

Capítulo 2

Evolução da biodiversidade da Amazônia



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



Science Panel for the Amazon



Sobre o Painel Científico para a Amazônia (SPA)

O Painel Científico para a Amazônia é uma iniciativa inédita convocada sob os auspícios da Rede de Soluções para o Desenvolvimento Sustentável das Nações Unidas (SDSN). O SPA é composto por mais de 200 cientistas e pesquisadores proeminentes dos oito países amazônicos, da Guiana Francesa e de parceiros globais. Esses especialistas se reuniram para debater, analisar e reunir o conhecimento acumulado da comunidade científica, dos Povos Indígenas e de outros atores que vivem e trabalham na Amazônia.

O Painel é inspirado no Pacto de Letícia pela Amazônia. Este é um relatório inédito que fornece uma avaliação científica abrangente, objetiva, aberta, transparente, sistemática e rigorosa do estado dos ecossistemas da Amazônia, das tendências atuais e de suas implicações para o bem-estar, a longo prazo, da região, bem como oportunidades e opções políticas relevantes para a conservação e o desenvolvimento sustentável.

Relatório de Avaliação da Amazônia 2021, Copyright @ 2021, Painel Científico para a Amazônia. Traduzido do Inglês para o Português por Jens Munck, Carol Moraes, Brian Rodrigues, Eráclito Sousa Neto, Henrique Braz, Matheus Almeida, Valeria Gauz, Azevedo Ventura, Ane Alencar, Igor Arnaldo de Alencar, Leonardo Mueller Vilela de Carvalho, Lucas Dutra, and Nathália Nascimento. Este relatório é publicado sob uma licença Creative Commons Atribuição – Não-Comercial - Compartilhamento pela mesma Licença 4.0 Internacional (CC BY-NC-SA 4.0). ISBN: 978-1-7348080-6-3

Citação sugerida

Guayasamin JM, Ribas CC, Carnaval AC, Carrillo JD, Hoorn C, Lohmann LG, Riff D, Ulloa Ulloa C, Albert JS. 2021. Capítulo 2: Evolução da biodiversidade da Amazônia. Em: Nobre C, Encalada A, Anderson E, Roca Alcazar FH, Bustamante M, Mena C, Peña-Claros M, Poveda G, Rodriguez JP, Saleska S, Trumbore S, Val AL, Villa Nova L, Abramovay R, Alencar A, Rodríguez Alzza C, Armenteras D, Artaxo P, Athayde S, Barretto Filho HT, Barlow J, Berenguer E, Bortolotto F, Costa FA, Costa MH, Cuvi N, Fearnside PM, Ferreira J, Flores BM, Frieri S, Gatti LV, Guayasamin JM, Hecht S, Hirota M, Hoorn C, Josse C, Lapola DM, Larrea C, Larrea-Alcazar DM, Lehm Ardaya Z, Malhi Y, Marengo JA, Melack J, Moraes R M, Moutinho P, Murmis MR, Neves EG, Paez B, Painter L, Ramos A, Rosero-Peña MC, Schmink M, Sist P, ter Steege H, Val P, van der Voort H, Varese M, Zapata-Ríos G (Eds). Relatório de Avaliação da Amazônia 2021. Traduzido do Inglês para o Português por Jens Munck. Rede de Soluções para o Desenvolvimento Sustentável das Nações Unidas, Nova Iorque, EUA. Disponível em <https://www.aamazoniaquequeremos.org/pca-publicacoes/>. DOI: 10.55161/ZEAL1578

ÍNDICE

RESUMO GRÁFICO	2
MENSAGENS-CHAVE	3
RESUMO	4
2.1 BACIA DO RIO AMAZONAS	4
2.2 A BIODIVERSIDADE AMAZÔNICA É IMENSA E AMPLAMENTE SUBESTIMADA	5
2.3 EVOLUÇÃO DAS FLORESTAS AMAZÔNICAS	8
2.4 MONTANDO A BIOTA AMAZÔNICA MEGADIVERSA	10
2.4.1 DINÂMICA DA DIVERSIFICAÇÃO.....	10
2.4.2 CONECTIVIDADE GEOGRÁFICA ATRAVÉS DO TEMPO	16
2.4.3 DIVERSIFICAÇÃO MEDIADA POR ELEMENTOS EM UMA AMAZÔNIA HETEROGÊNEA	18
2.4.4 COMO A BIODIVERSIDADE GERA E MANTÉM A BIODIVERSIDADE	19
2.5 PERDA DE ESPÉCIES E ROTATIVIDADE DE ESPÉCIES NA AMAZÔNIA: LIÇÕES DO REGISTRO FÓSSIL	22
2.6 CONSERVAÇÃO DOS PROCESSOS ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS	28
2.7 CONCLUSÕES	30
2.8 RECOMENDAÇÕES	30
2.9 REFERÊNCIAS	31

Resumo gráfico

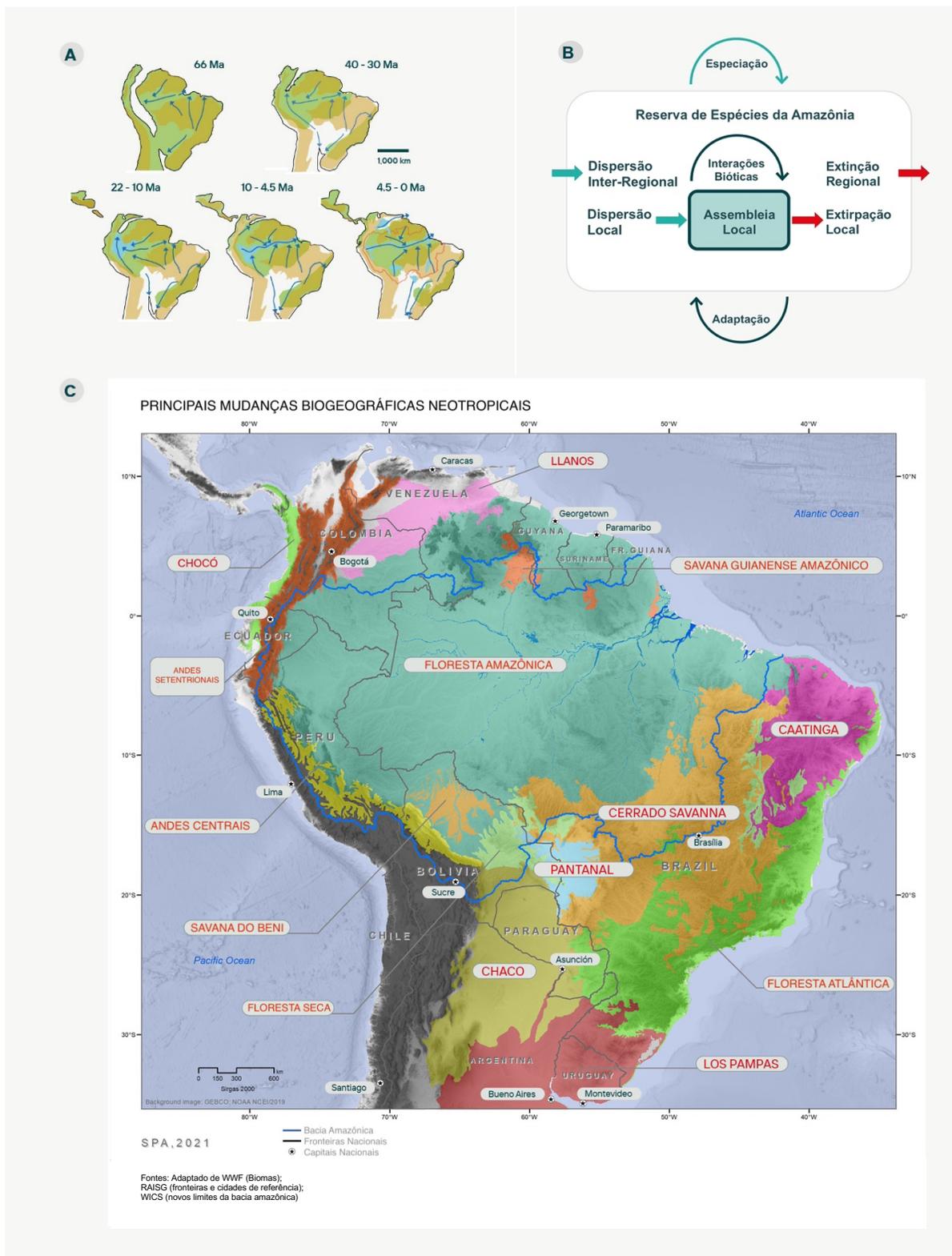


Figura 2.A Resumo gráfico

Evolução da Biodiversidade Amazônica

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

Mensagens-Chave

- A biodiversidade amazônica é vasta, com a maior densidade de espécies do Planeta, mas ela segue desconhecida em muitos níveis.
- A biodiversidade amazônica é distribuída heterogeneamente, com muitos ecossistemas e ambientes distintos que abrigam processos ecológicos e evolutivos únicos. Muitos padrões de biodiversidade (por exemplo, riqueza, endemidade) são exclusivos de certos grupos taxonômicos e não podem ser generalizados.
- A biodiversidade amazônica foi-se acumulando ao longo de dezenas de milhões de anos, pela força de processos naturais que operam em toda a vasta escala espacial do continente sul-americano. Nesse sentido, a biodiversidade amazônica é insubstituível.
- A origem de novas espécies é influenciada pela variação histórica e contemporânea na geografia, clima e interações bióticas. O tempo de especiação varia bastante entre os grupos taxonômicos.
- Ao contrário de outras regiões da Terra, as espécies e ecossistemas amazônicos escaparam do desmatamento em escala regional e da defaunação das eras glaciais do Pleistoceno. As biotas amazônicas estão relativamente intactas em comparação com seus equivalentes de alta latitude na América do Norte e na Eurásia, ou nas regiões mais naturalmente aridificadas da África tropical e do Sul da Ásia. A América do Sul tropical é única por ter retido na era moderna o conjunto mais diversificado de ecossistemas terrestres da Terra.
- As interações entre espécies amazônicas são extraordinariamente complexas e estão cada vez mais ameaçadas diante dos imensos e acelerados impactos ambientais antrópicos.
- A biodiversidade amazônica é o resultado de uma história longa e dinâmica onde mudanças ambientais e interações biológicas operaram ao longo de milhões de anos. A manutenção dos processos evolutivos e ecológicos que resultaram na diversificação e adaptação biológica é fundamental para a sobrevivência desse ecossistema e de suas funções ecológicas e econômicas essenciais, tanto regional quanto globalmente.

^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

Resumo

A Amazônia constitui a maior concentração de biodiversidade da Terra, com >10% das espécies descritas no mundo comprimidas em apenas cerca de 0,5% da área total da superfície terrestre. Essa imensa diversidade de formas de vida fornece recursos genéticos únicos, adaptações e funções ecológicas que contribuem para os serviços ecossistêmicos globais. A biota amazônica foi se constituindo ao longo de milhões de anos, por meio de uma combinação dinâmica de processos geológicos, climáticos e evolutivos. Sua história singular foi responsável por paisagens heterogêneas e ribeirinhas em múltiplas escalas geográficas, gerando diversos habitats, alterando as conexões geográficas e genéticas entre as populações e impactou as taxas de adaptação, especiação e extinção. Sua biota ecologicamente diversificada, por sua vez, promoveu uma maior diversificação, coexistência de espécies e coevolução, aumentando a biodiversidade ao longo do tempo. Eventos importantes na história da Amazônia incluíram (i) as origens durante o Cretáceo Tardio e no início do Paleógeno dos principais grupos de plantas e animais da floresta tropical (ca. 100-30 Ma); (ii) um evento de resfriamento global em ca. 30 Ma, na qual as florestas tropicais se contraíram para latitudes tropicais, nesse momento as florestas amazônicas e atlânticas foram separadas pela primeira vez; (iii) a elevação dos Andes setentrionais (especialmente nos últimos ca. 20 Ma), que separou as florestas tropicais da Amazônia das planícies do Chocó e criou novas condições ambientais para colonização e especiação, formou sistemas de mega-várzea na Amazônia ocidental e contribuiu para a origem do moderno rio transcontinental Amazonas; (iv) o fechamento da Via Marítima Centro-Americana e a formação do istmo panamenho durante o Mioceno e o Plioceno (ca. 15-3,5 Ma), que facilitou o Grande Intercâmbio Americano (GABI); e (v) as oscilações climáticas das eras glaciais do Pleistoceno (2,6-0,01 Ma), seguidas pela colonização humana e as extinções da megafauna causadas por esse acontecimento. As atividades humanas têm impactado os ecossistemas amazônicos por mais de 20 mil anos e aceleraram nos últimos 400 anos, especialmente nos últimos 40 anos, representando hoje ameaças existenciais aos ecossistemas amazônicos. A conservação da Amazônia exige uma documentação de sua biota diversificada e o monitoramento das distribuições biogeográficas de suas espécies, da abundância de espécies, diversidade filogenética, características das espécies, interações entre espécies e funções do ecossistema. Investimentos em escala decenal na documentação e monitoramento da biodiversidade são necessários para alavancar a capacidade científica existente. Essas informações são fundamentais para o desenvolvimento de planos estratégicos de conservação de habitats que permitirão a continuidade dos processos evolutivos e ecológicos que ocorrem em toda a bacia amazônica, hoje e no futuro.

Palavras-chave: adaptação, biodiversidade, biogeografia, coevolução, conservação, ecologia, extinção, neotrópicos, especiação, América do Sul.

2.1 Bacia do Rio Amazonas

O Capítulo 1 nos forneceu uma visão sintética dos processos geológicos e as escalas de tempo nos quais a região amazônica foi sendo formada, ilustrando como as paisagens amazônicas foram sendo montadas por processos geológicos e climáticos que operaram ao longo de milhões de anos. A bacia transcontinental do rio Amazonas atual foi formada nos últimos 10 milhões de anos, drenando uma área delimitada pelos Andes a oeste e pelos escudos da Guiana e do Brasil ao norte e ao sul, respectivamente. Esta bacia de drenagem é a maior da Terra,

incluindo o Tocantins-Araguaia e bacias costeiras adjacentes do norte do Brasil. Ela abrange uma área total de cerca de sete milhões de km² ou cerca de 40% da América do Sul, e descarrega cerca de 16–20% da água doce total da Terra no mar, dependendo do ano (Richey *et al.* 1989). A maior parte da bacia amazônica é coberta por florestas tropicais úmidas de baixa altitude, sendo a maior área contínua de floresta tropical do mundo. O ecossistema da floresta amazônica, incluindo áreas adjacentes do Escudo das Guianas, também abrange um total de cerca de sete milhões de km² (Figura 2.1).

2.2 A Biodiversidade Amazônica é Imensa e Amplamente Subestimada

A diversidade organismal da Bacia amazônica está entre as maiores do Planeta (Bass *et al.* 2010). Aproximadamente 10% das espécies de vertebrados e plantas do mundo estão comprimidas em uma área que corresponde a ca. 0,5% da superfície total da Terra (Jetz *et al.* 2012; Tedesco *et al.* 2017; Ter Steege *et al.* 2020, Figura 2.2). A diversidade amazônica também representa uma gama desconcertante de formas de vida, funções ecológicas, compostos químicos e recursos genéticos (Darst *et al.* 2006; Asner *et al.* 2014; Albert *et al.* 2020a, Figura 2.3). Esses ecossistemas amazônicos altamente diversos constituem o núcleo do reino neotropical, que abriga ca. 30% de todas as espécies de plantas vasculares (Raven *et al.* 2020), vertebrados (Jenkins *et al.* 2013; Reis *et al.* 2016), e artrópodes (Stork 2018) do Planeta (dados detalhados sobre a riqueza de espécies amazônicas serão fornecidos no Capítulo 3).

Apesar de décadas de estudos intensivos, a dimensão total da diversidade amazônica ainda permanece largamente subestimada (da Silva *et al.* 2005; Barrowclough *et al.* 2016; García-Robledo *et al.* 2020). Essa subestimação resulta do número extremamente alto de espécies encontradas na região (Magurran e McGill 2011; Raven *et al.* 2020), as inúmeras espécies ainda não reconhecidas devido às suas sutis diferenças fenotípicas (Angulo e Icochea 2010; Benzaquem *et al.* 2015; Draper *et al.* 2020), as dificuldades logísticas com amostragem em regiões remotas (Cardoso *et al.* 2017; Ter Steege *et al.* 2020), esforços de coleta que tendem às localidades acessíveis (Nelson *et al.* 1990; Hopkins 2007; Loiselle *et al.* 2008), e um número desproporcional de estudos de organismos conspicuos (Ritter *et al.* 2020) e espécies amplamente distribuídas (Ruokolainen *et al.* 2002). Como resultado, muitas espécies amazônicas nunca foram coletadas, nomeadas ou estudadas; muitas vezes, um grupo inteiro de espécies intimamente relacionadas (ou seja, clado) é tratado erroneamente como uma única espécie (Albert *et al.* 2020b).

Para preencher essa lacuna, estudos integrados de táxons amazônicos realizados nas últimas duas décadas empregaram uma combinação de ferramen-

tas moleculares e morfológicas que permitiram o reconhecimento de inúmeras espécies crípticas de plantas (Damasco *et al.* 2019; Carvalho Francisco e Lohmann 2020), aves (Ribas *et al.* 2012; Whitney e Haft 2013; Thom e Aleixo 2015; Schultz *et al.* 2017, 2019), anfíbios (Gehara *et al.* 2014; Jaramillo *et al.* 2020; Vacher *et al.* 2020), peixes (Melo *et al.* 2016; Craig *et al.* 2017; García-Melo *et al.* 2019), e primatas (Lynch Alfaro *et al.* 2015). Somente entre 1999 e 2015, muitas novas espécies de plantas (1.155 spp.), peixes (468 spp.), anfíbios (321 spp.), répteis (112 spp.), aves (79 spp.) e mamíferos (65 spp.) foram descritas em toda a Bacia Amazônica (WWF 2016).

Espécies espetaculares amazônicas continuam sendo descritas. Elas incluem, por exemplo, um novo macaco titi criticamente ameaçado (*Plecturocebus grovesi*; Byrne *et al.* 2016), 15 novas espécies de aves amazônicas descritas em uma única publicação (Whitney e Haft 2013); 44 novas espécies de salamandras *Bolitoglossa* sem pulmão que aguardam descrições formais (Jaramillo *et al.* 2020), uma nova e distinta orquídea de baunilha Criticamente Ameaçada (*Vanilla denshikoira*; Flanagan *et al.* 2018), e uma nova espécie de peixe semelhante a uma minhoca (*Tarumania walkerae*) que habita a serapilheira úmida nas profundezas da floresta tropical e que representa uma família inteiramente nova, os Tarumaniidae (de Pinna *et al.* 2018).

O conhecimento abrangente das espécies que habitam ecossistemas amazônicos hiperdiversos é fundamental para entender melhor suas funções ecossistêmicas (Malhi *et al.* 2008) e as propriedades emergentes que surgem de interações não lineares entre espécies amazônicas e seus ambientes abióticos. Por exemplo, embora esteja claro que os ciclos hidrológicos da Amazônia dependem da transpiração florestal e que impactam o clima em escala continental, a influência das espécies locais e suas características nos padrões de precipitação e no clima ainda precisa ser compreendida (Chambers *et al.* 2007). Abordagens em larga escala com o objetivo de quantificar a biodiversidade desconhecida, como a metagenômica, também contribuem para uma compreensão mais profunda de formas de vida pouco estudadas (por exemplo, bactérias, fungos,

microrganismos), e processos bioquímicos a nível de ecossistema em solos amazônicos (Ritter *et al.* 2020) e rios (Ghai *et al.* 2011; Santos *et al.* 2019). Embora ainda subutilizadas, essas abordagens estão revolucionando nossa compreensão dos padrões de biodiversidade da Amazônia e dos processos que

contribuem para eles, orientando abordagens de priorização de conservação e planos de manejo para a bacia.

O conhecimento da biodiversidade amazônica é crucial para entender a história da diversificação da



Figura 2.1 A bacia hidrográfica do rio Amazonas (polígono azul fino) e a distribuição original das principais regiões biogeográficas neotropicais. Repare que a região da Diagonal Seca Sazonal (composta pela Caatinga, Cerrado e Gran Chaco) separa a Amazônia e as florestas tropicais atlânticas, enquanto os Andes setentrionais separam a Amazônia e as florestas tropicais de Chocó.

