

Capítulo 3 En Resumen

Diversidad biológica y redes ecológicas en la Amazonía



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



THE AMAZON WE WANT
Science Panel for the Amazon

Diversidad biológica y redes ecológicas en la Amazonia

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

Mensajes clave y recomendaciones

- 1) La cuenca del Amazonas es una de las zonas más biodiversas del mundo para la mayoría de los grupos taxonómicos. Sin embargo, la diversidad varía geográficamente, ya que algunos grupos son más diversos en las regiones bajas del Amazonas, mientras que otros lo son Andes.
- 2) En las evaluaciones actuales se subestima la verdadera riqueza de especies de la Amazonia, en parte debido a la dificultad de muestreo en esta vasta región. La Amazonia presenta un índice increíblemente alto de hallazgo de nuevas especies (una cada dos días) y, al ritmo actual, se necesitarán varios cientos de años para recopilar una lista completa de plantas y animales (sin mencionar su distribución geográfica, historia natural y estado de conservación). Además, algunos grupos, como los hongos y las bacterias, están poco estudiados.
- 3) Las interacciones entre plantas y animales son un proceso ecológico central en los bosques amazónicos, sin el cual estos bosques dejarían de existir. Dichas interacciones han conducido a la evolución de una gran diversidad de especies. Estas redes de mutualistas y consumidores determinan todos los aspectos de los bosques amazónicos y son responsables de su composición, de la regulación de las especies, de la recuperación de las perturbaciones y de la generación de la biodiversidad que compone el bosque.
- 4) Es esencial detener la deforestación y la fragmentación de los bosques, y establecer iniciativas de restauración y conservación a gran escala y a nivel de paisaje que mantengan las áreas centrales (incluidos los entornos terrestres y acuáticos, que son interdependientes) y su interconectividad. Esto es fundamental para asegurar la supervivencia de las especies con grandes áreas de distribución, patrones de migración, distribuciones irregulares y/o bajos números de población, y la diversidad de rasgos funcionales que presentan.

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

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

^c City College of New York, 160 Convent Ave, New York NY 10031, EE. UU.

^d Universidade Federal de Rondônia, Av. Pres. Dutra 2965, Olaria, Porto Velho RO 76801-058, Brasil

^e Institut de Recherche pour le Développement, 44 bd de Dunkerque, Immeuble Le Sextant CS 90009, F-13572 Marseille cedex 02, Francia

^f Cornell University, E145 Corson Hall, Ithaca New York 14853, EE. UU.

^g Universidad San Francisco de Quito (USFQ), Instituto Biósfera-USFQ, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales COCIBA, Laboratorio de Biología Evolutiva, campus Cumbayá, Quito, Ecuador.

^h Columbia University, 535 W 116th St, New York NY 10027, EE. UU.

ⁱ Florida International University, 11200 SW 8th Street, Miami FL 33199, EE. UU.

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

^k Grupo de Estudos da Biodiversidade da Amazônia Sul-Occidental, Universidade Federal de Rondônia (UNIR), BR 364, Km 9.5, CEP 76801-059 Porto Velho RO, Brasil

^l Wildlife Conservation Society, 2300 Southern Boulevard, Bronx New York 10460, EE. UU.

^m Wake Forest University, 1834 Wake Forest Road, Winston-Salem, NC 27109, EE. UU.

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

^o Missouri Botanical Garden, 4344 Shaw Blvd, St. Louis MO 63110, EE. UU.

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

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

Resumen Este capítulo ofrece una visión general de la biodiversidad en la Amazonia, analiza las razones por las que esta región es tan rica en especies y ecosistemas, y expone algunos procesos ecológicos destacados que hacen de la Amazonia un icono del mundo natural. Grupos taxonómicos terrestres y acuáticos destacados ilustran lo mucho que sabemos sobre la diversidad en la Amazonia y, sobre todo, lo mucho que aún desconocemos. Comprender claramente los niveles de biodiversidad y sus variaciones espaciales y temporales es crucial para entender la estabilidad futura bajo diferentes escenarios de cambio climático, cambio de uso del suelo, fragmentación de los bosques y deforestación, y para informar los esfuerzos de conservación y restauración.

¿Por qué es tan variada la Amazonia en cuanto a especies y ecosistemas? La Amazonia es la zona de mayor diversidad biológica del planeta. Con aproximadamente 5,800,000 km², su biodiversidad es incommensurable. Más de una décima parte de las especies del mundo se encuentran en esta región^{1,2}. La

riqueza de especies estimada incluye 50.000 plantas vasculares, 2.406 peces, 427 anfibios, 371 reptiles, 1.300 aves y 425 mamíferos³⁻⁵. Estas cifras son claramente subestimaciones y, en muchos casos, sesgadas hacia la Amazonia brasileña. Son muchos los procesos que han contribuido a la evolución de una biodiversidad tan elevada. Los factores geológicos, hidroclimáticos, evolutivos y ecológicos son importantes, así como los regímenes de perturbación (véanse los capítulos 1 y 2) y el paisaje cultural (véanse los capítulos 8-13). La relación entre criterios biológicos, climáticos y geológicos⁶ es importante para comprender la historia ambiental, el origen y el futuro de la biodiversidad amazónica. Sin embargo, los patrones biogeográficos varían considerablemente entre los grupos taxonómicos, lo que añade complejidad al análisis⁷. Un impulsor fundamental de la diversidad biológica regional es la heterogeneidad ambiental asociada a la formación de los Andes, la fluctuación de las inundaciones estacionales en las grandes llanuras aluviales y los eventos climáticos macrorregionales⁸ (Figura 3.1)

