

Capítulo 2 em Síntese

Evolução da biodiversidade da Amazônia



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



THE AMAZON WE WANT
Science Panel for the Amazon

Evolução da biodiversidade da Amazônia

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 Principais e Recomendações

- 1) A Amazônia representa a maior concentração de biodiversidade no planeta, com cerca de 10% de todas as espécies de plantas vasculares e vertebrados conhecidas, proporcionando recursos genéticos, ecológicos e econômicos essenciais para a população da Amazônia e a sociedade global como um todo.
- 2) A biodiversidade da Amazônia é distribuída de forma heterogênea entre vários diferentes ecossistemas e ambientes, cada um deles abrigando processos ecológicos e evolucionários únicos. Como os padrões de biodiversidade (como riqueza e endemidade) são muitas vezes idiosincráticos, cada região e grupo taxonômico deve ser estudado individualmente.
- 3) A biodiversidade da Amazônia tem origem em processos naturais que operam há um considerável período de tempo (dezenas de milhões de anos) através de uma vasta escala espacial por todo o continente sul-americano.
- 4) Preservar a biodiversidade da Amazônia depende da manutenção dos processos evolucionários e ecológicos que a geraram. A diversificação da biota local responde não apenas a mudanças nas paisagens e climas, mas também à presença de outras espécies. A biodiversidade da Amazônia gera mais biodiversidade, local e regionalmente.

- 5) Entender e preservar a Amazônia exige investimentos financeiros de décadas, além do apoio político para a ciência da diversidade amazônica, priorizando grupos científicos locais e institutos de pesquisa e educação focados no estudo da biodiversidade amazônica em múltiplas escalas espaciais e temporais. Treinar a próxima geração de cientistas e conservacionistas da Amazônia é, também, uma necessidade.

Resumo Este capítulo revisa a história evolutiva dos ecossistemas terrestres e marinhos da Amazônia, que envolveram eventos geológicos e climáticos durante milhões de anos por toda a América do Sul. O capítulo também discute a importância das barreiras geográficas, a heterogeneidade dos habitats, as mudanças climáticas e interações de espécies na geração e manutenção dos ecossistemas com maior biodiversidade no planeta. Essa história única produziu ambientes heterogêneos e habitats diversos em múltiplas escalas geográficas, que alteraram as conexões entre as populações e permitiram a criação da biota mais diversa da Terra.

Evolução da Floresta Amazônica As plantas produtoras de flores (Angiosperma) constituem a principal estrutura física das florestas tropicais amazônicas. Exibem uma ampla variedade de formas de crescimento, incluindo árvores lenhosas, arbustos e

^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, França

^e Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED), University of Amsterdam, Spui 21, 1012 WX Amsterdã, Países Baixos

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

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

^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

cipós, bem como epífitos, junças herbáceas, gramíneas e bambus clonais¹. Estudos de DNA sugerem que as plantas floríferas se originaram no Baixo Cretáceo (há cerca de 145–100 milhões de anos)², e fósseis indicam que elas não chegaram a dominar os ecossistemas tropicais até após o Alto Cretáceo (há cerca de 66 milhões de anos)^{3–7}.

Enquanto algumas linhagens amazônicas possuem origens genuinamente antigas, datando da primeira fase da era Cenozoica ou Cretácea, a maioria das espécies atualmente presentes na Amazônia surgiram nos últimos milhões de anos^{8–13}. A ampla gama de idades evolutivas das espécies amazônicas sugere que a formação da atual biodiversidade ocorreu durante um longo período de tempo⁸, influenciada por várias mudanças na paisagem física ao longo desse período¹⁴.

A última vez que a Amazônia passou por uma extinção em massa (antes da atual crise de biodiversidade) foi há cerca de 66 milhões de anos, associada ao evento do impacto do asteroide no Cretáceo-Paleogeno [K-Pg]^{7,15,16}. A maioria dos modernos grupos de organismos amazônicos diversificou-se rapidamente após esse evento, incluindo aves^{17,18}, borboletas^{19–21}, e peixes^{22,23}. As comunidades de plantas semelhantes àquelas observadas nas modernas florestas tropicais da Amazônia foram vistas inicialmente no Paleoceno (há cerca de 66–56 milhões de anos^{24,25}), com muitas linhagens de plantas se diversificando no Eoceno (há cerca de 58–41 milhões de anos²⁶). A diversidade de plantas nas florestas tropicais pode ter atingido seu pico durante o Eoceno em uma época com predominância de climas tropicais úmidos em quase toda a América do Sul^{25,27–29}. Evidências nas florestas neotropicais no Paleoceno incluem membros das principais famílias de plantas, tais como algumas plantas aromáticas (ex: *Araceae*, *Zingiberaceae*), arbustos (ex: *Malvaceae*), cipós (ex: *Menispermaceae*) e árvores (ex: palmeiras, *Lauraceae*^{24,30,31}).

As estações mais secas e os climas mais frios da fase inicial do Oligoceno (há cerca de 30 milhões de anos) contribuíram para grandes mudanças na vegetação em algumas partes da América do Sul. As florestas

na América do Sul, que já foram úmidas, contínuas e distribuídas de forma abrangente, dividiram-se em duas, a floresta tropical amazônica e a Mata Atlântica, em razão da expansão das florestas subtropicais de matas abertas na parte central da América do Sul e o estabelecimento da Diagonal sazonalmente seca^{32–37}. Essas mudanças na vegetação coincidiram com o início da elevação das Serras da Mantiqueira na região leste do Brasil, assim como no norte dos Andes do Peru até a Venezuela, sendo que esses eventos contribuíram para substanciais alterações nas correntes de ar e nos regimes climáticos da América do Sul. Climas cada vez mais secos e habitats do tipo savana aberta foram acompanhados por alterações substanciais na composição das espécies (ex: palmeiras), origem das gramíneas C4^{38–40}, e expansão de campos naturais e matas abertas sobre habitats de florestas fechadas^{41,42}.