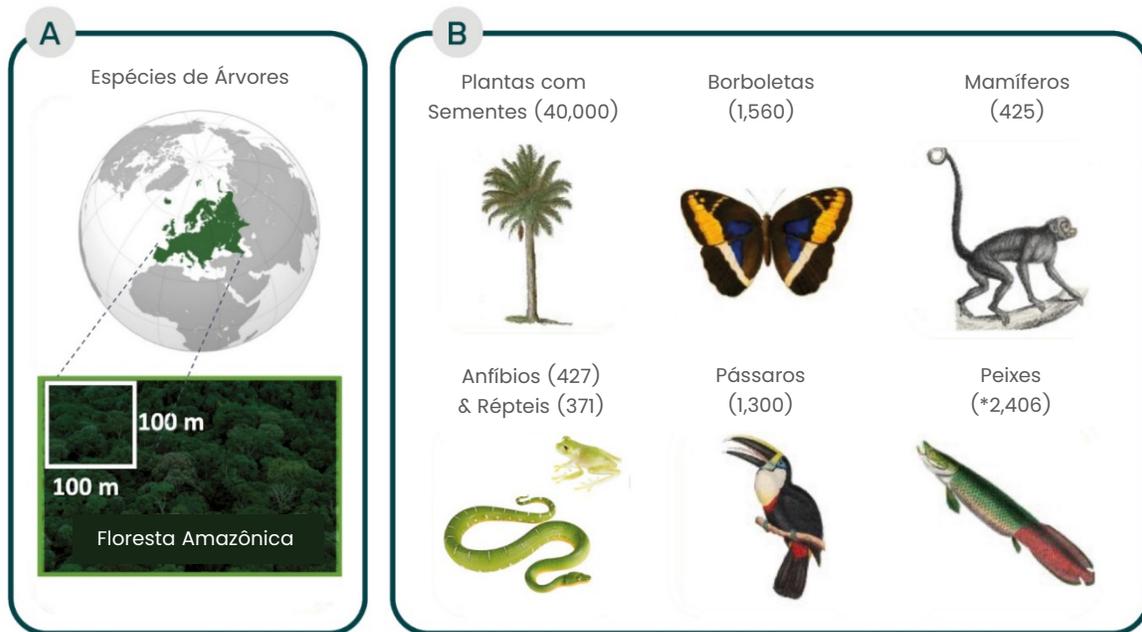


Figura 2.2 As planícies amazônicas em números (estimativas mínimas baseadas no conhecimento atual). A. Mais espécies de árvores são encontradas em uma área de 10 mil m² de floresta amazônica do que em toda a Europa (Ter Steege *et al.* 2006). B. Número estimado de espécies de linhagens amazônicas selecionadas, incluindo plantas vasculares (Hubbell *et al.* 2008; Mittermeier *et al.* 2003; imagem de Roberts 1839), borboletas (Vieira e Höfer 2021; imagem de Hewitson 1856), mamíferos (Mittermeier *et al.* 2003; imagem de Jardine *et al.* 1840), anfíbios e répteis (Mittermeier *et al.* 2003; imagem de Jose Vieira / Tropical Herping), aves (Mittermeier *et al.* 2003; imagem de Gould 1852), e peixes (Oberdorff *et al.* 2019, Jézéquel *et al.* 2020; imagem de Castelnau 1855). Repare que o número de espécies de peixes corresponde a toda a bacia, mas a maioria delas (>95%) são da bacia inferior (Albert *et al.* 2011, 2020; Dagosta e de Pinna 2020).

biota amazônica, especialmente os eventos mais recentes de especiação (Rull 2011). Até recentemente, um conhecimento fragmentário da biodiversidade amazônica em níveis taxonômicos mais finos levou os cientistas a usar categorias taxonômicas mais inclusivas (por exemplo, gêneros, famílias) para entender os padrões de diversificação nessa região (Antonelli *et al.* 2009). Embora essas categorias forneçam informações importantes sobre os padrões gerais de diversidade (Terborgh e Andresen 1998), elas não podem ser definidas objetivamente, nem comparadas entre os táxons, o que dificulta generalizações (Cracraft *et al.* 2020). Abordagens integrativas que combinam amostragem pa-

dronizada de campo, código de barras de DNA (García-Melo *et al.* 2019; Vacher *et al.* 2020), filogenômica comparativa (Alda *et al.* 2019; Santos *et al.* 2019), e inteligência artificial (Draper *et al.* 2020) aceleraram a documentação em grande escala da biodiversidade amazônica (Ritter *et al.* 2020; Vacher *et al.* 2020). Essas abordagens envolvem novos esforços de amostragem, ao mesmo tempo em que dependem de espécimes de museu, que alavancam significativamente o trabalho taxonômico (por exemplo, Thom *et al.* 2020; Vacher *et al.* 2020). Infelizmente, as coleções dos museus amazônicos ainda são subvalorizadas, apesar de oferecerem uma rica fonte de informação (Escobar 2018); as instituições locais

precisam de apoio para contratar especialistas na área e para manter e expandir suas coleções biológicas (Fontaine *et al.* 2012; Funk 2018). O recurso humano e o apoio à infraestrutura também são cruciais para a manutenção dos grandes bancos de dados de espécies amazônicas compilados até o momento; embora importantes e úteis, devem ser constantemente examinados e atualizados para abordar lacunas de conhecimento e erros de identificação.

2.3 Evolução das Florestas Amazônicas

Plantas com flores constituem a principal estrutura física das florestas tropicais amazônicas. Elas exibem uma grande variedade de formas de crescimento, incluindo árvores lenhosas, arbustos e cipós, assim como epífitas, ciperáceas herbáceas, gramíneas e bambus (Rowe e Speck 2005). Estudos de DNA sugerem que esse grupo de plantas se diversificou pela primeira vez no Cretáceo Inferior (ca. 145–100 Ma) (Magallón *et al.* 2015), mas dados fósseis sugerem que plantas com flores não dominaram os ecossistemas neotropicais até o Cretáceo Superior (ca. 100–66 Ma; Hoorn *et al.* 1995; Dino *et al.* 1999; Mejia-Velasquez *et al.* 2012; Carvalho *et al.* 2021).

Enquanto alguns organismos amazônicos têm origens antigas, que remontam ao início do Cenozóico ou Cretáceo (Cracraft *et al.* 2020), a maioria das espécies que habitam atualmente a Amazônia originaram-se nos últimos milhões de anos (Da Silva *et al.* 2005; Rull 2008, 2011, 2020; Santos *et al.* 2019). A ampla distribuição das idades evolutivas das espécies amazônicas sugere que a formação de sua biodiversidade moderna ocorreu ao longo de um período imenso de tempo (Cracraft *et al.* 2020), sendo influenciado pelas muitas mudanças na paisagem física durante este período (Antonelli *et al.* 2009).

A Amazônia foi substancialmente modificada por uma súbita extinção em massa desencadeada pelo impacto de um grande asteroide ou cometa há cerca de 66 milhões de anos na transição do Cretáceo-Paleogeno [K-Pg] (De La Parra *et al.* 2008; Carvalho *et al.* 2021; Jacobs e Currano 2021). Muitos grupos de

aves neotropicais (Claramunt e Cracraft 2015; Oliveros *et al.* 2019), borboletas (Espeland *et al.* 2015, 2018; Seraphim *et al.* 2018) e peixes (Friedman 2010; Hughes *et al.* 2018) se diversificaram rapidamente após esse evento. Comunidades vegetais semelhantes às observadas nas florestas neotropicais de hoje, embora com menos espécies, evoluíram no Paleoceno (ca. 66–56 Ma) (Wing *et al.* 2009; Jaramillo *et al.* 2010a), com muitas linhagens de plantas se diversificando no Eoceno (ca. 56–34 Ma) (Lohmann *et al.* 2013). De fato, as plantas neotropicais parecem ter atingido um auge de diversidade apenas durante o Eoceno (ca. 56 Ma), quando ainda predominavam os climas úmidos do Mesozóico. Acredita-se que as florestas do Eoceno tenham sido altamente ricas em espécies (Burnham e Graham 1999; Jaramillo *et al.* 2010a, b). Elementos notáveis das florestas neotropicais do Paleoceno incluem membros de famílias de plantas-chave, como palmeiras, ervas (por exemplo, Araceae, Zingiberaceae), arbustos (por exemplo, Malvaceae), lianas (por exemplo, Menispermaceae) e árvores (por exemplo, Lauraceae) (Burnham e Johnson 2004; Wing *et al.* 2009; Carvalho *et al.* 2011).

As estações mais secas e os climas mais frios do início do Oligoceno (ca. 30 Ma) contribuíram para mudanças vegetacionais extensas em toda a América do Sul. Ou seja, as florestas úmidas da América do Sul, outrora contínuas e amplamente distribuídas, foram divididas em duas, as florestas tropicais da Amazônia e do Atlântico, causado pela expansão das florestas subtropicais abertas na América do Sul central e pelo estabelecimento da Diagonal Sazonal Seca (Bigarella 1975; Costa 2003; Orme 2007; Fouquet *et al.* 2012; Sobral-Souza *et al.* 2015; Thode *et al.* 2019). Essas mudanças vegetacionais coincidiram com o início da elevação da Serra da Mantiqueira, no leste do Brasil, e dos Andes setentrionais, causando mudanças substanciais nas correntes de ar da América do Sul (ver Capítulo 1). Climas cada vez mais secos e a expansão dos tipos de vegetação de savana aberta foram acompanhados por mudanças substanciais na composição das espécies (por exemplo, palmeiras), a origem das gramíneas C4 (Vicentini *et al.* 2008; Urban *et al.* 2010; Bouchenak-Khelladi *et al.* 2014), e a expansão de pastagens e florestas abertas

em detrimento de habitats florestais de dossel fechado (Edwards e Smith 2010; Edwards *et al.* 2010; Kirschner e Hoorn 2020).

No Mioceno, a elevação dos Andes setentrionais levou a uma profunda reorganização da rede fluvial e à formação da mega-várzea de Pebas, um sistema (Hoorn *et al.* 1995, 2010, 2017; Albert *et al.* 2018), de ambientes lacustres amplos e pantanosos na Amazônia ocidental (Hoorn 1993; Wesselingh e Salo 2006). A elevação progressiva dos Andes setentrionais também afetou o clima regional, levando ao aumento da precipitação devido à orografia (Poulsen *et al.* 2010). Então, áreas vastas de florestas alagadas estabeleceram-se, compostas por palmeiras (i.e., *Grimsdalea*), samambaias e Poaceae, entre outras (Hoorn 1994; Jaramillo *et al.* 2017, 2019; Hoorn *et al.* 2010; Kirschner e Hoorn 2020). Além disso, as incursões marinhas na Amazônia ocidental permitiram que os táxons estuarinos colonizassem as costas de Pebas (Hoorn 1993; Boonstra *et al.* 2015; Jaramillo *et al.* 2017).

No Mioceno Tardio e no Plioceno, ocorreu uma grande remodelação da paisagem, causada pelo excesso de enchimento de bacias sedimentares na Amazônia ocidental com sedimentos derivados dos Andes. Isso levou a uma reorganização renovada da drenagem e ao início do moderno rio transcontinental Amazonas (ver Capítulo 1). As antigas superfícies de zonas alagadas de Pebas foram colonizadas por muitas linhagens diferentes (Antonelli *et al.* 2009; Roncal *et al.* 2013), em um processo de expansão florestal de planaltos que se sugere ter continuado até o Pleistoceno Tardio (Pupim *et al.* 2019). Mudanças na paisagem também levaram ao aumento da diversificação de inúmeras linhagens de plantas, como os gêneros de plantas com flores *Inga* (Legumes; Richardson *et al.* 2001) e *Gutteria* (Annonaceae; Erkens *et al.* 2007). Por volta da mesma época, as encostas andinas foram colonizadas por muitas linhagens de plantas, incluindo espécies de Malvaceae (Hoorn *et al.* 2019), Arecaceae (ou seja, palmeiras; Bacon *et al.* 2018), e famílias Chloranthaceae (ou seja, *Hedyosmum*; Martínez *et al.* 2013). Do Mioceno tardio ao Plioceno (ca. 11-4 Ma), a ascensão da Cordilheira Oriental dos Andes colombianos completou

o isolamento das bacias *cis*-andinas (Orinoco-Amazônia) com as bacias *trans*-andinas (encosta do Pacífico, Magdalena e Maracaibo), resultando no isolamento de suas biotas aquáticas residentes. Evidências sugerem que altos níveis de diversidade de espécies de plantas existiram durante o Mioceno graças a uma combinação de baixa sazonalidade, alta precipitação e substrato heterogêneo edáfico (Jaramillo *et al.* 2010a).

A elevação dos Andes Setentrionais durante o Neógeno (ca. 23-2,6 Ma; ver Capítulo 1) teve efeitos profundos nas paisagens amazônicas, impactando a diversificação das linhagens das planícies e dos planaltos (Hoorn *et al.* 2010; Albert *et al.* 2011b; Givnish *et al.* 2016; Rahbek *et al.* 2019; Montes *et al.* 2021). No entanto, apesar de sua importância para a biogeografia, o papel específico das cadeias montanhosas como barreira de dispersão entre as linhagens de plantas de várzea da América do Sul e Central ainda não é bem compreendido (Pérez-Escobar *et al.* 2017). Diferentes padrões de diversificação foram detectados dentro e entre os grupos em planaltos e planícies, com maior riqueza de espécies nas planícies e maior endemismo de espécies nos planaltos. A elevação dos Andes setentrionais e sua história climática dinâmica associada foram os principais impulsionadores da rápida radiação das plantas centradas nos Andes (Gentry 1982; Jost 2004; Madriñán *et al.* 2013; Luebert e Weigend 2014; Lagomarsino *et al.* 2016; Vargas *et al.* 2017) e dos animais centrados nela também (Albert *et al.* 2018; Rahbek *et al.* 2019; Perrigo *et al.* 2020). Perto dos topos das montanhas, as plantas do ecossistema páramo sofreram uma das maiores taxas de especiação já registradas (Madriñán *et al.* 2013; Padilla-González *et al.* 2017; Pouchon *et al.* 2018).

Durante o Quaternário (últimos 2,6 Ma), o resfriamento climático global junto com processos geomorfológicos alterou fortemente a paisagem amazônica ocidental. Megaleques aluviais (grandes leques de sedimentos >10.000km²) se estendem dos Andes até a Amazônia (por exemplo, Räsänen *et al.* 1990, 1992; Wilkinson *et al.* 2010) e as várzeas variaram em tamanho de acordo com as mudanças nos padrões de precipitação (Pupim *et al.* 2019). O efeito

dessas mudanças climáticas cíclicas na composição da paisagem e da vegetação ainda não foi totalmente compreendido. Estudos diretos dos registros sedimentares e de fósseis (Jaramillo *et al.* 2017, 2019; Hoorn *et al.* 2017; Mason *et al.* 2019), bem como modelos climáticos (Arruda *et al.* 2017; Costa *et al.* 2017; Häggi *et al.* 2017), sugerem que os padrões gerais de cobertura vegetal regional (ou seja, floresta, savana) foram relativamente mais estáveis na América do Sul tropical do que em outras regiões do mundo nos últimos 100 mil anos, mas variaram espacialmente e ao longo do tempo sob a influência de mudanças geológicas e climáticas (Hoorn *et al.* 2010; Antoine *et al.* 2016; Wang *et al.* 2017). A natureza dinâmica da cobertura vegetal amazônica durante o Quaternário pode não ter sido extremamente drástica (por exemplo, substituindo rapidamente a floresta fechada por savana), mas foi o bastante para alterar a cobertura florestal e afetar a distribuição de espécies especializadas (Arruda *et al.* 2017; Wang *et al.* Silva *et al.* 2019; mas ver Sato *et al.* 2021).

Os dados atuais não suportam uma das hipóteses mais conhecidas para a diversificação amazônica, a hipótese dos Refúgios do Pleistoceno, como proposta originalmente por Haffer (1969). A hipótese de Refúgios propôs que as oscilações climáticas do Pleistoceno levaram à substituição cíclica de paisagens cobertas por florestas e savanas, resultando em isolamento recorrente e fusão de populações, e levando a um aumento da taxa de formação de novas espécies. Dados extensivos de várias fontes indicam agora que os ecossistemas de savana e pastagens abertas nunca estiveram difundidos na Amazônia (Liu e Colinvaux 1985; Colinvaux *et al.* 2000; Bush e Oliveira 2006), embora o leste da Amazônia provavelmente tenha passado por mudanças substanciais na estrutura da vegetação, com possíveis episódios de expansão da vegetação aberta (Cowling *et al.* 2001; Arruda *et al.* 2017, Sato *et al.* 2021). Além disso, estudos de DNA de muitos grupos de plantas e animais mostram taxas relativamente constantes de diversificação ao longo de muitos milhões de anos, sem aumentos abruptos na especiação durante o Pleistoceno (Rangel *et al.* 2018; Rull e Carnaval 2020). Além disso, evidências diretas do

registro fóssil indicam que muitos gêneros de plantas e animais amazônicos se originaram muito antes do Pleistoceno (Jaramillo *et al.* 2010a; López-Fernández Albert 2011; LaPolla *et al.* 2013), e que muitos fósseis paleo-biotas amazônicos eram compostos por gêneros modernos do Mioceno (c. 22–5 Ma), incluindo gramíneas (Kirschner e Hoorn 2020), tartarugas e crocodilos (Riff *et al.* 2010), e peixes (Lundberg *et al.* 2009). No entanto, os efeitos das oscilações climáticas do Pleistoceno na diversificação das biotas amazônicas ainda não são completamente compreendidos, e estudos sobre a história evolutiva da vegetação amazônica são cruciais para melhorar os modelos de previsão dos efeitos das futuras mudanças climáticas antropogênicas (Brown *et al.* 2016).

2.4 Montando a Biota Amazônica Megadiversa

2.4.1 Dinâmica da Diversificação

A biodiversidade amazônica foi reunida por meio de uma combinação única e irrepetível de processos que mesclam fatores geológicos, climáticos e biológicos em amplas escalas espaciais e temporais, envolvendo táxons distribuídos por todo o continente sul-americano e evoluindo ao longo de um período de dezenas de milhões de anos (Figura 2.4). De uma perspectiva macroevolutiva, o número de espécies em uma região geográfica pode ser entendido como um equilíbrio entre as taxas de especiação e imigração que aumentam o número geral de espécies e a extinção que diminui a abundância de espécies (Voelker *et al.* 2013; Castroviejo-Fisher *et al.* 2014; Roxo *et al.* 2014). Uma região que acumula alta riqueza de espécies devido a elevadas taxas de especiação tem sido referida como um "berço evolutivo" da diversidade, ou seja, um local com alta originação de espécies (Gross 2019). Por outro lado, uma região onde as espécies tendem a se acumular por meio de baixas taxas de extinção pode ser chamada de "museu evolutivo" da diversidade (Stebbins 1974; Stenseth 1984). Embora seja uma heurística útil em alguns contextos, esse modelo não se encaixa direito na biodiversidade amazônica. Espécies amazônicas e táxons superiores exibem uma ampla gama de eras evolutivas, de modo que a Amazônia serve si-

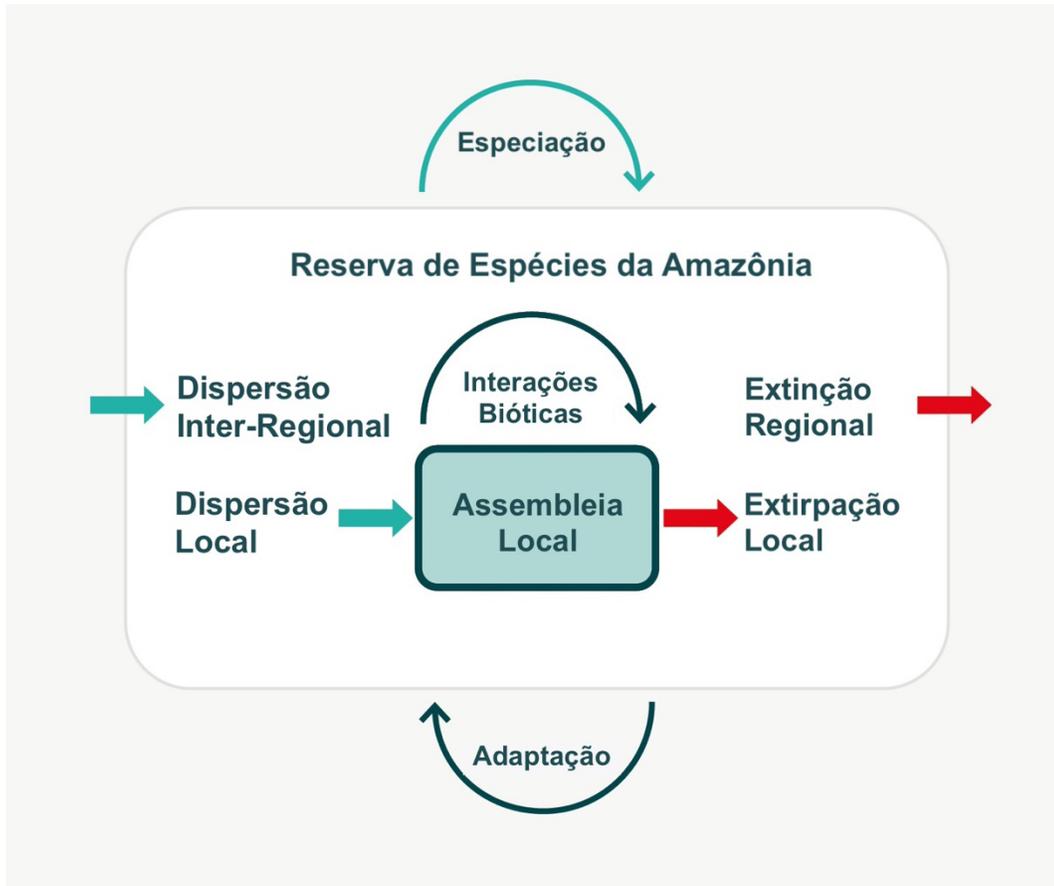


Figura 2.4 Processos regionais e locais subjacentes à montagem da biota amazônica. O pool de espécies regionais (caixa externa azul-clara) é definido como a soma de todas as assembleias de espécies locais (caixa azul-escura interna). Setas azuis indicam processos que aumentam a abundância de espécies, setas vermelhas destacam aqueles que reduzem a abundância de espécies, setas verdes representam processos que modificam ou filtram características de espécies. A especiação e a dispersão contribuem com novas espécies para o agrupamento regional, enquanto a extinção remove espécies. A filtragem de habitats, a capacidade de dispersão e a facilitação afetam a riqueza de assembleias locais, limitando ou aprimorando o estabelecimento de espécies pré-adaptadas às condições locais. A extinção local pode surgir de interações bióticas (como predação e competição) ou fatores abióticos (por exemplo, tectônica ou mudança climática). Adaptado de Ricklefs e Schluter (1993), Vellend e Orrock (2009) e Antonelli *et al.* (2018).

multaneamente como berço evolutivo e museu. Ainda assim, grupos com diferentes idades filogenéticas médias tendem a habitar diferentes porções geográficas da bacia amazônica. A assembleia de espécies nas Guianas de planaltos e nos Escudos Brasileiros (>250 – 300 m de altitude) incluem geralmente uma mistura de linhagens mais antigas e mais jovens, enquanto as bacias sedimentares de planícies tendem a abrigar linhagens mais jovens. Este padrão é observado em muitos grupos taxonômicos (por exemplo, plantas, Ulloa Ulloa e Neill 2006; rãs-foguete amazônicas *Allobates*, ver Figura 2.6, Réjaud *et al.* 2020; peixes, Albert *et al.* 2020a),

embora também haja exceções (Castroviejo-Fisher *et al.* 2014; Bonaccorso e Guayasamin 2013). Padrões núcleo-periferia contrastantes semelhantes são observados em muitos táxons neotropicais, incluindo aves, mamíferos, cobras, sapos e plantas (Antonelli *et al.* 2018; Azevedo *et al.* 2020; Vasconcelos *et al.* 2020). A diversificação em resposta a barreiras geográficas é um dos processos mais difundidos que facilita a especiação. Acredita-se que na Amazônia esse processo tenha desempenhado um papel importante na evolução da biota local. As barreiras geográficas podem isolar indivíduos que pertenceram a uma população contínua de uma deter-

