

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Fylogeneze a biogeografie cichlid rodu
Bujurquina z východního úpatí And

Bakalářská práce

Vanda Frnková

Školitel: doc. Mgr. Oldřich Říčan, Ph.D.

České Budějovice 2019

Frnková V. (2019): Fylogeneze a biogeografie cichlid rodu *Bujurquina* z východního úpatí And [Phylogeny and biogeography of the cichlid genus *Bujurquina* from the eastern Andean piedmont]. Bc. Thesis, in Czech] 55 p., Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Historical biogeography and phylogeny of the cichlid genus *Bujurquina* is examined within the eastern Andean piedmont based on newly collected material. The results based on molecular phylogeny using mitochondrial DNA and morphological characteristics revealed eleven putative species instead of two presently described species. The biogeographic implications of the reconstructed phylogenies have been compared with the geological history and selected groups of organisms of the area.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb., zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 17. 4. 2019

.....

Vanda Frnková

Poděkování

Tímto bych chtěla v první řadě poděkovat mému školiteli Oldovi Říčanovi za trpělivost a ochotu při opravování mé práce i za čas, který mi skrze konzultace věnoval zajímavé postřehy a informace, které mi při nich předal. Ráda bych také poděkovala především rodině za psychickou podporu i pomoc během celé doby mého studia a všem, kdo se nějakou měrou podíleli na vzniku této práce.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Evoluce Amazonie.....	1
1.1.1	Geomorfologie.....	1
1.1.2	Andy.....	2
1.1.3	Řeky.....	2
1.2	Hypotézy o Amazonii.....	3
1.2.1	Gradientová hypotéza.....	3
1.2.2	Andská orogeneze.....	3
1.2.3	Glaciály.....	4
1.2.4	Říční bariéra.....	4
1.2.5	Refugia.....	5
1.2.6	Transgrese.....	5
1.3	Skupiny.....	6
1.3.1	Aves: <i>Tharupidae</i>	6
1.3.2	Anura: <i>Dendrobatidae</i>	7
1.3.3	Eukryota: <i>Plantae</i>	7
1.4	Ryby.....	7
1.4.1	Cichlidy.....	8
1.4.2	Rod <i>Bujurquina</i>	8
2	Cíle práce.....	9
3	Materiál a metodika.....	10
4	Výsledky.....	15
4.1	Velkoškálová biogeografie a fylogeneze rodu <i>Bujurquina</i>	15
4.2	Druhy v ekvádorských povodích.....	17
4.3	Biogeografie.....	18
5	Diskuze.....	26
5.1	Minulé a současné uspořádání ekvádorských povodí.....	26
5.2	Hypotézy o Amazonii.....	30
5.2.1	Gradientová hypotéza.....	30

5.2.2	Andská orogeneze	30
5.2.3	Glaciály	31
5.2.4	Říční bariéra	31
5.2.5	Refugia	32
5.2.6	Transgrese	32
5.3	Srovnání se skupinami	32
5.3.1	Aves: <i>Tharupidae</i>	32
5.3.2	Anura: <i>Dendrobatidae</i>	34
5.3.3	Eukaryota: <i>Plantae</i>	36
6	Závěr	38
7	Literatura	39

1 Úvod

I když je Amazonský deštný prales druhově nejbohatší pozemní ekosystém na světě, datování a původ jeho diverzity z evolučního hlediska je zatím stále předmětem debat (Hoorn et al., 2010b). Značná část dnešní druhové diverzity je přičítána kombinaci relativně konstantního vlhkého teplého podnebí a heterogenního substrátu (Wesselingh et al., 2010).

Dlouhou dobu byla za zdroj Amazonské diverzity považována teorie refugií, poprvé formulována roku 1969 J. Hafferem, ale v 90. letech se ale ukázalo, že centra druhové diverzity, která byla považována za důkaz této teorie, byla určena na základě chybné metodiky sběru dat (Wesselingh et al., 2010). Časem byla tato teorie na základě přibývajících fylogenetických studií opuštěna a nahrazena teoriemi novými, které zasazují původ diverzity do vzdálenější historie a chápou vznik druhové rozmanitosti jako mnohem komplexnější proces (Bush, 1994; Santos et al., 2010).

1.1 Evoluce Amazonie

1.1.1 Geomorfologie

Jihoamerická deska byla po stovky miliónů let spojena s deskou Africkou v jeden obrovský paleokontinent Gondwanu, dokud před asi 100 miliony nedošlo k jejich rozpadu a k formaci samostatného kontinentu Jižní Ameriky (Scotese, 2001). Hlavními geografickými útvary tohoto kontinentu jsou Jihoamerická deska (zahrnující Guayanský a Brazilský štít a Amazonský kraton), jižní, centrální a severní části And, subandská předhlubeň a Střední Amerika (Veblen et al., 2007).