A contínua elevação dos Andes no Norte e a precipitação orográfica⁴³ durante o Mioceno (há cerca de 23–5,3 milhões de anos) levaram a uma profunda reorganização da rede fluvial e à formação da mega-área alagada do sistema Pebas^{3,44–46} (Figura 2.1). Esse sistema foi formado por um imenso (até 1 milhão de km², por vezes) conjunto lacustre e alagado de ambientes situados nas planícies da Amazônia Ocidental^{46–48}. Essas florestas alagadas, de forma sazonal e permanente, incluíam palmeiras (isto é, *Grimsdalea*), samambaias e gramíneas (*Poa-ceae*)^{42,45,49,50}. Adicionalmente, incursões marinhas a partir do sul do Mar do Caribe até a Amazônia Ocidental permitiram que táxons estuarinos e tolerantes ao sal colonizassem os arredores do Pebas^{47,50,51}.

Ao fim do Mioceno e do Plioceno (há cerca de 10,0–4,5 milhões de anos), o preenchimento das bacias sedimentares da Amazônia ocidental com sedimentos vindos dos Andes, levou a uma nova reorganização da drenagem e o surgimento do Rio Amazonas moderno e transcontinental. Com o fim do sistema Pebas, a maior parte da fauna de moluscos foi extinta, causando o primeiro evento significativo de extinção dos crocodilianos pan-amazônicos^{52,53}. Em forte contraste com a alta substituição de moluscos e crocodilianos, a fauna de peixes na moderna Amazônia permaneceu basicamente inalterada em nível

de gênero e acima (há cerca de 9-4,5 milhões de anos⁵⁴). As antigas superfícies alagadas do sistema Pebas foram colonizadas por muitas linhagens diferentes^{14,55}, em um processo de expansão das terras altas florestais que, segundo estudos, continuou até o fim do Pleistoceno⁵⁶. Mudanças nas paisagens também levaram a uma crescente diversificação de numerosas linhagens de plantas, como as plantas que produzem flores do gênero *Inga* (Legumes⁵⁷) e *Guatteria* (*Annonaceae*⁵⁸). Por volta da mesma época, as encostas andinas foram colonizadas por várias linhagens de plantas, incluindo espécies das famílias *Malvaceae*⁵⁹, *Arecaceae* (ou seja, palmeiras⁶⁰), e *Chloranthaceae* (*Hedyosmum*⁶¹). Ao fim do Mioceno até o Plioceno (há cerca de 11-4 milhões de anos⁶²), a elevação da cordilheira oriental dos Andes colombianos completou o isolamento das bacias cisandinas (Orinoco-Amazonas) em relação às bacias transandinas (encostas do Pacífico, Magdalena e Maracaibo), levando ao isolamento de suas biotas aquáticas. Indícios sugerem a existência de uma imensa diversidade de espécies de plantas durante o Mioceno, graças à combinação de baixa sazonalidade, alta precipitação e substrato heterogêneo edáfico²⁵.

A elevação no Neogeno dos Andes do Norte (há cerca de 23-2,6 milhões de anos) teve impactos profundos nas paisagens amazônicas, afetando a diversificação e a adaptação de linhagens tanto nas planícies (<250 m) quanto nos planaltos (>300 m)^{54,62-64}. Diferentes padrões de diversificação foram detectados dentro e entre os grupos de planícies e planaltos, com maior riqueza de espécies nas planícies e maior endemismo de espécies nos planaltos⁶⁵. A elevação do Norte dos Andes e seu histórico climático foram os principais motores para a rápida radiação das plantas⁶⁶⁻⁷¹ e animais no Andes Central^{46,64,72}. Próximo ao topo das montanhas, as plantas do ecossistema *páramo* apresentam uma das mais altas taxas de especiação já registradas no planeta^{61,73,74}.

Durante o Quaternário (os últimos 2,6 milhões de anos), o resfriamento do clima global e os ciclos glaciais, juntamente com processos regionais geomorfológicos, alteraram importantes aspectos das paisagens amazônicas. Megaleques aluviais (placas de sedimentos de mais de 10.000 km²) se estendem dos Andes até a Amazônia (ex:⁷⁵⁻⁷⁷), e planícies de



Figure 2.1 Diversidade amazônica do passado e a paisagem da mega-área úmida. Esquerda: Mudanças na diversidade através do tempo, como mostrado pelos registros fósseis. Nota-se que a diversidade florística permaneceu alta durante o Paleógeno (ca. 60 Ma), enquanto crocodilos e moluscos diversificaram-se com o surgimento da mega-área alagada e declínio com sua extinção (modified from ⁴⁴). Direito: Reconstrução da paisagem Amazônica durante o Mioceno médio-tardio (16–7 Ma), destacando o jacaré gigante *Purussaurus brasiliensis* predando um *Trigonodon toxodont*. Ilustração de Orlando Grillo⁴⁴.

inundação apresentavam tamanhos variados dependendo das mudanças nos padrões globais de precipitação e nível do mar⁵⁶.

Os efeitos dessas importantes mudanças no clima e na paisagem e composição da vegetação ainda não foram completamente compreendidos. Estudos diretos de registros sedimentares e de fósseis^{45,50,78}, bem como de modelos climáticos^{79–81}, sugerem padrões gerais de cobertura de vegetação regional (isto é, florestas, savanas) relativamente mais estáveis na América do Sul tropical em relação a outras regiões no mundo nos últimos 100.000 anos^{25,82,83}.

Dados de várias fontes não corroboram as variações climáticas no Pleistoceno como causa principal da formação da biodiversidade na Amazônia. Provas diretas de registros fósseis indicam que a maioria das espécies de plantas e peixes da Amazônia se originou muito antes do Pleistoceno^{25,84,85}. Na verdade, os fósseis da paleobiota Amazônica eram basicamente compostos de gêneros modernos do Mioceno (há cerca de 22–5 milhões de anos), incluindo gramineas⁴² e peixes⁸⁶. Estudos de perfis de pólen em núcleos de sedimentos indicam que os ecossistemas de savanas e campos abertos nunca foram comuns nas planícies amazônicas^{87–89}. Finalmente, estudos de DNA em muitos grupos modernos de plantas e animais apontam para taxas relativamente constantes de diversificação durante os últimos milhões de anos, sem variações abruptas durante o Pleistoceno^{12,90}.