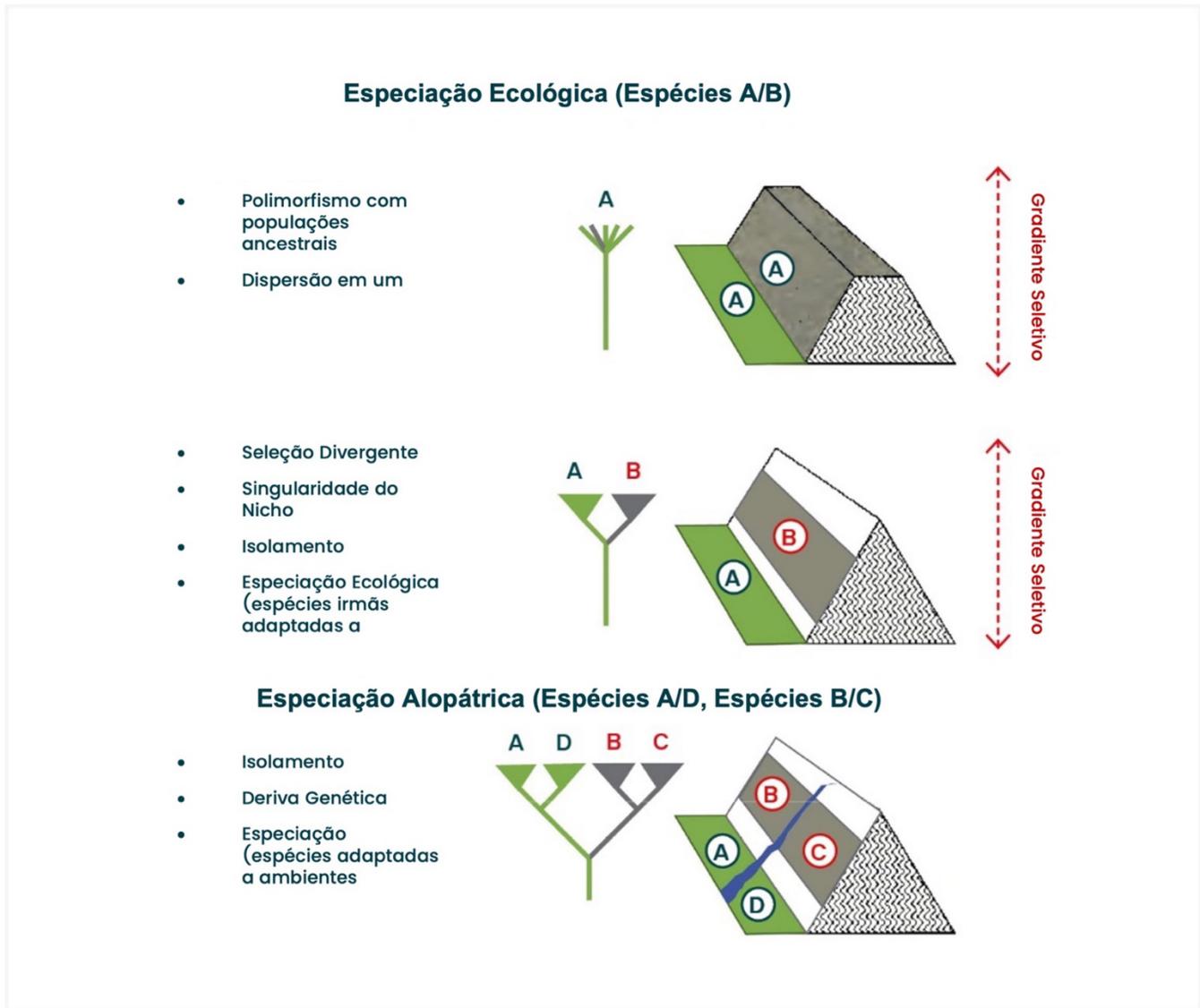


Figura 2.5 Mecanismos comuns de especiação na Amazônia e em outros lugar Especiação ecológica: o processo pelo qual novas espécies se formam como consequência da seleção ao longo de gradientes climáticos ou ecológicos, como os encontrados nos Andes. Observe que as espécies resultantes ocupam ambientes distintos. Especiação alopátrica: quando populações da mesma espécie ficam isoladas devido a barreiras geográficas, como rios ou cadeias de montanhas; repare que as espécies irmãs resultantes ocupam o mesmo ambiente. Modificado de Guayasamin *et al.* (2020).

minada espécie em dois (ou mais) conjuntos de populações não sobrepostas (Coyne e Orr 2004). Quando essa separação geográfica é mantida por longos períodos de tempo, novas espécies podem surgir através de um processo chamado especiação alopátrica (Figuras 2.5, 2.6, 2.7). Por exemplo, a elevação dos Andes separou os táxons de planícies pre-

viamente conectados, impedindo a dispersão e estabelecendo novos habitats que promoveram a evolução de novas linhagens independentes (Albert *et al.* 2006; Hutter *et al.* 2013; Canal *et al.* 2019). Este evento fragmentou a fauna aquática do noroeste da América do Sul, deixando um sinal claro em todos os principais táxons (Albert *et al.* 2006). Entre as fa-

mílias de peixes de água doce, a diversidade de espécies está significativamente correlacionada com um número mínimo de clados cis/trans-andinos, o que indica que a diversidade relativa de espécies e as distribuições biogeográficas dos peixes amazônicos eram efetivamente modernas no Mioceno Tardio (Albert *et al.* 2006).

As mudanças nas redes de drenagem dos rios também afetaram fortemente a dispersão, o fluxo gênico e a diversificação biótica na Amazônia (Figura 2.7). Grandes rios amazônicos de planície representam barreiras geográficas importantes para grupos de primatas (por exemplo, Wallace 1852; Ayres e Clutton-Brock 1992), aves (Ribas *et al.* 2012; Silva *et al.* 2019), peixes (Albert *et al.* 2011a), borboletas (Brower 1996; Rosser *et al.* 2021), vespas (Menezes *et al.* 2020), e plantas (Nazareno *et al.* 2017, 2019a, b, 2021). Da mesma forma, acredita-se que as mudanças climáticas passadas tenham alterado ciclicamente a distribuição dos habitats amazônicos, como florestas fechadas, florestas abertas, vegetação não florestal e florestas adaptadas ao frio, causando muitas vezes fragmentação e especiação populacional (Cheng *et al.* 2013; Arruda *et al.* 2017; Wang *et al.* Silva *et al.* 2019).

Além da importância do isolamento geográfico no passado e da especiação devido à descontinuidade do habitat, a adaptação a habitats específicos também contribuiu significativamente para a diversificação das espécies nesta região. A grande extensão geográfica da Amazônia, atrelada aos seus diversos tipos de solo, proporcionou múltiplas oportunidades de especialização ecológica (Box 2.1; Fine *et al.* 2005; Tuomisto *et al.* 2019). Essa heterogeneidade do solo reflete a complexa história geológica da América do Sul setentrional (consulte o Capítulo 1, seção 1.4.1).

Enquanto a erosão dos escudos de Guiana e do Brasil produziram os solos da Amazônia oriental, sedimentos mais recentes que são produtos da Orogenia Andina desenvolveram solos na Amazônia ocidental que tendem a ser mais férteis. Esse gradiente leste-oeste na fertilidade do solo está em paralelo a um gradiente na composição das espécies, densidade

da madeira, massa de sementes e produtividade da madeira (mas não na biomassa florestal, ver Ter Steege *et al.* 2006; Tuomisto *et al.* 2014). Da mesma forma, diferentes níveis de alagamentos florestais durante o ciclo anual de alagamento contribuíram para a formação de diversos tipos de habitats e especializações em grupos de aves e peixes (Albert *et al.* 2011a; Wittmann *et al.* 2013; Luize *et al.* 2018; Thom *et al.* 2020; ver também Capítulo 1, seção 1.5.1).

A heterogeneidade do habitat tem desempenhado um papel importante na formação da biodiversidade amazônica, com mudanças geológicas que também impactam as condições ecológicas disponíveis para a biota amazônica. A elevação andina, por exemplo, teve um efeito importante no clima neotropical; ela criou heterogeneidade de habitat e clima, levando à umidificação das planícies amazônicas e à aridificação da Patagônia (Blisniuk *et al.* 2005; Rohrmann *et al.* 2016). Os Andes, com uma elevação média de 4 000 m, exibem um gradiente imenso de umidade e temperatura. Isso proporcionou inúmeras oportunidades para a colonização, adaptação e especiação de espécies de planícies, como sapos, aves e plantas, em diferentes momentos (Ribas *et al.* 2007; Hutter *et al.* 2013; Hoorn *et al.* 2019; Cadena *et al.* 2020a).

Como consequência, os Andes são desproporcionalmente mais biodiversos em relação à sua área superficial (por exemplo, Testo *et al.* 2019); essa interação dinâmica entre planícies e montanhas adjacentes é conhecida por gerar diversidade ao redor do mundo (Quintero e Jetz 2018; Rahbek *et al.* 2019). A contribuição dos processos abióticos e bióticos na biodiversidade foi claramente resumida com a hipótese do Bobo da Corte e da Rainha Vermelha, respectivamente (Benton 2009). A hipótese do Bobo da Corte enfatiza o papel das forças abióticas como os principais impulsionadores da especiação (enfatizando, por exemplo, o papel da adaptação ao clima, substrato ou condição da água; Barnoski 2001). Fatores abióticos derivados diretamente do espaço geográfico, dos gradientes tanto climáticos quanto de elevação, do relevo topográfico, da hidrologia e da química tanto dos sedimentos quanto da

Quadro 2.1 Adaptações em Espécies Amazônicas

As plantas amazônicas evoluíram múltiplas adaptações às condições locais. Espécies da família Burseraceae (nos gêneros *Protium*, *Crepidospermum* e *Tetragastris*) apresentam exemplos clássicos de especialização aos diferentes tipos de solo que ocorrem em toda a *terra firme* (solos de areia branca, argila e terraço) (Figura B2.1.1). Em um trecho de 2000 km na Amazônia ocidental, 26 das 35 espécies de plantas estão associadas a apenas um dos três tipos de solo disponíveis; nenhuma espécie está associada aos três habitats. Quando este padrão de especialização é analisado em conjunto com a história evolutiva do grupo, inferida por análises de DNA, torna-se evidente que se associar com os solos de terraço provavelmente foi um acontecimento ancestral em cada grupo. A adaptação subsequente permitiu que algumas dessas plantas ocupassem solos de areia branca e argila. Essas reconstruções evolutivas também indicam que múltiplas transições para o solo argiloso coincidem, no tempo, com o surgimento de grandes manchas de solos argilosos causados pela elevação andina no Mioceno (Fine *et al.* 2005). Em um exemplo contrastante, espécies de aves amazônicas que ocorrem exclusivamente em manchas de vegetação de areia branca são frequentemente relacionadas a espécies de habitats abertos fora da Amazônia, como o Cerrado e Tepuis (Capurchoet *et al.* 2020; Ritter *et al.* 2020) e não possuem parentes próximos ocupando a floresta úmida adjacente. Esse resultado sugere que as adaptações necessárias para ocupar esses habitats de vegetação aberta podem não ser comuns dentro de grupos especializados em florestas.



Figura B2.1.1. Plantas e espécies de aves se adaptam a habitats com diferentes solos. (A) Floresta de solo argiloso. (B) Floresta de solo de terraço. (C) Vegetação de areia branca. Fotos de Camila Ribas.

água servem para facilitar a diversificação dos organismos nos principais tipos de habitat. Entrelaçados a esses processos de paisagem estão inúmeros processos bióticos que criam novas espécies e evitam a extinção; por exemplo, competição, predação, parasitismo, mutualismo e cooperação. Essas interações bióticas podem levar à coevolução de novas características, aumentar a heterogeneidade estrutural e as

dimensões funcionais dos habitats e aumentar a diversidade genética e fenotípica dos ecossistemas amazônicos (Figura 2.4). Juntamente com os processos evolutivos que surgem graças a elas, essas interações biológicas são enfatizadas na Hipótese da Rainha Vermelha. Como discutimos abaixo, a imensa biodiversidade da Amazônia resulta dos dois fatores abióticos (ver 4.2. Conectividade geo-

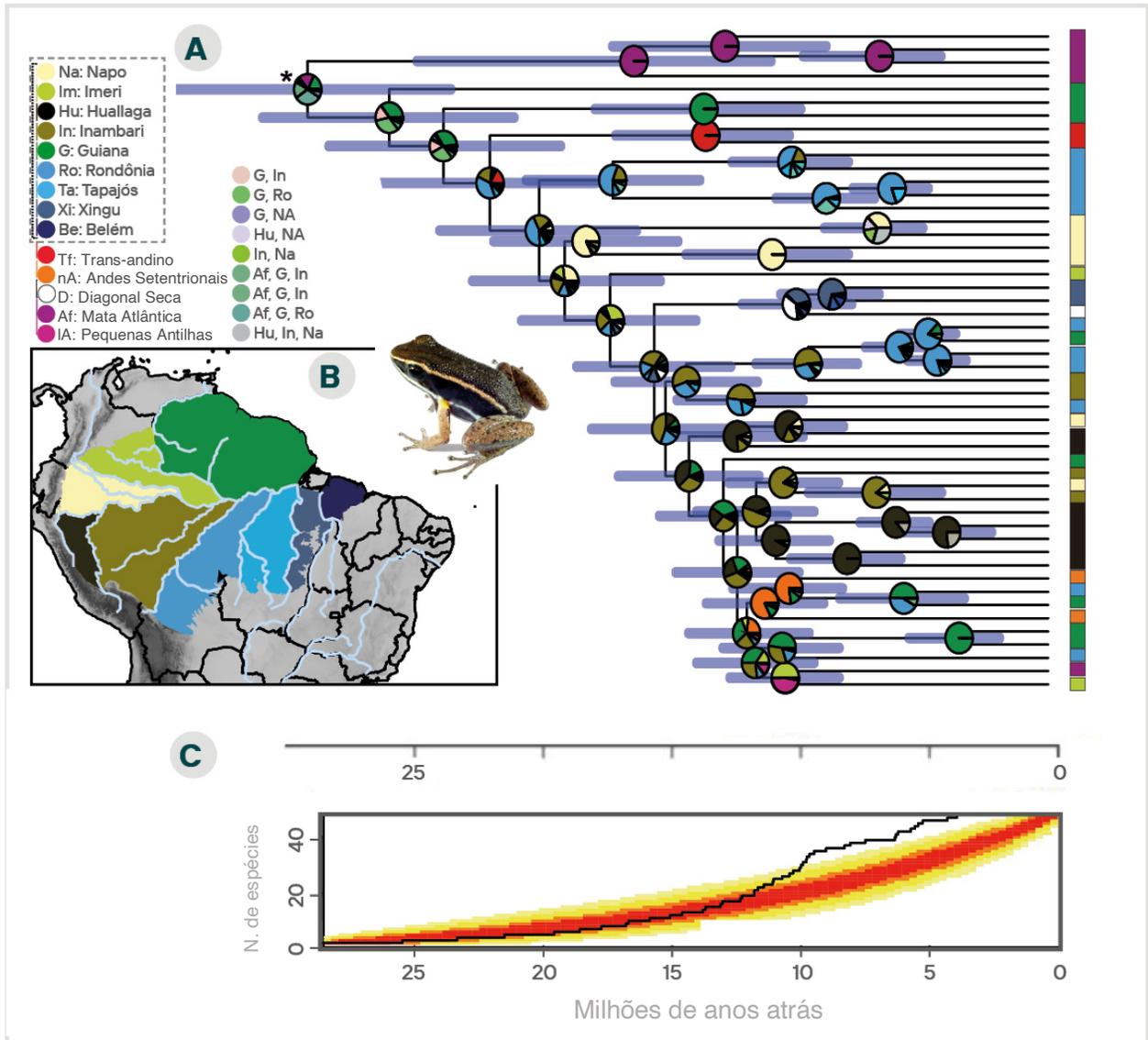


Figura 2.6 Diversificação e endemismo em rãs *allobates* amazônicas. Espécies intimamente relacionadas exibem um padrão alopátrico de distribuição, combinando interflúvios delimitados por rios amazônicos modernos. (A) Relações evolutivas, representadas como uma árvore filogenética. O tempo é fornecido ao longo do eixo horizontal; as barras azuis denotam os intervalos de confiança em torno do tempo inferido de especiação; os gráficos em pizza indicam quais áreas ancestrais estimadas de cada clado, os quadrados coloridos representam a distribuição atual de cada espécie. (B) Áreas amazônicas de endemismo. (C) Número inferido de linhagens acumuladas ao longo do tempo. Modificado de Réjaud *et al.* (2020).

gráfica através do tempo) e biótica (ver 4.4. Como a biodiversidade gera e mantém a biodiversidade).

2.4.2 Conectividade Geográfica Através do Tempo

A bacia amazônica é um conjunto altamente heterogêneo de paisagens terrestres e fluviais que formam um mosaico de tipos de habitats, muitas vezes caracterizados por floras e faunas distintas (por exemplo, Duellman 1999; Cardoso *et al.* 2017; Tuomisto *et al.* 2019; Albert *et al.* 2020a). Mudanças abióticas e nas distribuições e conexões entre esses diferentes habitats através do espaço e do tempo impulsionaram o acúmulo de um número impressionante de espécies amazônicas (Dambros *et al.* 2020). Como os organismos diferem muito em suas características (como sua capacidade de dispersão e tolerâncias fisiológicas), as mesmas condições da paisagem que permitem conexões demográficas e genéticas em alguns grupos podem reduzir as conexões para outros. Por exemplo, enquanto grandes rios de várzea, como o Amazonas e o Negro constituem barreiras eficazes à dispersão de espécies de macacos e aves de planaltos (representando limites entre espécies intimamente relacionadas desses grupos; Cracraft 1985), esses mesmos cursos hídricos servem como corredores de dispersão para espécies ribeirinhas e de várzea de peixes, pássaros, mamíferos e plantas com sementes dispersas por peixes ou tartarugas (por exemplo, Albert *et al.* 2011b; Parolin *et al.* 2013).

Essa heterogeneidade de habitat pode ser uma das razões pelas quais mudanças em paisagens antigas que promoveram a diversificação de linhagens coexistentes na Amazônia resultaram em diferentes padrões geográficos de distribuição de espécies entre grupos e tempos diferentes de especiação (Da Silva *et al.* 2005; Naka e Brumfield 2018; Silva *et al.* 2019). Nesta paisagem heterogênea e dinâmica, a eficácia de uma barreira isolante depende das características biológicas de espécies individuais, como sua afinidade pelo habitat, sua capacidade de se mover pela paisagem, sua tolerância a extremos de temperatura e precipitações, seu tempo de geração, tamanho da ninhada e padrões de abundância, entre outros fatores (Paz *et al.* 2015; Papadopoulos e Knowles 2016; Capurro *et al.* 2020). A baixa capa-

cidade de dispersão, por exemplo, facilita o isolamento geográfico e a diferenciação genética que tendem a aumentar as taxas de especiação (por exemplo, insetos tropicais, Polato *et al.* 2018), mas também aumentam o risco de extinção local (Cooper *et al.* 2008). As tolerâncias térmicas, por outro lado, mediam os impactos do clima na manutenção da diversidade e nas taxas de especiação (Janzen 1967); como as espécies tropicais experimentam temperaturas ambientais relativamente estáveis ao longo de seu ciclo anual, elas desenvolveram tolerâncias térmicas mais estreitas e reduziram as capacidades de dispersão em relação às espécies temperadas (Janzen 1967; Shah *et al.* 2017), o que promove a especiação. Espécies tropicais de várzea também vivem sob condições de temperatura próximas ao seu máximo térmico, o que as coloca em risco perante o aumento do aquecimento global (Colwell *et al.* 2008; Campos *et al.* 2018; Diele-Viegas *et al.* 2018, 2019).

Como as espécies amazônicas têm trajetórias evolutivas únicas e exigências ambientais variáveis, elas foram afetadas por eventos geológicos e climáticos passados cada uma à sua maneira. Os padrões de conectividade histórica entre as populações que habitam os habitats da floresta tropical de planaltos foram profundamente influenciados pelas mudanças nos cursos dos principais rios de várzea e nas planícies de inundação associadas ao longo de milhões de anos, e também por proeminentes descontinuidades topográficas e de habitat, como áreas de terreno acidentado, vegetação de savana aberta e solos arenosos (Capurro *et al.* 2020; Cracraft *et al.* 2020). Como exemplo, enquanto o relativamente estreito e jovem Rio Branco delimita a distribuição de algumas espécies de primatas (Boubli *et al.* 2015), este rio tem tido um papel duplo na evolução de algumas aves (Naka e Brumfield 2018), plantas (Nazareno *et al.* 2019a, b, 2021), e alguns peixes de pequeno porte (Dagosta e Pinna 2017), servindo como uma barreira eficaz para algumas espécies, mas não para outras. Portanto, os elementos ecológicos não são importantes apenas para definir a distribuição e o grau de conectividade das populações existentes, mas também por terem influenciado sua história evolutiva ao longo do tempo.

Os habitats terrestres e aquáticos da Amazônia foram profundamente afetados pelas mudanças climáticas, especialmente pela mudança dos padrões de precipitações e do nível do mar ao longo de milhões de anos. Muitos estudos discutiram a influência de climas passados nas paisagens amazônicas,

concentrando-se nas mudanças da proporção de cobertura de floresta e savana (Bush e Oliveira 2006). No entanto, mudanças mais sutis na estrutura da floresta também podem afetar as distribuições de espécies e a conectividade da paisagem (Cowling *et al.* 2001; Arruda *et al.* 2017). Entender como manter

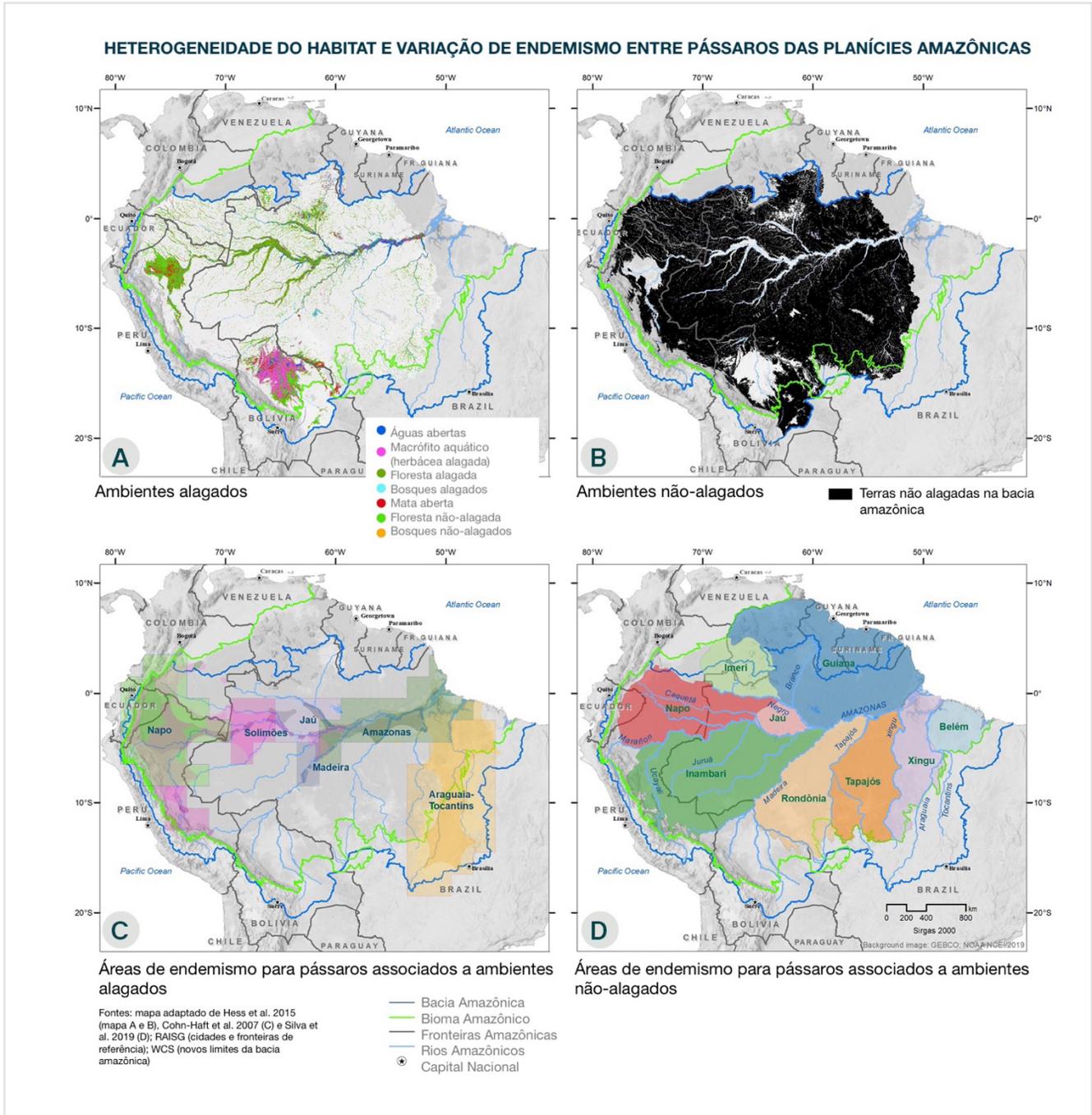


Figura 2.7 Heterogeneidade do habitat e distribuição e endemismo das aves nas várzeas amazônicas. Distribuição dos ambientes (A) alagados (~14% da área total) e (B) não alagados (modificado de Hess *et al.* 2015). Áreas de endemismo para aves associadas a ambientes (C) alagados (Cohn-Haft *et al.*, 2007) e (D) não alagados (Silva *et al.* 2019).

a conectividade da população é fundamental para proteger a biodiversidade amazônica. Por exemplo, acredita-se que a resiliência dos táxons da floresta amazônica de planaltos dependeu das dimensões historicamente grandes de habitat adequado que lhes permitiram rastrear condições climáticas apropriadas, possivelmente explicando por que tantas espécies florestais de planaltos exibem sinais de mudanças relativamente recentes no tamanho da população (Silva *et al.* 2019). Essas dinâmicas históricas estabelecem as bases para previsões de como as mudanças climáticas futuras afetarão áreas de florestas úmidas, que estão se tornando cada vez mais fragmentadas devido ao desmatamento e outras atividades de uso da terra por humanos.