Guayanský a Brazilský štít na východě kontinentu jsou prehistorické útvary zemské kůry, které dosahují pouze menších nadmořských výšek (asi do 1000 m n. m.) a ztratily většinu svých snadno erodovatelných sedimentů (Albert & Reis, 2011b). Po celou historii byly spojeny v jeden souvislý útvar, až do doby před asi 8-12 miliony let, kdy byly rozděleny Amazonkou, která si jimi prorazila cestu do Atlantiku (Goulding et al, 2003; Lundberg et al. 1998).

Andy, lemující západní okraj kontinentu, jsou oproti štítům naopak poměrně mladým pohořím, jehož orogeneze trvá zhruba 100 milionů let (Cobbolt et al., 2007), s nejintenzivnějšími vrásnými procesy během posledních 20 milionů let (Gregory-Wodzicki, 2000). Fáze, ve kterých vrásnění probíhalo, byly zdrojem obrovského množství sedimentů,

kteře zaplavovalo oblast moderní západní Amazonie, což mělo zásadní vliv na podobu dnešních povodí Jižní Ameriky (Albert & Reis, 2011b).

Mezi štíty a Andským pohořím se rozprostírá Amazonská nížina na ploše 5.3 milionů km², charakteristická svou relativně nízkou polohou vůči hladině oceánu a velmi členitým erozním povrchem (Costa et al., 2001).

1.1.2 Andy

Jedním z nejdůležitějších faktorů, které ovlivnily vývoj jihoamerického kontinentu, bylo bezpochyby vyvrásnění And. Andské pohoří tvoří zhruba 7000 km dlouhý pás táhnoucí se směrem od jihu na sever, s některými vrcholy i přes 6000 m n. m. Topografická struktura jako tato má potencionálně silný vliv na cirkulaci vzduchu nad pevninou, regionální klima a evoluci oblasti (Sepulchre et al., 2009). Pohoří funguje jako klimatická bariéra, která izoluje střed a východ kontinentu od vlivu Tichého oceánu a západ od vlivu Atlantiku. Pohoří funguje jako klimatická bariéra, která izoluje střed a východ kontinentu od vlivu Tichého oceánu a západ od vlivu Atlantiku. Slouží také jako bariéra pro větry přinášející vlhkost z východu, což má za následek udržování vlhkého deštivého podnebí celé Amazonie (Mora et al., 2010).

Toto pohoří bylo vyvrásněno subdukcí desky Nazca pod Jihoamerickou desku z geologického hlediska poměrně nedávno, v třetihorách a čtvrtohorách, a jeho vývoj stále pokračuje (Goulding et al., 2003; Wesselingh et al., 2010). Strmé svahy And ve spojení s nestabilním podložím a silné deště působící na východní svahy měly za následek asi 10 milionů let trvající silné eroze (Goulding et al., 2003). Sedimenty masivně splavované z hor ve velké míře ovlivnily přilehlou západní Amazonii a měly obrovský vliv jak na její podobu, tak na současné uspořádání řek a povodí (Albert & Reis, 2011b). Vyvrásnění Severních And je považováno za jeden z nejdůležitějších faktorů, které iniciovaly divezifikaci v neotropích, vyvoláním allopatrické speciace nížinných organismů a adaptivních radiací v nově formovaných horských habitatech (Antonelli, 2008).

1.1.3 Řeky

Dnes se 93 % všech povodí Jižní Ameriky vlévá do Atlantiku (Lundberg et al., 1998). Hlavní osa odvodňování kontinentu leží mezi Guayanským a Brazílským štítem a Andami. V současné době se jedná o řeky Orinoko, Amazonku a povodí Parany a Paraguaye, které dosáhly svého současného uspořádání v průběhu neogénu (Albert & Reis, 2011b).

V raném miocénu směřovala velká část povodí severozápadní Amazonie na sever podél paleo-Orinoka do delty v jezeře Maracaibo, které ústí do Karibiku. Rychlé tektonické pohyby v Andách v pozdním miocénu vedly k významným změnám v uspořádání řek (Hoorn et al., 1995). Vrásnění And před asi 8,5-8 miliony let mělo za následek uzavření spojení Paleo Amazonky a Orinoka s Karibikem a před zhruba 8 miliony lety byl ustaven současný říční systém Amazonky a Orinoka (Lundberg et al., 1998).

Načasování změny směru toku hlavních povodí Jižní Ameriky bylo nejspíše řízeno transportem sedimentů těmito povodími a rychlostí vrásnění And. Vzestup And spojený s nárůstem srážek a tím i eroze způsobil, že materiál splavený z hor postupně vyplnil subandskou pánev za vzniku mokřadů označovaných jako systém Pebas (raný miocén) a následně obrátil tok řeky opačným směrem (Sacek, 2014).

1.2 Hypotézy o Amazonii

Bylo již navrženo velké množství hypotéz vysvětlujících vznik současné diverzity v Amazonii, které obecně zahrnují ekologické a vikarianční procesy spojené s významnými geologickými, hydrologickými a klimatickými událostmi této oblasti (Antonelli et al., 2010). V této práci se zabývám vybranými hypotézami, které se týkají oblasti, do které rod *Bujurquina* svým výskytem zasahuje.