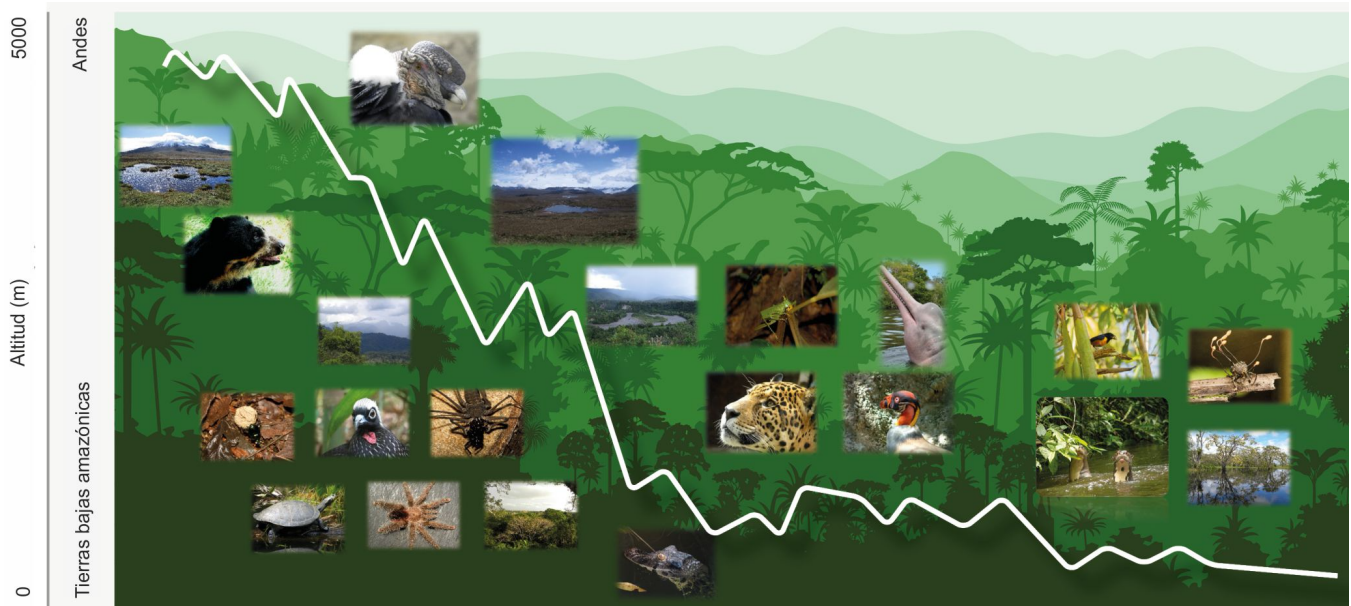


Figura 3.1 La Amazonia es el área con mayor biodiversidad para la mayoría de los grupos taxonómicos. Las fotografías muestran especies y ecosistemas icónicos a lo largo del gradiente altitudinal de la región y las interacciones de especies seleccionadas. Ilustración de fondo por ekolara. Fotos de Esteban Suárez, Galo Zapata-Ríos, Fernando Trujillo, Robert Schlappal/@Superbass / CC-BY-SA-3.0 (vía Wikimedia Commons).

Patrones de diversidad biológica de grupos taxonómicos seleccionados

Plantas vasculares Los países amazónicos albergan unas 79.600 especies de plantas vasculares autóctonas, es decir, el 20% de todas las especies vegetales del mundo⁹⁻¹¹. No existe una lista fehaciente de todas las plantas vasculares de la cuenca del Amazonas, pero las estimaciones para las plantas con semilla que aparecen por debajo de los 1.000 m varían entre 14.000 y 50.000 especies¹²⁻¹⁴. Las estimaciones para los árboles de las llanuras varían entre 6.000 y 16.000 especies, incluyendo al menos 1.000 árboles resistentes a inundaciones y 388 plantas herbáceas¹⁴⁻¹⁸. El conocimiento de la riqueza de las plantas amazónicas es tan imperfecto que especies desconocidas podrían extinguirse sin siquiera ser descritas¹⁹. Las especies de plantas endémicas de Ecuador, Perú y Brasil (13.165 especies) representan alrededor del 19% del total de especies endémicas (unas 67.900) de la región tropical de Sudamérica¹¹.

Hongos, algas y plantas no vasculares Las plantas no vasculares incluyen briofitas, algas, líquenes y hongos, y son las principales impulsoras del ciclo del carbono y de los nutrientes y de la hidrología en las latitudes altas²⁰⁻²². Biogeográficamente, las plantas no vasculares tienen su centro de diversidad en los Andes tropicales, y su diversidad de especies está positivamente correlacionada con la altitud. La diversidad total de estos taxones, a menudo ignorada en estos hábitats, suele subestimarse²³. Se estima que el número de algas oscila entre 30.000 y 50.000, de las cuales sólo la mitad han sido descritas²⁴. Estudios recientes han sugerido que la diversidad de hongos es mayor en los trópicos que en las zonas montañosas subtropicales^{25,26}, aunque estas zonas se han estudiado mucho menos²⁷. Se estima que los líquenes amazónicos cuentan con unas 150-200 especies²⁸⁻³¹. Por último, los musgos son la cubierta vegetal dominante en una amplia gama de ecosistemas, pero su diversidad en el Amazonas es relativamente baja. Aunque se pueden encontrar entre 40 y 50 especies en un sitio concreto, el aumento de especies adicionales de un sitio a otro es bajo³².

Insectos La entomofauna amazónica es sorprendentemente rica a lo largo de los diferentes estratos verticales del bosque, y los patrones de distribución de las especies a grandes escalas espaciales no son uniformes en toda la región^{33,34}. Los insectos que habitan en el dosel del bosque presentan un elevado número de especies y altas densidades de población^{35,36}. Por ejemplo, las hormigas y los mosquitos (Formicidae y Diptera) representan el 52% y el 10%, respectivamente, de los más de 300 artrópodos encontrados por metro cuadrado. Además, en un estudio se encontraron 95 especies diferentes de hormigas en un solo árbol, tantas como las encontradas en toda Alemania³⁷. Existe poca información sobre los centros de evolución y dispersión de los insectos amazónicos y otros artrópodos. La alta diversidad de insectos acuáticos está asociada a la heterogeneidad ambiental de los ecosistemas que habitan. Las especies de diez órdenes de insectos tienen hábitos acuáticos o semiacuáticos especializados. Destaca el orden Diptera, que representa la mitad de los insectos acuáticos conocidos, especialmente Chironomidae³⁸. El mantenimiento de los bosques riparios y de los entornos acuáticos asociados es crucial para evitar la pérdida de especies y de servicios ecosistémicos proporcionados por las comunidades de insectos acuáticos^{39,40}.