2.4.3 Diversificação Mediada por Elementos em uma Amazônia Heterogênea

Estudos que consideram as afinidades de habitat de espécies amazônicas mostram que a história de cada táxon, e sua resiliência ao longo do tempo, está profundamente ligada aos tipos de ambientes que ocupa. Essa visão está transformando a maneira como os cientistas e o público em geral enxergam a Amazônia. Como a heterogeneidade dos habitats amazônicos de várzea foi subestimada e porque a região foi (erroneamente) percebida como um ecossistema grande e homogêneo, muitos táxons têm sido erroneamente considerados dispersos e generalistas e, conseqüentemente, resilientes à mudança da paisagem (Bates e Demos 2001). Em aves, um dos grupos mais bem estudados na Amazônia, demonstrou-se que espécies de florestas não alagada de planaltos apresentam associações ecológicas e histórias evolutivas diferentes em relação às espécies que habitam as várzeas e àquelas em áreas de vegetação aberta (Figura 2.8). Conseqüentemente, a distribuição geográfica da diversidade biológica difere entre esses três grupos, assim como sua resiliência a futuras mudanças ambientais (Capurucho *et al.* 2020; Cracraft *et al.* 2020; Thom *et al.*

2020). As aves associadas à florestas não-inundadas de planaltos são as mais diversas (compreendendo atualmente cerca de 1.000 espécies; Billerman *et al.* 2020). Nesses grupos, espécies distintas, embora in-

timamente relacionadas, são encontradas em cada um dos principais interflúvios amazônicos (Figura 2.7; Silva *et al.* 2019). Padrões semelhantes também foram descritos para outros grupos de organismos amazônicos distribuídos principalmente em florestas de planaltos (por exemplo, Craig *et al.* 2017; Godinho e da Silva 2018).

Por outro lado, as populações associadas a ambientes sazonalmente inundados, cujos habitats disponíveis estão distribuídos atualmente ao longo dos principais rios amazônicos, tem sido impactadas por mudanças drásticas no habitat devido a mudanças no sistema de drenagem ao longo dos últimos 5 Ma (Bicudo *et al.* 2019), o que inclui mudanças significativas nos últimos 45 ka (Pupim *et al.* 2019). Enquanto grandes rios são barreiras para a dispersão de aves de pequeno porte que vivem na vegetação rasteira em florestas úmidas não alagadas, a vegetação sazonalmente inundada que cresce às margens desses rios promove conexões entre populações de espécies associadas às várzeas adaptadas ao ciclo anual de cheia das várzeas dos rios. Diferentemente das aves florestais não alagadas de planaltos, as espécies de várzea têm pouca diversidade intraespecífica, mas representam linhagens mais antigas que se originaram durante o Mioceno Médio a Tardio (5–11 Ma; Thom *et al.* 2020). As maiores diferenças genéticas nessas espécies generalizadas de várzea são observadas entre populações das bacias sedimentares ocidentais e populações dos escudos orientais (Thom *et al.* 2018, 2020). Essas trajetórias evolutivas distintas ajudaram a moldar a história das várzeas amazônicas (Bicudo *et al.* 2019). Dados de aves e peixes adaptados às várzeas, por exemplo, indicam populações historicamente maiores e mais conectadas na Amazônia ocidental (Santos *et al.* 2007; Thom *et al.* 2020), e ciclos de conectividade e isolamento entre espécies que ocupam habitats sazonalmente inundados na Amazônia oriental, em oposição à ocidental. Organismos adaptados a paisagens inundadas sazonalmente são particularmente vulneráveis a interrupções de conectividade causadas por mudanças históricas na paisagem ou por impactos antropogênicos, como barragens e hidrovias (Latrubesse *et al.* 2017; Anderson *et al.* 2018).

Espécies associadas à vegetação aberta que crescem em solos arenosos ainda apresentam um terceiro padrão de distribuição de diversidade na Amazônia. Em plantas e aves, por exemplo, as populações da mesma espécie estão distribuídas em áreas de habitat aberto separadas por florestas de planaltos e várzeas e localizadas a milhares de quilômetros de distância, abrangendo todos os principais interflúvios (Capurucho *et al.* 2020). Apesar de ter uma distribuição naturalmente fragmentada hoje, essas espécies foram menos isoladas no passado, sugerindo que, embora presente na Amazônia há milhões de anos, a distribuição da vegetação aberta variou ao longo do tempo (Adeney *et al.* 2016).

Juntos, esses padrões contrastantes indicam que a paisagem amazônica e seus diferentes habitats foram espacialmente dinâmicos durante os últimos 10 milhões de anos e que a distribuição atual de habitats e espécies representa uma imagem do filme.

2.4.4 Como a Biodiversidade Gera e Mantém a Biodiversidade

Há poucas dúvidas de que biotas diversas com muitos organismos funcionalmente distintos, ambientes bióticos complexos e múltiplas interações e oportunidades ecológicas facilitam a coexistência de espécies e elevam os valores regionais de riqueza e densidade de espécies. Nesse sentido, a diversidade biológica pode ser compreendida como autocatalítica: a própria riqueza de espécies é uma característica fundamental na origem dos ecossistemas amazônicos hiperdiversos (Sombroek 2000; Albert *et al.* 2011b; Dáttilo e Dyer 2014).

A noção de que as interações bióticas ajudam a impulsionar a diversificação de organismos não é nova. Em um famoso artigo, o paleontólogo Leigh Van Valen (1973) observou que o tempo de vida das espécies, conforme mostrado pelo registro fóssil, era aproximadamente constante. Tomando emprestada uma linha de *Através do Espelho* de Lewis Carroll, onde a Rainha Vermelha diz a Alice “*É preciso correr muito para ficar no mesmo lugar*”, ele propôs a Hipótese da Rainha Vermelha como uma metáfora

para expressar a ideia de que as linhagens não aumentam sua capacidade de sobreviver através do tempo geológico (Van Valen, 1973). Na teoria evolutiva moderna, a dinâmica da Rainha Vermelha refere-se à evolução fenotípica em resposta a interações bióticas, como a coevolução de parasitas e seus hospedeiros, presas com defesas químicas e seus predadores, e interações entre polinizadores e as espécies de plantas que são polinizadas. Em todas essas interações bióticas, mudanças adaptativas em uma espécie podem ser seguidas por adaptações em outra espécie, estimulando uma corrida armamentista evolutiva que pode resultar em coevolução ou extinção, ou as duas coisas.

Outros exemplos de uma possível dinâmica da Rainha Vermelha incluem organismos que afetam o ambiente físico onde vivem outras espécies, como plantas que constituem habitat estrutural (por exemplo, bromélias-tanque, que fornecem um habitat de reprodução para espécies de rãs e invertebrados), ou organismos que modificam os ambientes físicos e químicos utilizados por vários outros táxons (por exemplo, fungos e minhocas que mudam a química do solo e da água). Interações organizmiais, tais como essas últimas, que beneficiam pelo menos um membro de uma assembleia de espécies local, são chamadas de facilitação biótica. Abaixo, fornecemos vários exemplos de como as interações bióticas facilitaram a evolução da diversidade amazônica.

Interações parasita-hospedeiro. Como a composição de espécies de muitos grupos de parasitas geralmente acompanha a de seus hospedeiros, é possível estimar um número mínimo de espécies de parasitas em comparação com a diversidade de seus táxons hospedeiros. Dado que muitos parasitas de peixes exibem forte especificidade de hospedeiro, acredita-se que a diversidade real dos parasitas poderia rivalizar com a imensa diversidade de seus hospedeiros-peixes (Salgado-Maldonado *et al.* 2016). Atualmente, apenas cerca de 300 espécies de platelmintos monogenoides neotropicais são descritas, todos ectoparasitas de brânquias de peixes e a superfície externa do corpo; no entanto, esses números estão aumentando rapidamente devido à pes-

quisa taxonômica em andamento; ver Vianna e Boeger (2019). Além disso, associações estreitas entre helmintos (vermes chatos e lombrigas) e parasitas hemsporídios (*Plasmodium*) e espécies hospedeiras foram relatadas em muitos grupos de vertebrados amazônicos, incluindo peixes (Thatcher 2006), anfíbios e répteis (McAllister *et al.* 2010), e aves (Fecchio *et al.* 2018). A diversidade de protozoários parasitas de hospedeiros vertebrados na Amazônia é presumivelmente muito maior ainda, com base no que é conhecido de faunas mais bem estudadas (Dobson *et al.* 2008). Sabemos ainda menos sobre a diversidade de insetos e parasitas de plantas da Amazônia, mas vislumbres fornecidos por estudos recentes usando genômica ambiental indicam a existência de extraordinária diversidade genética e funcional

de metazoários e protozoários parasitas na Amazônia (Mahé *et al.* 2017; Puckett 2018).

Construção de nicho. A diversidade biológica também contribui para a evolução de mais diversidade através das diferentes maneiras pelas quais os organismos modificam seus ambientes externos. O processo pelo qual o comportamento de organismos alteram seus ambientes locais é chamado de construção de nicho, o que também afeta as condições ecológicas de todos os organismos em uma assembleia local (Odling-Smee *et al.* 2013). Comportamentos organizamais afetam fortemente e até criam muitos habitats importantes na Amazônia. Essas atividades incluem construção de tocas ou ninhos e dispersão de pólen de sementes frutíferas por animais,

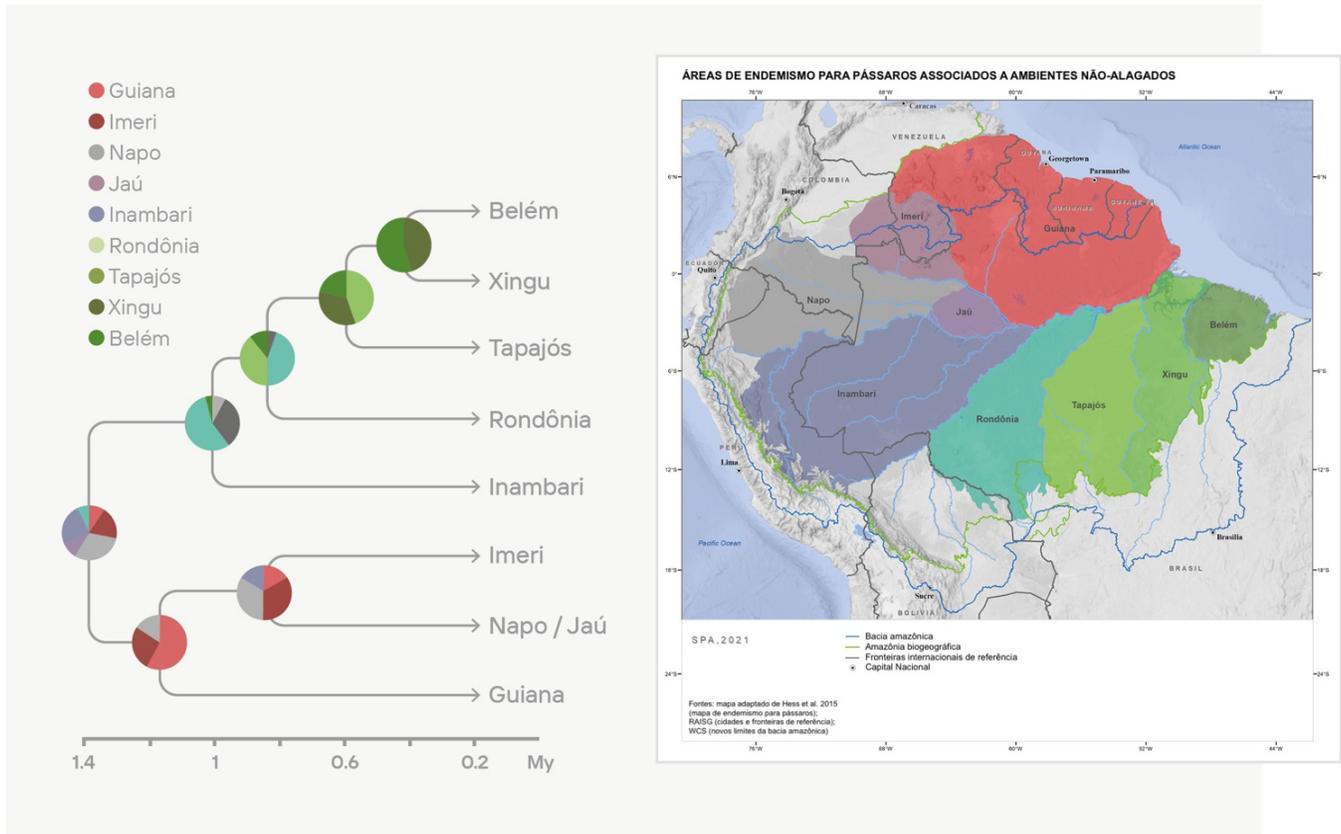


Figura 2.8 Resumo dos padrões de diversificação para 21 clados taxonômicos de aves amazônicas restritas à vegetação rasteira de *terra firme*. Esquerda: Relações entre nove áreas de endemismo, inferidas a partir de dados genéticos; gráficos de pizza denotam probabilidades de área ancestral. Direita: Áreas de endemismo atualmente reconhecidas para aves florestais de planaltos. Observe como o histórico de diversificação desse grupo coincide com a localização dos rios amazônicos que delimitam áreas de endemismo (por exemplo, o Rio Tocantins entre as áreas de endemismo de Belém e Xingu). Percebe-se também uma diferenciação inicial entre clados ao norte do rio Amazonas (representados pelas áreas Guiana, Imeri, Napo/Jaú) e aqueles ao sul (Inambari, Rondônia, Tapajós, Belém, Xingu). Modificado de Silva *et al.* (2019).

a formação de estrutura de vegetação e sombra por plantas e os papéis de plantas, fungos e micróbios do solo ou da água na ciclagem de nutrientes e energia, na química do solo e da água e regimes de fogo (Mueller *et al.* 2016; Santos-Júnior *et al.* 2017). As minhocas (*Clitellata*, Annelida) representam um exemplo clássico de como a construção de nicho eleva a heterogeneidade do habitat e a biodiversidade na Amazônia. As minhocas são engenheiras importantes nos ecossistemas, cujas atividades ajudam a mineralizar a matéria orgânica do solo, construir ou manter a estrutura do solo, estimular o crescimento das plantas e protegê-las de pragas (Marichal *et al.* 2017). Vários outros táxons amazônicos também são importantes engenheiros de ecossistemas terrestres, especialmente fungos (Palin *et al.* 2011), cupins (Duran-Bautista *et al.* 2020), e formigas (Folgarait 1998).

Espécies fundamentais. O número elevado de espécies de peixes nos ecossistemas aquáticos amazônicos pode afetar bastante a ciclagem de nutrientes e energia (Winemiller e Jepsen 1998; Arruda *et al.* 2017). Um exemplo notável é o papel ecológico do “coporo” ou “sábalo” (*Prochilodus mariae*), um peixe carcíforme detritívoro e migratório que é funcionalmente importante nos riachos andinos das bacias oeste da Amazônia e do Orinoco. A exclusão seletiva desta única espécie altera qualitativamente a estrutura das comunidades aquáticas locais, medida pelo acúmulo de sedimentos e pela composição das assembleias de algas e invertebrados (Flecker 1996). Outro exemplo é fornecido por peixes elétricos planctívoros (Gymnotiformes) que constituem a base das teias alimentares aquáticas nas bacias amazônica e do Orinoco (Lundberg *et al.* 1987; Fernandes *et al.* 2004). Já que essas redes alimentares são essenciais para apoiar a pesca regional da qual milhões de pessoas da Amazônia dependem como fonte primária de proteína animal (Goulding *et al.* 2019), os peixes planctonófagos são uma espécie fundamental para paisagens amazônicas dominadas pelo homem.

As interações predador-presa e a evolução da diversidade química. A dinâmica predador-presa é uma das forças evolutivas mais poderosas da natureza, resul-

tando em uma miríade de estratégias e armamentos para caçar ou evitar a predação. Algumas interações de longa evolução entre espécies amazônicas são responsáveis pela geração e acúmulo de produtos naturais passíveis de bioprospecção. As rãs venenosas amazônicas (da família Dendrobatidae), por exemplo, são conhecidas por sequestrar as defesas químicas das presas dos artrópodes das quais se alimentam. Esses alcaloides (Quadro 2.2) são utilizados pelos povos indígenas e explorados pela comunidade médica e pela indústria farmacêutica (Daly *et al.* 2000; Cordell *et al.* 2001; Philippe e Angenot 2005). Ácaros, formigas, besouros e milípedes foram sinalizados como fontes de alcaloides para rãs venenosas no mundo todo (Saporito *et al.* 2009; McGugan *et al.* 2016), e várias espécies de rãs são capazes de modificá-las quimicamente, gerando outros alcaloides (Daly *et al.* 2003, 2009). Além disso, embora mais pesquisas sejam necessárias, alguns alcaloides de sapos venenosos parecem ser derivados de plantas. Isso reflete as complexas interações tróficas entre as plantas, os artrópodes que se alimentam delas e as rãs que se alimentam desses artrópodes (Tokuyama e Daly 1983).

O potencial das plantas para a bioeconomia amazônica é enorme. Por exemplo, os povos amazônicos conhecem os efeitos dos alcaloides vegetais como remédios há séculos. Os alcaloides vegetais evoluíram como mecanismo de defesa contra a herbivoria (Gauld *et al.* 1992) e são sintetizados nas raízes, caules (por exemplo, banisterina), folhas (por exemplo, cafeína), flores, frutos, sementes (por exemplo, estricnina) e casca (por exemplo, quinina). Alguns dos alcaloides vegetais mais comuns incluem o quinino antimalárico, venenos de caça (barbasco, curare), estimulantes (guayusa, nicotina, coca) e ervas rituais (ayahuasca, escopolamina). Muitos desses compostos são precursores da medicina moderna; no entanto, devido às suas estruturas químicas complexas, apenas uma fração são produzidas comercialmente (Reis *et al.* 2019). Além disso, aloquímicos de algumas plantas amazônicas podem ser úteis como fontes de pesticidas biodegradáveis; o Piquiá (*Caryocar*), por exemplo, produz um composto que parece ser tóxico para a temida formiga cortadeira (*Atta*), que causa grandes perdas finan-

ceiras à agricultura sul-americana todos os anos (Plotkin 1988). Hoje, empresas inteiras se dedicam a estudar compostos químicos em plantas, insetos e sapos, em busca de potenciais medicamentos. Os produtos naturais e seus derivados foram, e continuam sendo, uma fonte primária no domínio da descoberta de fármacos (Lopes *et al.* 2019).

2.5 Perda de Espécies e Rotatividade de Espécies na Amazônia: Lições do Registro Fóssil

As extinções ocorreram muitas vezes ao longo da história da Terra, representando um processo elementar que contribui para a diversificação evolutiva. Estima-se que mais de 99% de todas as espécies que já viveram na Terra estão agora extintas (Raup 1986). O registro fóssil oferece evidências únicas para estudar extinções; paleontólogos identificaram 18 intervalos de tempo com taxas de extinção elevadas nos últimos 540 milhões de anos, cinco dos quais são classificados como eventos de extinção em massa (Bambach 2006). Modelos baseados em análises de DNA e no registro fóssil, especialmente de invertebrados e mamíferos marinhos, mostram que as taxas de extinção de fundo ao longo do tempo geológico variaram de 0,02 a 0,14 extinções por milhão de espécies ao ano. Por sua vez, as taxas de especiação são estimadas em cerca de duas vezes esse valor, variando de 0,05 a 0,20 eventos de especiação por milhão de espécies por ano (Jablonski 2005; De Vos *et al.* 2015). O registro fóssil também mostra mudanças na biodiversidade ao longo do tempo geológico com eventos ocasionais catastróficos de extinção em massa, quando as taxas de extinção aumentaram milhares de vezes, eliminando grandes clados com genes e planos corporais distintos (Bambach 2006; Ceballos *et al.* 2015).

Compreender o passado nos permite colocar em perspectiva a onda de extinções enfrentada pela biota moderna, que é estimada em mil a 10 mil vezes maior do que a taxa de fundo e, portanto, semelhante em escopo à de eventos passados de extinção em massa (Ceballos *et al.* 2015). Embora suas causas sejam múltiplas, o aumento da concentração de dióxido de carbono na atmosfera e a acidificação dos oceanos causada pela ação humana coincidem com

as grandes mudanças ambientais naturais que desencadearam eventos de extinção em massa no passado distante.

