los ecosistemas terrestres, como los hongos¹³⁶, las termitas¹³⁷ y las hormigas¹³⁸.

La adaptación a hábitats específicos ha contribuido significativamente a la diversificación de las especies en esta región. Por ejemplo, la gran extensión geográfica del Amazonas, unida a sus diversos tipos de suelo, proporcionó múltiples oportunidades de especialización ecológica^{139,140}. El gradiente de este a oeste en la fertilidad del suelo es análogo al gradiente en la composición de las especies, la densidad de la madera, la masa de semillas y la productividad de la madera (pero no la biomasa forestal^{141,142}). Asimismo, los diferentes niveles de inundación del bosque durante el ciclo anual de crecidas han contribuido a la formación de diversos tipos de hábitat y especializaciones en grupos de aves y peces^{112,124,143,144}, con poblaciones históricamente más grandes y conectadas en la Amazonía occidental^{144,145}.

Conclusiones La singular diversidad de los organismos amazónicos se generó a lo largo de millones de años y representa una gran parte de la diversidad conocida y desconocida de la Tierra. Dado que la Amazonía tiene conexiones actuales e históricas con muchos otros biomas neotropicales,

la destrucción de los bosques y la pérdida de especies tienen impactos directos tanto a escala local como regional. El declive actual de la biodiversidad amazónica amenaza el proceso evolutivo que rige el origen y el mantenimiento de la diversidad de especies en todas estas zonas. Las estrategias de conservación, para ser eficaces, deben tener en cuenta los procesos evolutivos y ecológicos que generan y mantienen la diversidad de las especies en las numerosas comunidades biológicas presentes en esta zona extensa y ecológicamente heterogénea. Por ejemplo, cuando las prioridades de conservación se contemplan desde un punto de vista evolutivo, las zonas que albergan la misma cantidad de especies pueden diferir en su relevancia de conservación; las zonas que albergan linajes evolutivos distintos, únicos y/o en mayor cantidad deberían tener una mayor prioridad de conservación. Al priorizar las regiones que albergan una gran diversidad genética, mayores niveles de singularidad filogenética y un espectro más amplio de la genealogía de la vida, los científicos pueden maximizar las opciones futuras, tanto para la evolución continua de la vida en la Tierra como para su beneficio para la sociedad. Los niveles máximos de diversidad filogenética conducen a mayores servicios ecosistémicos a nivel global y a mayores servicios en general para la humanidad.

Referencias

1. Rowe, N. & Speck, T. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytol.* **166**, 61–72 (2005).
2. Magallón, S., Gómez-Acevedo, S., Sánchez-Reyes, L. L. & Hernández-Hernández, T. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytol.* **207**, 437–453 (2015).
3. Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G. A. & Lorente, M. A. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* **23**, 237–240 (1995).
4. Dino, R., Pocknall, D. T. & Dettmann, M. E. Morphology and ultrastructure of elater-bearing pollen from the Albian to Cenomanian of Brazil and Ecuador: implications for botanical affinity. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **105**, 201–235 (1999).
5. Mejía-Velasquez, P. J., Dilcher, D. L., Jaramillo, C. A., Fortini, L. B. & Manchester, S. R. Palynological composition of a Lower Cretaceous South American tropical sequence: climatic implications and diversity comparisons with other latitudes. *Am. J. Bot.* **99**, 1819–1827 (2012).
6. Carvalho Francisco, J. N. & Lohmann, L. G. Phylogeny and Biogeography of the Amazonian Pachyptera (Bignoniaceae,

- Bignoniaceae). *Syst. Bot.* **45**, 361–374 (2020).
7. Carvalho, M. R. *et al.* Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests. *Science (80-)*. **372**, 63 LP – 68 (2021).
 8. Cracraft, J. *et al.* The origin and evolution of Amazonian species diversity. in *Neotropical diversification: patterns and processes* 225–244 (Springer, 2020).
