

Capítulo 3 Em Síntese

Diversidade biológica e redes ecológicas na Amazônia



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



THE AMAZON WE WANT
Science Panel for the Amazon

Diversidade biológica e redes ecológicas na Amazônia

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

Mensagens Principais & Recomendações

- 1) A Bacia Amazônica é uma das áreas com maior diversidade biológica no mundo com respeito à maioria dos grupos taxonômicos. Entretanto, essa diversidade varia em termos geográficos, com alguns grupos apresentando maior diversidade nas planícies da Amazônia, enquanto outros prosperam nos Andes.
- 2) Avaliações atuais subestimam a verdadeira riqueza de espécies da Amazônia, em parte devido à dificuldade de colher amostras nessa região tão vasta. A Amazônia apresenta um alto índice de descoberta de novas espécies (uma a cada dois dias) e, à taxa atual, levará várias centenas de anos para que haja uma lista completa de plantas e animais (sem mencionar sua distribuição geográfica, história natural e situação de conservação). Além disso, alguns grupos, como fungos e bactérias, são subestudados.
- 3) As interações plantas-animais são um processo ecológico central nas florestas amazônicas, sem as quais essas florestas cessariam de existir. Essas interações têm levado à evolução de uma alta diversidade de espécies. Essas redes de mutualistas e consumidores determinam todos os aspectos das florestas amazônicas e são responsáveis por sua composição, regulação de espécies, recuperação de perturbações e geração da biodiversidade que caracteriza a floresta.
- 4) É essencial interromper o desmatamento e a fragmentação florestal e estabelecer, em uma larga escala, iniciativas de restauração e conservação das paisagens que mantenham áreas-chave (incluindo ambientes terrestres e aquáticos, que são interdependentes) e a

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

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

^c City College of New York, 160 Convent Ave, New York NY 10031, USA

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

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

^f Cornell University, E145 Corson Hall, Ithaca New York 14853, USA

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

^h Columbia University, 535 W 116th St, New York NY 10027, USA

ⁱ Florida International University, 11200 SW 8th Street, Miami FL 33199, USA

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

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

^l Wildlife Conservation Society, 2300 Southern Boulevard, Bronx New York 10460, USA

^m Wake Forest University, 1834 Wake Forest Road, Winston-Salem, NC 27109, USA

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

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

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

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

para a diversidade biológica regional é a heterogeneidade ambiental associada à elevação dos Andes, a flutuação das inundações sazonais nas grandes planícies aluviais e eventos climáticos macrorregionais⁸ (Figura 3.1).

Padrões de diversidade biológica de grupos taxonômicos selecionados

Plantas vasculares Os países da Amazônia são conhecidos por abrigar cerca de 79.600 espécies de plantas vasculares nativas, ou 20% de todas as espécies de plantas do mundo⁹⁻¹¹. Não existe uma lista oficial de todas as plantas vasculares na Bacia Amazônica, mas estimativas indicam entre 14.000 e 50.000 espécies espermatófitas florescendo abaixo de 1.000 metros¹²⁻¹⁴. As estimativas para árvores em planícies variam entre 6.727 e 16.000 espécies, incluindo pelo menos 1.000 árvores resistentes a inundações e 388 plantas herbáceas¹⁴⁻¹⁸. Com esse conhecimento imperfeito da riqueza das plantas amazônicas, espécies desconhecidas poderiam entrar em extinção antes mesmo de serem descritas¹⁹. As espécies de plantas endêmicas do Equador, Peru e Brasil (13.165 espécies) representam cerca de 19% do total de espécies endêmicas (cerca de 67.900) da América do Sul tropical⁹.

Fungos, algas e plantas avasculares Tradicionalmente chamadas de criptógamas, as plantas avasculares incluem briófitas, algas, líquens e fungos e são os principais determinantes do ciclo de carbono e nutrientes e da hidrologia em altas latitudes²⁰⁻²². Biogeograficamente, as plantas avasculares possuem seu centro de diversidade nos Andes Tropicais e a diversidade de sua espécie é positivamente relacionada à altitude.

Muitas vezes ignorada nesses habitats, a diversidade total desses táxons é tipicamente subestimada²³. Acredita-se que a quantidade estimada de algas esteja entre 30.000 e 50.000, das quais somente metade já foi descrita²⁴. Estudos recentes sugerem que a diversidade de fungos é maior nos trópicos do que nas áreas montanhosas subtropicais^{25,26}, embora essas áreas não tenham

sido tão estudadas²⁷. A quantidade de líquens na Amazônia é estimada em cerca de 150-200 espécies²⁸⁻³¹. Finalmente, apesar de os musgos serem a cobertura vegetal dominante em vários ecossistemas, sua diversidade na Amazônica é relativamente baixa. Apesar de ser possível encontrar de 40 a 50 espécies em uma determinada localidade, o aumento em espécies adicionais de uma localidade a outra é baixo³².