Entretanto, algumas áreas de planalto dos escudos das Guianas e brasileiros na Amazônia oriental passaram por profundas alterações na estrutura da vegetação durante o Quaternário^{80,91}, em proporções relativas de florestas fechadas, florestas abertas e savanas-matas abertas^{80,83,92}. Os efeitos das variações climáticas no Pleistoceno sobre a diversificação da biota amazônica ainda não são completamente compreendidos. Estudos contínuos sobre a história evolutiva dos organismos da Amazônia que caracterizam os ambientes distintos da região são essenciais para o aperfeiçoamento de modelos de previsão dos efeitos de futuras mudanças climáticas antropogênicas⁹³.

Formação da Megadiversa Biota Amazônica A biodiversidade amazônica formou-se através de uma única e não replicável combinação de processos geológicos, climáticos e biológicos através de amplas escalas espaciais e temporais, envolvendo táxons distribuídos por todo o continente sul-americano e que evoluíram durante dezenas de milhões de anos (Figura 2.1).

Quão antigas são as espécies da Amazônia? As espécies da Amazônia e táxons em hierarquia mais altas exibem uma grande variedade de idades evolutivas, à medida que a Amazônia atuou simultaneamente como berço evolutivo (isto é, um local para origem de espécies) e museu (isto é, as espécies tendem a se acumular em vista das baixas taxas de extinção). Esse padrão é observado em muitos grupos taxonômicos (ex: plantas⁹⁴, rã-foguete da Amazônia ou *Allobates*⁹⁵, e peixes⁶⁵), apesar de existirem exceções^{96,97}. Ao mesmo tempo, padrões contrastantes centro-áreas periféricas são observados em muitos táxons neotropicais^{65,98–100}. Mesmo que todas as biotas regionais sejam compostas por táxons com variadas idades evolutivas, o perfil de idade é distorcido para Eras mais antigas nos escudos em relação às planícies, representadas pelas bacias sedimentares. Apesar de, tanto espécies jovens quanto antigas serem encontradas nos escudos e na base dos Andes, as formações de espécies nas bacias sedimentares são basicamente compostas de espécies mais jovens.

Dinâmica de diversificação A partir de uma perspectiva macroevolutiva, a quantidade de espécies em uma região geográfica pode ser definida como um equilíbrio entre taxas de especiação e imigração que levam ao aumento nas quantidades gerais de espécies, e a extinção que reduz a riqueza das espécies^{96,101,102}. A diversificação, como resposta a barreiras geográficas, é um dos processos mais comuns que facilitam a especiação (especiação alopátrica). A elevação dos Andes separou táxons nas planícies previamente conectadas, evitando a dispersão e estabelecendo novos habitats que promoveram a evolução de linhagens novas e independentes^{103–105}. Esse isolamento levou a América do Sul a abrigar uma megafauna endêmica de mamíferos¹⁰⁶. As placas tectônicas que elevaram os Andes e causaram

grandes mudanças ambientais também elevaram a rota terrestre que encerrou um longo isolamento da América do Sul em relação a outros continentes durante a maior parte do Cenozoico¹⁰⁷. Esse isolamento, que levou a América do Sul a abrigar uma peculiar megafauna mamífera endêmica, foi interrompido quando a formação do Istmo do Panamá facilitou um intercâmbio biótico entre a América do Norte e a América do Sul, através do evento conhecido como Grande Intercâmbio Americano¹⁰⁸. Essa conexão teve grandes implicações para a formação histórica da fauna e flora amazônica.

A reorganização da rede fluvial provocada pela elevação dos Andes também fragmentou a fauna aquática da região noroeste da América do Sul, deixando um claro sinal sobre a maioria dos táxons¹⁰³. Entre as famílias de peixes de água doce, a diversidade relativa das espécies e as distribuições biogeográficas eram efetivamente modernas ao fim do Mioceno. Mudanças na conectividade das paisagens também afetaram significativamente a dispersão, o fluxo genético e a diversificação a biota dentro da Amazônia. Os grandes rios das planícies amazônicas, por exemplo, representam importantes barreiras geográficas para grupos de primatas (ex:^{109,110}), aves^{92,111}, peixes¹¹², borboletas^{113,114}, vespas¹¹⁵, e plantas¹¹⁶⁻¹¹⁹. Com respeito as aves, um dos grupos mais bem estudados na Amazônia, foi demonstrado que as espécies das florestas não inundadas das terras altas possuem diferentes associações ecológicas e histórias evolutivas relativas às espécies que habitam as planícies de inundação e aquelas presentes nas áreas de vegetação aberta (Figura 2.2). Entretanto, como os organismos possuem características significativamente diferentes (como capacidade de dispersão e tolerância fisiológica), as mesmas condições nas paisagens que permitem conexões demográficas e genéticas em alguns grupos podem reduzir as conexões em outros. Por exemplo, enquanto grandes rios nas planícies, tais como o Amazonas e o Negro, constituem barreiras eficazes para a dispersão de espécies de macacos e aves dos planaltos (representando fronteiras entre espécies estreitamente relacionadas desses grupos¹²⁰), esses mesmos cursos de água atuam como corredores de dispersão para espécies ribeirinhas e de planícies

inundáveis de peixes, aves, mamíferos e plantas com sementes dispersadas por peixes ou tartarugas (ex:^{54, 121}).

Tanto habitats terrestres quanto aquáticos foram profundamente afetados por mudanças climáticas, especialmente mudanças nos padrões de precipitação e níveis do mar, durante milhões de anos. Acredita-se que antigas mudanças climáticas alteraram ciclicamente a distribuição dos habitats amazônicos, tais como florestas fechadas, florestas abertas, vegetação não florestal e florestas adaptadas ao frio, muitas vezes causando fragmentação e especiação das populações^{80,83,92,122}. As variações climáticas das Eras glaciais do Pleistoceno (2,6-0,01 milhões de anos), em sinergia com a caça realizada pelas populações humanas¹²³, reduziram a megafauna da América do Sul em cerca de 80%^{124,125}. Essas extinções provavelmente reduziram a população de espécies de árvores de grandes sementes que dependiam dos grandes herbívoros para dispersão e, conseqüentemente, a variação em tamanho de árvores de grandes sementes declinou aproximadamente 26-31%¹²⁶. Além disso, como o tamanho de frutos relaciona-se à densidade da madeira, acredita-se que a diminuição das árvores de grandes sementes dispersadas por animais reduziu o estoque de carbono na Amazônia em aproximadamente 1,5% após a extinção da megafauna¹²⁶.