 9. Da Silva, J. M. C., Rylands, A. B. & Da Fonseca, G. A. B. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conserv. Biol.* **19**, 689–694 (2005).
 10. Rull, V. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Mol. Ecol.* **17**, 2722–2729 (2008).
 11. Rull, V. Origins of Biodiversity. *Science (80-)*. **331**, 398 LP – 399 (2011).
 12. Rull, V. Neotropical diversification: historical overview and conceptual insights. *Neotrop. Diversif. patterns Process.* 13–49 (2020) doi:doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_2.
 13. Santos, C. D., Sarmiento, H., de Miranda, F. P., Henrique-Silva, F. & Logares, R. Uncovering the gene machinery of the Amazon River microbiome to degrade rainforest organic matter. *bioRxiv* 585562 (2019).
 14. Antonelli, A., Nylander, J. A. A., Persson, C. & Sanmartin, I. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**, 9749–9754 (2009).
 15. La Parra, G. De, Jaramillo, C. & Dilcher, D. Paleocological changes of spore producing plants through the Cretaceous–Paleocene boundary in Colombia. in *Palynology* (Amer assoc stratigraphic palynologists foundation c/o vaughn n Bryant, jr, palnology laboratory, 2008).
 16. Jacobs, B. F. & Currano, E. D. The impactful origin of neotropical rainforests. *Science (80-)*. **372**, 28 LP – 29 (2021).
 17. Claramunt, S. & Cracraft, J. A new time tree reveals Earth history’s imprint on the evolution of modern birds. *Sci. Adv.* **1**, e1501005 (2015).
 18. Oliveros, C. H. *et al.* Earth history and the passerine superradiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **116**, 7916–7925 (2019).
 19. Espeland, M. *et al.* Ancient Neotropical origin and recent recolonisation: Phylogeny, biogeography and diversification of the Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Mol. Phylogenet. Evol.* **93**, 296–306 (2015).
 20. Espeland, M. *et al.* A Comprehensive and Dated Phylogenomic Analysis of Butterflies. *Curr. Biol.* **28**, 770–778.e5 (2018).
 21. Seraphim, N. *et al.* Molecular phylogeny and higher systematics of the metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). *Syst. Entomol.* **43**, 407–425 (2018).
 22. Friedman, M. Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **277**, 1675–1683 (2010).
 23. Hughes, L. C. *et al.* Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **115**, 6249–6254 (2018).
 24. Wing, S. L. *et al.* Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**, 18627–18632 (2009).
 25. Jaramillo, C. *et al.* The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record. *Amaz. Landsc. species Evol.* **317**, 334 (2010).
 26. Lohmann, L. G., Bell, C. D., Calió, M. F. & Winkworth, R. C. Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **171**, 154–170 (2013).
 27. Burnham, R. J. & Graham, A. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 546–589 (1999).
 28. Jaramillo, C., Rueda, M. J. & Mora, G. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science (80-)*. **311**, 1893–1896 (2006).
 29. Jaramillo, C. *et al.* Effects of rapid global warming at the Paleocene–Eocene boundary on neotropical vegetation. *Science (80-)*. **330**, 957–961 (2010).
 30. Burnham, R. J. & Johnson, K. R. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* **359**, 1595–1610 (2004).
 31. Carvalho, M. R., Herrera, F. A., Jaramillo, C. A., Wing, S. L. & Callejas, R. Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *Am. J. Bot.* **98**, 1337–1355 (2011).
 32. Bigarella, J. J. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *An Acad Bras Cienc* **47**, 411–464 (1975).
 33. Costa, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J. Biogeogr.* **30**, 71–86 (2003).
 34. Orme, A. R. Tectonism, climate, and landscape change. *Phys. Geogr. South Am.* 23–44 (2007).
 35. Fouquet, A. *et al.* Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. *Mol. Phylogenet. Evol.* **62**, 826–838 (2012).