Insetos A entomofauna amazônica é surpreendentemente rica ao longo dos diferentes estratos da floresta tropical, com padrões de distribuição de espécies em grandes escalas espaciais não uniformes através da região^{33,34}. Há grandes quantidades de espécies de insetos habitando a cobertura florestal com altas densidades populacionais^{35,36}. Por exemplo, formigas e mosquitos (*Formicidae* e *Diptera*) representam 52% e 10%, respectivamente, dos mais de 300 artrópodes encontrados por metro quadrado. Adicionalmente, em um estudo 95 diferentes espécies de formigas foram encontradas em uma única árvore, a mesma quantidade encontrada em toda a Alemanha³⁷. Existem somente informações limitadas sobre os centros de evolução e dispersão dos insetos e outros artrópodes da Amazônia. A alta diversidade de insetos aquáticos está associada à heterogeneidade ambiental dos ecossistemas onde habitam. Espécies de dez ordens de insetos se especializaram em habitats aquáticos ou semiaquáticos. A ordem *Diptera* se destaca, representando metade dos insetos aquáticos conhecidos, especialmente a *Chironomidae*³⁸. A manutenção de matas ciliares e ambientes aquáticos associados é essencial para evitar a perda de espécies e serviços de ecossistemas proporcionados pelas comunidades de insetos aquáticos^{39,40}.

Peixes A Bacia Amazônica contém as espécies exclusivas de peixes de água doce mais diversas do mundo, com 2.406 espécies pertencentes a 514 gêneros, 56 famílias e 18 ordens⁴. Essa diversidade excepcional, que representa aproximadamente 15% dos peixes de água doce do mundo, inclui 58% das espécies encontradas exclusivamente nessa

parte do planeta (1.402 espécies endêmicas⁴). Isso inclui táxons marinhos que se adaptaram à água doce, tais como as arraias amazônicas. Os peixes da Amazônia vêm em uma grande gama de tamanhos, desde espécies miniaturas com menos de 20 mm⁴¹ a espécies que atingem mais de 3 m de comprimento, tais como o pirarucu (paiche, *Arapaima gigas*) ou o bagre-golias (*Brachyplatystoma filamentosum*), ambos pesando mais de 200 kg^{42,43}. Diferentemente de outras bacias fluviais, onde a riqueza das espécies aumenta à medida que se navega rio abaixo^{44,45}, as espécies da Amazônia mostram gradientes oeste-leste decrescentes, sugerindo que a fauna contemporânea se originou na parte ocidental da bacia⁴⁶. Esse padrão também indica que a colonização da parte leste da bacia ainda está incompleta, o que é consistente com o estabelecimento relativamente recente do moderno Rio Amazonas há cerca de 2,5 milhões de anos.

Anfíbios e répteis Das mais de 8.300 espécies de anfíbios conhecidos existentes nos dias de hoje⁴⁷, a Bacia Amazônica apresenta a maior densidade e a maior quantidade de espécies ameaçadas de extinção⁴⁸⁻⁵⁰. Os padrões de biodiversidade anfíbia demonstram considerável variação dentro da Bacia Amazônica, frequentemente devido à topografia, hidrologia, história evolutiva e ecologia⁵¹. Os grupos

de anfíbios, tais como sapos-de-árvores, sapos-macaco e sapos-ponta-de-flecha, são mais diversos nas florestas das planícies, enquanto outros grupos, tais como sapos-de-vidro, sapo-arlequim e sapo-marsupial, são mais diversos nas florestas nubladas dos Andes^{47,52}.

A Bacia Amazônica possui uma alta diversidade de espécies de répteis, aproximadamente 371, ocupando uma grande variedade de ambientes terrestres e aquáticos^{2,53}. Os padrões de diversidade e distribuição desses répteis indicam que a riqueza das espécies geralmente declina com a latitude e no sentido oeste-leste⁵⁴⁻⁵⁶. Estudos conduzidos na região noroeste da Amazônia indicam uma diversidade maior de répteis escamados (*squamata*) em comparação com a região sudeste da planície amazônica^{54,57}. Embora muitas espécies de répteis sejam consideradas terrestres, pelo menos 40 espécies utilizam o ambiente aquático e dele dependem para sua sobrevivência, incluindo quatro espécies de crocodilianos, duas de lagartos, 16 de tartarugas e muitas espécies de cobras^{58,59}.

Aves A Amazônia abriga o maior número de espécies de aves no mundo, com pelo menos 1.000 espécies, das quais aproximadamente 265 são endêmicas^{60,61}. O número real de espécies pode ser muito mais alto,



Figura 3.2 Diversidade de anfíbios na Bacia Amazônica. (A) Embriões do sapo de vidro andino *Nymphargus wileyi*. (B) Sapo torrente, *Hyloscirtus staufferorum*. (C) Perereca-macaco, *Calophyllomedusa tomopterna*. (D) Salamandra amazônica, *Bolitoglossa* sp. Fotos de Tropical Herping.

à medida que várias linhagens geneticamente divergentes podem representar novas espécies críticas⁶². A diversidade de aves aumenta com a proximidade dos Andes. A topografia e a ecologia se modificam em uma elevação de aproximadamente 500 metros, onde muitas espécies de aves das planícies (cerca de 800) atingem seu alcance de elevação máximo e muitas espécies andinas alcançam seu alcance de elevação mínimo^{61,63}. A Amazônia Ocidental mais úmida abriga espécies mais antigas e mais ricas em comparação à Amazônia Oriental mais seca⁶⁴.



Figura 3.3 Dispersão de sementes pela eufonia de barriga ruiva (*Euphonia rufiventris*). Foto: Esteban Suaréz.