A heterogeneidade dos habitats também teve um papel relevante na formação da biodiversidade amazônica. A elevação dos Andes, em média de 4.000 m, criou habitats e climas heterogêneos, ao mesmo tempo em que levou à umidificação das planícies amazônicas e à aridificação da Patagônia^{127,128}. Esse evento forneceu numerosas oportunidades para eventos de colonização, adaptação e especiação em uma abundância de táxons, incluindo sapos, aves e plantas em diferentes momentos^{59,104,129,130}. Conseqüentemente, os Andes possuem uma biodiversidade altamente desproporcional em relação à área de sua superfície¹³¹. Ciclos repetidos de conectividade ecológica e isolamento espacial nos Andes (conforme observado nos *páramos* atuais) podem ter atuado como uma “bomba de espécies”, aumentando significativamente as taxas de

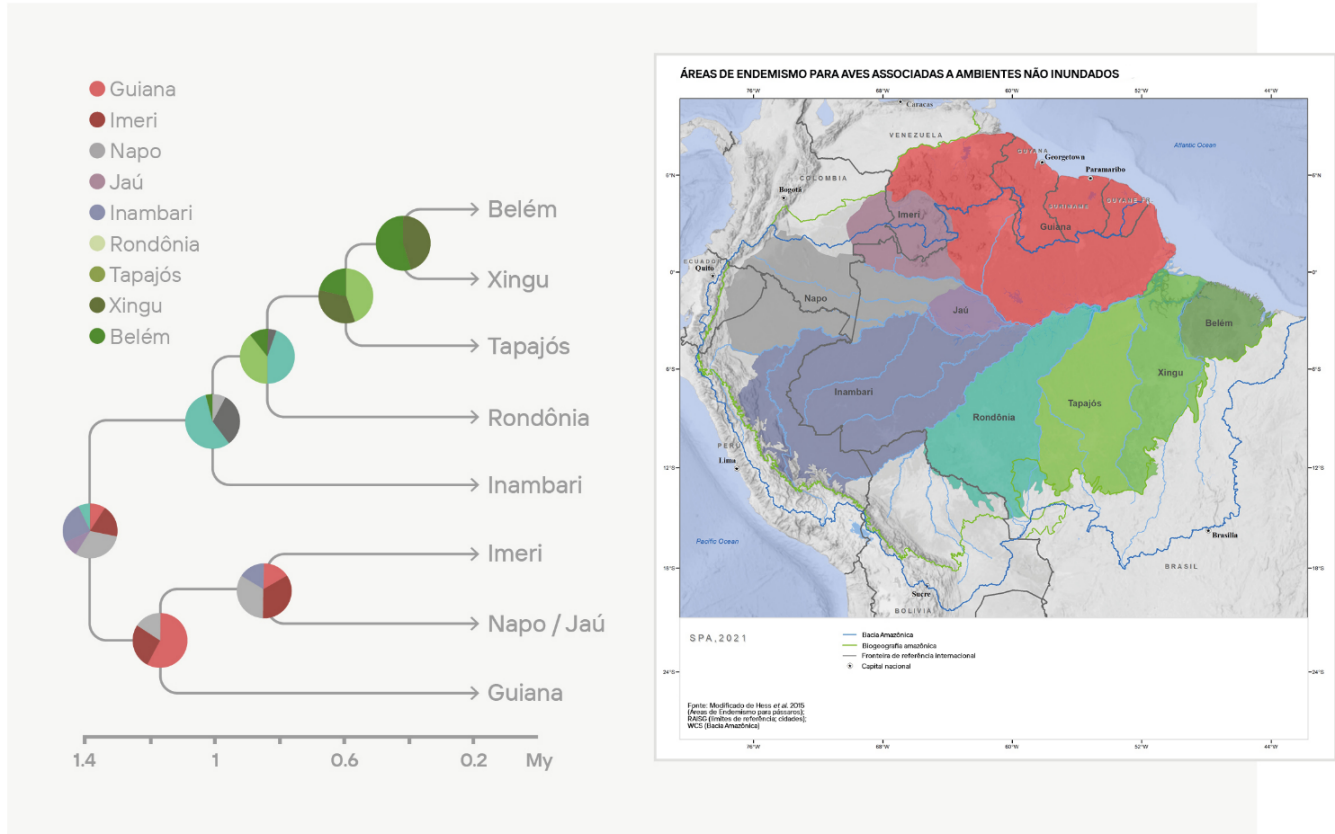


Figura 2.2 Resumo dos padrões de diversificação de 21 clados taxonômicos das aves da Amazônia restritos às florestas de terra firme. Esquerda: Relação entre nove áreas de endemismo, inferida a partir de dados genéticos; os gráficos denotam as probabilidades da área ancestral. Direita: Áreas de endemismo reconhecidas atualmente para aves em terra firme.

especiação nos táxons Andinos de áreas de alta elevação em vista da ação combinada de alopatría, seleção natural e adaptação^{68,74,90}.

Entrelaçados a esses processos nas paisagens, temos inúmeros processos bióticos que criam novas espécies e evitam a extinção (ex: competição, predação, parasitismo, mutualismo e cooperação). Essas interações bióticas podem levar à evolução conjunta de novas características, aumentar a heterogeneidade estrutural e dimensões funcionais dos habitats, além de aumentar a diversidade genética e fenotípica dos ecossistemas amazônicos. Os comportamentos dos organismos afetam significativamente e até mesmo criam muitos habitats importantes na Amazônia. Minhocas (Clitellata, Annelida) representam um exemplo clássico de como a cons-

trução de nichos aumenta a heterogeneidade e a biodiversidade na Amazônia. As minhocas são importantes engenheiras dos ecossistemas, cujas atividades ajudam a mineralizar a matéria orgânica do solo, construir e manter a estrutura do solo, estimular o crescimento das plantas e proteger as plantas de pragas¹³². Vários outros táxons amazônicos são também importantes engenheiros dos ecossistemas terrestres, incluindo fungos¹³³, cupins¹³⁴, e formigas¹³⁵.