 36. Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M. S. & Solferini, V. N. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evol. Ecol.* **29**, 643–655 (2015).
 37. Thode, V. A., Sanmartín, I. & Lohmann, L. G. Contrasting patterns of diversification between Amazonian and Atlantic forest clades of Neotropical lianas (Amphilophium, Bignoniaceae) inferred from plastid genomic data. *Mol. Phylogenet. Evol.* **133**, 92–106 (2019).
 38. Vicentini, A., Barber, J. C., Aliscioni, S. S., Giussani, L. M. & Kellogg, E. A. The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. *Glob. Chang. Biol.* **14**, 2963–2977 (2008).
 39. Urban, M. A. *et al.* Isotopic evidence of C4 grasses in southwestern Europe during the Early Oligocene–Middle Miocene. *Geology* **38**, 1091–1094 (2010).
 40. Bouchenak-Khelladi, Y., Slingsby, J. A., Verboom, G. A. & Bond, W. J. Diversification of C4 grasses (Poaceae) does not coincide with their ecological dominance. *Am. J. Bot.* **101**, 300–307 (2014).
 41. Edwards, E. J. & Smith, S. A. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C4 grasses. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **107**, 2532–2537 (2010).
 42. Kirschner, J. A. & Hoorn, C. The onset of grasses in the Amazon drainage basin, evidence from the fossil record. *Front. Biogeogr.* **12**, (2020).
 43. Poulsen, C. J., Ehlers, T. A. & Insel, N. Onset of convective

- rainfall during gradual late Miocene rise of the central Andes. *Science (80-)*. **328**, 490–493 (2010).
44. Hoorn, C. *et al.* Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science (80-)*. **330**, 927–931 (2010).
 45. Hoorn, C. *et al.* The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Glob. Planet. Change* **153**, 51–65 (2017).
 46. Albert, J. S., Val, P. & Hoorn, C. The changing course of the Amazon River in the Neogene: center stage for Neotropical diversification. *Neotrop. Ichthyol.* **16**, (2018).
 47. Hoorn, C. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **105**, 267–309 (1993).
 48. Wesselingh, F. P. & Salo, J. A. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scr. Geol.* **133**, 439–458 (2006).
 49. Hoorn, C. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle–Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **112**, 187–238 (1994).
 50. Jaramillo, C. *et al.* Miocene flooding events of western Amazonia. *Sci. Adv.* **3**, e1601693 (2017).
 51. Boonstra, M., Ramos, M. I. F., Lammertsma, E. I., Antoine, P. O. & Hoorn, C. Marine connections of Amazonia: Evidence from foraminifera and dinoflagellate cysts (early to middle Miocene, Colombia/Peru). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **417**, 176–194 (2015).
 52. Salas-Gismondi, R. *et al.* A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **282**, 20142490 (2015).
 53. Souza-Filho, J. P. *et al.* A new caimanine (Crocodylia, Alligatoroidea) species from the Solimões Formation of Brazil and the phylogeny of Caimaninae. *J. Vertebr. Paleontol.* **38**, e1528450 (2018).
 54. Albert, J. S., Petry, P. & Reis, R. E. Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns. in *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* vol. 1 20–57 (University of California Press, 2011).
 55. Roncal, J., Kahn, F., Millan, B., Couvreur, T. L. P. & Pintaud, J.-C. Cenozoic colonization and diversification patterns of tropical American palms: evidence from *Astrocaryum* (Arecaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **171**, 120–139 (2013).
 56. Pupim, F. N. *et al.* Chronology of Terra Firme formation in Amazonian lowlands reveals a dynamic Quaternary landscape. *Quat. Sci. Rev.* **210**, 154–163 (2019).
 57. Richardson, J. E., Pennington, R. T., Pennington, T. D. & Hollingsworth, P. M. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science (80-)*. **293**, 2242–2245 (2001).