Mamíferos A região amazônica abriga uma das faunas de mamíferos mais ricas do mundo, com aproximadamente 140 gêneros e 425 espécies. Os mamíferos da Amazônia representam cerca de um terço de toda a diversidade de mamíferos na América do Sul, ou aproximadamente 1.260 espécies⁶⁵. Entretanto, a quantidade de espécies de mamíferos em uma única localidade na Amazônia varia muito dependendo do tipo de floresta e da diversidade do habitat. As comunidades de mamíferos em várzeas podem ser consideradas como relativamente pobres em comparação às florestas de terra firme vizinhas, embora a densidade e a biomassa possam ser significativamente mais altas em várzeas do que em terra firme^{66,67}. O endemismo também é muito alto, com 10 gêneros endêmicos e 144 espécies (34%) sendo encontrados somente na Amazônia^{68,69}. Essa impressionante diversidade não é distribuída igualmente entre as ordens: marsupiais, roedores e primatas que representam, juntos, aproximadamente 80% de todas as espécies

endêmicas^{70,71}. Já foi sugerido que as comunidades de mamíferos na Amazônia Ocidental são as mais diversas na região, os Neotrópicos, e provavelmente no mundo⁷¹⁻⁷³.

Parasitas e patógenos Apesar de representarem entre um terço e metade das espécies no planeta⁷⁴, os parasitas e patógenos são frequentemente ignorados pelos inventários de biodiversidade e estudos de conservação⁷⁵. Por exemplo, das 430 espécies de mamíferos selvagens da região, somente 185 foram estudadas em relação às suas interações com parasitas. Os grupos de parasitas com maior número de espécies reportadas interagindo com mamíferos silvestres são os helmintos (77), ectoparasitas artrópodes (65), vírus (62), protozoários (29), bactérias (12) e fungos (7). Desses, 38 vírus, 16 arbovírus, 11 bactérias, nove helmintos, 19 protozoários, um ectoparasita e sete fungos são conhecidos como zoonóticos e causam doenças nos seres humanos. Em relação aos vírus transmitidos por artrópodes (arbovírus), 27 espécies diferentes que infectam mamíferos silvestres já foram registradas na região amazônica. Destas, 16 espécies são conhecidas como zoonóticas, incluindo Caraparu, Changuinola, dengue, Guama, Mayaro, Marituba, Murutucu, Oriboca, Oropouche, Piry, Saint Louis, Tacaiuma e febre amarela, muitas vezes compartilhada com mamíferos domesticados, como animais de estimação e gado.

Importantes processos e adaptações ecológicas em ecossistemas terrestres e aquáticos

Interações plantas-animais As interações plantas-animais são um processo ecológico central nas florestas amazônicas, sem as quais essas florestas não existiriam. Das árvores no ecossistema florestal amazônico, 80-90% dependem dos animais para dispersão de sementes^{76,77}, e 98% das espécies de plantas dependem dos animais para polinização⁷⁸. Os animais são atraídos para dispersão por uma ampla variedade de estratégias das plantas; aves, mamíferos, peixes e insetos reagem a diferentes estratégias das plantas⁷⁹.

Amplas áreas da Amazônia são inundadas sazonalmente e os peixes têm se mostrado como dispersores de sementes cruciais nessas florestas^{80,81} (veja o Capítulo 4). Muitos peixes migratórios estabeleceram uma relação mutualmente benéfica com a floresta. Durante a estação de cheias, os peixes migratórios invadem a floresta inundada para se alimentar de frutas, dispersando as sementes ao longo de grandes distâncias e aumentando suas chances de germinação⁸¹⁻⁸³. A maioria das cerca de 150 espécies de peixes frugívoros nos Neotrópicos também ocorre na Bacia Amazônica⁸⁴, onde consomem pelo menos 566 espécies de frutas e sementes⁸¹. A rede de polinização nas florestas amazônicas é altamente diversa, complexa e inclui uma ampla variedade de invertebrados e vertebrados^{78,85}. Muitas vezes, essas redes de polinização são altamente especializadas, enfatizando o papel da conservação por polinização na preservação geral da biodiversidade e dos serviços de ecossistema na Amazônia^{86,87}. Os efeitos consumptivos^a geram diversidade através de uma corrida armamentista evolutiva e controlam a biodiversidade das plantas e dos animais em escalas de tempo evolutivas e ecológicas.

As interações plantas-herbívoros levaram à evolução de uma alta diversidade de espécies ao bloquear grupos de organismos em corridas armamentistas evolutivas de ataque e defesa (e.g., produção de compostos secundários em árvores de *Protium subserratum*)^{88,89}, que levaram a uma espetacular diversificação nas defesas químicas na Amazônia^{90,91}. As redes de mutualistas e consumidores determinam todos os aspectos das florestas amazônicas, sendo responsáveis por sua composição, regulação de espécies e recuperação após perturbações. Mudanças em interações das espécies podem ter consequências em cascata e de longo prazo para os ecossistemas⁹².

Inundações e adaptação dos organismos Os ecossistemas aquáticos são um complexo mosaico de habitats^b (veja o Capítulo 4) e fluxos de nutrientes. Esses eventos geram áreas com alta e baixa produtividade e promovem processos complexos de adaptação. Muitas espécies possuem adaptações especiais para suportar baixos níveis de oxigênio e altas temperaturas durante períodos de seca⁹³⁻⁹⁷. Outras espécies, incluindo muitos peixes, decidem migrar entre os principais canais, lagos e pequenos afluentes, especialmente as famílias *Prochilodontidae* e *Curimatidae*. Espécies como o pirarucu (paiche, *Arapaima gigas*) constroem ninhos no fundo dos lagos e se reproduzem durante a temporada de maré baixa. Quando o nível d'água se eleva, essas espécies empreendem pequenas migrações laterais em direção à floresta inundada, enquanto os machos cuidam dos filhotes. Em resposta às migrações dos peixes, alguns carnívoros aquáticos também evoluíram para capturar os peixes escondidos entre a vegetação. Por exemplo, a vértebra cervical não fundida, focinho longo e nadadeiras peitorais e dorsais dos golfinhos do Rio Amazonas (*Inia geoffrensis*) permitem que naveguem e peguem peixes entre a vegetação subaquática. Lontras gigantes (*Pteronura brasiliensis*) possuem territórios mais ou menos definidos durante o período de maré baixa, mas expandem seus territórios na estação úmida para incluir áreas de florestas inundadas. Onças-pintadas (*Panthera onca*) podem passar até três meses vivendo no topo das árvores sobre as águas de inundações, alimentando-se especialmente de bichos-preguiça, jacarés e lontras gigantes^{98,99}.