Peces La cuenca amazónica contiene la comunidad de peces de agua dulce más diversa del mundo, con 2.406 especies pertenecientes a 514 géneros, 56 familias y 18 órdenes⁵. Esta excepcional diversidad, que representa aproximadamente el 15% de los peces de agua dulce del mundo, incluye un 58% de especies que no se encuentran en ningún otro lugar del planeta (1.402 especies endémicas⁵). Esto incluye taxones marinos que se han adaptado al agua dulce, como las rayas amazónicas. Los peces amazónicos presentan una gran variedad de tamaños, desde las especies en miniatura de menos de 20 mm⁴¹ hasta las que alcanzan 3 m o más de longitud, como el pirarucú (paiche, *Arapaima gigas*) o el bagre goliath (*Brachyplatystoma filamentosum*), ambos de más de 200 kg^{42,43}. A diferencia de muchas otras cuencas fluviales, donde la riqueza de especies aumenta a medida que se avanza río abajo^{44,45}, las es-

pecies amazónicas muestran gradientes decrecientes Oeste-Este, lo que sugiere que la fauna contemporánea se originó en la parte occidental de la cuenca⁴⁶. Este patrón también indica que la colonización de la parte oriental de la cuenca aún está incompleta, lo que concuerda con el establecimiento relativamente reciente del río Amazonas moderno hace unos 2,5 millones de años.

Anfibios y reptiles De las más de 8.380 especies de anfibios que se conocen en la actualidad⁴⁷, la cuenca del Amazonas presenta la mayor densidad y el mayor número de especies en peligro⁴⁸⁻⁵⁰. Los patrones de biodiversidad de los anfibios muestran una considerable variación dentro de la cuenca amazónica (Figure 3.2), a menudo impulsada por la topografía, la hidrología, la historia evolutiva y la ecología⁵¹. Grupos de anfibios como las ranas arbóreas, las ranas mono y las ranas punta de flecha son más diversos en los bosques húmedos de las llanuras, mientras que otros, como las ranas de cristal, los sapos pintados y las ranas marsupiales, son más diversos en los bosques nubosos andinos^{47,52}.

La cuenca del Amazonas tiene una gran diversidad de especies de reptiles, aproximadamente 371, que ocupan una gran variedad de ambientes terrestres y

acuáticos^{2,53}. Los patrones de diversidad y distribución de los reptiles indican que la riqueza de especies suele disminuir con la latitud y de oeste a este⁵⁴⁻⁵⁶. Los estudios realizados en el noroeste de la Amazonia indican una mayor diversidad de reptiles escamosos relativa a la llanura amazónica del sur-este^{54,57}. Aunque la mayoría de las especies de reptiles se consideran terrestres, al menos 40 utilizan el medio acuático y dependen de él para su supervivencia, incluyendo cuatro especies de cocodrilos, dos lagartijas, 16 tortugas y varias especies de serpientes^{58,59}.

Aves La Amazonia alberga el mayor número de especies de aves del mundo, con al menos 1.300 especies, de las cuales unas 265 son endémicas^{60,61}. El número real de especies podría ser mucho mayor, ya que varios linajes genéticamente divergentes pueden representar nuevas especies crípticas⁶². La diversidad de aves aumenta con la proximidad a los Andes. La topografía y la ecología cambian a una altura de aproximadamente 500 m, donde muchas especies de aves de las zonas bajas (~800) alcanzan su rango de elevación superior, y muchas andinas alcanzan su rango de elevación más bajo^{61,63}. La Amazonia occidental, más húmeda, alberga especies de



Figura 3.2 Diversidad de anfibios en la cuenca del Amazonas. (A) Embriones de la rana de cristal andina *Nymphargus wileyi*. (B) Rana de torrente, *Hyloscirtus staufferorum*. (C) Rana de hojas a rayas tigras, *Callimedusa tomopterna*. (D) Salamandra amazónica, *Bolitoglossa* sp. Fotos por Tropical Herping.



Figura 3.3 Dispersión de semillas por Euphonia de vientre rufo (*Euphonia rufiventris*). Foto: Esteban Suárez.

aves más antiguas y ricas en comparación con la Amazonia oriental, que es más seca⁶⁴.

Mamíferos La región amazónica alberga una de las faunas de mamíferos más ricas del mundo, con aproximadamente 140 géneros y 425 especies. Los mamíferos amazónicos representan aproximadamente un tercio de toda la diversidad de mamíferos de Sudamérica, es decir, unas 1.260 especies⁶⁵. Sin embargo, el número de especies de mamíferos en cualquier localidad de la Amazonia varía enormemente según el tipo de bosque y la diversidad del hábitat. Las comunidades de mamíferos de los bosques estacionalmente inundados (*várzea*) pueden considerarse relativamente menos diversas en comparación con los bosques vecinos de *terra firme*, aunque la densidad y la biomasa pueden ser significativamente mayores en la *várzea* que en la *terra firme*^{66,67}. El endemismo también es muy alto, con 10 géneros endémicos y 144 especies (34%) que sólo se encuentran en la Amazonia^{68,69}. Esta impresionante diversidad no se distribuye de forma equitativa entre los órdenes; los marsupiales, los roedores y los primates comprenden juntos aproximadamente el 80% de todas las especies endémicas^{70,71}. Se ha sugerido que las comunidades de mamíferos de la Amazonia occidental son las más diversas de la región, del Neotrópico y probablemente del mundo⁷¹⁻

73.

Parásitos y patógenos A pesar de representar entre un tercio y más de la mitad de las especies de la Tierra⁷⁴, los parásitos y patógenos suelen ser ignorados por los inventarios de biodiversidad y los estudios de conservación⁷⁵. Por ejemplo, de las 425 especies de mamíferos silvestres que hay en la región, sólo 185 han sido estudiadas en cuanto a sus interacciones con parásitos. Los grupos de parásitos con el mayor número de especies que interactúan con los mamíferos silvestres son los helmintos (77), los ectoparásitos artrópodos (65), los virus (62), los protozoos (29), las bacterias (12) y los hongos (7). De ellos, se sabe que 38 virus, 16 arbovirus, 11 bacterias, 9 helmintos, 19 protozoos, 7 hongos y al menos 1 ectoparásito son zoonóticos y causan enfermedades en el ser humano. En cuanto a los virus transmitidos por artrópodos (arbovirus), ya se han registrado 27 especies diferentes que infectan a mamíferos silvestres en la región amazónica. De ellas, se sabe que 16 especies son zoonóticas, entre ellas Caraparu, Changuinola, dengue, Guama, Mayaro, Marituba, Murutucu, Oriboca, Oropouche, Piry, Saint Louis, Tacaiuma y la fiebre amarilla, a menudo compartida con mamíferos domésticos como los animales de compañía y el ganado.