Ao longo de sua longa história geológica, a região Pan-Amazônica sofreu extensas mudanças ambientais, impulsionadas principalmente por forças tectônicas regionais e climáticas globais. A Pan-Amazônia já se estendeu pela maior parte do norte da América do Sul, com planícies caracterizadas por condições fluviais e lacustres alternadas e baías marinhas marginais. As linhagens modernas de organismos amazônicos sobreviveram e se adaptaram a cinco grandes rearranjos de formas de relevo e habitats durante o Cenozóico (66–0Ma), da seguinte forma:

- (i) A elevação durante o Paleógeno dos Andes Centrais, causada pela subducção da placa ao longo da margem do Pacífico e a ruptura da placa do Pacífico (ca. 23 Ma; ver Capítulo 1), o que resultou no estabelecimento de uma bacia hidrográfica sub-andina drenando para o norte em direção a uma grande enseada do Mar do Caribe. A bacia se estendia sobre a área que hoje é ocupada pelos Llanos colombianos e venezuelanos.
- (ii) A geração das montanhas nos Andes centrais e setentrionais estreitou a influência caribenha e levou à origem e ao movimento de mega-várzeas na Amazônia ocidental ca. 22–10Ma. O sistema de mega-várzea de Pebas é fruto dessa expansão, chegando a mais de 1 milhão de km² (ver Capítulo 1).
- (iii) A intensa geração de montanhas andinas desde o final do Mioceno médio (últimos 10 Ma), que coincidiu com flutuações globais no nível do mar, impediu novas influências marinhas na Amazônia ocidental e ao longo da bacia andina setentrional. Isso limitou grande parte das drenagens que fluíam para o Pacífico e o Caribe e formou a ampla planície alagada chamada Sistema Acre.

- (iv) A partir do final do Mioceno (ca. 7 Ma), a elevação andina adicional forçou a mega-várzea a ser completamente drenada. Isso levou ao desenvolvimento de sistemas de terraços fluviais generalizados com a expansão de florestas tropicais de *terra firme*.
- (v) O fechamento da Via Marítima Centro-Americana e o surgimento do Istmo do Panamá (ca. 15-3,5 Ma) proporcionaram oportunidades para migrações extensas de linhagens norte-americanas para a Amazônia e para os novos habitats montanhosos nos Andes.

As respostas bióticas a essas imensas mudanças ambientais incluíram mudanças de dispersão e habitat no nível do organismo, mudanças de adaptação e alcance geográfico no nível da população e especiação e extinção no nível da espécie (Quadro 2.3).

Embora o registro geológico não forneça evidências de eventos súbitos de extinção em massa durante o Cenozóico na Amazônia, alguns grupos de animais outrora abundantes em ambientes terrestres e aquáticos foram extirpados por um ou mais dos eventos acima mencionados, incluindo espécies com expectativa de fornecer uma variedade de funções ecológicas. O registro fóssil evidencia pulsos de extinções entre cada um dos estágios acima.

As extinções mais significativas foram as que afetaram a rica e endêmica fauna lacustre, notadamente moluscos bivalves (Wesselingh e Ramos, 2010) e répteis crocodilos (Riff *et al.* 2010; Scheyer *et al.* 2013; Salas-Gismondi *et al.* 2015). Essas extinções ocorreram na transição dos sistemas lacustre-fluvial Pebas para o fluvio-lacustre mega-pantanosos Acre, em associação com a origem do moderno rio Amazonas transcontinental, ca. 9–4,5Ma (Albert *et al.* 2018).

Moluscos e crocodilos estão entre os clados mais bem representados no registro fóssil da Amazônia. Exemplificam a diversificação e posterior extinção da fauna aquática em associação com a evolução das mega-várzeas durante o Neógeno. Cerca de 85 espé-

cies de moluscos foram documentadas desde os últimos estágios do Sistema Pebas (Mioceno Médio a Tardio). Esta fauna foi dominada por bivalves Pachydontinae, que se originaram nas águas costeiras do Pacífico e do Caribe. Moluscos marinhos colonizaram a Amazônia ocidental durante pulsos de entradas marítimas ca. 23–15 Ma, juntamente com outros grupos de animais aquáticos, como arraiais de água doce, anchovas, peixes-agulha, golfinhos, peixes-boi e várias linhagens parasitárias (Lovejoy *et al.* 1998). Pequenos crocodilianos de focinho rombo desenvolveram dentições esmagadoras que lhes permitiram se alimentar de organismos de casca dura e se alimentar da malacofauna pebasiana (Salas-Gismondi *et al.* 2015). A fauna de crocodilos do sistema Pebas também incluía espécies especializadas em comer peixes (gaviais de focinho longo), presas grandes a gigantes (*Purussaurus*), “engolir” pequenas presas (*Mourasuchus*) e presas pequenas generalizadas (*Caiman* e *Paleosuchus*). Em terra, os últimos representantes de um extinto grupo de crocodiliformes terrestres, os Sebecidae, competiam com os mamíferos como predadores do topo da cadeia. Este grupo incluiu o maior predador terrestre da Amazônia durante o Mioceno Médio, o *Barinasuchus arveloi*, da Formação Parangula na Venezuela, que atingia até 6 metros de comprimento (Paolillo e Linares 2007). Como os principais predadores são muito suscetíveis a mudanças ambientais drásticas, é provável (embora ainda não confirmado) que as mudanças na mega-várzea tenham impactado a sobrevivência desses organismos (Salas-Gismondi *et al.* 2015).

Com o fim do Sistema Pebas, a maior parte da fauna de moluscos associada foi extinta. Consequentemente, a diversidade de moluscos amazônicos modernos é notavelmente pobre e dominada por grupos cosmopolitas de água doce, como mexilhões de água doce, amêijoas e caracois (Wesselingh e Ramos 2010). O desaparecimento dos moluscos endêmicos pebasianos afetou adversamente os crocodilianos pan-amazônicos, que sofreram então seu primeiro evento de extinção em larga escala (Salas-Gismondi *et al.* 2015, Souza-Filho *et al.* 2019).

Ainda assim, a maioria das linhagens de crocodilos sobreviveu à formação do Sistema Acre ca. 10–7 milhões de anos atrás. Nas extensas áreas úmidas do sistema do Acre floresceu uma notável diversidade de cerca de 30 espécies apresentando variação morfológica maior do que qualquer outra fauna de crocodilos, existente ou extinta (Riff *et al.* 2010; Cidade *et al.* 2019). Da mesma forma, o período testemunhou uma grande diversidade de tartarugas, incluindo uma das maiores tartarugas que já viveram na Terra, com mais de 2,5 m de comprimento e uma massa corporal estimada em ca. uma tonelada (Cadena *et al.* 2020b). Além de alguns gêneros generalistas que encontramos na Amazônia desde o Mioceno Médio até hoje (por exemplo, *Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus*), a disponibilidade de presas de grande porte e a competição com outros predadores aquáticos provavelmente desencadearam a evolução de predadores gigantes no topo da cadeia. Exemplos incluem *Purussaurus brasiliensis*, com seu corpo de 12 metros de comprimento (Aureliano *et al.* 2015), formas altamente especializadas, como as espécies bizarras do gênero *Mourasuchus*, conhecidas por seu crânio longo, largo, dorsoventralmente plano e dentição minúscula (Cidade *et al.* 2019), e os gaviais de focinho longo, alguns também gigantes em tamanho (Riff *et al.* 2010).

No entanto, a transição do Sistema Acre para os ambientes fluviais e de *terra firme* amazônicos modernos, a partir de cerca de 7 Ma, levou a um grande evento de extinção que afetou a fauna de crocodilos. Todas as formas especializadas, de pequenas a gigantes, desapareceram. Os crocodilianos sul-americanos existentes agora são uma pequena fração dessa antiga diversidade. Tipos inteiros de corpos e papéis ecológicos dentre a fauna aquática sumiram após o fim das mega-várzeas do Mioceno Amazônico.

Em contraste com a rotatividade de moluscos e crocodilianos, a fauna moderna de peixes da Amazônia permaneceu praticamente inalterada no nível do gênero e acima dele. Evidências diretas do registro fóssil indicam que todos, exceto um gênero fóssil conhecido do Mioceno, ainda estão vivos (Lundberg *et al.* 1998). Além disso, filogenias moleculares da mai-

oria dos gêneros de peixes amazônicos estão agora disponíveis, incluindo mais de mil das 3 mil espécies conhecidas (van der Sleen e Albert 2017). Em combinação, esses conjuntos de dados indicam que a maioria dos gêneros que compõem a rica fauna de peixes amazônicos de hoje estava presente no Mioceno Médio (ca. 15–10 Ma). As origens evolutivas da maioria das formas de peixes amazônicos e seus papéis ecológicos são anteriores à montagem geológica das bacias modernas da Amazônia e do Orinoco durante o Mioceno Tardio e o Plioceno (ca. 9–4.5 Ma; Albert *et al.* 2011b).

A tectônica que elevou os Andes e causou as grandes mudanças ambientais mencionadas acima também elevou a rota terrestre que terminou com um isolamento duradouro da América do Sul de outros continentes durante a maior parte do Cenozóico (Croft 2016). Esse isolamento, que levou a América do Sul a abrigar uma megafauna peculiar e endêmica de mamíferos (Defler 2019), cessou quando a formação do istmo do Panamá facilitou o intercâmbio biótico entre as Américas do Norte e do Sul, por meio do evento conhecido como Grande Intercâmbio Americano (GABI; Stehli e Webb 1985). Essa conexão teve grandes implicações para a montagem histórica da fauna e flora amazônicas. As plantas, que possuem uma maior capacidade de dispersão, dispersaram-se antes dos animais, mesmo antes de uma ponte terrestre ter sido totalmente estabelecida entre os continentes (Cody *et al.* 2010). O registro fóssil de mamíferos terrestres, que é abundante em ambos os continentes e, portanto, ilustra a dinâmica de dispersão, mostra que o intercâmbio foi inicialmente simétrico, mas seguiu-se então por um crescente domínio de mamíferos de origem norte-americana na América do Sul, durante o Pleistoceno (Marshall *et al.* 1982). Já que o registro fóssil reflete principalmente padrões das regiões temperadas (Carrillo *et al.* 2015), filogenias moleculares também têm sido empregadas para entender o GABI; elas mostram que a dispersão do Sul para a América do Norte ocorreu provavelmente mais entre as regiões tropicais dos dois continentes (Bacon *et al.* 2015). De fato, muitos grupos de mamíferos que são encontrados hoje em florestas tropicais da América Central se originaram na Amazônia, e a maioria dos mamífe-

ros placentários neotropicais, como felídeos, canídeos, queixadas, veados, lontras, esquilos arbóreos, camelídeos, bem como os proboscídeos e cavalos extintos, descendem de migrantes norte-americanos (Webb 1991; Antonelli *et al.* 2018).

A extinção da megafauna em escala global impactou a Amazônia no final do Pleistoceno. Isso reduziu a diversidade da megafauna em todo o mundo em dois terços ca. 50.000–10.000 anos atrás (Barnosky *et al.* 2004). A caça por humanos foi um importante causa de extinções, em algumas regiões em sinergia

CAIXA 2.3: Diversidade e Paisagem do Passado Amazônico

Os principais registros sobre o alvorecer da atual floresta amazônica são os fósseis de plantas e animais do período Paleoceno (~58 Ma) encontrados na Formação Cerrejón no norte da Colômbia (Wing *et al.* 2009). Os fósseis indicam uma alta diversidade de linhagens de plantas tropicais características (por exemplo, palmeiras e leguminosas), insetos herbívoros (Wing *et al.* 2009) e uma fauna única de cobras gigantes, crocodilos e tartarugas (Head *et al.* 2009). No passado, a Amazônia ocupava uma área maior do que hoje. A Pan-Amazônia incluía a área das atuais bacias do Amazonas, Magdalena e Orinoco. As faunas fósseis de La Venta (13–11 Ma) no vale de Magdalena, na Colômbia (Kay *et al.* 1997), e do Acre no Brasil e Urumaco no noroeste da Venezuela (~11–6 Ma) fornecem evidências da diversidade passada e da mudança de paisagem na Amazônia ao longo do tempo (Sanchez-Villagra *et al.* 2010). A fauna de La Venta registra uma alta variedade de mamíferos característicos da floresta tropical, como primatas e morcegos, além de crocodilos e tartarugas gigantes e inúmeros peixes de água doce (Kay *et al.* 1997). Da mesma forma, a fauna do Acre no Brasil e Urumaco na Venezuela inclui uma alta diversidade de mamíferos, crocodilos, tartarugas e peixes (Sanchez-Villagra *et al.* 2010). O registro fóssil de vertebrados aquáticos, como crocodilos, tartarugas e peixes de La Venta e Urumaco, mostra claramente que essas regiões estavam conectadas com a atual Amazônia, quando a mega várzea de Pebas existia (por exemplo, Cadena *et al.* 2020b).



Figura B2.3.1 Diversidade do passado na Amazônia e na paisagem da mega-várzea. Esquerda: A diversidade muda ao longo do tempo, como mostra o registro fóssil. Observe que a diversidade floral tem sido alta desde o Paleógeno (ca. 60 Ma), e os crocodilos e moluscos se diversificaram com o início das mega-várzeas e declinaram com o seu desaparecimento (modificado de Hoorn *et al.* 2010). Direita: Reconstrução da paisagem amazônica durante o Mioceno médio a tardio (16–7 Ma), destacando o caiman gigante *Purussaurus brasiliensis* predando um toxodonte *Trigodon*. Ilustração de Orlando Grillo, em Hoorn e Wesselingh (2010).

com as mudanças climáticas (Barnosky *et al.* 2004; Barnosky e Lindsey, 2010).

A América do Sul perdeu ca. 83% de sua megafauna durante esse evento de extinção, mais do que qualquer outro continente (Barnosky e Lindsey 2010; Prado *et al.* 2015). Essa perda afetou alguns processos importantes do ecossistema. Como os animais de grande porte desempenhavam um papel importante no movimento espacial de nutrientes de áreas de alta a baixa concentração de nutrientes, as extinções da megafauna causaram uma redução dos fluxos de nutrientes (Doughty *et al.* 2016a). As extinções provavelmente reduziram o tamanho da população de espécies arbóreas de sementes grandes que dependiam de grandes herbívoros para dispersão. Na bacia amazônica, o tamanho da faixa de grandes árvores semeadas diminuiu em cerca de 26-31% (Doughty *et al.* 2016b). Além disso, como o tamanho dos frutos se correlaciona com a densidade da madeira, acredita-se que a redução de árvores de sementes grandes dispersas por animais tenha reduzido o teor de carbono na Amazônia em ~ 1,5% após a extinção da megafauna (Doughty *et al.* 2016b).

O registro fóssil global nos mostra que espécies com dietas especializadas, tamanhos corporais maiores, distribuições geográficas mais amplas, expectativa de vida mais longa, reprodução mais lenta e menos descendentes são mais suscetíveis a mudanças e em maior risco de extinção (McKinney 1997; Purvis *et al.* 2000). Por outro lado, espécies de vida curta com rápido crescimento populacional, dietas mais generalistas e com alta plasticidade fenotípica são mais adequadas para se adaptar e lidar com as mudanças ambientais (Chichorro *et al.* 2019). O registro fóssil amazônico de crocodilos e mamíferos cenozóicos ilustra o mesmo padrão, com formas grandes e especializadas em dieta ocupando grandes áreas que foram fortemente impactadas pelas mudanças ambientais. Diante das pressões ambientais enfrentadas atualmente pela Amazônia; como desmatamento, barragens hidrelétricas e outros distúrbios antrópicos; é possível que espécies com dietas mais

especializadas (Bodmer *et al.* 1997; Benchimol e Peres 2015) possam enfrentar um maior risco de extinção (Shahabuddin e Ponte 2005).

Os seres humanos podem ter ocupado as Américas muito antes do que se pensava, com registros que remontam a 33.000–31.000 anos atrás no México (Ardelean *et al.* 2020) e 13.000 anos atrás nos trópicos (Roosevelt *et al.* 2013). Como tal, o impacto humano nos ecossistemas locais, incluindo a Amazônia, tem uma longa história (Levis *et al.* 2017; Watling *et al.* 2017). Estudos de múltiplas disciplinas sugerem que os assentamentos humanos pré-colombianos na bacia amazônica eram complexos e culturalmente diversos, e que influenciaram os padrões atuais da biodiversidade amazônica (Heckenberger e Neves 2009; Shepard e Ramirez 2011).

Embora a influência humana na bacia amazônica tenha mudado ao longo do tempo (ver Capítulos 8–11), um dos legados mais notáveis dessas interações ao longo de muitos milênios é a abundância e a ampla distribuição de espécies vegetais comumente usadas pelos povos indígenas. Essas árvores, agora identificadas como “hiperdominantes”, incluem a castanha-do-pará (*Bertholettia excelsa*), várias espécies de palmeiras (por exemplo, *Astrocaryum murumuru*, *Oenocarpus bacaba*), cacau (*Theobroma cacao*) e o caimito (*Pouteria caimito*) (Shepard e Ramirez 2011; Levis *et al.* 2017). Essas espécies domesticadas têm sido vitais para a subsistência dos povos amazônicos, que manejam a floresta há muitos séculos (Levis *et al.* 2017; Montoya *et al.* 2020).

Evidências acumuladas demonstram que os ameríndios pré-colombianos eram social e culturalmente complexos e modificavam as áreas ribeirinhas, de *terra firme* e de zonas úmidas da Amazônia, impactando diretamente na distribuição das assembleias locais de espécies (Heckenberger 2005; Montoya *et al.* 2020). Exemplos incluem solos antropogênicos (*terra preta*) e terraplenagem artificial, como lagoas de peixes, valas de canal, montes de habitação e campos elevados (Heckenberger e Neves 2009; Prestes-Carneiro *et al.* 2016). A magnitude dessas

mudanças variou consideravelmente. Em áreas como o Llano de Moxos (Bolívia), os nativos criaram uma paisagem que compreendia aproximadamente 4 700 ilhas de floresta artificial dentro de uma savana sazonalmente inundada (Lombardo *et al.*

2020). Esta região foi confirmada como um hotspot para o cultivo inicial de plantas, incluindo abóbora (*Cucurbita* sp.), a cerca de 10.250 anos calibrados antes do presente (cal. yr bp), mandioca (*Manihot* sp.) a cerca de 10.350 anos cal. bp, e um centro de melho-

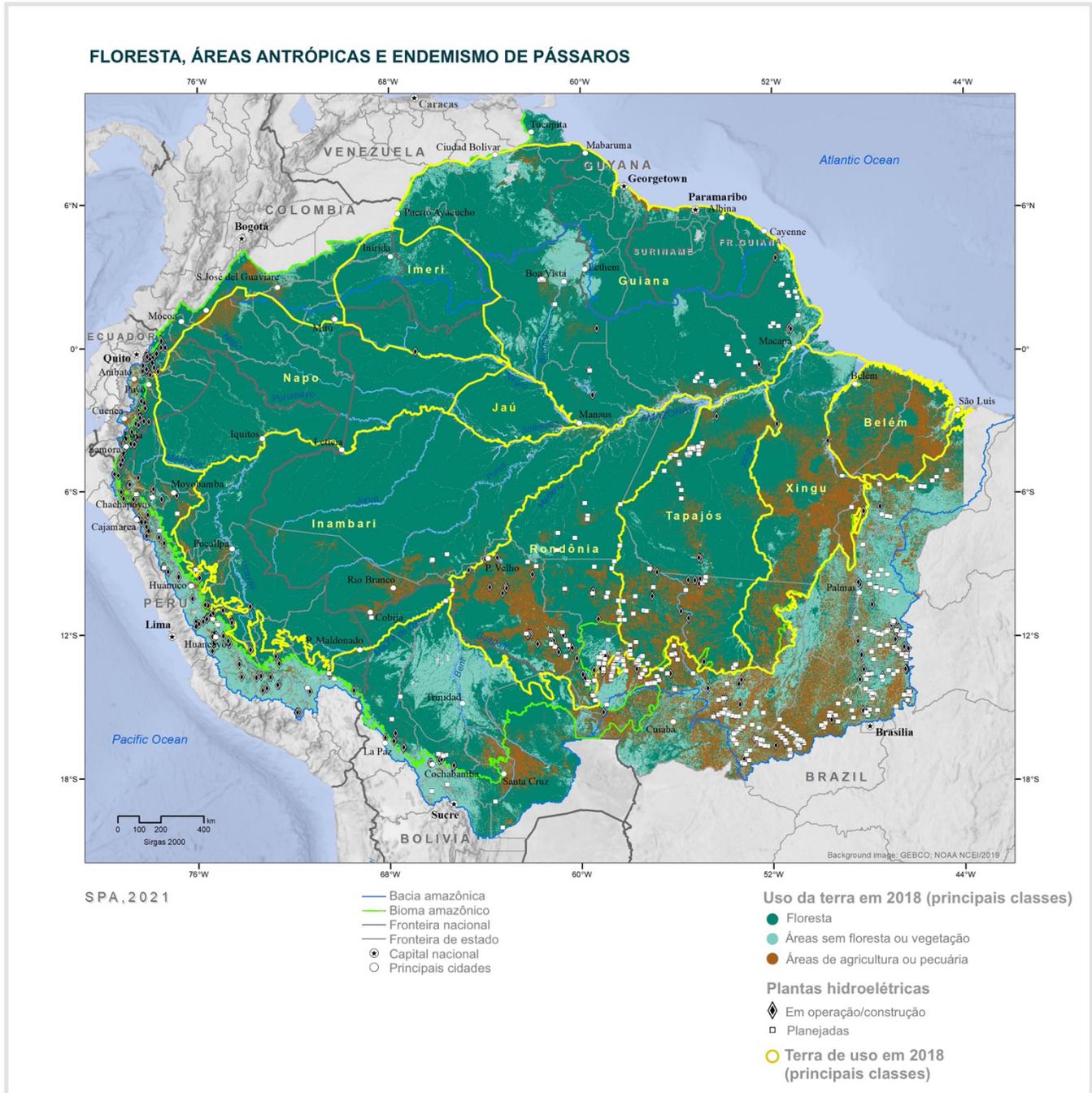


Figura 2.9 Áreas desmatadas (vermelho), florestadas (verde), barragens (diamantes negros) e de endemismo aviárias (polígonos amarelos) na Amazônia. Observe que as maiores ameaças imediatas à biodiversidade amazônica estão localizadas ao longo da fronteira agrícola no sudeste da Amazônia, impactando especialmente as áreas de endemismo do sudeste. Observe o grande número de barragens nos Andes e no Escudo Brasileiro.

ramento secundário para o milho parcialmente domesticado (*Zea mays*), a cerca de 6.850 anos cal. bp (Kistler *et al.* 2018; Lombardo *et al.* 2020).