O ciclo de cheias também gerou processos excepcionais de adaptação nas plantas, como aquelas que conseguem sobreviver submersas durante vários meses (ex.: *Nectandra amazonum*, *Symmeria paniculata*) e aquelas que sincronizam a frutificação com as cheias e o retorno dos peixes frugívoros. Da mesma forma, durante as cheias, a proliferação da vegetação aquática fornece alimento

^a Efeito do predador no consumo da presa alterando a probabilidade de extinção das presas locais¹²⁶.

^b A inundação anual e o ciclo de seca das planícies amazônicas são as principais causas da existência, produtividade e interações da principal biota em um sistema de planícies fluviais (Capítulo 4).

para outras espécies, como os peixes-boi e as capivaras¹⁰⁰⁻¹⁰².

Migrações de peixes e fluxo de nutrientes nas planícies inundadas Os peixes migratórios têm um papel importante nas redes alimentares aquáticas, fornecendo intercâmbios essenciais entre os diferentes componentes dos ecossistemas. O bagre-golias da Amazônia do gênero *Brachyplatystoma* empreende as migrações em água doce em maiores distâncias conhecidas. Uma espécie, a *B. rousseauxii*, utiliza quase que toda a extensão da Bacia Amazônica em uma migração que abrange até 12.000 km entre o local inicial de suas áreas de desova nos Andes e o retorno aos seus berçários no estuário¹⁰³⁻¹⁰⁷. Essa migração extraordinária envolve retornar ao local original, um comportamento raramente observado em espécies de água doce, mas comum entre espécies que migram entre rios e oceano, como o salmão. Nesse processo, os peixes adultos retornam às bacias onde nasceram, seja no alto Madeira¹⁰⁴ ou no Amazonas¹⁰⁷. Esses extraordinários superpredadores¹⁰³ estão ameaçados pela exploração não sustentável¹⁰⁸⁻¹¹¹.

As migrações de peixes, em particular os movimentos dos peixes detritívoros, têm um papel essencial no transporte de nutrientes para as redes alimentares locais. Peixes da família *Prochilodontidae* (*Prochilodus* e *Semaprochilodus*) empreendem complexas migrações de larga escala a partir de ricas planícies inundadas de águas brancas, onde se reproduzem e se alimentam¹¹²⁻¹¹⁴, até afluentes pobres em nutrientes (águas negras e claras), onde sustentam-se espécies de peixes predadores locais^{115,116}. Alguns peixes detritívoros também modulam os ciclos de nutrientes em riachos amazônicos^{117,118}, e seu declínio devido à exploração não sustentável da pesca e perturbação por represas pode ter consequências profundas sobre os fluxos de nitrogênio e fósforo¹¹⁹.

Diversidade funcional A diversidade funcional é entendida como o valor, amplitude e distribuição de características funcionais em uma determinada comunidade^{120,121}. A Amazônia está entre as regiões

mais funcionalmente diversas do planeta para vários táxons (ex.: peixes¹²², plantas¹²³, anfíbios¹²⁴). A diversidade taxonômica e funcional é, muitas vezes, dissociada e, para alguns grupos taxonômicos, a diversidade funcional é considerada mais alta na Amazônia do que seria esperado com base em sua diversidade taxonômica. Os Neotrópicos abrigam aproximadamente 40% das espécies de peixes de água doce do mundo, embora essa mesma região abrigue mais de 75% da diversidade funcional de peixes. A diversidade funcional de peixes na Amazônia inclui uma incrível variação no formato do corpo e na ecologia trófica, variando desde o bagre, com dentes e mandíbulas especializadas para o consumo de troncos de árvores submersas (ex.: *Cochliodon*, *Panaque spp*), até o peixe elétrico, com olhos reduzidos, vivendo em águas turvas (*Gymnotiformes*), e peixes frugívoros migratórios, com dentes semelhantes a molares que são importantes agentes de dispersão de sementes (ex.: *Colossoma*, *Piaractus*⁸¹), e os bagres-vampiros de corpo alongado que se alimentam do sangue nas brânquias de outros peixes (*Vandellia*)¹²⁵. A diversidade funcional contribui para a resiliência do ecossistema e da comunidade frente às mudanças climáticas, ao desmatamento ou outras perturbações. Os modelos sugerem que as florestas com alta diversidade de traços funcionais de plantas se regenerarão mais rapidamente do que as florestas com baixa diversidade dessas características, após a perda de grandes árvores ocasionada por mudanças climáticas (veja o Capítulo 23).