 58. Erkens, R. H. J., Chatrou, L. W., Maas, J. W., van der Niet, T. & Savolainen, V. A rapid diversification of rainforest trees (Guatteria; Annonaceae) following dispersal from Central into South America. *Mol. Phylogenet. Evol.* **44**, 399–411 (2007).
 59. Hoorn, C. *et al.* Going north and south: The biogeographic history of two Malvaceae in the wake of Neogene Andean uplift and connectivity between the Americas. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **264**, 90–109 (2019).
 60. Bacon, C. D., Velásquez-Puentes, F. J., Hoorn, C. & Antonelli, A. Iriarteae palms tracked the uplift of Andean Cordilleras. *J. Biogeogr.* **45**, 1653–1663 (2018).
 61. Martínez, C., Madriñán, S., Zavada, M. & Alberto Jaramillo, C. Tracing the fossil pollen record of *Hedyosmum* (Chloranthaceae), an old lineage with recent Neotropical diversification. *Grana* **52**, 161–180 (2013).
 62. Montes, C. *et al.* A Middle to Late Miocene Trans-Andean Portal: Geologic Record in the Tatacoa Desert. *Frontiers in Earth Science* vol. 8 643 (2021).
 63. Givnish, T. J. *et al.* Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchid dispersal. *J. Biogeogr.* **43**, 1905–1916 (2016).
 64. Rahbek, C. *et al.* Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science (80-)*. **365**, 1114–1119 (2019).
 65. Albert, J. S., Tagliacollo, V. A. & Dagosta, F. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **51**, 27–53 (2020).
 66. Gentry, A. H. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* **69**, 557–593 (1982).
 67. Jost, L. Explosive local radiation of the genus *Teagueia* (Orchidaceae) in the Upper Pastaza watershed of Ecuador. *Lyonia* **7**, 41–47 (2004).
 68. Madriñán, S., Cortés, A. J. & Richardson, J. E. Páramo is the world’s fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Front. Genet.* **4**, 192 (2013).
 69. Luebert, F. & Weigend, M. Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Front. Ecol. Evol.* **2**, 27 (2014).
 70. Lagomarsino, L. P., Condamine, F. L., Antonelli, A., Mulch, A. & Davis, C. C. The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytol.* **210**, 1430–1442 (2016).
 71. Vargas, O. M., Ortiz, E. M. & Simpson, B. B. Conflicting phylogenomic signals reveal a pattern of reticulate evolution in a recent high-Andean diversification (Asteraceae: Astereae: *Diplostephium*). *New Phytol.* **214**, 1736–1750 (2017).
 72. Perrigo, A., Hoorn, C. & Antonelli, A. Why mountains matter for biodiversity. *J. Biogeogr.* **47**, 315–325 (2020).
 73. Padilla-González, G. F., Diazgranados, M. & Da Costa, F. B. Biogeography shaped the metabolome of the genus *Espeletia*: A phytochemical perspective on an Andean adaptive radiation. *Sci. Rep.* **7**, 1–11 (2017).
 74. Pouchon, C. *et al.* Phylogenomic Analysis of the Explosive Adaptive Radiation of the *Espeletia* Complex (Asteraceae) in the Tropical Andes. *Syst. Biol.* **67**, 1041–1060 (2018).
 75. Räsänen, M. E., Salo, J. S., Jungner, H. & Pittman, L. R. Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nov.* **2**, 320–332 (1990).
 76. Räsänen, M., Neller, R., Salo, J. & Jungner, H. Recent and ancient fluvial deposition systems in the Amazonian foreland basin, Peru. *Geol. Mag.* **129**, 293–306 (1992).
 77. Wilkinson, M. J., Marshall, L. G., Lundberg, J. G. & Kreslavsky,

- M. H. Megafan environments in northern South America and their impact on Amazon Neogene aquatic ecosystems. *Amaz. Landsc. species Evol. a look into past* 162–184 (2010).