A adaptação a habitats específicos tem contribuído significativamente para a diversificação das espécies nessa região. Por exemplo, a grande extensão geográfica da Amazônica, associada à sua diversidade em termos de tipos de solo, proporciona múltiplas oportunidades para especiação ecológica^{136,137}. O gradiente leste-a-oeste na fertilidade do

solo encontra paralelo com um gradiente na composição das espécies, densidade da madeira, massa da semente e produtividade da madeira (mas não da biomassa florestal^{138,139}). Da mesma forma, os diferentes níveis de inundação da floresta durante o ciclo anual de inundações têm contribuído para a formação de diversos tipos de habitat e especiações nos grupos de aves e peixes^{112,121,140,141}, com populações historicamente maiores e mais conectadas na Amazônia Ocidental^{141,142}.

Conclusões A diversidade singular dos organismos amazônicos foi gerada ao longo de milhões de anos e representa uma grande parcela da diversidade conhecida e desconhecida do planeta. Como a Amazônia possui conexões atuais e históricas com muitos outros biomas neotropicais, a destruição florestal e a perda de espécies têm impactos diretos tanto local quanto regionalmente. O atual declínio na biodiversidade da Amazônia ameaça o processo evolutivo que regula a origem e manutenção da diversidade das espécies em todas essas áreas. Estratégias efetivas de conservação devem levar em conta os processos evolutivos e ecológicos que geram e mantêm a diversidade das espécies locais nas muitas comunidades biológicas singulares presentes nessa grande área ecologicamente heterogênea. Por exemplo, quando prioridades de preservação são observadas a partir do ponto de vista evolutivo, as áreas com a mesma quantidade de espécies podem não compartilhar a mesma relevância de preservação. Ao contrário, áreas que detêm montantes distintos, únicos e/ou mais altos de linhagens evolutivas devem ter maior prioridade em termos de preservação. Ao priorizar regiões com alta diversidade genética, níveis mais altos de singularidade filogenética e um espectro mais amplo da genealogia da vida, os cientistas podem maximizar opções futuras, tanto para a contínua evolução da vida no planeta quanto para seu benefício à sociedade. Níveis máximos de diversidade filogenética global permitem que o ecossistema e as plantas desempenhem melhor suas funções globalmente e, em geral, a serviço da humanidade.

Referências

1. Rowe, N. & Speck, T. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytol.* 166, 61–72 (2005).
2. Magallón, S., Gómez-Acevedo, S., Sánchez-Reyes, L. L. & Hernández-Hernández, T. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytol.* 207, 437–453 (2015).
3. Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G. A. & Lorente, M. A. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* 23, 237–240 (1995).
4. Dino, R., Pocknall, D. T. & Dettmann, M. E. Morphology and ultrastructure of elater-bearing pollen from the Albian to Cenomanian of Brazil and Ecuador: implications for botanical affinity. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 105, 201–235 (1999).
5. Mejia-Velasquez, P. J., Dilcher, D. L., Jaramillo, C. A., Fortini, L. B. & Manchester, S. R. Palynological composition of a Lower Cretaceous South American tropical sequence: climatic implications and diversity comparisons with other latitudes. *Am. J. Bot.* 99, 1819–1827 (2012).
6. Carvalho Francisco, J. N. & Lohmann, L. G. Phylogeny and Biogeography of the Amazonian Pachyptera (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *Syst. Bot.* 45, 361–374 (2020).
7. Carvalho, M. R. et al. Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests. *Science* 372, 63 LP – 68 (2021).
8. Cracraft, J. et al. The origin and evolution of Amazonian species diversity. in *Neotropical diversification: patterns and processes* 225–244 (Springer, 2020).
9. Da Silva, J. M. C., Rylands, A. B. & Da Fonseca, G. A. B. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conserv. Biol.* 19, 689–694 (2005).
10. Rull, V. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Mol. Ecol.* 17, 2722–2729 (2008).
11. Rull, V. Origins of Biodiversity. *Science* 331, 398 LP – 399 (2011).
12. Rull, V. Neotropical Diversification: Historical Overview and Conceptual Insights. in (eds. Rull, V. & Carnaval, A. C.) 13–49 (Springer International Publishing, 2020).
13. Santos, C. D., Sarmiento, H., de Miranda, F. P., Henrique-Silva, F. & Logares, R. Uncovering the gene machinery of the Amazon River microbiome to degrade rainforest organic matter. *bioRxiv* 585562 (2019).
14. Antonelli, A., Nylander, J. A. A., Persson, C. & Sanmartín, I. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 9749–9754 (2009).
15. De La Parra, G. F., Jaramillo, C. & Dilcher, D. Paleoeological changes of spore producing plants through the Cretaceous–Paleocene boundary in Colombia. in *Palynology* vol. 32 258–259 (Amer Assoc Stratigraphic Palynologists Foundation C/O Vaughn N M Bryant, JR, 2008).
16. Jacobs, B. F. & Currano, E. D. The impactful origin of neotropical rainforests. *Science* 372, 28 LP – 29 (2021).
17. Claramunt, S. & Cracraft, J. A new time tree reveals Earth history’s imprint on the evolution of modern birds. *Sci. Adv.* 1, e1501005 (2015).