Conclusões Embora seja um dos maiores e mais intactos ecossistemas do mundo, a Amazônia também é um dos menos conhecidos em termos biológicos. Seu tamanho imenso, sua diversidade e isolamento tornam a tarefa de documentar sua biodiversidade extremamente desafiadora. Dessa forma, os dados existentes exibem tendências tanto taxonômicas quanto espaciais. Combinado com uma falta geral de dados adequados, isso afeta nossa capacidade de entender os reais padrões da biodiversidade na Amazônia. Nesse sentido, existem dúvidas sobre como, onde precisamente se localizam os centros de endemismo e onde é

possível encontrar as espécies mais ameaçadas de extinção – questões de grande preocupação para a conservação da região. Entretanto, embora essas limitações sejam problemáticas, a realidade é que todos os ecossistemas possuem lacunas em dados e devemos tomar decisões utilizando as melhores informações disponíveis, reconhecendo que à medida que ampliamos nosso conhecimento, poderá ser sensato tomar melhores decisões em relação ao passado.

Referências

1. Prance, G. T. & Lovejoy, T. E. Amazonia. (1985).
2. Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J., Fonseca, G. & Konstant, W. R. *Wilderness: Earth's last wild places*. (México, MX: CEMEX, 2002).
3. Hubbell, S. P. *et al.* How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 11498–11504 (2008).
4. Jézéquel, C. *et al.* A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. *Sci. data* 7, 1–9 (2020).
5. Mittermeier, R. A. *et al.* Wilderness and biodiversity conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 10309–10313 (2003).
6. Baker, P. A. *et al.* The emerging field of geogenomics: constraining geological problems with genetic data. *Earth-Science Rev.* 135, 38–47 (2014).
7. Smith, B. T. *et al.* The drivers of tropical speciation. *Nature* 515, 406–409 (2014).
8. Junk, W. R. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. vol. 126 (Springer Science & Business Media, 1997).
9. Ulloa Ulloa, C. *et al.* An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science (80-)*. 358, 1614–1617 (2017).
10. Lughadha, E. N. *et al.* Counting counts: revised estimates of numbers of accepted species of flowering plants, seed plants, vascular plants and land plants with a review of other recent estimates. *Phytotaxa* 272, 82 (2016).
11. Ulloa Ulloa, C., Acevedo-Rodríguez, P. & S. Beck, M.J. Belgrano, R. Bernal, P.E. Berry, L. Brako, Ma. Celis, G. Davidse, R. C. Forzza, S. R. Gradstein, Omaira Hokche, B. León, S. León-Yáñez, R.E. Magill, D.A. Neill, M. Nee, P.H. Raven, H. Stimmel, M.T. Strong, J.L. Villaseñor, J.L. Zarucchi, F. O. Z. & P. M. J. Vascular Plants of the Americas (VPA) Website. *Tropicos, Botanical Information System at the Missouri Botanical Garden* <http://www.tropicos.org/Project/VPA> (2020).
12. Gentry, A. H. Regional overview: South America. In *Centers of plant diversity. A guide and strategy for their conservation* (SD Davis, VH Heywood, O. Herrera-Macbride, J. Villa-Lobos & AC Hamilton, eds.). (1997).
13. Lewinsohn, T. M. & Prado, P. I. How Many Species Are There in Brazil? *Conserv. Biol.* 19, 619–624 (2005).
14. Cardoso, D. *et al.* Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 10695–10700 (2017).
15. Junk, W. J., Bayley, P. B., Sparks, R. E. & others. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106, 110–127 (1989).
16. ter Steege, H. *et al.* The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. *Sci. Rep.* 6, 29549 (2016).
17. ter Steege, H. *et al.* Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Sci. Rep.* 10, 10130 (2020).
18. Junk, W. J. & Piedade, M. T. F. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amaz. Limnol. Oecologia Reg. Syst. Fluminis Amaz.* 12, 467–484 (1993).
19. Humphreys, A. M., Govaerts, R., Ficinski, S. Z., Nic Lughadha, E. & Vorontsova, M. S. Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 1043–1047 (2019).
20. Cornelissen, J. H. C., Lang, S. I., Soudzilovskaia, N. A. & During, H. J. Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Ann. Bot.* 99, 987–1001 (2007).
21. Beringer, J., Lynch, A. H., Chapin III, F. S., Mack, M. & Bonan, G. B. The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. *J. Clim.* 14, 3324–3335 (2001).
22. Lang, S. I. *et al.* Determinants of cryptogam composition and diversity in Sphagnum-dominated peatlands: the importance of temporal, spatial and functional scales. *J. Ecol.* 97, 299–310 (2009).
23. Ferris, M. J., Ruff-Roberts, A. L., Kocczynski, E. D., Bateson, M. M. & Ward, D. M. Enrichment culture and microscopy conceal diverse thermophilic *Synechococcus* populations in a single hot spring microbial mat habitat. *Appl. Environ. Microbiol.* 62, 1045 LP – 1050 (1996).
24. Dos Santos, M. Atlas de algas del Paraguay. *Asunción Fac. Ciencias Exactas y Nat.* (2016).
25. Arnold, A. E. & Lutzoni, F. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology* 88, 541–549 (2007).
26. Tedersoo, L. *et al.* Global diversity and geography of soil fungi. *Science (80-)*. 346, (2014).
27. Barnes, C. J., Maldonado, C., Frøslev, T. G., Antonelli, A. & Rønsted, N. Unexpectedly high beta-diversity of root-associated fungal communities in the Bolivian Andes. *Front. Microbiol.* 7, 1377 (2016).
28. Lücking, R., Rivas Plata, E., Chaves, J. L., Umaña, L. & Sipman, H. J. M. How many tropical lichens are there... really? *Bibl. Lichenol.* 100, 399–418 (2009).
29. Lücking, R. Foliicolous Lichenized Fungi. *Flora Neotrop.* 103, 1–866 (2008).
30. Sipman, H. J. M. & Aptroot, A. Where are the missing lichens? *Mycol. Res.* 105, 1433–1439 (2001).
31. Lücking, R., Huhndorf, S., Pfister, D. H., Plata, E. R. & Lumbsch, H. T. Fungi evolved right on track. *Mycologia* 101, 810–822 (2009).
32. Gradstein, S. R., Churchill, S. P. & Salazar-Allen, N. Guide to the bryophytes of tropical America. *Mem. YORK Bot. Gard.* (2001).
33. Lucky, A., Erwin, T. L. & Witman, J. D. Temporal and Spatial Diversity and Distribution of Arboreal Carabidae