Procesos y adaptaciones ecológicas destacadas en los ecosistemas terrestres y acuáticos

Interacciones entre plantas y animales Las interacciones entre plantas y animales son un proceso ecológico central en los bosques amazónicos, sin el cual estos bosques dejarían de existir. El 80-90% de los árboles de los ecosistemas amazónicos dependen de los animales para la dispersión de sus semillas^{76,77} (Figure 3.3) y hasta el 98% de las especies vegetales depende de los animales para la polinización⁷⁸. Los animales, a su vez, son atraídos por las plantas, para la dispersión de semillas y polinización, a través de una amplia variedad de estrategias, diferentes para aves, mamíferos, peces e insectos⁷⁹.

Vastas zonas del Amazonas se inundan estacionalmente y se ha demostrado que los peces son dispersores de semillas fundamentales en estos bosques^{80,81} (véase el capítulo 4). Muchos peces

migratorios han desarrollado una relación mutuamente beneficiosa con el bosque. Durante la temporada de aguas altas, los peces migratorios invaden el bosque inundado para alimentarse de los frutos, dispersando las semillas a grandes distancias y mejorando sus posibilidades de germinación⁸¹⁻⁸³. La mayoría de las aproximadamente 150 especies conocidas de peces frugívoros que se encuentran en el Neotrópico también están presentes en la cuenca amazónica⁸⁴, donde consumen al menos 566 especies de frutos y semillas⁸¹. Por otra parte, las redes de polinización en los bosques amazónicos son muy diversas y complejas, e incluyen una gran variedad de invertebrados y vertebrados^{78,85}. Las redes de polinizadores suelen estar muy especializadas, lo que subraya el papel de la conservación de los polinizadores en la preservación de la biodiversidad amazónica en general y de los servicios ecosistémicos^{86,87}. Los efectos consuntivosⁱ generan diversidad a través de carreras armamentistas coevolutivas y controlan la biodiversidad vegetal y animal en escalas de tiempo ecológicas y evolutivas.

Las interacciones entre plantas y herbívoros han llevado a la evolución de una gran diversidad de especies al encerrar a grupos de organismos en carreras armamentistas evolutivas de ataque y defensa (por ejemplo, la producción de compuestos secundarios en los árboles de *Protium subseratum*)^{88,89}, lo que ha llevado a una espectacular diversificación de las defensas químicas en las plantas^{90,91}. Las redes de mutualistas y consumidores determinan todos los aspectos de los bosques amazónicos y son responsables de su composición, de la regulación de las especies y de la recuperación tras las perturbaciones. Los cambios en las interacciones entre especies pueden tener efectos cascada y consecuencias a largo plazo para los ecosistemas⁹².

Inundaciones y adaptación de los organismos Los ecosistemas acuáticos son un complejo mosaico de hábi-

tats influidos por las inundacionesⁱⁱ (véase el capítulo 4) y los flujos de nutrientes. Esto ha generado zonas con alta y baja productividad y ha promovido complejos procesos de adaptación. Muchas especies tienen adaptaciones especiales para soportar niveles bajos de oxígeno y altas temperaturas durante los períodos de sequía⁹³⁻⁹⁷. Otras especies, incluyendo muchos peces, optan por migrar entre los principales canales, lagos y pequeños afluentes, particularmente las familias Prochilodontidae y Curimatidae. Especies como el pirarucú (paiche, *Arapaima gigas*) construyen nidos en el fondo de los lagos y se reproducen durante la temporada de aguas bajas. Cuando el nivel del agua sube, realizan pequeñas migraciones laterales hacia el bosque inundado, donde los machos cuidan de sus crías. En respuesta a las migraciones de peces, algunos carnívoros acuáticos han evolucionado para capturar peces escondidos entre la vegetación. Por ejemplo, las vértebras cervicales no fusionadas del delfín rosado (*Inia geoffrensis*) su largo hocico y sus cortas aletas dorsales y pectorales les permiten navegar y capturar peces entre la vegetación sumergida. Las nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*) tienen territorios más o menos bien definidos durante el periodo de aguas bajas, pero aumentan sus territorios en la estación húmeda para incluir zonas de bosque inundado. Los jaguares (*Panthera onça*) pueden pasar hasta tres meses viviendo en las copas de los árboles por encima de las zonas inundadas, alimentándose especialmente de perezosos, caimanes y nutrias gigantes^{98,99}. El ciclo de inundaciones también ha generado procesos de adaptación excepcionales en las plantas, como las que pueden sobrevivir sumergidas durante varios meses (por ejemplo, *Nectandra amazonum*, *Symmeria paniculata*) y aquellas que sincronizan la fructificación para coincidir con las inundaciones y el regreso de los peces frugívoros. Asimismo, durante las inundaciones la proliferación de la vegetación acuática proporciona alimento a otras especies, como los manatíes y los capibaras¹⁰⁰⁻¹⁰².

ⁱ Los depredadores ejercen una influencia significativa en las comunidades al reducir la abundancia de sus presas (efectos consuntivos) y al alterar su comportamiento (efecto no consuntivo)¹²⁶.

ⁱⁱ El ciclo anual de inundación y sequía de las llanuras aluviales amazónicas es la principal fuerza motriz responsable de la existencia, la productividad y las interacciones de la biota principal en un sistema de llanuras aluviales (capítulo 4).