78. Mason, C. C., Romans, B. W., Stockli, D. F., Mapes, R. W. & Fildani, A. Detrital zircons reveal sea-level and hydroclimate controls on Amazon River to deep-sea fan sediment transfer. *Geology* **47**, 563–567 (2019).
79. Häggi, C. *et al.* Response of the Amazon rainforest to late Pleistocene climate variability. *Earth Planet. Sci. Lett.* **479**, 50–59 (2017).
80. Arruda, D. M., Schaefer, C. E. G. R., Fonseca, R. S., Solar, R. R. C. & Fernandes-Filho, E. I. Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: new insights into the Amazonian refugia and Pleistocene arc hypotheses. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **27**, 47–56 (2017).
81. Costa, G. C. *et al.* Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **27**, 285–297 (2017).
82. Antoine, P.-O. *et al.* A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Res.* **31**, 30–59 (2016).
83. Wang, X. *et al.* Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature* **541**, 204–207 (2017).
84. López-Fernández, H. & Albert, J. S. Six. Paleogene Radiations. in *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* 105–118 (University of California Press, 2011).
85. LaPolla, J. S., Dlussky, G. M. & Perrichot, V. Ants and the Fossil Record. *Annu. Rev. Entomol.* **58**, 609–630 (2013).
86. Lundberg, J. G., Sabaj Pérez, M. H., Dahdul, W. M. & Aguilera, O. A. The Amazonian neogene fish fauna. *Amaz. Landsc. Species Evol. A look into past* 281–301 (2009).
87. Liu, K. & Colinvaux, P. A. Forest changes in the Amazon Basin during the last glacial maximum. *Nature* **318**, 556–557 (1985).
88. Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E. & Bush, M. B. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quat. Sci. Rev.* **19**, 141–169 (2000).
89. Bush, M. B. & Oliveira, P. E. de. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotrop.* **6**, 0 (2006).
90. Rangel, T. F. *et al.* Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science (80-)*. **361**, (2018).
91. Cowling, S. A., Maslin, M. A. & Sykes, M. T. Paleovegetation simulations of lowland Amazonia and implications for neotropical allopatry and speciation. *Quat. Res.* **55**, 140–149 (2001).
92. Silva, S. M. *et al.* A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Sci. Adv.* **5**, eaat5752 (2019).
93. Brown, J. L. *et al.* Predicting the genetic consequences of future climate change: The power of coupling spatial demography, the coalescent, and historical landscape changes. *Am. J. Bot.* **103**, 153–163 (2016).
94. Ulloa Ulloa, C. & Neill, D. A. Phainantha shuariorum (Melastomataceae), una especie nueva de la Cordillera del Cóndor, Ecuador, disyunta de un género guayanés. *Novon A J. Bot. Nomencl.* **16**, 281–285 (2006).
95. Réjaud, A. *et al.* Historical biogeography identifies a possible role of Miocene wetlands in the diversification of the Amazonian rocket frogs (Aromobatidae: Allobates). *J. Biogeogr.* **47**, 2472–2482 (2020).
96. Castroviejo-Fisher, S., Guayasamin, J. M., Gonzalez-Voyer, A. & Vilà, C. Neotropical diversification seen through glassfrogs. *J. Biogeogr.* **41**, 66–80 (2014).
97. Bonaccorso, E. & Guayasamin, J. M. On the origin of Pantepui montane biotas: a perspective based on the phylogeny of Aulacorhynchus toucanets. *PLoS One* **8**, e67321 (2013).
98. Antonelli, A. *et al.* Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **115**, 6034–6039 (2018).
99. Azevedo, J. A. R. *et al.* Museums and cradles of diversity are geographically coincident for narrowly distributed Neotropical snakes. *Ecography (Cop.)*. **43**, 328–339 (2020).
100. Vasconcelos, T. N. C. *et al.* Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **287**, 20192933 (2020).
101. Voelker, G. *et al.* River barriers and cryptic biodiversity in an evolutionary museum. *Ecol. Evol.* **3**, 536–545 (2013).