18. Oliveros, C. H. et al. Earth history and the passerine superradiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 7916–7925 (2019).
19. Espeland, M. et al. Ancient Neotropical origin and recent recolonisation: Phylogeny, biogeography and diversification of the Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Mol. Phylogenet. Evol.* 93, 296–306 (2015).
20. Espeland, M. et al. A Comprehensive and Dated Phylogenomic Analysis of Butterflies. *Curr. Biol.* 28, 770–778.e5 (2018).
21. Seraphim, N. et al. Molecular phylogeny and higher systematics of the metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). *Syst. Entomol.* 43, 407–425 (2018).
22. Friedman, M. Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 1675–1683 (2010).
23. Hughes, L. C. et al. Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 6249–6254 (2018).
24. Wing, S. L. et al. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 18627–18632 (2009).
25. Jaramillo, C. et al. The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record. *Amaz. Landsc. species Evol.* 317, 334 (2010).
26. Lohmann, L. G., Bell, C. D., Calió, M. F. & Winkworth, R. C. Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 171, 154–170 (2013).
27. Burnham, R. J. & Graham, A. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 546–589 (1999).
28. Jaramillo, C., Rueda, M. J. & Mora, G. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311, 1893–1896 (2006).
29. Jaramillo, C. et al. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on neotropical vegetation. *Science* 330, 957–961 (2010).
30. Burnham, R. J. & Johnson, K. R. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 359, 1595–1610 (2004).
31. Carvalho, M. R., Herrera, F. A., Jaramillo, C. A., Wing, S. L. & Callejas, R. Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *Am. J. Bot.* 98, 1337–1355 (2011).
32. Bigarella, J. J. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *An Acad Bras Cienc* 47, 411–464 (1975).
33. Costa, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J. Biogeogr.* 30, 71–86 (2003).
34. Orme, A. R. Tectonism, climate, and landscape change. *Phys. Geogr. South Am.* 23–44 (2007).
35. Fouquet, A. et al. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 62, 826–838 (2012).
36. Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M. S. & Solferini, V. N. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evol. Ecol.* 29, 643–655 (2015).
37. Thode, V. A., Sanmartin, I. & Lohmann, L. G. Contrasting patterns of diversification between Amazonian and Atlantic forest clades of Neotropical lianas (Amphilophium, Bignoniaceae) inferred from plastid genomic data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 133, 92–106 (2019).
38. Vicentini, A., Barber, J. C., Aliscioni, S. S., Giussani, L. M. & Kellogg, E. A. The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. *Glob. Chang. Biol.* 14, 2963–2977 (2008).
39. Urban, M. A. et al. Isotopic evidence of C4 grasses in southwestern Europe during the Early Oligocene–Middle Miocene. *Geology* 38, 1091–1094 (2010).
40. Bouchenak-Khelladi, Y., Slingsby, J. A., Verboom, G. A. & Bond, W. J. Diversification of C4 grasses (Poaceae) does not coincide with their ecological dominance. *Am. J. Bot.* 101, 300–307 (2014).
41. Edwards, E. J. & Smith, S. A. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C4 grasses. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 2532–2537 (2010).
42. Kirschner, J. A. & Hoorn, C. The onset of grasses in the Amazon drainage basin, evidence from the fossil record. *Front. Biogeogr.* 12, (2020).
43. Poulsen, C. J., Ehlers, T. A. & Insel, N. Onset of convective rainfall during gradual late Miocene rise of the central Andes. *Science* 328, 490–493 (2010).
44. Hoorn, C. et al. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330, 927–931 (2010).
45. Hoorn, C. et al. The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Glob. Planet. Change* 153, 51–65 (2017).
46. Albert, J. S., Val, P. & Hoorn, C. The changing course of the Amazon River in the Neogene: center stage for Neotropical diversification. *Neotrop. Ichthyol.* 16, (2018).
47. Hoorn, C. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 105, 267–309 (1993).
48. Wesselingh, F. P. & Salo, J. A. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scr. Geol.* 133, 439–458 (2006).
49. Hoorn, C. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle–Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 112, 187–238 (1994).
50. Jaramillo, C. et al. Miocene flooding events of western Amazonia. *Sci. Adv.* 3, e1601693 (2017).
51. Boonstra, M., Ramos, M. I. F., Lammertsma, E. I., Antoine, P.-O. & Hoorn, C. Marine connections of Amazonia: Evidence from foraminifera and dinoflagellate cysts (early to middle Miocene, Colombia/Peru). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 417, 176–194 (2015).