2.6 Conservação dos processos ecológicos e evolutivos

Um dos principais objetivos da biologia da conservação é fornecer princípios e ferramentas eficazes para a preservação da biodiversidade (Soulé 1985), especialmente em ecossistemas complexos e ameaçados. Faltam informações críticas para o planejamento de conservação na Amazônia em todas as principais dimensões da biodiversidade, incluindo diversidade taxonômica, distribuições geográficas, abundâncias de espécies, relações filogenéticas, características das espécies e interações entre espécies.

As principais ameaças à diversidade amazônica, assim como seus ecossistemas e paisagens, distribuem-se de forma heterogênea (RAISG, 2020; Figura 2.9). Como tal, uma única estratégia não funcionará na região. Estratégias eficazes de conservação devem considerar os processos evolutivos e ecológicos que geram e mantêm a diversidade de espécies locais nas muitas comunidades biológicas únicas presentes nesta área grande e ecologicamente relevante. No entanto, a estrutura legal para a conservação da biodiversidade na Amazônia (e globalmente) é baseada sobretudo em espécies individuais. Tanto as iniciativas governamentais (por exemplo, Lei de Espécies Ameaçadas) quanto as políticas não governamentais (por exemplo, Lista Vermelha da IUCN) são organizadas em torno das ideias e ações do status de conservação das espécies e das categorias de ameaça. De maneira semelhante, medidas de desmatamento e impactos do desenvolvimento de infraestrutura, como estradas, barragens e hidrovias, ignoram muitas vezes a compartimentação da diversidade amazônica e as características únicas de cada região e tipo de habitat (Da Silva *et al.* 2005; Latrubesse *et al.* 2017). Embora as iniciativas atuais sejam cruciais, é importante não perder de vista os processos que mantêm essas espécies vivas e aqueles que geram nova diversidade.

Por exemplo, quando as prioridades de conservação são vistas do ponto de vista evolutivo, as áreas que contém o mesmo número de espécies podem não compartilhar a mesma relevância de conservação. Em vez disso, a preservação de áreas com quantidades distintas, únicas e/ou maiores de linhagens evolutivas deve receber maior prioridade de conservação (Forest *et al.* 2007). Ao priorizar regiões que abrigam linhagens amplamente divergentes, níveis mais altos de singularidade filogenética e um espectro mais amplo da genealogia da vida (Meffe e Carroll 1994; Figura 2.10), os cientistas podem maximizar as opções futuras, tanto para a evolução contínua da vida na Terra quanto para o benefício da sociedade (Forest *et al.* 2007). Os níveis máximos de diversidade filogenética global levam a serviços ecossistêmicos mais elevados globalmente e a serviços vegetais mais elevados em geral para a humanidade (Molina-Venegas *et al.* 2021). As prioridades de conservação baseadas em uma profunda compreensão de como os padrões de biodiversidade surgiram nos permitem preservar um potencial para evolução e adaptação futuras (Erwin 1991; Brooks *et al.* 1992). Ao priorizar clados que estão se especificando e se adaptando rapidamente, podemos, por exemplo, ser capazes de preservar linhagens com maior potencial para resistir a futuras mudanças climáticas e ecológicas. Da mesma forma, ao aumentar a diversidade evolutiva, é provável que aumentemos a diversidade de características e forneçamos maior resiliência para as florestas tropicais da Amazônia (Sakschewski *et al.* 2016).

Outra maneira de incorporar o pensamento evolutivo à conservação é se concentrar nos atributos da paisagem que geram variação única ou mantêm a conectividade entre as populações. Barreiras geográficas, por exemplo, restringem a distribuição das espécies e levam à diversificação alopátrica (Figura 2.5). Na Amazônia, os rios impuseram limites à distribuição de espécies intimamente relacionadas (Ribas *et al.* 2012). Por outro lado, os rios também podem ser corredores de conectividade para espécies associadas a habitats de várzea.

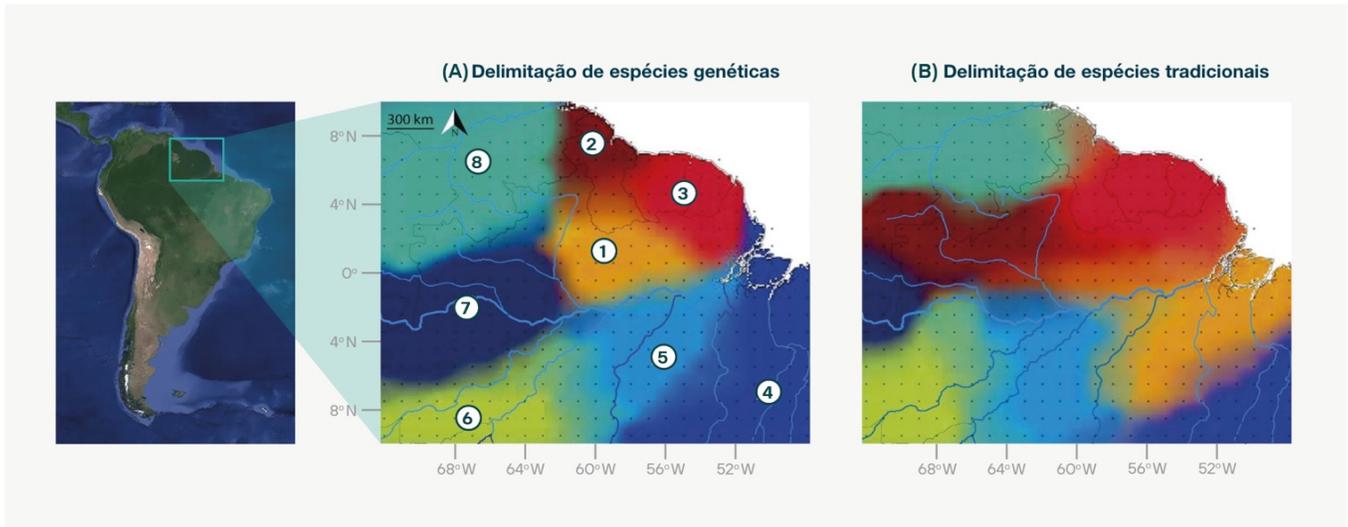


Figura 2.10 Biorregionalização com base em dados de ocorrência de espécies para rãs na Amazônia oriental. A. Dados da delimitação de espécies baseada em DNA. B. Dados da taxonomia baseada em morfologia. As cores representam afiliações de células a biorregiões. Observe que tanto os limites da biorregião quanto o número de espécies endêmicas são sensíveis ao conjunto de dados usado. Imagens modificadas de Vacher et al. (2020).

Os rios de fluxo livre são, portanto, fundamentais não apenas para as espécies que sustentam, mas também para os processos evolutivos que impulsionam. Da mesma forma, a conservação de regiões de gradientes ambientais íngremes, que devem promover a especiação ecológica (Figura 2.5), é relevante do ponto de vista evolutivo. Na Amazônia, por exemplo, tipos de solo adjacentes, mas distintos, estão intimamente associados à especialização e diferenciação das plantas (Fine *et al.* 2005). Promover a conservação desses gradientes e habitats diversos associados a diferentes tipos de solo é, portanto, importante a curto e longo prazo.

A diversidade singular de organismos amazônicos foi gerada ao longo de milhões de anos e representa uma grande parte da diversidade conhecida e desconhecida do Planeta. Já que a Amazônia vem funcionando como fonte primária de biodiversidade para todos os outros biomas neotropicais (Antonelli *et al.* 2018), a destruição florestal e a perda de espécies têm impactos diretos na biodiversidade e na função do ecossistema em todas as outras regiões da América do Sul e Central. Os atuais declínios da biodiversidade amazônica (WWF 2016) ameaçam os processos evolutivos que regem a origem e a manutenção da diversidade de espécies em todas essas áreas. Uma forte rede regional de coleções biológi-

cas combinada com o monitoramento de longo prazo das populações amazônicas, como as conduzidas pela rede RAINFOR, programas ForestGeo, PELD e PPBio (PPBio 2005), são urgentemente necessárias para melhorar nossa compreensão da biodiversidade, ecologia, evolução, biogeografia e demografia amazônica (Stouffer *et al.* 2021).

Além de levar em conta os processos evolutivos, os esforços de conservação na Amazônia também devem incluir os aspectos ecológicos únicos de sua biota no planejamento. Hábitos e comportamentos organizacionais são um exemplo importante. As migrações anuais de peixes (*piracema*), pássaros e insetos, bem como as florações de árvores frutíferas, constituem importantes recursos bióticos para os agroecossistemas humanos e outros ecossistemas naturais da Amazônia. Esses comportamentos são a base para importantes fenômenos ecológicos e ciclos de vida anuais, incluindo floração de mastro, padrões fenológicos, booms reprodutivos e regimes de inundação natural. Tais aspectos precisam ser considerados no planejamento regional e durante os esforços de conservação da floresta tropical. O estabelecimento de represas fluviais, por exemplo, interrompe os regimes naturais de inundação e interrompe os corredores de migração que são críticos para a sobrevivência de organismos de água doce

amazônicos (Winemiller *et al.* 2016; Latrubesse *et al.* 2017; Barthem *et al.* 2017; Albert *et al.* 2020b).

2.7 Conclusões

A biodiversidade amazônica, embora profundamente subestimada, está entre as maiores da Terra e constitui o núcleo do reino neotropical. Essa biodiversidade desconcertante surgiu da diversificação evolutiva em paisagens altamente heterogêneas e longos períodos de tempo em que as taxas de especiação excediam as de extinção.

Fatores geológicos e climáticos que operam ao longo de escalas de tempo evolutivas (milhares a milhões de anos) restringiram os processos de paisagem e paisagem fluvial que geraram perfis químicos heterogêneos de solo e água e outros fatores, que por sua vez, afetaram as conexões geográficas, demográficas e genéticas entre as populações. Esses fatores abióticos afetaram fortemente as taxas de adaptação, especiação e extinção, facilitando a diversificação dos organismos nos principais tipos de habitat. No entanto, a própria biodiversidade também contribui para um aumento constante da riqueza de espécies amazônicas, por meio de mecanismos de feedback autocatalítico dentro de ecossistemas amazônicos hiperdiversos. Essas interações bióticas levam à evolução de novas características e ao aumento da heterogeneidade estrutural e das dimensões funcionais dos habitats, ao mesmo tempo em que aumentam a diversidade genética e fenotípica dos ecossistemas amazônicos. As interações desses fatores abióticos e bióticos permitem que as espécies coexistam dentro dos mesmos habitats ou regiões e, assim, reduzam seus riscos de extinção.

As atividades humanas impactaram a biodiversidade amazônica por pelo menos 20 Ka. Os principais efeitos dos povos indígenas são observados na domesticação de plantas, práticas agrícolas e caça, que alteraram a estrutura da vegetação local e a abundância de espécies. As mudanças nos ecossistemas amazônicos aceleraram nos últimos 500 anos com a colonização portuguesa e espanhola, e aceleraram muito novamente, atingindo níveis insustentáveis,

com a transição para atividades socioeconômicas modernas nos últimos 40 anos. As rápidas mudanças no uso da terra para a agricultura e outras atividades humanas (por exemplo, extração de madeira, mineração, caça, pesca, barragens, estradas) estão afetando profundamente a riqueza de espécies e os processos evolutivos, alterando a distribuição, abundância, conectividade e ecologia das espécies amazônicas.

O tamanho da população de muitas espécies amazônicas vem caindo rapidamente nos últimos anos, colocando em risco muitas espécies e degradando o bioma florestal como um todo (Escobar 2019). As estratégias de conservação mais eficazes são dinâmicas e pluralistas, equilibrando a insubstituibilidade, representatividade e vulnerabilidade de espécies e ecossistemas (Jézéquel *et al.* 2020). O planejamento eficaz da conservação deve manter a conectividade, a dispersão e o fluxo gênico da população e garantir a preservação dos gradientes ambientais, os quais facilitam os processos evolutivos e ecológicos em andamento (Anderson *et al.* 2018; Castro *et al.* 2020). Atenção e recursos especiais são necessários em áreas de rápido desenvolvimento econômico e de infraestrutura (por exemplo, construção de estradas e barragens), ou onde grandes mudanças antrópicas no habitat fragmentaram populações naturais por meio do desmatamento e degradação para agricultura, pecuária e mineração (Benítez-López *et al.* 2019; Stabile *et al.* 2020).

2.8 Recomendações

A comunidade global deve trabalhar de forma estreita e rápida com os governos nacionais cuja soberania inclui o território amazônico para desenvolver e promulgar as seguintes prioridades científicas e de conservação.

Prioridades científicas:

- Investimentos financeiros a nível de década e apoio político às biociências amazônicas, priorizando instituições de pesquisa e educação que permitam o estudo da biodiversidade amazônica em múltiplas escalas espaciais e temporais

e a formação da próxima geração de cientistas amazônicos.

- Pesquisa e descoberta de biodiversidade, com suporte para capacitação, inventários baseados em campo e pesquisas para validar e fundamentar dados de sensoriamento remoto. Prioridades devem ser dadas a universidades, instituições de pesquisa e instalações de coleta que permitam o arquivamento de longo prazo de material biológico, o estudo dos ecossistemas amazônicos em múltiplas escalas geográficas, biológicas e temporais e a formação da próxima geração de biólogos amazônicos integrativos.
- Integrar "big data" de ciências biológicas e outras ciências ambientais (por exemplo, geociências, ciências climáticas), combinando bioinformática, genômica, morfologia digital de tomografia computadorizada (TC), descrições climáticas e de habitat, paleoclimatologia, tectônica e outras ferramentas emergentes, com conhecimento especializado de limites de espécies, genealogias, descrições ambientais atuais e passadas, interações de espécies e diversidade funcional.
- Novas tecnologias e capacitação para a caracterização genética e ambiental de espécies crípticas e pouco conhecidas, incluindo especialmente fungos e micróbios terrestres e aquáticos.

Prioridades de Conservação:

- Conservar, preservar e (quando necessário) restaurar a qualidade e conectividade do habitat terrestre e aquático (corredores de habitat).
- Manter processos naturais como dispersão e fluxo gênico, gradientes ambientais e heterogeneidade ambiental.
- Dar uma atenção específica aos processos ecológicos e evolutivos e sua conservação, reconhecendo que eles serão diferentes entre os ambientes e ecossistemas amazônicos.

- Estabelecer e manter parcerias de longo prazo com comunidades indígenas e não indígenas locais, para trocar informações críticas sobre biodiversidade entre bases de conhecimento acadêmicas e locais.
- Priorizar a ação de conservação em áreas onde as ameaças antrópicas são maximizadas (por exemplo, áreas de endemicidade no sudeste do Brasil; Figura 2.9).
- Desenvolver planos em nível de ecossistema para infraestrutura, especialmente repassamentos de água (por exemplo, barragens) e estradas.

2.9 Referências

- Adeney JM, Christensen NL, Vicentini A, and Cohn-Haft M. 2016. White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica* **48**: 7–23.
- Albert JS, Carvalho TP, Petry P, *et al.* 2011b. Aquatic biodiversity in the Amazon: habitat specialization and geographic isolation promote species richness. *Animals* **1**: 205–41.
- Albert JS, Destouni G, Duke-Sylvester SM, *et al.* 2020b. Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio* **50**: 85–94.
- Albert JS, Lovejoy NR, and Crampton WGR. 2006. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *J South Am Earth Sci* **21**: 14–27.
- Albert JS, Petry P, and Reis RE. 2011a. Major biogeographic and phylogenetic patterns. In: *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press.
- Albert JS, Tagliacollo VA, and Dagosta F. 2020a. Diversification of Neotropical freshwater fishes. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **51**: 27–53.
- Albert JS, Val P, and Hoorn C. 2018. The changing course of the Amazon River in the Neogene: Center stage for Neotropical diversification. *Neotrop Ichthyol* **16**.
- Alda F, Tagliacollo VA, Bernt MJ, *et al.* 2019. Resolving deep nodes in an ancient radiation of neotropical fishes in the presence of conflicting signals from incomplete lineage sorting. *Syst Biol* **68**: 573–93.
- Anderson EP, Jenkins CN, Heilpern S, *et al.* 2018. Fragmentation of Andes-to-Amazon connectivity by hydropower dams. *Sci Adv* **4**: eaao1642.
- Angulo A and Icochea J. 2010. Cryptic species complexes, widespread species and conservation: lessons from Amazonian frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group (Anura: Leptodactylidae). *Syst Biodivers* **8**: 357–70.
- Antoine P-O, Abello MA, Adnet S, *et al.* 2016. A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Res* **31**: 30–59.

- Antonelli A, Nylander JAA, Persson C, and Sanmartín I. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proc Natl Acad Sci* **106**: 9749–54.
- Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, *et al.* 2018. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proc Natl Acad Sci* **115**: 6034–9.
- Ardelean CF, Becerra-Valdivia L, Pedersen MW, *et al.* 2020. Evidence of human occupation in Mexico around the Last Glacial Maximum. *Nature* **584**: 87–92.
- Arruda DM, Schaefer CEGR, Fonseca RS, *et al.* 2017. 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.
- Asner GP, Martin RE, Tupayachi R, *et al.* 2014. Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. *Proc Natl Acad Sci* **111**: 5604–9.
- Aureliano T, Ghilardi AM, Guilherme E, *et al.* 2015. Morphometry, bite-force, and paleobiology of the Late Miocene Caiman *Purussaurus brasiliensis*. *PLoS One* **10**: e0117944.
- Ayres JM and Clutton-Brock TH. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *Am Nat* **140**: 531–7.
- Azevedo JAR, Guedes TB, Nogueira C de C, *et al.* 2020. Museums and cradles of diversity are geographically coincident for narrowly distributed Neotropical snakes. *Ecography (Cop)* **43**: 328–39.
- Bacon CD, Silvestro D, Jaramillo C, *et al.* 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proc Natl Acad Sci* **112**: 6110–5.
- Bacon CD, Velásquez-Puentes FJ, Hoorn C, and Antonelli A. 2018. Iriarteeae palms tracked the uplift of Andean Cordilleras. *J Biogeogr* **45**: 1653–63.
- Bambach RK. 2006. Phanerozoic biodiversity mass extinctions. *Annu Rev Earth Planet Sci* **34**: 127–55.
- Barnosky AD and Lindsey EL. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quat Int* **217**: 10–29.
- Barnosky AD, Koch PL, Feranec RS, *et al.* 2004. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* **306**: 70–5.
- Barnosky AD. 2004. Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents. *Science* **306**: 70–5.
- Barrowclough GF, Cracraft J, Klicka J, and Zink RM. 2016. How many kinds of birds are there and why does it matter? *PLoS One* **11**: e0166307.
- Barthem RB, Goulding M, Leite RG, *et al.* 2017. Goliath catfish spawning in the far western Amazon confirmed by the distribution of mature adults, drifting larvae and migrating juveniles. *Sci Rep* **7**: 1–13.
- Bass MS, Finer M, Jenkins CN, *et al.* 2010. Global conservation significance of Ecuador's Yasuni National Park. *PLoS One* **5**: e8767.
- Bates JM and Demos TC. 2001. Do we need to devalue Amazonia and other large tropical forests? *Divers Distrib* **7**: 249–55.
- Benchimol M and Peres CA. 2015. Predicting local extinctions of Amazonian vertebrates in forest islands created by a mega dam. *Biol Conserv* **187**: 61–72.
- Benítez-López A, Santini L, Schipper AM, *et al.* 2019. Intact but empty forests? Patterns of hunting-induced mammal defaunation in the tropics. *PLoS Biol* **17**: e3000247.
- Benton MJ. 2009. The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* **323**: 728–32.
- Benzaquem DC, Oliveira C, Silva Batista J da, *et al.* 2015. DNA barcoding in pencilfishes (Lebiasinidae: *Nannostomus*) reveals cryptic diversity across the Brazilian Amazon. *PLoS One* **10**: e0112217.
- Bicudo TC, Sacek V, Almeida RP de, *et al.* 2019. Andean tectonics and mantle dynamics as a pervasive influence on Amazonian ecosystem. *Sci Rep* **9**: 1–11.
- Bigarella JJ. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *An Acad Bras Cienc* **47**: 411–64.
- Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, and Schulenberg TS. 2020. *Birds of the World*. Ithaca, New York Cornell Lab Ornithol.
- Blisniuk PM, Stern LA, Chamberlain CP, *et al.* 2005. Climatic and ecological changes during Miocene surface uplift in the Southern Patagonian Andes. *Earth Planet Sci Lett* **230**: 125–42.
- Bodmer RE, Eisenberg JF, and Redford KH. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals: Caza y Probabilidad de Extinción de Mamíferos Amazónicos. *Conserv Biol* **11**: 460–6.
- Bonaccorso E and Guayasamin JM. 2013. On the origin of Pante-pui montane biotas: a perspective based on the phylogeny of *Aulacorhynchus* toucanets. *PLoS One* **8**: e67321.
- Boonstra M, Ramos MIF, Lammertsma EI, *et al.* 2015. Marine connections of Amazonia: Evidence from foraminifera and dinoflagellate cysts (early to middle Miocene, Colombia/Peru). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **417**: 176–94.
- Boubli JP, Ribas C, Lynch Alfaro JW, *et al.* 2015. Spatial and temporal patterns of diversification on the Amazon: A test of the riverine hypothesis for all diurnal primates of Rio Negro and Rio Branco in Brazil. *Mol Phylogenet Evol* **82**: 400–12.
- Bouchenak-Khelladi Y, Slingsby JA, Verboom GA, and Bond WJ. 2014. Diversification of C4 grasses (Poaceae) does not coincide with their ecological dominance. *Am J Bot* **101**: 300–7.
- Brooks DR, Mayden RL, and McLennan DA. 1992. Phylogeny and biodiversity: Conserving our evolutionary legacy. *Trends Ecol Evol* **7**: 55–9.
- Brodie ED Jr and Tumbarello MS. 1978. The antipredator functions of *Dendrobates auratus* (Amphibia, Anura, Dendrobatiidae) skin secretion in regard to a snake predator (*Thamnophis*). *J Herpetol* **12**: 264–265.
- Brower AVZ. 1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution (N Y)* **50**: 195–221.
- Brown D. 2009. *Biogeography*. Sinauer Associates.