- (Coleoptera) in a Western Amazonian Rain Forest. *Biotropica* 34, 376–386 (2002).
34. Erwin, T. L., Pimienta, M. C., Murillo, O. E. & Aschero, V. Mapping patterns of β -diversity for beetles across the western Amazon Basin: A preliminary case for improving conservation strategies. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 72–85 (2005).
 35. Adis, J., Harada, A. Y., Fonseca, C. R. V. da, Paarmann, W. & Rafael, J. A. Arthropods obtained from the Amazonian tree species ‘Cupiuba’ (*Goupia glabra*) by repeated canopy fogging with natural Pyrethrum. *Acta Amazonica* vol. 28 273 (1998).
 36. Erwin, T. L. The tropical forest canopy—the heart of biotic diversity. in *Biodiversity* (ed. Wilson, E. O.) 123–129 (National Academy Press, Washington DC, 1988).
 37. Adis, J. Arthropods (terrestrial), Amazonian. in *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin, S. A.) 249–260 (San Diego, CA (USA) Academic Press, 2007).
 38. Trivinho-Strixino, S. Ordem Diptera. Família Chironomidae. Guia de identificação de larvas. in *Insetos Aquático na Amazônia Brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*. Editora do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus 457–660 (2014).
 39. Dala-Corte, R. B. *et al.* Thresholds of freshwater biodiversity in response to riparian vegetation loss in the Neotropical region. *J. Appl. Ecol.* 57, 1391–1402 (2020).
 40. Dias-Silva, K., Brasil, L. S., Veloso, G. K. O., Cabette, H. S. R. & Juen, L. Land use change causes environmental homogeneity and low beta-diversity in Heteroptera of streams. in *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* vol. 56 9 (2020).
 41. Weitzman, S. H. & Vari, R. P. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. (1988).
 42. Nelson, J. S., Grande, T. C. & Wilson, M. V. H. *Fishes of the World*. (John Wiley & Sons, 1994).
 43. Lundberg, J. G. & Littmann, M. W. Family primelodidae. in *Checklist of freshwater fishes of South America* (eds. Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferraris, C. J.) (EDIPUCRS, 2003).
 44. Muneeppeerakul, R. *et al.* Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi--Missouri basin. *Nature* 453, 220–222 (2008).
 45. Ibañez, C. *et al.* Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography (Cop.)*. 32, 658–670 (2009).
 46. Oberdorff, T. *et al.* Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Sci. Adv.* 5, eaav8681 (2019).
 47. Frost, D. R. *Amphibian species of the world: An Online Reference (version 6)*. vol. 6 (Allen Press, Lawrence, KS, 2014).
 48. Bass, M. S. *et al.* Global conservation significance of Ecuador’s Yasuni National Park. *PLoS One* 5, e8767 (2010).
 49. Scheele, B. C. *et al.* Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science (80-.)*. 363, 1459–1463 (2019).
 50. AmphibiaWeb. AmphibiaWeb. <https://amphibiaweb.org> (2020).
 51. Fouquet, A. *et al.* The trans-riverine genetic structure of 28 Amazonian frog species is dependent on life history. *J. Trop. Ecol.* 31, 361–373 (2015).
 52. Guayasamin, J. M., Cisneros-Heredia, D. F., McDiarmid, R. W., Peña, P. & Hutter, C. R. Glassfrogs of Ecuador: diversity, evolution, and conservation. *Diversity* 12, 222 (2020).
 53. Avila-Pires, T. C. S. & Ramalho, W. P. Censo da Biodiversidade da Amazônia Brasileira - MPEG: Lagartos. <http://www.museu-goeldi.br/censo/> (2019).
 54. Da Silva Jr., N. J. & Sites Jr., J. W. Patterns of Diversity of Neotropical Squamate Reptile Species with Emphasis on the Brazilian Amazon and the Conservation Potential of Indigenous Reserves. *Conserv. Biol.* 9, 873–901 (1995).
 55. Guedes, T. B. *et al.* Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 14–21 (2018).
 56. Roll, U. *et al.* The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1677–1682 (2017).
 57. Davis Rabosky, A. R. *et al.* Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nat. Commun.* 7, 11484 (2016).
 58. Uetz, P. & Hosed, J. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org> (2020).
 59. Ferrara, C. R., Vogt, R. C., Eisemberg, C. C. & Doody, J. S. First evidence of the pig-nosed turtle (*Carettochelys insculpta*) vocalizing underwater. *Copeia* 105, 29–32 (2017).
 60. Aleixo, A. & de Fátima Rossetti, D. Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? *J. Ornithol.* 148, 443–453 (2007).
 61. Nores, M. Species richness in the Amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu* 100, 419–430 (2000).
 62. Milá, B. *et al.* A trans-Amazonian screening of mtDNA reveals deep intraspecific divergence in forest birds and suggests a vast underestimation of species diversity. *PLoS One* 7, e40541 (2012).
 63. Nores, M. The western Amazonian boundary for avifauna determined by species distribution patterns and geographical and ecological features. *Int. J. Ecol.* 2011, (2011).
 64. Da Silva, V. *et al.* *Inia geoffrensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T10831A50358152. (2019).
 65. Bonvicino, C. R. & Weksler, M. 12. Speciation in Amazonia: Patterns and Predictions of a Network of Hypotheses. in *Bones, clones, and biomes* 259–282 (University of Chicago Press, 2012).
 66. Haugaasen, T. & Peres, C. A. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *J. Trop. Ecol.* 133–145 (2005).
 67. Peres, C. A. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forests. *J. Trop. Ecol.* 13, 381–405 (1997).
 68. Solari, S., Velazco, P. M. & Patterson, B. D. 8. Hierarchical Organization of Neotropical Mammal Diversity and Its Historical Basis. in *Bones, Clones, and Biomes* 145–156 (University of Chicago Press, 2012).
 69. Costa, L. P., Leite, Y. L. R., da Fonseca, G. A. B. & da Fonseca, M. T. Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest 1. *Biotropica* 32, 872–881 (2000).