52. Salas-Gismondi, R. et al. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20142490 (2015).
53. Souza-Filho, J. P. et al. A new caimanine (Crocodylia, Alligatoroidea) species from the Solimões Formation of Brazil and the phylogeny of Caimaninae. *J. Vertebr. Paleontol.* 38, e1528450 (2018).
54. Albert, J. S., Petry, P. & Reis, R. E. Major biogeographic and phylogenetic patterns. *Hist. Biogeogr. Neotrop. Freshw. fishes* 1, 21–57 (2011).
55. Roncal, J., Kahn, F., Millan, B., Couvreur, T. L. P. & Pintaud, J.-C. Cenozoic colonization and diversification patterns of tropical American palms: evidence from *Astrocaryum* (Arecaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 171, 120–139 (2013).
56. Pupim, F. N. et al. Chronology of Terra Firme formation in Amazonian lowlands reveals a dynamic Quaternary landscape. *Quat. Sci. Rev.* 210, 154–163 (2019).
57. Richardson, J. E., Pennington, R. T., Pennington, T. D. & Hollingsworth, P. M. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* 293, 2242–2245 (2001).
58. Erkens, R. H. J., Chatrou, L. W., Maas, J. W., van der Niet, T. & Savolainen, V. A rapid diversification of rainforest trees (*Gutteria*; Annonaceae) following dispersal from Central into South America. *Mol. Phylogenet. Evol.* 44, 399–411 (2007).
59. Hoorn, C. et al. Going north and south: The biogeographic history of two Malvaceae in the wake of Neogene Andean uplift and connectivity between the Americas. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 264, 90–109 (2019).
60. Bacon, C. D., Velásquez-Puentes, F. J., Hoorn, C. & Antonelli, A. Iriarteae palms tracked the uplift of Andean Cordilleras. *J. Biogeogr.* 45, 1653–1663 (2018).
61. Martínez, C., Madriñán, S., Zavada, M. & Alberto Jaramillo, C. Tracing the fossil pollen record of *Hedyosmum* (Chloranthaceae), an old lineage with recent Neotropical diversification. *Grana* 52, 161–180 (2013).
62. Montes, C. et al. A Middle to Late Miocene Trans-Andean Portal: Geologic Record in the Tatacoa Desert. *Frontiers in Earth Science* vol. 8 643 (2021).
63. Givnish, T. J. et al. Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchid dispersal. *J. Biogeogr.* 43, 1905–1916 (2016).
64. Rahbek, C. et al. Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science* 365, 1114–1119 (2019).
65. Albert, J. S., Tagliacollo, V. A. & Dagosta, F. Diversification of Neotropical freshwater fishes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 51, 27–53 (2020).
66. Gentry, A. H. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69, 557–593 (1982).
67. Jost, L. Explosive local radiation of the genus *Teagueia* (Orchidaceae) in the Upper Pastaza watershed of Ecuador. *Lyonia* 7, 41–47 (2004).
68. Madriñán, S., Cortés, A. J. & Richardson, J. E. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Front. Genet.* 4, 192 (2013).
69. Luebert, F. & Weigend, M. Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Front. Ecol. Evol.* 2, 27 (2014).
70. Lagomarsino, L. P., Condamine, F. L., Antonelli, A., Mulch, A. & Davis, C. C. The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytol.* 210, 1430–1442 (2016).
71. Vargas, O. M., Ortiz, E. M. & Simpson, B. B. Conflicting phylogenomic signals reveal a pattern of reticulate evolution in a recent high-Andean diversification (Asteraceae: Astereae: *Diplostephium*). *New Phytol.* 214, 1736–1750 (2017).
72. Perrigo, A., Hoorn, C. & Antonelli, A. Why mountains matter for biodiversity. *J. Biogeogr.* 47, 315–325 (2020).
73. Padilla-González, G. F., Diazgranados, M. & Da Costa, F. B. Biogeography shaped the metabolome of the genus *Espeletia*: A phytochemical perspective on an Andean adaptive radiation. *Sci. Rep.* 7, 1–11 (2017).
74. Pouchon, C. et al. Phylogenomic Analysis of the Explosive Adaptive Radiation of the *Espeletia* Complex (Asteraceae) in the Tropical Andes. *Syst. Biol.* 67, 1041–1060 (2018).
75. Räsänen, M. E., Salo, J. S., Jungner, H. & Pittman, L. R. Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nov.* 2, 320–332 (1990).
76. Räsänen, M., Neller, R., Salo, J. & Jungner, H. Recent and ancient fluvial deposition systems in the Amazonian foreland basin, Peru. *Geol. Mag.* 129, 293–306 (1992).
77. Wilkinson, M. J., Marshall, L. G., Lundberg, J. G. & Kreslavsky, M. H. Megafan environments in northern South America and their impact on Amazon Neogene aquatic ecosystems. *Amaz. Landsc. species Evol. a look into past* 162–184 (2010).
78. Mason, C. C., Romans, B. W., Stockli, D. F., Mapes, R. W. & Fildani, A. Detrital zircons reveal sea-level and hydroclimate controls on Amazon River to deep-sea fan sediment transfer. *Geology* 47, 563–567 (2019).
79. Häggi, C. et al. Response of the Amazon rainforest to late Pleistocene climate variability. *Earth Planet. Sci. Lett.* 479, 50–59 (2017).
80. Arruda, D. M., Schaefer, C. E. G. R., Fonseca, R. S., Solar, R. R. C. & Fernandes-Filho, E. I. Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: new insights into the Amazonian refugia and Pleistocene arc hypotheses. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 47–56 (2018).
81. Costa, G. C. et al. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 285–297 (2017).
82. Antoine, P.-O. et al. A 60-million-year Cenozoic history of western Amazonian ecosystems in Contamana, eastern Peru. *Gondwana Res.* 31, 30–59 (2016).
83. Wang, X. et al. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. *Nature* 541, 204–207 (2017).
84. López-Fernández, H. & Albert, J. S. Six. Paleogene Radiations. in *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes* 105–118 (University of California Press, 2011).
85. LaPolla, J. S., Dlussky, G. M. & Perrichot, V. Ants and the Fossil Record. *Annu. Rev. Entomol.* 58, 609–630 (2013).
86. Lundberg, J. G., Sabaj Pérez, M. H., Dahdul, W. M. & Aguilera, O. A. The Amazonian neogene fish fauna. *Amaz. Landsc. Species Evol. A look into past* 281–301 (2009).

87. Liu, K. & Colinvaux, P. A. Forest changes in the Amazon Basin during the last glacial maximum. *Nature* 318, 556–557 (1985).
88. Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E. & Bush, M. B. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quat. Sci. Rev.* 19, 141–169 (2000).
89. Bush, M. B. & Oliveira, P. E. de. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotrop.* 6, (2006).
90. Rangel, T. F. et al. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science* 361, (2018).
91. Cowling, S. A., Maslin, M. A. & Sykes, M. T. Paleovegetation simulations of lowland Amazonia and implications for neotropical allopatry and speciation. *Quat. Res.* 55, 140–149 (2001).
92. Silva, S. M. et al. A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Sci. Adv.* 5, eaat5752 (2019).
93. Brown, J. L. et al. Predicting the genetic consequences of future climate change: The power of coupling spatial demography, the coalescent, and historical landscape changes. *Am. J. Bot.* 103, 153–163 (2016).
94. Ulloa Ulloa, C. & Neill, D. A. *Phainantha shuariorum* (Melastomataceae), una especie nueva de la Cordillera del Cóndor, Ecuador, disyunta de un género guayanés. *Novon A J. Bot. Nomencl.* 16, 281–285 (2006).
95. Réjaud, A. et al. Historical biogeography identifies a possible role of Miocene wetlands in the diversification of the Amazonian rocket frogs (Aromobatidae: Allobates). *J. Biogeogr.* 47, 2472–2482 (2020).
96. Castroviejo-Fisher, S., Guayasamin, J. M., Gonzalez-Voyer, A. & Vilà, C. Neotropical diversification seen through glassfrogs. *J. Biogeogr.* 41, 66–80 (2014).
97. Bonaccorso, E. & Guayasamin, J. M. On the origin of Pantepui montane biotas: a perspective based on the phylogeny of *Aulacorhynchus* toucanets. *PLoS One* 8, e67321 (2013).
98. Antonelli, A. et al. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 6034–6039 (2018).
99. Azevedo, J. A. R. et al. Museums and cradles of diversity are geographically coincident for narrowly distributed Neotropical snakes. *Ecography (Cop.)*. 43, 328–339 (2020).
100. Vasconcelos, T. N. C. et al. Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 287, 20192933 (2020).
101. Voelker, G. et al. River barriers and cryptic biodiversity in an evolutionary museum. *Ecol. Evol.* 3, 536–545 (2013).
102. Roxo, F. F. et al. Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored Neotropical catfish subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otophyrinae (Siluriformes: Loricariidae). *PLoS One* 9, e105564 (2014).
103. Albert, J. S., Lovejoy, N. R. & Crampton, W. G. R. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *J. South Am. Earth Sci.* 21, 14–27 (2006).
104. Hutter, C. R., Guayasamin, J. M. & Wiens, J. J. Explaining Andean megadiversity: the evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns. *Ecol. Lett.* 16, 1135–1144 (2013).
105. Canal, D. et al. Out of Amazonia and Back again: Historical Biogeography of the Species-Rich Neotropical Genus *Philodendron* (Araceae) 1. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 104, 49–68 (2019).
106. Defler, T. R., Defler, T. & Saini. *History of Terrestrial Mammals in South America.* (Springer, 2019).
107. Croft, D. A. *Horned armadillos and rafting monkeys: the fascinating fossil mammals of South America.* (Indiana University Press, 2016).
108. Stehli, F. G. & Webb, S. D. *The great American biotic interchange.* vol. 4 (Springer Science & Business Media, 2013).
109. Wallace, A. R. On the Monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. London* 20, 107–110 (1852).
110. Ayres, J. M. & Clutton-Brock, T. H. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *Am. Nat.* 140, 531–537 (1992).
111. Ribas, C. C., Aleixo, A., Nogueira, A. C. R., Miyaki, C. Y. & Cracraft, J. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 681–689 (2012).
112. Albert, J. S. et al. Aquatic biodiversity in the Amazon: habitat specialization and geographic isolation promote species richness. *Animals* 1, 205–241 (2011).
113. Brower, A. V. Z. Parallel race formation and the evolution of mimicry in Heliconius butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution (N. Y.)* 50, 195–221 (1996).
114. Rosser, N., Shirai, L. T., Dasmahapatra, K. K., Mallet, J. & Freitas, A. V. L. The Amazon river is a suture zone for a polyphyletic group of co-mimetic heliconiine butterflies. *Ecography (Cop.)*. 44, 177–187 (2021).
115. Menezes, R. S. T., Lloyd, M. W. & Brady, S. G. Phylogenomics indicates Amazonia as the major source of Neotropical swarm-founding social wasp diversity. *Proc. R. Soc. B* 287, 20200480 (2020).
116. Nazareno, A. G., Dick, C. W. & Lohmann, L. G. Wide but not impermeable: Testing the riverine barrier hypothesis for an Amazonian plant species. *Mol. Ecol.* 26, 3636–3648 (2017).
117. Nazareno, A. G., Dick, C. W. & Lohmann, L. G. Tangled banks: A landscape genomic evaluation of Wallace’s Riverine barrier hypothesis for three Amazon plant species. *Mol. Ecol.* 28, 980–997 (2019).
118. Nazareno, A. G., Dick, C. W. & Lohmann, L. G. A Biogeographic barrier test reveals a strong genetic structure for a canopy-emergent Amazon tree species. *Sci. Rep.* 9, 1–11 (2019).
119. Nazareno, A. G., Knowles, L. L., Dick, C. W. & Lohmann, L. G. By Animal, Water, or Wind: Can Dispersal Mode Predict Genetic Connectivity in Riverine Plant Species? *Front. Plant Sci.* 12, 626405 (2021).
120. Cracraft, J. *Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna: Areas of Endemism.* *Ornithol. Monogr.* 49–84 (1985).