102. Roxo, F. F. *et al.* Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored Neotropical catfish subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otothyriinae (Siluriformes: Loricariidae). *PLoS One* **9**, e105564 (2014).
103. Albert, J. S., Lovejoy, N. R. & Crampton, W. G. R. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *J. South Am. Earth Sci.* **21**, 14–27 (2006).
104. Hutter, C. R., Guayasamin, J. M. & Wiens, J. J. Explaining Andean megadiversity: the evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns. *Ecol. Lett.* **16**, 1135–1144 (2013).
105. Canal, D. *et al.* Out of Amazonia and Back again: Historical Biogeography of the Species-Rich Neotropical Genus *Philodendron* (Araceae) 1. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **104**, 49–68 (2019).
106. Defler, T. R., Defler, T. & Saini. *History of Terrestrial Mammals in South America*. (Springer, 2019).
107. Croft, D. A. *Horned armadillos and rafting monkeys: the fascinating fossil mammals of South America*. (Indiana University Press, 2016).
108. Stehli, F. G. & Webb, S. D. *The great American biotic interchange*. vol. 4 (Springer Science & Business Media, 1985).
109. Wallace, A. R. On the Monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. London* **20**, 107–110 (1852).
110. Ayres, J. M. & Clutton-Brock, T. H. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *Am. Nat.* **140**, 531–537 (1992).
111. Ribas, C. C., Aleixo, A., Nogueira, A. C. R., Miyaki, C. Y. & Cracraft, J. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **279**, 681–689 (2012).
112. Albert, J. S. *et al.* Aquatic biodiversity in the Amazon: habitat specialization and geographic isolation promote species richness. *Animals* **1**, 205–241 (2011).

113. Brower, A. V. Z. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution (N. Y.)* **50**, 195–221 (1996).
114. Rosser, N., Shirai, L. T., Dasmahapatra, K. K., Mallet, J. & Freitas, A. V. L. The Amazon river is a suture zone for a polyphyletic group of co-mimetic heliconiine butterflies. *Ecography (Cop.)* **44**, 177–187 (2021).
115. Menezes, R. S. T., Lloyd, M. W. & Brady, S. G. Phylogenomics indicates Amazonia as the major source of Neotropical swarm-founding social wasp diversity. *Proc. R. Soc. B* **287**, 20200480 (2020).
116. Nazareno, A. G., Dick, C. W. & Lohmann, L. G. Wide but not impermeable: Testing the riverine barrier hypothesis for an Amazonian plant species. *Mol. Ecol.* **26**, 3636–3648 (2017).
117. Nazareno, A. G., Dick, C. W. & Lohmann, L. G. Tangled banks: A landscape genomic evaluation of Wallace's Riverine barrier hypothesis for three Amazon plant species. *Mol. Ecol.* **28**, 980–997 (2019).
118. Nazareno, A. G., Dick, C. W. & Lohmann, L. G. A Biogeographic barrier test reveals a strong genetic structure for a canopy-emergent amazon tree species. *Sci. Rep.* **9**, 1–11 (2019).
119. Nazareno, A. G., Knowles, L. L., Dick, C. W. & Lohmann, L. G. By Animal, Water, or Wind: Can Dispersal Mode Predict Genetic Connectivity in Riverine Plant Species? *Front. Plant Sci.* **12**, 626405 (2021).
120. RAISG. Amazonia Under Pressure. www.amazoniasocioambiental.org (2020).
121. Hess, L. L. *et al.* Wetlands of the lowland Amazon basin: Extent, vegetative cover, and dual-season inundated area as mapped with JERS-1 synthetic aperture radar. *Wetlands* **35**, 745–756 (2015).
122. Venticinque, E. *et al.* An explicit GIS-based river basin framework for aquatic ecosystem conservation in the Amazon. *Earth Syst Sci Data* 651–661 https://knbn.ecoinformatics.org/view/doi%3A10.5063%2FF1BG2KX8#snapp_computing.6.1 (2016).