70. Voss, R. S. & Emmons, L. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the AMNH*; no. 230. (1996).
71. Paglia, A. P. *et al.* Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2ª Edição/Annotated Checklist of Brazilian Mammals. *Occas. Pap. Conserv. Biol.* 6, 1–82 (2012).
72. Machado, A. F. *et al.* Integrating phylogeography and ecological niche modelling to test diversification hypotheses using a Neotropical rodent. *Evol. Ecol.* 33, 111–148 (2019).
73. Peres, C. A. Nonvolant mammal community structure in different Amazonian forest types. in *Mammals of the Neotropics: the central Neotropics* (eds. Eisenberg, J. F. & Redford, K. H.) 564–581 (University of Chicago Press, 1999).
74. Poulin, R. Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *Int. J. Parasitol.* 44, 581–589 (2014).
75. Gómez, A. & Nichols, E. Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 2, 222–227 (2013).
76. Gentry, A. H. Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. in *Evolutionary Biology* 1–84 (Springer US, 1982). doi:10.1007/978-1-4615-6968-8_1.
77. Hawes, J. E. *et al.* A large-scale assessment of plant dispersal mode and seed traits across human-modified Amazonian forests. *J. Ecol.* 108, 1373–1385 (2020).
78. Bawa, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 399–422 (1990).
79. Howe, H. F. & Smallwood, J. Ecology of Seed Dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, 201–228 (1982).
80. Goulding, M. The role of fishes in seed dispersal and plant distribution in Amazonian floodplain ecosystems. *Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hambg.* 7, 271–283 (1983).
81. Correa, S. B., Costa-Pereira, R., Fleming, T., Goulding, M. & Anderson, J. T. Neotropical fish–fruit interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biol. Rev.* 90, 1263–1278 (2015).
82. Goulding, M. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history.* (Univ of California Press, 1980).
83. Correa, S. B. & Winemiller, K. O. Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* 95, 210–224 (2014).
84. Horn, M. H. *et al.* Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: the growing evidence. *Acta Oecologica* 37, 561–577 (2011).
85. Bascompte, J. & Jordano, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 38, 567–593 (2007).
86. Kremen, C. *et al.* Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* 10, 299–314 (2007).
87. Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. The modularity of pollination networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19891–19896 (2007).
88. Ehrlich, P. R. & Raven, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution (N. Y.)* 586–608 (1964).
89. Fine, P. V. A. *et al.* Insect herbivores, chemical innovation, and the evolution of habitat specialization in Amazonian trees. *Ecology* 94, 1764–1775 (2013).
90. Coley, P. D. & Barone, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 305–335 (1996).
91. Fabricant, D. S. & Farnsworth, N. R. The value of plants used in traditional medicine for drug discovery. *Environ. Health Perspect.* 109, 69–75 (2001).
92. Terborgh, J. *et al.* Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science (80-.)* 294, 1923–1926 (2001).
93. Junk, W. J., Soares, G. M. & Carvalho, F. M. Distribution of fish species in a lake of the Amazon river floodplain near Manaus (Lago Camaleão), with special reference to extreme oxygen conditions. *Amaz. Limnol. Oecologia Reg. Syst. Fluminis Amaz.* 7, 397–431 (1983).
94. Saint-Paul, U. Physiological adaptation to hypoxia of a neotropical characoid fish *Colossoma macropomum*, Serrasalminae. *Environ. Biol. Fishes* 11, 53–62 (1984).
95. Val, A. L. Oxygen transfer in fish: morphological and molecular adjustments. *Brazilian J. Med. Biol. Res.* 28, 1119–1127 (1995).
96. Val, A. L., Gomes, K. R. M. & de Almeida-Val, V. M. F. Rapid regulation of blood parameters under acute hypoxia in the Amazonian fish *Prochilodus nigricans*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. & Integr. Physiol.* 184, 125–131 (2015).
97. Val, A. L. & de Almeida-Val, V. M. F. *Fishes of the Amazon and their environment: physiological and biochemical aspects.* vol. 32 (Springer Science & Business Media, 2012).
98. Ramalho, E. E. Jaguar population dynamics, feeding ecology, human induced mortality and conservation in the várzea floodplain forests of Amazonia. *Univ. Florida* (2012).
99. Alvarenga, G. C. *et al.* Spatial patterns of medium and large size mammal assemblages in várzea and terra firme forests, Central Amazonia, Brazil. *PLoS One* 13, e0198120 (2018).
100. Parolin, P. de *et al.* Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *Bot. Rev.* 70, 357–380 (2004).
101. Piedade, M. T. F. *et al.* Aquatic herbaceous plants of the Amazon floodplains: state of the art and research needed. *Acta Limnol. Bras.* 22, 165–178 (2010).
102. Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Parolin, P., Wittmann, F. & Schöngart, J. Ecophysiology, biodiversity and sustainable management of central Amazonian floodplain forests: A synthesis. in *Amazonian floodplain forests* 511–540 (Springer, 2010).
103. Barthem, R. & Goulding, M. *The catfish connection: ecology, migration, and conservation of Amazon predators.* (Columbia University Press, 1997).
104. Duponchelle, F. *et al.* Trans-Amazonian natal homing in giant catfish. *J. Appl. Ecol.* 53, 1511–1520 (2016).
105. Barthem, R. & Goulding, M. *Um ecossistema inesperado: la Amazônia revelada por la pesca.* (ACCA, 2007).
106. Hauser, M. Migração dos grandes bagres Amazônicos pela perspectiva dos isótopos de Estrôncio em otólitos. *Univ. Fed. Rondônia* (2018).
107. Hauser, M. *et al.* Unmasking continental natal homing in goliath catfish from the upper Amazon. *Freshw. Biol.* 65, 325–336 (2020).
108. Barthem, R. B., de Brito Ribeiro, M. C. L. & Petrere Jr, M. Life strategies of some long-distance migratory catfish in relation to hydroelectric dams in the Amazon Basin. *Biol. Conserv.* 55, 339–345 (1991).