121. Parolin, P., Wittmann, F., Ferreira, L. V & others. Fruit and seed dispersal in Amazonian floodplain trees--a review. *Ecotropica* 19, 15–32 (2013).
122. Cheng, H. et al. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nat. Commun.* 4, 1–6 (2013).
123. Barnosky, A. D., Koch, P. L., Feranec, R. S., Wing, S. L. & Shabel, A. B. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* 306, 70–75 (2004).
124. Barnosky, A. D. & Lindsey, E. L. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quat. Int.* 217, 10–29 (2010).
125. Prado, J. L., Martínez-Maza, C. & Alberdi, M. T. Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 425, 41–49 (2015).
126. Doughty, C. E. et al. Megafauna extinction, tree species range reduction, and carbon storage in Amazonian forests. *Ecography (Cop.)*. 39, 194–203 (2016).
127. Blisniuk, P. M., Stern, L. A., Chamberlain, C. P., Idleman, B. & Zeitler, P. K. Climatic and ecologic changes during Miocene surface uplift in the Southern Patagonian Andes. *Earth Planet. Sci. Lett.* 230, 125–142 (2005).
128. Rohrmann, A. et al. Miocene orographic uplift forces rapid hydrological change in the southern central Andes. *Sci. Rep.* 6, 1–7 (2016).
129. Ribas, C. C., Moyle, R. G., Miyaki, C. Y. & Cracraft, J. The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in Pionus parrots. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 2399–2408 (2007).
130. Cadena, C. D. et al. Systematics, biogeography, and diversification of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), an enigmatic radiation of Neotropical montane birds. *Auk* 137, ukz077 (2020).
131. Testo, W. L., Sessa, E. & Barrington, D. S. The rise of the Andes promoted rapid diversification in Neotropical *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae). *New Phytol.* 222, 604–613 (2019).
132. Marichal, R. et al. Earthworm functional traits, landscape degradation and ecosystem services in the Brazilian Amazon deforestation arc. *Eur. J. Soil Biol.* 83, 43–51 (2017).
133. Palin, O. F. et al. Termite diversity along an Amazon--Andes elevation gradient, Peru. *Biotropica* 43, 100–107 (2011).
134. Duran-Bautista, E. H. et al. Termites as indicators of soil ecosystem services in transformed amazon landscapes. *Ecol. Indic.* 117, 106550 (2020).
135. Folgarait, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodivers. & Conserv.* 7, 1221–1244 (1998).
136. Fine, P. A., Daly, D. C. & Cameron, K. M. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of burseracear trees in the western Amazon. *Evolution (N. Y.)*. 59, 1464–1478 (2005).
137. Tuomisto, H. et al. Discovering floristic and geocological gradients across Amazonia. *J. Biogeogr.* 46, 1734–1748 (2019).
138. Ter Steege, H. et al. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. (2006).
139. Tuomisto, H., Zuquim, G. & Cárdenas, G. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography (Cop.)*. 37, 1034–1046 (2014).
140. Luize, B. G. et al. The tree species pool of Amazonian wetland forests: Which species can assemble in periodically waterlogged habitats? *PLoS One* 13, e0198130 (2018).
141. Thom, G. et al. Quaternary climate changes as speciation drivers in the Amazon floodplains. *Sci. Adv.* 6, eaax4718 (2020).
142. Santos, M. da C. F., Ruffino, M. L. & Farias, I. P. High levels of genetic variability and panmixia of the tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) in the main channel of the Amazon River. *J. Fish Biol.* 71, 33–44 (2007).