Migraciones de peces y flujo de nutrientes en las llanuras de inundación Los peces migratorios desempeñan un papel importante en las redes alimentarias acuáticas, ya que proporcionan intercambios cruciales entre los distintos componentes de los ecosistemas. Los bagres goliath amazónicos del género *Brachyplatystoma* realizan las migraciones de agua dulce más largas que se conocen. Una de las especies, *B. rousseauxii*, recorre casi toda la cuenca del Amazonas en una migración de ida y vuelta de hasta 12.000 km entre sus zonas de desove en los Andes y su criadero en el estuario¹⁰³⁻¹⁰⁷. Esta migración excepcional implica el regreso al hogar natal, un comportamiento raramente observado en especies de agua dulce, pero común en especies que migran entre los ríos y el mar, como el salmón. En este proceso, los peces adultos suelen regresar a la cuenca donde nacieron, ya sea en el alto Madeira¹⁰⁴ o Amazonas¹⁰⁷. Estos extraordinarios depredadores ápice¹⁰³ están en peligro por la sobreexplotación¹⁰⁸⁻¹¹¹.

Las migraciones de los peces, y en particular los movimientos de los peces detritívoros, desempeñan un papel crucial en el transporte de nutrientes importante para las redes alimentarias locales. Los peces de la familia Prochilodontidae (*Prochilodus* y *Semaprochilodus*), emprenden complejas migraciones a gran escala desde las ricas llanuras de inundación de aguas blancas donde se reproducen y alimentan¹¹²⁻¹¹⁴ hasta los afluentes pobres en nutrientes (aguas negras o claras) donde sostienen a las especies locales de peces depredadores^{115,116}. Algunos peces detritívoros también modulan el ciclo de los nutrientes en los arroyos amazónicos^{117,118}, y su reducción debido a la sobrepesca y a la perturbación por las represas puede tener profundas consecuencias en los flujos de nitrógeno y fósforo¹¹⁹.

Diversidad funcional La diversidad funcional se entiende como el valor, el rango y la distribución de los rasgos funcionales en una comunidad ecológica^{120,121}. La Amazonia se encuentra entre las regiones con mayor diversidad funcional de la Tierra para varios taxones (por ejemplo, peces¹²², plantas¹²³, anfibios¹²⁴). La diversidad taxonómica y la funcional suelen estar dissociadas y, para algunos

grupos taxonómicos, la diversidad funcional es considerablemente mayor en la Amazonia de lo que se esperaría en función de su diversidad taxonómica. El Neotrópico alberga aproximadamente el 40% de las especies de peces de agua dulce del mundo, y esta misma región acoge más del 75% de la diversidad funcional de los peces. La diversidad funcional de los peces del Amazonas incluye una extraordinaria variación en la forma del cuerpo y la ecología trófica, que va desde bagres con dientes y mandíbulas especializados en el consumo de troncos de árboles sumergidos (p. ej., *Cochliodon*, *Panaque* spp), a peces eléctricos con ojos reducidos que viven en aguas turbias (Gymnotiformes), a frugívoros migratorios con dientes parecidos a los molares que son importantes agentes de dispersión de semillas (p. ej., *Collossoma*, *Piaractus*⁸¹), a peces vampiro alargados que se alimentan de la sangre de las branquias de otros peces, (*Vandellia*)¹²⁵. La diversidad funcional contribuye a la resiliencia de las comunidades y los ecosistemas ante el cambio climático, la deforestación u otras perturbaciones. Los modelos sugieren que los bosques con una alta diversidad de funcional se regenerarán más rápidamente que los bosques con una baja diversidad de atributos funcionales tras la pérdida de grandes árboles debido al cambio climático (véase el capítulo 23).

Conclusiones Aunque el Amazonas es uno de los ecosistemas más grandes e intactos del mundo, también es uno de los menos conocidos biológicamente. Su inmensa extensión, diversidad y aislamiento hacen que la tarea de documentar su biodiversidad sea extremadamente difícil. En consecuencia, los datos existentes presentan sesgos tanto espaciales como taxonómicos. Esto, combinado con la ausencia general de datos adecuados, afecta nuestra capacidad para entender los verdaderos patrones de la biodiversidad en la Amazonia. Esto incluye preguntas como la ubicación exacta de los centros de endemismo y dónde se pueden encontrar las especies más amenazadas, temas de gran relevancia para la conservación. Sin embargo, aunque estas limitaciones son problemáticas, la realidad es que todos los ecosistemas tienen lagunas de información, y debemos tomar decisiones

utilizando la mejor información disponible, reconociendo que a medida que aprendemos más, podría ser prudente mejorar sobre las decisiones tomadas en el pasado.