109. Petrere, M., Barthem, R. B., Córdoba, E. A. & Gómez, B. C. Review of the large catfish fisheries in the upper Amazon and the stock depletion of piraiba (*Brachyplatystoma filamentosum*Lichtenstein). *Rev. Fish Biol. Fish.* 14, 403–414 (2004).
110. Alonso, J. C. & Pirker, L. E. M. Dinâmica populacional e estado atual de exploração de Piraibutaba e de Dourada. *O manejo da pesca dos Gd. bagres migradores Piraibutaba e Dourada no eixo Solimões--Amazonas* 21–28 (2005).
111. Córdoba, E. A. *et al.* Breeding, growth and exploitation of *Brachyplatystoma rousseauxii* Castelnau, 1855 in the Caqueta River, Colombia. *Neotrop. Ichthyol.* 11, 637–647 (2013).
112. de Brito Ribeiro, M. C. L. & Junior, M. P. Fisheries ecology and management of the Jaraqui (*Semaprochilodus Taeniurus*, S. *Insignis*) in central Amazonia. *Regul. Rivers Res. & Manag.* 5, 195–215 (1990).
113. Vazzoler, A. E. A. de M. & Amadio, S. A. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XIII. Estrutura e comportamento de cardumes multiespecíficos de *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) do baixo rio Negro, Amazonas, Brasil. *Vol. 50, Número 3, Pags. 537-546* (1990).
114. Vazzoler, A. E. A. de M. & Amadio, S. A. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XI. Reprodução das espécies do gênero *Semaprochilodus* do baixo rio Negro, AM, Brasil. *Vol. 49, Número 1, Pags. 165-173* (1989).
115. Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K. O., Layman, C. A., Arrington, D. A. & Jepsen, D. B. Effects of seasonality and migratory prey on body condition of *Cichla* species in a tropical floodplain river. *Ecol. Freshw. Fish* 15, 398–407 (2006).
116. Winemiller, K. O. & Jepsen, D. B. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J. Fish Biol.* 53, 267–296 (1998).
117. Taylor, B. W., Flecker, A. S. & Hall, R. O. Loss of a harvested fish species disrupts carbon flow in a diverse tropical river. *Science (80-)*. 313, 833–836 (2006).
118. Capps, K. A. & Flecker, A. S. Invasive aquarium fish transform ecosystem nutrient. (2013).
119. McIntyre, P. B., Jones, L. E., Flecker, A. S. & Vanni, M. J. Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 4461–4466 (2007).
120. Petchey, O. L. & Gaston, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9, 741–758 (2006).
121. Diaz, S. *et al.* Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 20684–20689 (2007).
122. Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S. & Villéger, S. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Sci. Rep.* 6, 1–9 (2016).
123. Wiczyński, D. J. *et al.* Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 587–592 (2019).
124. Ochoa-Ochoa, L. M., Mejía-Domínguez, N. R., Velasco, J. A., Marske, K. A. & Rahbek, C. Amphibian functional diversity is related to high annual precipitation and low precipitation seasonality in the New World. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28, 1219–1229 (2019).
125. Albert, J. S., Tagliacollo, V. A. & Dagosta, F. Diversification of Neotropical freshwater fishes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 51, 27–53 (2020).
126. Orrock, J. L. *et al.* Consumptive and nonconsumptive effects of predators on metacommunities of competing prey. *Ecology* 89, 2426–2435 (2008).