123. Cracraft, J. Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna: Areas of Endemism. *Ornithol. Monogr.* 49–84 (1985) doi:10.2307/40168278.
124. Parolin, P., Wittmann, F., Ferreira, L. V & others. Fruit and seed dispersal in Amazonian floodplain trees--a review. *Ecotropica* **19**, 15–32 (2013).
125. Cheng, H. *et al.* Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nat. Commun.* **4**, 1411 (2013).
126. Barnosky, A. D., Koch, P. L., Feranec, R. S., Wing, S. L. & Shabel, A. B. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science (80-.)*. **306**, 70–75 (2004).
127. Barnosky, A. D. & Lindsey, E. L. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quat. Int.* **217**, 10–29 (2010).
128. Prado, J. L., Martínez-Maza, C. & Alberdi, M. T. Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **425**, 41–49 (2015).
129. Doughty, C. E. *et al.* Megafauna extinction, tree species range reduction, and carbon storage in Amazonian forests. *Ecography (Cop.)*. **39**, 194–203 (2016).
130. Blisniuk, P. M., Stern, L. A., Chamberlain, C. P., Idleman, B. & Zeitler, P. K. Climatic and ecologic changes during Miocene surface uplift in the Southern Patagonian Andes. *Earth Planet. Sci. Lett.* **230**, 125–142 (2005).
131. Rohrmann, A. *et al.* Miocene orographic uplift forces rapid hydrological change in the southern central Andes. *Sci. Rep.* **6**, 1–7 (2016).
132. Ribas, C. C., Moyle, R. G., Miyaki, C. Y. & Cracraft, J. The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in Pionus parrots. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **274**, 2399–2408 (2007).
133. Cadena, C. D. *et al.* Systematics, biogeography, and diversification of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), an enigmatic radiation of Neotropical montane birds. *Auk* **137**, ukz077 (2020).
134. Testo, W. L., Sessa, E. & Barrington, D. S. The rise of the Andes promoted rapid diversification in Neotropical Phlegmariurus (Lycopodiaceae). *New Phytol.* **222**, 604–613 (2019).
135. Marichal, R. *et al.* Earthworm functional traits, landscape degradation and ecosystem services in the Brazilian Amazon deforestation arc. *Eur. J. Soil Biol.* **83**, 43–51 (2017).
136. Palin, O. F. *et al.* Termite diversity along an Amazon--Andes elevation gradient, Peru. *Biotropica* **43**, 100–107 (2011).
137. Duran-Bautista, E. H. *et al.* Termites as indicators of soil ecosystem services in transformed amazon landscapes. *Ecol. Indic.* **117**, 106550 (2020).
138. Folgarait, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodivers. |& Conserv.* **7**, 1221–1244 (1998).
139. Fine, P. A., Daly, D. C. & Cameron, K. M. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of burseracear trees in the western Amazon. *Evolution (N. Y.)*. **59**, 1464–1478 (2005).
140. Tuomisto, H. *et al.* Discovering floristic and geoecological gradients across Amazonia. *J. Biogeogr.* **46**, 1734–1748 (2019).
141. ter Steege, H. *et al.* Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* **443**, 444–447 (2006).
142. Tuomisto, H., Zuquim, G. & Cárdenas, G. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography (Cop.)*. **37**, 1034–1046 (2014).
143. Luize, B. G. *et al.* The tree species pool of Amazonian wetland forests: Which species can assemble in periodically waterlogged habitats? *PLoS One* **13**, e0198130 (2018).
144. Thom, G. *et al.* Quaternary climate changes as speciation drivers in the Amazon floodplains. *Sci. Adv.* **6**, eaax4718 (2020).
145. Santos, M. da C. F., Ruffino, M. L. & Farias, I. P. High levels of genetic variability and panmixia of the tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) in the main channel of the Amazon River. *J. Fish Biol.* **71**, 33–44 (2007).