Referencias

1. Prance, G. T. & Lovejoy, T. E. Amazonia. (1985).
2. Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J., Fonseca, G. & Konstant, W. R. *Wilderness: Earth's last wild places*. (México, MX: CEMEX, 2002).
3. Mittermeier, R. A. *et al.* Wilderness and biodiversity conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **100**, 10309–10313 (2003).
4. Hubbell, S. P. *et al.* How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **105**, 11498 (2008).
5. Jézéquel, C. *et al.* A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. *Sci. data* **7**, 1–9 (2020).
6. Baker, P. A. *et al.* The emerging field of geogenomics: constraining geological problems with genetic data. *Earth-Science Rev.* **135**, 38–47 (2014).
7. Smith, B. T. *et al.* The drivers of tropical speciation. *Nature* **515**, 406–409 (2014).
8. Junk, W. R. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. vol. 126 (Springer Science & Business Media, 1997).
9. Lughadha, E. N. *et al.* Counting counts: revised estimates of numbers of accepted species of flowering plants, seed plants, vascular plants and land plants with a review of other recent estimates. *Phytotaxa* **272**, 82 (2016).
10. Ulloa Ulloa, C., Acevedo-Rodríguez, P. & S. Beck, M.J. Belgrano, R. Bernal, P.E. Berry, L. Brako, Ma. Celis, G. Davidse, R. C. Forzza, S. R. Gradstein, Omaira Hokche, B. León, S. León-Yáñez, R.E. Magill, D.A. Neill, M. Nee, P.H. Raven, H. Stimmel, M.T. Strong, J.L. Villaseñor, J.L. Zarucchi, F. O. Z. & P. M. J. Vascular Plants of the Americas (VPA) Website. *Tropicos, Botanical Information System at the Missouri Botanical Garden* <http://www.tropicos.org/Project/VPA> (2020).
11. Ulloa Ulloa, C. *et al.* An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* **358**, 1614–1617 (2017).
12. Gentry, A. H. Regional overview: South America. In *Centers of plant diversity. A guide and strategy for their conservation* (SD Davis, VH Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & AC Hamilton, eds.). (1997).
13. Lewinsohn, T. M. & Prado, P. I. How Many Species Are There in Brazil? *Conserv. Biol.* **19**, 619–624 (2005).
14. Cardoso, D. *et al.* Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **114**, 10695–10700 (2017).
15. Junk, W. J., Bayley, P. B., Sparks, R. E. & others. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **106**, 110–127 (1989).
16. ter Steege, H. *et al.* The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. *Sci. Rep.* **6**, 29549 (2016).
17. ter Steege, H. *et al.* Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Sci. Rep.* **10**, 10130 (2020).
18. Junk, W. J. & Piedade, M. T. F. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amaz. Limnol. Oecologia Reg. Syst. Fluminis Amaz.* **12**, 467–484 (1993).
19. Humphreys, A. M., Govaerts, R., Ficinski, S. Z., Nic Lughadha, E. & Vorontsova, M. S. Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nat. Ecol. Evol.* **3**, 1043–1047 (2019).
20. Cornelissen, J. H. C., Lang, S. I., Soudzilovskaia, N. A. & During, H. J. Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Ann. Bot.* **99**, 987–1001 (2007).
21. Beringer, J., Lynch, A. H., Chapin III, F. S., Mack, M. & Bonan, G. B. The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. *J. Clim.* **14**, 3324–3335 (2001).
22. Lang, S. I. *et al.* Determinants of cryptogam composition and diversity in Sphagnum-dominated peatlands: the importance of temporal, spatial and functional scales. *J. Ecol.* **97**, 299–310 (2009).
23. Ferris, M. J., Ruff-Roberts, A. L., Kopczynski, E. D., Bateson, M. M. & Ward, D. M. Enrichment culture and microscopy conceal diverse thermophilic *Synechococcus* populations in a single hot spring microbial mat habitat. *Appl. Environ. Microbiol.* **62**, 1045 LP – 1050 (1996).
24. Dos Santos, M. Atlas de algas del Paraguay. *Asunción Fac. Ciencias Exactas y Nat.* (2016).
25. Arnold, A. E. & Lutzoni, F. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology* **88**, 541–549 (2007).
26. Tedersoo, L. *et al.* Global diversity and geography of soil fungi. *Science* **346**, (2014).
27. Barnes, C. J., Maldonado, C., Frøslev, T. G., Antonelli, A. & Ronsted, N. Unexpectedly high beta-diversity of root-associated fungal communities in the Bolivian Andes. *Front. Microbiol.* **7**, 1377 (2016).
28. Lücking, R., Rivas Plata, E., Chaves, J. L., Umaña, L. & Sipman, H. J. M. How many tropical lichens are there... really? *Bibl. Lichenol.* **100**, 399–418 (2009).
29. Lücking, R. Follicolous Lichenized Fungi. *Flora Neotrop.* **103**, 1–866 (2008).
30. Sipman, H. J. M. & Aptroot, A. Where are the missing lichens? *Mycol. Res.* **105**, 1433–1439 (2001).
31. Lücking, R., Huhndorf, S., Pfister, D. H., Plata, E. R. & Lumbsch, H. T. Fungi evolved right on track. *Mycologia* **101**, 810–822 (2009).
32. Gradstein, S. R., Churchill, S. P. & Salazar-Allen, N. Guide to the bryophytes of tropical America. *Mem. YORK Bot. Gard.* (2001).
33. Lucky, A., Erwin, T. L. & Witman, J. D. Temporal and Spatial Diversity and Distribution of Arboreal Carabidae (Coleoptera) in a Western Amazonian Rain Forest. *Biotropica* **34**, 376–386 (2002).
34. Erwin, T. L., Pimienta, M. C., Murillo, O. E. & Aschero, V. Mapping patterns of β -diversity for beetles across the western Amazon Basin: A preliminary case for improving conservation strategies. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 72–85 (2005).
35. Adis, J., Harada, A. Y., Fonseca, C. R. V. da, Paarmann, W. & Rafael, J. A. Arthropods obtained from the Amazonian tree