- Burnham RJ and Graham A. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Ann Missouri Bot Gard*: 546–89.
- Burnham RJ and Johnson KR. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philos Trans R Soc London Ser B Biol Sci* **359**: 1595–610.
- Bush MB and Oliveira PE de. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotrop* **6**: 0.
- Byrne H, Rylands AB, Carneiro JC, *et al.* 2016. Phylogenetic relationships of the New World titi monkeys (*Callicebus*): First appraisal of taxonomy based on molecular evidence. *Front Zool* **13**: 1–26.
- Cadena CD, Cuervo AM, Céspedes LN, *et al.* 2020a. Systematics, biogeography, and diversification of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), an enigmatic radiation of Neotropical montane birds. *Auk* **137**: ukz077.
- Cadena E-A, Scheyer TM, Carrillo-Briceño JD, *et al.* 2020b. The anatomy, paleobiology, and evolutionary relationships of the largest extinct side-necked turtle. *Sci Adv* **6**: eaay4593.
- Campos DF, Val AL, and Almeida-Val VMF. 2018. The influence of lifestyle and swimming behavior on metabolic rate and thermal tolerance of twelve Amazon forest stream fish species. *J Therm Biol* **72**: 148–54.
- Canal D, Köster N, Celis M, *et al.* 2019. Out of Amazonia and back again: Historical biogeography of the species-rich Neotropical genus *Philodendron* (Araceae) 1. *Ann Missouri Bot Gard* **104**: 49–68.
- Capurucho JMG, Borges SH, Cornelius C, *et al.* 2020. Patterns and processes of diversification in Amazonian white sand ecosystems: insights from birds and plants. In: *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*. Springer.
- Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, *et al.* 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 10695–700.
- Carrillo JD, Forasiépi A, Jaramillo C, and Sánchez-Villagra MR. 2015. Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: Spatial and temporal variation in South America's fossil record. *Front Genet* **5**: 451.
- Carvalho Francisco JN and Lohmann LG. 2020. Phylogeny and Biogeography of the Amazonian *Pachyptera* (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *Syst Bot* **45**: 361–74.
- Carvalho MR, Herrera FA, Jaramillo CA, *et al.* 2011. Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *Am J Bot* **98**: 1337–55.
- Carvalho MR, Jaramillo C, la Parra F de, *et al.* 2021. Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests. *Science* **372**: 63–8.
- Castelnau F Comte de. 1855. Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de L'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para. Tome Second. FR: Chez P. Bertrand.
- Castro RB, Pereira JLG, Albernaz ALKM, and Zanin M. 2020. Connectivity, spatial structure and the identification of priority areas for conservation of Belém area of endemism, Amazon. *An Acad Bras Cienc* **92**.
- Castroviejo-Fisher S, Guayasamin JM, Gonzalez-Voyer A, and Vilà C. 2014. Neotropical diversification seen through glassfrogs. *J Biogeogr* **41**: 66–80.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, *et al.* 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci Adv* **1**: e1400253.
- Chambers JQ, Asner GP, Morton DC, *et al.* 2007. Regional ecosystem structure and function: ecological insights from remote sensing of tropical forests. *Trends Ecol & Evol* **22**: 414–23.
- Cheng H, Sinha A, Cruz FW, *et al.* 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nat Commun* **4**: 1411.
- Chichorro F, Juslén A, and Cardoso P. 2019. A review of the relation between species traits and extinction risk. *Biol Conserv* **237**: 220–9.
- Cidade GM, Fortier D, and Hsiou AS. 2019. The crocodylomorph fauna of the Cenozoic of South America and its evolutionary history: A review. *J South Am Earth Sci* **90**: 392–411.
- Claramunt S and Cracraft J. 2015. A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Sci Adv* **1**: e1501005.
- Cody S, Richardson JE, Rull V, *et al.* 2010. The great American biotic interchange revisited. *Ecography (Cop)* **33**: 326–32.
- Colinvaux PA, Oliveira PE De, and Bush MB. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quat Sci Rev* **19**: 141–69.
- Colwell RK, Brehm G, Cardelús CL, *et al.* 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* **322**: 258–61.
- Cooper N, Bielby J, Thomas GH, and Purvis A. 2008. Macroecology and extinction risk correlates of frogs. *Glob Ecol Biogeogr* **17**: 211–21.
- Cordell GA, Quinn-Beattie M Lou, and Farnsworth NR. 2001. The potential of alkaloids in drug discovery. *Phyther Res An Int J Devoted to Pharmacol Toxicol Eval Nat Prod Deriv* **15**: 183–205.
- Costa GC, Hampe A, Ledru M-P, *et al.* 2017. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Glob Ecol Biogeogr* **27**: 285–97.
- Costa LP. 2003. 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.
- Cowling SA, Maslin MA, and Sykes MT. 2001. Paleovegetation simulations of lowland Amazonia and implications for neotropical allopatry and speciation. *Quat Res* **55**: 140–9.
- Coyne JA and Orr HA. *Speciation*. Sinauer Associates, Inc.
- Cracraft J, Ribas CC, d'Horta FM, *et al.* 2020. The origin and evolution of Amazonian species diversity. In: *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*. Springer.
- Cracraft J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. *Ornithol Monogr*: 49–84.
- Craig JM, Crampton WGR, and Albert JS. 2017. Revision of the polytypic electric fish *Gymnotus carapo* (Gymnotiformes, Teleostei), with descriptions of seven subspecies. *Zootaxa* **4318**: 401–38.

- Croft DA. 2016. *Horned Armadillos and Rafting Monkeys: The Fascinating Fossil Mammals of South America*. Indiana University Press.
- Dagosta FCP and de Pinna M. 2017. Biogeography of Amazonian fishes: Deconstructing river basins as biogeographic units. *Neotrop Ichthyol* **15**.
- Daly JW, Secunda SI, Garraffo HM, *et al.* 1992. Variability in alkaloid profiles in neotropical poison frogs (Dendrobatidae): Genetic versus environmental determinants. *Toxicon* **30**: 887–898.
- Daly JW, Garraffo HM, Spande TF, *et al.* 2003. Evidence for an enantioselective pumiliotoxin 7-hydroxylase in dendrobatid poison frogs of the genus *Dendrobates*. *Proc Natl Acad Sci* **100**: 11092–7.
- Daly JW, Martin Garraffo H, Spande TF, *et al.* 2000. Alkaloids from frog skin: The discovery of epibatidine and the potential for developing novel non-opioid analgesics. *Nat Prod Rep* **17**: 131–5.
- Daly JW, Ware N, Saporito RA, *et al.* 2009. N-methyldecahydroquinolines: an unexpected class of alkaloids from Amazonian poison frogs (Dendrobatidae). *J Nat Prod* **72**: 1110–4.
- Damasco G, Daly DC, Vicentini A, and Fine PVA. 2019. Reestablishment of *Protium cordatum* (Burseraceae) based on integrative taxonomy. *Taxon* **68**: 34–46.
- Dambros C, Zuquim G, Moulatlet GM, *et al.* 2020. The role of environmental filtering, geographic distance and dispersal barriers in shaping the turnover of plant and animal species in Amazonia. *Biodivers Conserv* **29**: 3609–34.
- Darst CR, Cummings ME, and Cannatella DC. 2006. A mechanism for diversity in warning signals: Conspicuousness versus toxicity in poison frogs. *Proc Natl Acad Sci* **103**: 5852–7.
- Dáttilo W and Dyer L. 2014. Canopy Openness Enhances Diversity of Ant-Plant Interactions in the Brazilian Amazon Rain Forest. *Biotropica* **46**: 712–9.
- Defler T. 2019. *History of Terrestrial Mammals in South America*. Cham: Springer International Publishing.
- Diele-Viegas LM, Vitt LJ, Sinervo B, *et al.* 2018. Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). *PLoS One* **13**: e0192834.
- Diele-Viegas LM, Werneck FP, and Rocha CFD. 2019. Climate change effects on population dynamics of three species of Amazonian lizards. *Comp Biochem Physiol Part A Mol & Integr Physiol* **236**: 110530.
- Dino R, Pocknall DT, and Dettmann ME. 1999. Morphology and ultrastructure of elater-bearing pollen from the Albian to Cenomanian of Brazil and Ecuador: Implications for botanical affinity. *Rev Palaeobot Palynol* **105**: 201–35.
- Dobson A, Lafferty KD, Kuris AM, *et al.* 2008. Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts? *Proc Natl Acad Sci* **105**: 11482–9.
- Doughty CE, Roman J, Faurby S, *et al.* 2016. Global nutrient transport in a world of giants. *Proc Natl Acad Sci* **113**: 868–73.
- Doughty CE, Wolf A, Morueta-Holme N, *et al.* 2016. Megafauna extinction, tree species range reduction, and carbon storage in Amazonian forests. *Ecography (Cop)* **39**: 194–203.
- Draper FC, Baker TR, Baraloto C, *et al.* 2020. Quantifying tropical plant diversity requires an integrated technological approach. *Trends Ecol & Evol*.
- Duellman WE. 1999. *Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective*. JHU Press.
- Duran-Bautista EH, Armbrrecht I, Acioli ANS, *et al.* 2020. Termites as indicators of soil ecosystem services in transformed amazon landscapes. *Ecol Indic* **117**: 106550.
- Edwards EJ and Smith SA. 2010. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C4 grasses. *Proc Natl Acad Sci* **107**: 2532–7.
- Edwards EJ, Osborne CP, Strömberg CAE, *et al.* 2010. The origins of C4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* **328**: 587–91.
- Erkens RHJ, Chatrou LW, Maas JW, *et al.* 2007. A rapid diversification of rainforest trees (Guttaria; Annonaceae) following dispersal from Central into South America. *Mol Phylogenet Evol* **44**: 399–411.
- Erwin TL. 1991. An Evolutionary Basis for Conservation Strategies. *Science* **253**: 750–2.
- Escobar H. 2019. Amazon fires clearly linked to deforestation, scientists say. *Science* **365**: 853 LP – 853.
- Espeland M, Breinholt J, Willmott KR, *et al.* 2018. A comprehensive and dated phylogenomic analysis of butterflies. *Curr Biol* **28**: 770–778.e5.
- Espeland M, Hall JPW, DeVries PJ, *et al.* 2015. Ancient Neotropical origin and recent recolonisation: Phylogeny, biogeography and diversification of the Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Mol Phylogenet Evol* **93**: 296–306.
- Fecchio A, Pinheiro R, Felix G, *et al.* 2018. Host community similarity and geography shape the diversity and distribution of haemosporidian parasites in Amazonian birds. *Ecography (Cop)* **41**: 505–15.
- Fernandes CC, Podos J, and Lundberg JG. 2004. Amazonian ecology: Tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science* **305**: 1960–2.
- Fine PA, Daly DC, and Cameron KM. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of burseracear trees in the western Amazon. *Evolution (N Y)* **59**: 1464–78.
- Flanagan NS, Ospina-Calderón NH, Agapito LTG, *et al.* 2018. A new species of *Vanilla* (Orchidaceae) from the North West Amazon in Colombia. *Phytotaxa* **364**: 250–8.
- Flecker AS. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology* **77**: 1845–54.
- Folgarait PJ. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: A review. *Biodivers & Conserv* **7**: 1221–44.
- Fontaine B, Achterberg K van, Alonso-Zarazaga MA, *et al.* 2012. New species in the Old World: Europe as a frontier in biodiversity exploration: A test bed for 21st century taxonomy (B Schierwater, Ed). *PLoS One* **7**: e36881.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, *et al.* 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* **445**: 757–60.
- Fouquet A, Recoder R, Teixeira Jr M, *et al.* 2012. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. *Mol Phylogenet Evol* **62**: 826–38.
- Friedman M. 2010. Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proc R Soc B Biol Sci* **277**: 1675–83.

- Fritz G, Rand AS, and de Pamphilis CW. 1981. The aposematically colored frog, *Dendrobates pumilio*, is distasteful to the large predatory ant, *Paraponera clavata*. *Biotropica* **13**: 158–159.
- Funk VA. 2018. Collections-based science in the 21st century. *J Syst Evol* **56**: 175–93.
- García-Melo JE, Oliveira C, Costa Silva GJ Da, et al. 2019. Species delimitation of neotropical characins (Stevardiinae): Implications for taxonomy of complex groups (Z Peng, Ed). *PLoS One* **14**: e0216786.
- García-Robledo C, Kuprewicz EK, Baer CS, et al. 2020. The Erwin equation of biodiversity: From little steps to quantum leaps in the discovery of tropical insect diversity. *Biotropica* **52**: 590–7.
- Gauld ID, Gaston KJ, and Janzen DH. 1992. Plant allelochemicals, tritrophic interactions and the anomalous diversity of tropical parasitoids: The "nasty" host hypothesis. *Oikos*: 353–7.
- Gehara M, Crawford AJ, Orrico VGD, et al. 2014. High levels of diversity uncovered in a widespread nominal taxon: continental phylogeography of the Neotropical tree frog *Dendropsophus minutus*. *PLoS One* **9**: e103958.
- Gentry AH. 1982. 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**: 557–93.
- Ghai R, Rodríguez-Valera F, McMahon KD, et al. 2011. Metagenomics of the water column in the pristine upper course of the Amazon river. *PLoS One* **6**: e23785.
- Givnish TJ, Spalink D, Ames M, et al. 2016. Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchid dispersal. *J Biogeogr* **43**: 1905–16.
- Godinho MB de C and Silva FR da. 2018. The influence of riverine barriers, climate, and topography on the biogeographic regionalization of Amazonian anurans. *Sci Rep* **8**: 3427.
- Gould J, Gould E, Hart WM, et al. 1852. A monograph of the Ramphastidae, or family of toucans. London: Published by the author, 20, Broad Street, Golden Square.
- Goulding M, Venticinque E, Ribeiro ML de B, et al. 2019. Ecosystem-based management of Amazon fisheries and wetlands. *Fish Fish* **20**: 138–58.
- Gross M. 2019. Finding the cradles of evolution. *Curr Biol* **29**: R71–3.
- Guayasamin JM, Cisneros-Heredia DF, McDiarmid RW, et al. 2020. Glassfrogs of Ecuador: diversity, evolution, and conservation. *Diversity* **12**: 222.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**: 131–7.
- Häggi C, Chiessi CM, Merkel U, et al. 2017. Response of the Amazon rainforest to late Pleistocene climate variability. *Earth Planet Sci Lett* **479**: 50–9.
- Head JJ, Bloch JI, Hastings AK, et al. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* **457**: 715–7.
- Heckenberger M and Neves EG. 2009. Amazonian archaeology. *Annu Rev Anthropol* **38**: 251–66.
- Heckenberger M. 2005. The ecology of power: Culture, place, and personhood in the southern Amazon, AD 1000-2000. Psychology Press.
- Hess LL, Melack JM, Affonso AG, et al. 2015. Wetlands of the lowland Amazon basin: Extent, vegetative cover, and dual-season inundated area as mapped with JERS-1 synthetic aperture radar. *Wetlands* **35**: 745–56.
- Hewitson WC, Saunders WW, and Schaus W. 1856. Illustrations of new species of exotic butterflies: selected chiefly from the collections of W. Wilson Saunders and William C. Hewitson / by William C. Hewitson. London: John Van Voorst.
- Hoorn C, Bogotá-A GR, Romero-Baez M, et al. 2017. The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Glob Planet Change* **153**: 51–65.
- Hoorn C, Guerrero J, Sarmiento GA, and Lorente MA. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* **23**: 237–40.
- Hoorn C, Ham R van der, la Parra F de, et al. 2019. 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.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Steege H ter, et al. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* **330**: 927–31.
- Hoorn C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **105**: 267–309.
- Hoorn C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle--Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **112**: 187–238.
- Hopkins MJG. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *J Biogeogr* **34**: 1400–11.
- Hubbell SP, He F, Condit R, et al. 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proc Natl Acad Sci* **105**: 11498 LP – 11504.
- Hughes LC, Ortí G, Huang Y, et al. 2018. Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. *Proc Natl Acad Sci* **115**: 6249–54.
- Hutter CR, Guayasamin JM, and Wiens JJ. 2013. Explaining Andean megadiversity: the evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns. *Ecol Lett* **16**: 1135–44.
- Jacobs BF and Currano ED. 2021. The impactful origin of neotropical rainforests. *Science* **372**: 28 LP – 29.
- Janzen DH. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *Am Nat* **101**: 233–49.
- Jaramillo AF, La Riva I De, Guayasamin JM, et al. 2020. Vastly underestimated species richness of Amazonian salamanders (Plethodontidae: *Bolitoglossa*) and implications about plethodontid diversification. *Mol Phylogenet Evol* **149**: 106841.
- Jaramillo C, Hoorn C, Silva SAF, et al. 2010a. The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record. *Amaz Landsc species Evol* **317**: 334.

- Jaramillo C, Ochoa D, Contreras L, *et al.* 2010b. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on neotropical vegetation. *Science* **330**: 957–61.
- Jaramillo C, Romero I, D'Apolito C, *et al.* 2017. Miocene flooding events of western Amazonia. *Sci Adv* **3**: e1601693.
- Jaramillo C, Rueda MJ, and Mora G. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* **311**: 1893–6.
- Jardine W and Courier P-L. 1840. *Monkeys*. London : Chatto & Windus,.
- Jenkins CN, Pimm SL, and Joppa LN. 2013. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proc Natl Acad Sci* **110**: E2602--E2610.
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, *et al.* 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* **491**: 444–8.
- Jézéquel C, Tedesco PA, Darwall W, *et al.* 2020. Freshwater fish diversity hotspots for conservation priorities in the Amazon Basin. *Conserv Biol* **34**: 956–65.
- Jost L. 2004. Explosive local radiation of the genus *Teagueia* (Orchidaceae) in the Upper Pastaza watershed of Ecuador. *Lyonia* **7**: 41–7.
- Kay R, Madden R, Cifelli RL, and Flynn J. 1997. *Vertebrate paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta*. DC, USA: Smithsonian Institution Press.
- Kirschner JA and Hoorn C. 2020. The onset of grasses in the Amazon drainage basin, evidence from the fossil record. *Front Biogeogr* **12**.
- Kistler L, Yoshi Maezumi S, Souza JG De, *et al.* 2018. Multiproxy evidence highlights a complex evolutionary legacy of maize in South America. *Science* **362**: 1309–13.
- Lagomarsino LP, Condamine FL, Antonelli A, *et al.* 2016. The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytol* **210**: 1430–42.
- LaPolla JS, Dlussky GM, and Perrichot V. 2013. Ants and the Fossil Record. *Annu Rev Entomol* **58**: 609–30.
- Latrubesse EM, Arima EY, Dunne T, *et al.* 2017. Damming the rivers of the Amazon basin. *Nature* **546**: 363–9.
- Levis C, Costa FRC, Bongers F, *et al.* 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* **355**: 925–31.
- Liu K and Colinvaux PA. 1985. Forest changes in the Amazon Basin during the last glacial maximum. *Nature* **318**: 556–7.
- Lohmann LG, Bell CD, Calió MF, and Winkworth RC. 2013. Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignonieae (Bignoniaceae). *Bot J Linn Soc* **171**: 154–70.
- Loiselle BA, Jørgensen PM, Consiglio T, *et al.* 2008. Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *J Biogeogr* **35**: 105–16.
- Lombardo U, Iriarte J, Hilbert L, *et al.* 2020. Early Holocene crop cultivation and landscape modification in Amazonia. *Nature* **581**: 190–3.
- Lopes AA, Chioca B, Musquiari B, *et al.* 2019. Unnatural spirocyclic oxindole alkaloids biosynthesis in *Uncaria guianensis*. *Sci Rep* **9**: 1–8.
- López-Fernández H and Albert JS. 2011. Six. Paleogene Radiations. In: *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press.
- Lovejoy NR, Bermingham E, and Martin AP. 1998. Marine incursion into South America. *Nature* **396**: 421–2.
- Luebert F and Weigend M. 2014. Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Front Ecol Evol* **2**: 27.
- Luize BG, Magalhães JLL, Queiroz H, *et al.* 2018. The tree species pool of Amazonian wetland forests: Which species can assemble in periodically waterlogged habitats? *PLoS One* **13**: e0198130.
- Lundberg JG, Lewis WM, Saunders JF, and Mago-Leccia F. 1987. A major food web component in the Orinoco River channel: evidence from planktivorous electric fishes. *Science* **237**: 81–3.
- Lundberg JG, Marshall LG, Guerrero J, *et al.* 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. *Phylogeny Classif Neotrop fishes* **27**: 13–48.
- Lundberg JG, Sabaj Pérez MH, Dahdul WM, and Aguilera OA. 2009. The Amazonian neogene fish fauna. *Amaz Landsc Species Evol A look into past*: 281–301.
- Lynch Alfaro JW, Boubli JP, Paim FP, *et al.* 2015. Biogeography of squirrel monkeys (genus *Saimiri*): South-central Amazon origin and rapid pan-Amazonian diversification of a lowland primate. *Mol Phylogenet Evol* **82**: 436–54.
- Macfoy C, Danosus D, Sandit R, *et al.* 2005. Alkaloids of anuran skin: Antimicrobial function? *Zeitschrift fuer Naturforschung* **60**: 932–937.
- Madriñán S, Cortés AJ, and Richardson JE. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Front Genet* **4**: 192.
- Magallón S, Gómez-Acevedo S, Sánchez-Reyes LL, and Hernández-Hernández T. 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytol* **207**: 437–53.
- Magurran AE and McGill BJ. 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press.
- Mahé F, Vargas C de, Bass D, *et al.* 2017. Parasites dominate hyperdiverse soil protist communities in Neotropical rainforests. *Nat Ecol | & Evol* **1**: 1–8.
- Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, *et al.* 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* **319**: 169–72.
- Marichal R, Praxedes C, Decaëns T, *et al.* 2017. Earthworm functional traits, landscape degradation and ecosystem services in the Brazilian Amazon deforestation arc. *Eur J Soil Biol* **83**: 43–51.
- Marshall LG, Webb SD, Sepkoski JJ, and Raup DM. 1982. Mammalian evolution and the great American interchange. *Science* **215**: 1351–7.
- Martínez C, Madriñán S, Zavada M, and Alberto Jaramillo C. 2013. Tracing the fossil pollen record of *Hedyosmum* (Chloranthaceae), an old lineage with recent Neotropical diversification. *Grana* **52**: 161–80.
- Mason CC, Romans BW, Stockli DF, *et al.* 2019. Detrital zircons reveal sea-level and hydroclimate controls on Amazon River to deep-sea fan sediment transfer. *Geology* **47**: 563–7.
- McAllister CT, Bursey CR, and Freed PS. 2010. Helminth parasites of amphibians and reptiles from the Ucayali region, Peru. *J Parasitol* **96**: 444–7.