- species 'Cupiuba' (*Goupia glabra*) by repeated canopy fogging with natural Pyrethrum. *Acta Amazonica* vol. 28 273 (1998).
36. Erwin, T. L. The tropical forest canopy—the heart of biotic diversity. in *Biodiversity* (ed. Wilson, E. O.) 123–129 (National Academy Press, Washington DC, 1988).
 37. Adis, J. Arthropods (terrestrial), Amazonian. in *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin, S. A.) 249–260 (San Diego, CA (USA) Academic Press, 2007).
 38. Trivinho-Strixino, S. Ordem Diptera. Família Chironomidae. Guia de identificação de larvas. in *Insetos Aquático na Amazônia Brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. Editora do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus* 457–660 (2014).
 39. Dala-Corte, R. B. *et al.* Thresholds of freshwater biodiversity in response to riparian vegetation loss in the Neotropical region. *J. Appl. Ecol.* **57**, 1391–1402 (2020).
 40. Dias-Silva, K., Brasil, L. S., Veloso, G. K. O., Cabette, H. S. R. & Juen, L. Land use change causes environmental homogeneity and low beta-diversity in Heteroptera of streams. in *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* vol. 56 9 (2020).
 41. Weitzman, S. H. & Vari, R. P. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. (1988).
 42. Nelson, J. S., Grande, T. C. & Wilson, M. V. H. *Fishes of the World*. (John Wiley & Sons, 1994).
 43. Lundberg, J. G. & Littmann, M. W. Family primelodidae. in *Checklist of freshwater fishes of South America* (eds. Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferraris, C. J.) (EDIPUCRS, 2003).
 44. Muneeppeerakul, R. *et al.* Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi--Missouri basin. *Nature* **453**, 220–222 (2008).
 45. Ibañez, C. *et al.* Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography (Cop.)*. **32**, 658–670 (2009).
 46. Oberdorff, T. *et al.* Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Sci. Adv.* **5**, eaav8681 (2019).
 47. Frost, D. R. *Amphibian species of the world: An Online Reference (version 6)*. vol. 6 (Allen Press, Lawrence, KS, 2014).
 48. Bass, M. S. *et al.* Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *PLoS One* **5**, e8767 (2010).
 49. Scheele, B. C. *et al.* Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science* **363**, 1459–1463 (2019).
 50. AmphibiaWeb. AmphibiaWeb. <https://amphibiaweb.org> (2020).
 51. Fouquet, A. *et al.* The trans-riverine genetic structure of 28 Amazonian frog species is dependent on life history. *J. Trop. Ecol.* **31**, 361–373 (2015).
 52. Guayasamin, J. M., Cisneros-Heredia, D. F., McDiarmid, R. W., Peña, P. & Hutter, C. R. Glassfrogs of Ecuador: diversity, evolution, and conservation. *Diversity* **12**, 222 (2020).
 53. Avila-Pires, T. C. S. & Ramalho, W. P. Censo da Biodiversidade da Amazônia Brasileira - MPEG: Lagartos. <http://www.museu-goeldi.br/censo/> (2019).
 54. Da Silva Jr., N. J. & Sites Jr., J. W. Patterns of Diversity of Neotropical Squamate Reptile Species with Emphasis on the Brazilian Amazon and the Conservation Potential of Indigenous Reserves. *Conserv. Biol.* **9**, 873–901 (1995).
 55. Guedes, T. B. *et al.* Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **27**, 14–21 (2018).
 56. Roll, U. *et al.* The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nat. Ecol. Evol.* **1**, 1677–1682 (2017).
 57. Davis Rabosky, A. R. *et al.* Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nat. Commun.* **7**, 11484 (2016).
 58. Uetz, P. & Hosec, J. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org> (2020).
 59. Ferrara, C. R., Vogt, R. C., Eisenberg, C. C. & Doody, J. S. First evidence of the pig-nosed turtle (*Carettochelys insculpta*) vocalizing underwater. *Copeia* **105**, 29–32 (2017).
 60. Aleixo, A. & de Fátima Rossetti, D. Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? *J. Ornithol.* **148**, 443–453 (2007).
 61. Nores, M. Species richness in the Amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu* **100**, 419–430 (2000).
 62. Milá, B. *et al.* A trans-Amazonian screening of mtDNA reveals deep intraspecific divergence in forest birds and suggests a vast underestimation of species diversity. *PLoS One* **7**, e40541 (2012).
 63. Nores, M. The western Amazonian boundary for avifauna determined by species distribution patterns and geographical and ecological features. *Int. J. Ecol.* **2011**, (2011).
 64. Da Silva, V. *et al.* *Inia geoffrensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e. T10831A50358152. (2019).
 65. Bonvicino, C. R. & Weksler, M. 12. Speciation in Amazonia: Patterns and Predictions of a Network of Hypotheses. in *Bones, clones, and biomes* 259–282 (University of Chicago Press, 2012).
 66. Haugaasen, T. & Peres, C. A. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *J. Trop. Ecol.* 133–145 (2005).
 67. Peres, C. A. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forests. *J. Trop. Ecol.* **13**, 381–405 (1997).
 68. Solari, S., Velazco, P. M. & Patterson, B. D. 8. Hierarchical Organization of Neotropical Mammal Diversity and Its Historical Basis. in *Bones, Clones, and Biomes* 145–156 (University of Chicago Press, 2012).
 69. Costa, L. P., Leite, Y. L. R., da Fonseca, G. A. B. & da Fonseca, M. T. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest 1. *Biotropica* **32**, 872–881 (2000).
 70. Voss, R. S. & Emmons, L. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. Bulletin of the AMNH; no. 230. (1996).
 71. Paglia, A. P. *et al.* Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2ª Edição/Annotated Checklist of Brazilian Mammals. *Occas. Pap. Conserv. Biol.* **6**, 1–82 (2012).
 72. Machado, A. F. *et al.* Integrating phylogeography and ecological niche modelling to test diversification hypotheses using a Neotropical rodent. *Evol. Ecol.* **33**, 111–148 (2019).
 73. Peres, C. A. Nonvolant mammal community structure in different Amazonian forest types. in *Mammals of the Neotropics: the central Neotropics* (eds. Eisenberg, J. F. & Redford, K. H.) 564–581 (University of Chicago Press, 1999).

74. Poulin, R. Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *Int. J. Parasitol.* **44**, 581–589 (2014).
75. Gómez, A. & Nichols, E. Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* **2**, 222–227 (2013).
76. Gentry, A. H. Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. in *Evolutionary Biology* 1–84 (Springer US, 1982). doi:10.1007/978-1-4615-6968-8_1.
77. Hawes, J. E. *et al.* A large-scale assessment of plant dispersal mode and seed traits across human-modified Amazonian forests. *J. Ecol.* **108**, 1373–1385 (2020).
78. Bawa, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 399–422 (1990).
79. Howe, H. F. & Smallwood, J. Ecology of Seed Dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13**, 201–228 (1982).
80. Goulding, M. The role of fishes in seed dispersal and plant distribution in Amazonian floodplain ecosystems. *Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hambg.* **7**, 271–283 (1983).
81. Correa, S. B., Costa-Pereira, R., Fleming, T., Goulding, M. & Anderson, J. T. Neotropical fish-fruit interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biol. Rev.* **90**, 1263–1278 (2015).
82. Goulding, M. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history.* (Univ of California Press, 1980).
83. Correa, S. B. & Winemiller, K. O. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* **95**, 210–224 (2014).
84. Horn, M. H. *et al.* Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: the growing evidence. *Acta Oecologica* **37**, 561–577 (2011).
85. Bascompte, J. & Jordano, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **38**, 567–593 (2007).
86. Kremen, C. *et al.* Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* **10**, 299–314 (2007).
87. Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. The modularity of pollination networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **104**, 19891–19896 (2007).
88. Ehrlich, P. R. & Raven, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution (N. Y.)* 586–608 (1964).
89. Fine, P. V. A. *et al.* Insect herbivores, chemical innovation, and the evolution of habitat specialization in Amazonian trees. *Ecology* **94**, 1764–1775 (2013).
90. Coley, P. D. & Barone, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **27**, 305–335 (1996).
91. Fabricant, D. S. & Farnsworth, N. R. The value of plants used in traditional medicine for drug discovery. *Environ. Health Perspect.* **109**, 69–75 (2001).
92. Terborgh, J. *et al.* Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* **294**, 1923–1926 (2001).
93. Junk, W. J., Soares, G. M. & Carvalho, F. M. Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleão), with special reference to extreme oxygen conditions. *Amaz. Limnol. Oecologia Reg. Syst. Fluminis Amaz.* **7**, 397–431 (1983).
94. Saint-Paul, U. Physiological adaptation to hypoxia of a neotropical characoid fish *Colossoma macropomum*, Serrasalminidae. *Environ. Biol. Fishes* **11**, 53–62 (1984).
95. Val, A. L. Oxygen transfer in fish: morphological and molecular adjustments. *Brazilian J. Med. Biol. Res.* **28**, 1119–1127 (1995).
96. Val, A. L., Gomes, K. R. M. & de Almeida-Val, V. M. F. Rapid regulation of blood parameters under acute hypoxia in the Amazonian fish *Prochilodus nigricans*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. & Integr. Physiol.* **184**, 125–131 (2015).
97. Val, A. L. & de Almeida-Val, V. M. F. *Fishes of the Amazon and their environment: physiological and biochemical aspects.* vol. 32 (Springer Science & Business Media, 2012).
98. Ramalho, E. E. Jaguar population dynamics, feeding ecology, human induced mortality and conservation in the várzea floodplain forests of Amazonia. *Univ. Florida* (2012).
99. Alvarenga, G. C. *et al.* Spatial patterns of medium and large size mammal assemblages in várzea and terra firme forests, Central Amazonia, Brazil. *PLoS One* **13**, e0198120 (2018).
100. Parolin, P. de *et al.* Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *Bot. Rev.* **70**, 357–380 (2004).
101. Piedade, M. T. F. *et al.* Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnol. Bras.* **22**, 165–178 (2010).
102. Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Parolin, P., Wittmann, F. & Schöngart, J. Ecophysiology, biodiversity and sustainable management of central Amazonian floodplain forests: A synthesis. in *Amazonian floodplain forests* 511–540 (Springer, 2010).
103. Barthem, R. & Goulding, M. *The catfish connection: ecology, migration, and conservation of Amazon predators.* (Columbia University Press, 1997).
104. Duponchelle, F. *et al.* Trans-Amazonian natal homing in giant catfish. *J. Appl. Ecol.* **53**, 1511–1520 (2016).
105. Barthem, R. & Goulding, M. *Un ecosistema inesperado: la Amazonia revelada por la pesca.* (Museu Paraense Emilio Goeldi, 2007).
106. Hauser, M. Migração dos grandes bagres Amazônicos pela perspectiva dos isótopos de Estrôncio em otólitos. *Univ. Fed. Rondônia* (2018).
107. Hauser, M. *et al.* Unmasking continental natal homing in goliath catfish from the upper Amazon. *Freshw. Biol.* **65**, 325–336 (2020).
108. Barthem, R. B., de Brito Ribeiro, M. C. L. & Petrere Jr, M. Life strategies of some long-distance migratory catfish in relation to hydroelectric dams in the Amazon Basin. *Biol. Conserv.* **55**, 339–345 (1991).
109. Petrere, M., Barthem, R. B., Córdoba, E. A. & Gómez, B. C. Review of the large catfish fisheries in the upper Amazon and the stock depletion of piraíba (*Brachyplatystoma filamentosum*Lichtenstein). *Rev. Fish Biol. Fish.* **14**, 403–414 (2004).
110. Alonso, J. C. & Pirker, L. E. M. Dinâmica populacional e estado atual de exploração de Piramutaba e de Dourada. *O manejo da pesca dos Gd. bagres migradores Piramutaba e Dourada no eixo Solimoes--Amazonas* 21–28 (2005).
111. Córdoba, E. A. *et al.* Breeding, growth and exploitation of *Brachyplatystoma rousseauxii* Castelnau, 1855 in the Caqueta River, Colombia. *Neotrop. Ichthyol.* **11**, 637–647

- (2013).
112. de Brito Ribeiro, M. C. L. & Junior, M. P. Fisheries ecology and management of the Jaraqui (*Semaprochilodus Taeniurus*, S. Insignis) in central Amazonia. *Regul. Rivers Res. & Manag.* **5**, 195–215 (1990).
 113. Vazzoler, A. E. A. de M. & Amadio, S. A. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XIII. Estrutura e comportamento de cardumes multiespecíficos de *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) do baixo rio Negro, Amazonas, Brasil. *Vol. 50, Número 3, Pags. 537-546* (1990).
 114. Vazzoler, A. E. A. de M. & Amadio, S. A. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XI. Reprodução das espécies do gênero *Semaprochilodus* do baixo rio Negro, AM, Brasil. *Vol. 49, Número 1, Pags. 165-173* (1989).
 115. Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K. O., Layman, C. A., Arrington, D. A. & Jepsen, D. B. Effects of seasonality and migratory prey on body condition of *Cichla* species in a tropical floodplain river. *Ecol. Freshw. Fish* **15**, 398–407 (2006).
 116. Winemiller, K. O. & Jepsen, D. B. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J. Fish Biol.* **53**, 267–296 (1998).
 117. Taylor, B. W., Flecker, A. S. & Hall, R. O. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science* **313**, 833–836 (2006).
 118. Capps, K. A. & Flecker, A. S. Invasive aquarium fish transform ecosystem nutrient. (2013).
 119. McIntyre, P. B., Jones, L. E., Flecker, A. S. & Vanni, M. J. Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **104**, 4461–4466 (2007).
 120. Petchey, O. L. & Gaston, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* **9**, 741–758 (2006).
 121. Diaz, S. *et al.* Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **104**, 20684–20689 (2007).
 122. Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S. & Villéger, S. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Sci. Rep.* **6**, 1–9 (2016).
 123. Wieczynski, D. J. *et al.* Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **116**, 587–592 (2019).
 124. Ochoa-Ochoa, L. M., Mejía-Domínguez, N. R., Velasco, J. A., Marske, K. A. & Rahbek, C. Amphibian functional diversity is related to high annual precipitation and low precipitation seasonality in the New World. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **28**, 1219–1229 (2019).
 125. Albert, J. S., Tagliacollo, V. A. & Dagosta, F. Diversification of Neotropical freshwater fishes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **51**, 27–53 (2020).
 126. Orrock, J. L. *et al.* Consumptive and nonconsumptive effects of predators on metacommunities of competing prey. *Ecology* **89**, 2426–2435 (2008).