- McGugan JR, Byrd GD, Roland AB, *et al.* 2016. Ant and mite diversity drives toxin variation in the Little Devil Poison frog. *J Chem Ecol* **42**: 537–51.
- McKinney ML. 1997. Extinction Vulnerability and Selectivity: Combining Ecological and Paleontological Views. *Annu Rev Ecol Syst* **28**: 495–516.
- Meffe GK and Carroll CR. 1994. *Principles of Conservation Biology* (S Associates, Ed). Massachusetts, USA: Sinauer Associates.
- Mejia-Velasquez PJ, Dilcher DL, Jaramillo CA, *et al.* 2012. Palynological composition of a Lower Cretaceous South American tropical sequence: climatic implications and diversity comparisons with other latitudes. *Am J Bot* **99**: 1819–27.
- Melo BF, Ochoa LE, Vari RP, and Oliveira C. 2016. Cryptic species in the Neotropical fish genus *Curimatopsis* (Teleostei, Characiformes). *Zool Scr* **45**: 650–8.
- Menezes RST, Lloyd MW, and Brady SG. 2020. Phylogenomics indicates Amazonia as the major source of Neotropical swarm-founding social wasp diversity. *Proc R Soc B* **287**: 20200480.
- Mittermeier RA, Mittermeier CG, Brooks TM, *et al.* 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proc Natl Acad Sci* **100**: 10309–13.
- Molina-Venegas R, Rodríguez MÁ, Pardo-de-Santayana M, *et al.* 2021. Maximum levels of global phylogenetic diversity efficiently capture plant services for humankind. *Nat Ecol Evol*.
- Montes C, Silva CA, Bayona GA, *et al.* 2021. A Middle to Late Miocene Trans-Andean Portal: Geologic Record in the Tatacoa Desert. *Front Earth Sci* **8**: 643.
- Montoya E, Lombardo U, Levis C, *et al.* 2020. Human Contribution to Amazonian Plant Diversity: Legacy of Pre-Columbian Land Use in Modern Plant Communities.
- Mueller RC, Rodrigues JLM, Nüsslein K, and Bohannan BJM. 2016. Land use change in the Amazon rain forest favours generalist fungi. *Funct Ecol* **30**: 1845–53.
- Naka LN and Brumfield RT. 2018. The dual role of Amazonian rivers in the generation and maintenance of avian diversity. *Sci Adv* **4**: eaar8575.
- Nazareno AG, Dick CW, and Lohmann LG. 2017. Wide but not impermeable: Testing the riverine barrier hypothesis for an Amazonian plant species. *Mol Ecol* **26**: 3636–48.
- Nazareno AG, Dick CW, and Lohmann LG. 2019. A Biogeographic barrier test reveals a strong genetic structure for a canopy-emergent amazon tree species. *Sci Rep* **9**: 1–11.
- Nazareno AG, Dick CW, and Lohmann LG. 2019. Tangled banks: A landscape genomic evaluation of Wallace’s Riverine barrier hypothesis for three Amazon plant species. *Mol Ecol* **28**: 980–97.
- Nazareno AG, Knowles LL, Dick CW, and Lohmann LG. 2021. By Animal, Water, or Wind: Can Dispersal Mode Predict Genetic Connectivity in Riverine Plant Species? *Front Plant Sci* **12**: 626405.
- Nelson BW, Ferreira CAC, Silva MF da, and Kawasaki ML. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* **345**: 714–6.
- Oberdorff T, Dias MS, Jézéquel C, *et al.* 2019. Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Sci Adv* **5**.
- Odling-Smee FJ, Laland KN, and Feldman MW. 2013. Niche construction: the neglected process in evolution (MPB-37). Princeton university press.
- Oliveros CH, Field DJ, Ksepka DT, *et al.* 2019. Earth history and the passerine superradiation. *Proc Natl Acad Sci* **116**: 7916–25.
- Orme AR. 2007. Tectonism, climate, and landscape change. *Phys Geogr South Am*: 23–44.
- Padilla-González GF, Diazgranados M, and Costa FB Da. 2017. Biogeography shaped the metabolome of the genus *Espeletia*: A phytochemical perspective on an Andean adaptive radiation. *Sci Rep* **7**: 1–11.
- Palin OF, Eggleton P, Malhi Y, *et al.* 2011. Termite diversity along an Amazon--Andes elevation gradient, Peru. *Biotropica* **43**: 100–7.
- Paolillo A and Linares OJ. 2007. Nuevos cocodrilos sebecosuchia del Cenozoico suramericano (Mesosuchia: Crocodylia). *Palaeobiol Neotrop* **3**: 1–25.
- Papadopoulou A and Knowles LL. 2016. Toward a paradigm shift in comparative phylogeography driven by trait-based hypotheses. *Proc Natl Acad Sci* **113**: 8018–24.
- Parolin P, Wittmann F, Ferreira L V, and others. 2013. Fruit and seed dispersal in Amazonian floodplain trees--a review. *Ecotropica* **19**: 15–32.
- Parra G De La, Jaramillo C, and Dilcher D. 2008. Paleocological changes of spore producing plants through the Cretaceous-Paleocene boundary in Colombia. In: *Palynology*. Amer Assoc Stratigraphic Palynologists Foundation c/o vaughn m Bryant, Jr, palnology laboratory.
- Paz A, Ibáñez R, Lips KR, and Crawford AJ. 2015. Testing the role of ecology and life history in structuring genetic variation across a landscape: A trait-based phylogeographic approach. *Mol Ecol* **24**: 3723–37.
- Pérez-Escobar OA, Gottschling M, Chomicki G, *et al.* 2017. Andean mountain building did not preclude dispersal of lowland epiphytic orchids in the Neotropics. *Sci Rep* **7**: 1–10.
- Perrigo A, Hoorn C, and Antonelli A. 2020. Why mountains matter for biodiversity. *J Biogeogr* **47**: 315–25.
- Philippe G and Angenot L. 2005. Recent developments in the field of arrow and dart poisons. *J Ethnopharmacol* **100**: 85–91.
- Pinna M, Zuanon J, Rapp Py-Daniel L, and Petry P. 2018. A new family of neotropical freshwater fishes from deep fossorial Amazonian habitat, with a reappraisal of morphological characiform phylogeny (Teleostei: Ostariophysi). *Zool J Linn Soc* **182**: 76–106.
- Plotkin MJ. 1988. The outlook for new agricultural and industrial products from the tropics. National Academy Press, Washington, DC.
- Polato NR, Gill BA, Shah AA, *et al.* 2018. Narrow thermal tolerance and low dispersal drive higher speciation in tropical mountains. *Proc Natl Acad Sci* **115**: 12471–6.
- Pouchon C, Fernández A, Nassar JM, *et al.* 2018. Phylogenomic analysis of the explosive adaptive radiation of the *Espeletia* complex (Asteraceae) in the tropical Andes. *Syst Biol* **67**: 1041–60.
- Poulsen CJ, Ehlers TA, and Insel N. 2010. Onset of convective rainfall during gradual late Miocene rise of the central Andes. *Science* **328**: 490–3.

- PPBio. 2005. Programa de pesquisa em biodiversidade <https://ppbio.inpa.gov.br/en/home>.
- Prado JL, Martinez-Maza C, and Alberdi MT. 2015. Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* **425**: 41–9.
- Prestes-Carneiro G, Béarez P, Bailon S, *et al.* 2016. Subsistence fishery at Hatahara (750–1230 CE), a pre-Columbian central Amazonian village. *J Archaeol Sci Reports* **8**: 454–62.
- Puckett DO. 2018. A survey of ant-associated fungal diversity in canopy bromeliads from the Ecuadorian Amazon.
- Pupim FN, Sawakuchi AO, Almeida RP de, *et al.* 2019. Chronology of Terra Firme formation in Amazonian lowlands reveals a dynamic Quaternary landscape. *Quat Sci Rev* **210**: 154–63.
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlshaw G, and Mace GM. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci* **267**: 1947–52.
- Quintero I and Jetz W. 2018. Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature* **555**: 246–50.
- Rahbek C, Borregaard MK, Antonelli A, *et al.* 2019. Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science* **365**: 1114–9.
- RAISG. 2020. Amazonian Network of Georeferenced Socio-Environmental Information <https://www.amazoniasocioambiental.org/en/>. Viewed
- Rangel TF, Edwards NR, Holden PB, *et al.* 2018. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science* **361**.
- Räsänen M, Neller R, Salo J, and Jungner H. 1992. Recent and ancient fluvial deposition systems in the Amazonian foreland basin, Peru. *Geol Mag* **129**: 293–306.
- Räsänen ME, Salo JS, Jungner H, and Pittman LR. 1990. Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nov* **2**: 320–32.
- Raup DM. 1986. Biological extinction in earth history. *Science* **231**: 1528–33.
- Raven PH, Gereau RE, Phillipson PB, *et al.* 2020. The distribution of biodiversity richness in the tropics. *Sci Adv* **6**: eabc6228.
- Reis A, Magne K, Massot S, *et al.* 2019. Amaryllidaceae alkaloids: identification and partial characterization of montanine production in *Rhodophiala bifida* plant. *Sci Rep* **9**: 1–11.
- Reis RE, Albert JS, Dario F Di, *et al.* 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *J Fish Biol* **89**: 12–47.
- Réjaud A, Rodrigues MT, Crawford AJ, *et al.* 2020. Historical biogeography identifies a possible role of Miocene wetlands in the diversification of the Amazonian rocket frogs (Aromobatidae: *Allobates*). *J Biogeogr* **47**: 2472–82.
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, *et al.* 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc R Soc B Biol Sci* **279**: 681–9.
- Ribas CC, Moyle RG, Miyaki CY, and Cracraft J. 2007. 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**: 2399–408.
- Richardson JE, Pennington RT, Pennington TD, and Hollingsworth PM. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* **293**: 2242–5.
- Richey JE, Nobre C, and Deser C. 1989. Amazon river discharge and climate variability: 1903 to 1985. *Science* **246**: 101–3.
- Ricklefs RE and Schluter D. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press Chicago.
- Riff D, R. Romano PS, Oliveira GR, and Aguilera OA. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. In: Hoorn C, Wesselingh FP, eds. *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look Into the Past*. New York: Blackwell Publishing, 259–280. ISBN: 978-1-4051-8113-6.
- Ritter CD, Dunthorn M, Anslan S, *et al.* 2020. Advancing biodiversity assessments with environmental DNA: Long-read technologies help reveal the drivers of Amazonian fungal diversity. *Ecol Evol* **10**: 7509–24.
- Roberts M. 1839. *Sketches of the animal and vegetable productions of America*. London.; J.W. Parker.
- Rohrmann A, Sachse D, Mulch A, *et al.* 2016. Miocene orographic uplift forces rapid hydrological change in the southern central Andes. *Sci Rep* **6**: 1–7.
- Roncal J, Kahn F, Millan B, *et al.* 2013. Cenozoic colonization and diversification patterns of tropical American palms: evidence from *Astrocaryum* (Arecaceae). *Bot J Linn Soc* **171**: 120–39.
- Roosevelt AC. 2013. The Amazon and the Anthropocene: 13,000 years of human influence in a tropical rainforest. *Anthropocene* **4**: 69–87.
- Rosser N, Shirai LT, Dasmahapatra KK, *et al.* 2021. The Amazon river is a suture zone for a polyphyletic group of co-mimetic heliconiine butterflies. *Ecography (Cop)* **44**: 177–87.
- Rowe N and Speck T. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytol* **166**: 61–72.
- Roxo FF, Albert JS, Silva GSC, *et al.* 2014. Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored Neotropical catfish subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otothyriinae (Siluriformes: Loricariidae). *PLoS One* **9**: e105564.
- Rull V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Mol Ecol* **17**: 2722–9.
- Rull V. 2011. Origins of Biodiversity. *Science* **331**: 398–9.
- Rull V. 2020. Neotropical Diversification: Historical Overview and Conceptual Insights BT - *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*. In: Rull V, Carnaval AC (Eds). Cham: Springer International Publishing.
- Rull V. 2020. Neotropical diversification: historical overview and conceptual insights. *Neotrop Diversif patterns Process*: 13–49.
- Ruokolainen K, Tuomisto H, Vormisto J, and Pitman N. 2002. Two biases in estimating range Sizes of Amazonian plant species. *J Trop Ecol* **18**: 935–42.
- Sakschewski B, Bloh W Von, Boit A, *et al.* 2016. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nat Clim Chang* **6**: 1032–6.
- Salas-Gismondi R, Flynn JJ, Baby P, *et al.* 2015. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proc R Soc B Biol Sci* **282**: 20142490.

- Salgado-Maldonado G, Novelo-Turcotte MT, Caspeta-Mandujano JM, *et al.* 2016. Host specificity and the structure of helminth parasite communities of fishes in a Neotropical river in Mexico. *Parasite* **23**.
- Sanchez-Villagra MR, Aguilera O, and Carlini A. 2010. Urumaco and Venezuelan Paleontology. The Fossil Record of the Northern Neotropics. Bloomington and Indianapolis, USA: Indiana University Press.
- Santos CD, Sarmiento H, Miranda FP de, *et al.* 2019. Uncovering the gene machinery of the Amazon River microbiome to degrade rainforest organic matter. *bioRxiv*: 585562.
- Santos M da CF, Ruffino ML, and Farias IP. 2007. 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.
- Santos-Júnior CD, Kishi LT, Toyama D, *et al.* 2017. Metagenome sequencing of prokaryotic microbiota collected from rivers in the upper Amazon basin. *Genome Announc* **5**.
- Saporito RA, Spande TF, Garraffo HM, and Donnelly MA. 2009. Arthropod alkaloids in poison frogs: a review of the dietary hypothesis. *Heterocycles* **79**: 277–97.
- Saporito RA, Donnelly MA, Spande TF, Garraffo HM. 2011. A review of chemical ecology in poison frogs. *Chemoecol* **21**: 1–10.
- Sato H, Kelley DI, Mayor SJ, Calvo MM, Cowling SA, Prentice IC. 2021. Dry corridors opened by fire and low CO₂ in Amazonian rainforest during the Last Glacial Maximum. *Nature Geoscience* **14**: 578–585.
- Scheyer TM, Aguilera OA, Delfino M, *et al.* 2013. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nat Commun* **4**: 1907.
- Schultz ED, Burney CW, Brumfield RT, *et al.* 2017. Systematics and biogeography of the *Automolus infuscatus* complex (Aves; Furnariidae): Cryptic diversity reveals western Amazonia as the origin of a transcontinental radiation. *Mol Phylogenet Evol* **107**: 503–15.
- Schultz ED, Pérez-Emán J, Aleixo A, *et al.* 2019. Diversification history in the *Dendrocincla fuliginosa* complex (Aves: Dendrocolaptidae): insights from broad geographic sampling. *Mol Phylogenet Evol* **140**: 106581.
- Seraphim N, Kaminski LA, Devries PJ, *et al.* 2018. Molecular phylogeny and higher systematics of the metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). *Syst Entomol* **43**: 407–25.
- Shah AA, Gill BA, Encalada AC, *et al.* 2017. Climate variability predicts thermal limits of aquatic insects across elevation and latitude. *Funct Ecol* **31**: 2118–27.
- Shahabuddin G and Ponte CA. 2005. Frugivorous butterfly species in tropical forest fragments: correlates of vulnerability to extinction. *Biodivers & Conserv* **14**: 1137–52.
- Shepard GH and Ramirez H. 2011. “Made in Brazil”: Human dispersal of the Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in ancient Amazonia. *Econ Bot* **65**: 44–65.
- Silva JMC Da, Rylands AB, and Fonseca GAB Da. 2005. The fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conserv Biol* **19**: 689–94.
- Silva SM, Peterson AT, Carneiro L, *et al.* 2019. A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Sci Adv* **5**: eaat5752.
- Sleen P van der and Albert JS. 2017. *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas*. Princeton University Press.
- Sobral-Souza T, Lima-Ribeiro MS, and Solferini VN. 2015. Biogeography of Neotropical rainforests: Past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evol Ecol* **29**: 643–55.
- Sombroek W. 2000. Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amaz* **30**: 81.
- Soulé ME. 1985. What is conservation biology? *Bioscience* **35**: 727–34.
- Souza-Filho JP, Souza RG, Hsiou AS, *et al.* 2018. A new caimanine (Crocodylia, Alligatoroidea) species from the Solimões Formation of Brazil and the phylogeny of Caimaninae. *J Vertebr Paleontol* **38**: e1528450.
- Stebbins GL. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level* (Harvard University Press, Ed). Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.
- Stehli FG and Webb SD. 1985. The Great American biotic Interchange. Springer Science & Business Media.
- Stenseth NC. 1984. The Tropics: Cradle or Museum? *Oikos* **43**: 417–20.
- Stork NE. 2018. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annu Rev Entomol* **63**: 31–45.
- Stouffer PC, Jirinec V, Rutt CL, *et al.* 2021. Long-term change in the avifauna of undisturbed Amazonian rainforest: ground-foraging birds disappear and the baseline shifts (J Lawler, Ed). *Ecol Lett* **24**: 186–95.
- Tedesco PA, Beauchard O, Bigorne R, *et al.* 2017. A global database on freshwater fish species occurrence in drainage basins. *Sci Data* **4**: 170141.
- Terborgh J and Andresen E. 1998. The composition of Amazonian forests: Patterns at local and regional scales. *J Trop Ecol*: 645–64.
- Ter-Steege H, Pitman NCA, Phillips OL, *et al.* 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* **443**: 444–7.
- Ter-Steege H, Prado PI, Lima RAF de, *et al.* 2020. Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Sci Rep* **10**: 10130.
- Testo WL, Sessa E, and Barrington DS. 2019. The rise of the Andes promoted rapid diversification in Neotropical *Phlegmarius* (Lycopodiaceae). *New Phytol* **222**: 604–13.
- Thatcher VE. 2006. *Amazon Fish Parasites*. Pensoft Publishers.
- Thode VA, Sanmartin I, and Lohmann LG. 2019. 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.
- Thom G and Aleixo A. 2015. Cryptic speciation in the white-shouldered antshrike (*Thamnophilus aethiops*, Aves--Thamnophilidae): The tale of a transcontinental radiation across rivers in lowland Amazonia and the northeastern Atlantic Forest. *Mol Phylogenet Evol* **82**: 95–110.
- Thom G, Amaral FR Do, Hickerson MJ, *et al.* 2018. Phenotypic and Genetic Structure Support Gene Flow Generating Gene Tree Discordances in an Amazonian Floodplain Endemic Species (A Leache, Ed). *Syst Biol* **67**: 700–18.

- Thom G, Xue AT, Sawakuchi AO, *et al.* 2020. Quaternary climate changes as speciation drivers in the Amazon floodplains. *Sci Adv* **6**: eaax4718.
- Tokuyama T and Daly JW. 1983. Steroidal alkaloids (batrachotoxins and 4 β -hydroxybatrachotoxins), "indole alkaloids" (calycanthine and chimonanthine) and a piperidinyl-dipyridin. *Tetrahedron* **39**: 41–7.
- Tuomisto H, Doninck J Van, Ruokolainen K, *et al.* 2019. Discovering floristic and geoeological gradients across Amazonia. *J Biogeogr* **46**: 1734–48.
- Tuomisto H, Zuquim G, and Cárdenas G. 2014. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography (Cop)* **37**: 1034–46.
- Ulloa Ulloa C and Neill DA. 2006. *Phainantha shuariorum* (Melastomataceae), una especie nueva de la Cordillera del Cóndor, Ecuador, disyunta de un género guayanés. *Novon A J Bot Nomencl* **16**: 281–5.
- Urban MA, Nelson DM, Jiménez-Moreno G, *et al.* 2010. Isotopic evidence of C4 grasses in southwestern Europe during the Early Oligocene--Middle Miocene. *Geology* **38**: 1091–4.
- Vacher J, Chave J, Ficetola FG, *et al.* 2020. Large-scale DNA-based survey of frogs in Amazonia suggests a vast underestimation of species richness and endemism. *J Biogeogr* **47**: 1781–91.
- Valen L Van. 1973. A new evolutionary law. *Evol Theory* **30**: 1–30.
- Vargas OM, Ortiz EM, and Simpson BB. 2017. Conflicting phylogenomic signals reveal a pattern of reticulate evolution in a recent high-Andean diversification (Asteraceae: Asteraceae: *Diplostephium*). *New Phytol* **214**: 1736–50.
- Vasconcelos TNC, Alcantara S, Andrino CO, *et al.* 2020. Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proc R Soc B Biol Sci* **287**: 20192933.
- Vellend M and Orrock JL. 2009. Ecological and genetic models of diversity: lessons across disciplines. *Theory Isl Biogeogr Revisited*, Princet Univ Press, Princetón: 439–61.
- Vianna RT and Boeger WA. 2019. Neotropical Monogenoidea. 60. Two new species of *Gyrodactylus* (Monogenoidea: Gyrodactylidae) from the armored-catfish, *Pareiorhaphis parmula* Pereira (Loricariidae) and from the cascarudo, *Callichthys callichthys* (Linnaeus) (Callichthyidae) from Brazil. *Zootaxa* **4551**: 87.
- Vicentini A, Barber JC, Aliscioni SS, *et al.* 2008. The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. *Glob Chang Biol* **14**: 2963–77.
- Vieira R and Höfer H. 2021. Butterflies of the Amazon <https://www.amazonian-butterflies.net>. Viewed
- Voelker G, Marks BD, Kahindo C, *et al.* 2013. River barriers and cryptic biodiversity in an evolutionary museum. *Ecol Evol* **3**: 536–45.
- Vogt RC and Bernhard R. 2003. Biodiversidade e biogeografia de répteis e anfíbios da Amazônia.
- Wallace AR. 1852. On the Monkeys of the Amazon. *Ann Mag Nat Hist* **14**: 451–4.
- Wang X, Edwards RL, Auler AS, *et al.* 2017. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature* **541**: 204–7.
- Watling J, Iriarte J, Mayle FE, *et al.* 2017. Impact of pre-Columbian "geoglyph" builders on Amazonian forests. *Proc Natl Acad Sci* **114**: 1868–73.
- Webb SD. 1991. Ecogeography and the great American interchange. *Paleobiology*: 266–80.
- Weldon PJ, Kramer M, Gordon S, *et al.* 2006. A common pumiliotoxin from poison frogs exhibits enantioselective toxicity against mosquitoes. *Proc Natl Acad Sci* **103**: 17818–17821.
- Wesselingh FP and Ramos M-IF. 2010. Amazonian aquatic invertebrate faunas (Mollusca, Ostracoda) and their development over the past 30 Million Years. In: *Amazonia: Landscape and Species Evolution*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell Publishing Ltd.
- Wesselingh FP and Salo JA. 2006. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Ser Geol* **133**: 439–58.
- Wilkinson MJ, Marshall LG, Lundberg JG, and Kreslavsky MH. 2010. Megafan environments in northern South America and their impact on Amazon Neogene aquatic ecosystems. *Amaz Landsc species Evol a look into past*: 162–84.
- Winemiller KO and Jepsen DB. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J Fish Biol* **53**: 267–96.
- Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, *et al.* 2016. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* **351**: 128–9.
- Wing SL, Herrera F, Jaramillo CA, *et al.* 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *Proc Natl Acad Sci* **106**: 18627–32.
- Wittmann F, Householder E, Piedade MTF, *et al.* 2013. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography (Cop)* **36**: 690–707.
- WWF. 2016. Living planet: Report 2016: Risk and resilience in a new era. Gland, Switzerland.

INFORMAÇÕES DE CONTATO

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

SPA Technical-Scientific Secretariat South America
Av. Ironman Victor Garrido, 623
São José dos Campos – São Paulo
Brazil
spasouthamerica@unsdsn.org

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