1.2.1 Gradientová hypotéza

Narozdíl od jiných geografických hypotéz, vysvětlujících speciaci, tato hypotéza nevyžaduje geografickou bariéru mezi skupinami jedinců, kteří diverzifikují a je mezi nimi předpokládána určitá míra toku genů. Rozdílná selekce řídící speciaci je řízena rozdílnými ekologickými tlaky, sníženou fitness hybridních/přechodných jedinců a asortativním párováním v rámci oddělujících se skupin. Tyto všechny aspekty snižují tok genů mezi skupinami, což může vést ke speciaci i bez přítomnosti topografické bariéry. Tudíž tento model předpokládá parapatrickou speciaci napříč strmými gradienty prostředí. Tato hypotéza byla v minulosti několikrát potvrzena i vyvrácena, na její objasnění je tedy potřeba uskutečnit více studií (Antonelli et al., 2010).

1.2.2 Andská orogeneze

S gradientovou hypotézou úzce souvisí i hypotéza Andské orogeneze, týkající se konkrétně Andského pohoří lemujícího západní okraj jihoamerického kontinentu. Vrásnění And je stále trvajícím proces, který sahá svými počátky až do pozdní křídý (Lundberg

et al., 1998). Důležitým znakem tohoto útvaru je, že orogeneze probíhala v rychlých epizodických fázích (Garziona et al., 2008). To mělo pravděpodobně za následek náhlé změny spojené s nově vznikajícími prostředními, s tvorbou bariér a členitostí a vznikem gradientu se stoupající nadmořskou výškou, což byly faktory, na které se organismy musely adaptovat.

1.2.3 Glaciály

Během čtvrtohor byla evoluce krajiny zásadně ovlivňována glaciálními cykly a s nimi spojeným kolísáním hladin moří. Tím se zabývá hypotéza předpokládající velký vliv na diverzifikaci amazonské bioty. Před asi 2,5 miliony let toto kolísání hladin v glaciálech zintenzivnělo a vedlo ke kratším, 40-100 tisíc let trvajícím cyklům. Velké výkyvy hladin až o 120 m za jeden cyklus výrazně ovlivnily říční systémy především nížinné Amazonie (Irion & Kalliola, 2010).

Díky těmto poklesům a vzestupům se také měnila nadmořská výška krajiny, což mělo obrovský vliv na habitaty nejen v Amazonii. Když se hladina posunula o 100 m, způsobilo to přesun určité oblasti z hlediska nadmořské výšky do jiného místa, často díky monotónní povaze krajiny o stovky kilometrů vzdáleného, a tím to přineslo zásadní změny charakteru habitatů v rámci tzv. Irion cyklu (Irion & Kalliola, 2010; Wesselingh & Hoorn, 2011). Fauna a flóra na původním místě se tak ocitla v jiných podmínkách, což mohlo následně zapříčinit migrace, a i speciace druhů.

Amazonie je charakteristická především svou krajinnou uniformitou a nížinatostí, kdy niva Amazonky leží v Iquitos, 3 600 km od ústí v nadmořské výšce pouhých 100 m n. m. (Crampton, 2011), ale zároveň vysokou heterogenitou s velmi členitým erozním povrchem. Toto nízké položení celé Amazonie mělo za následek velmi dynamický vývoj řek během cyklů, které způsobily kontinuální reorganizaci toků řek a hranic povodí. Následkem toho byly rybí populace v nich izolovány nebo se naopak oblasti jejich rozšíření zvětšily (Wesselingh & Hoorn, 2011). Toto se ale týkalo především nížin, jelikož horská a podhorská prostředí byla členitější, a tím pádem se v nich vyskytovalo více bariér.

1.2.4 Říční bariéra

Už v 19. století si A. R. Wallace při svém pobytu v Amazonii všimnul, že velké řeky jsou často bariérou pro některé organismy, což se dnes nazývá jako hypotéza říčních bariér (Wallace, 1854). Později byla tato hypotéza zpřesněna a definována tak, že řeky či celá niva může být účinnou bariérou, která izoluje populace na obou březích, a tudíž znemožňuje

alopatrickou speciací (Tuomisto et al., 1997). Toto může za určitých podmínek platit pro terestrické organismy, ale i pro vodní organismy, kde pro některé jsou řeky koridorem pro šíření či hlavním habitatem, ale pro jiné naopak bariérou (Turchetto-Zolet et al., 2012).

Pro ryby je zásadní především prostředí, ve kterém se vyskytují a jsou na něj morfologicky adaptované (Říčan, 2017). To poté může znesnadnit jejich disperzi přes řeky, které se liší svými environmentálními charakteristikami, jako jsou například kalnost vody, substrát, rychlost toku či predační tlak (Fernandez et al., 2010).

Příkladem řeky, která může sloužit jako koridor, je Casiquiare, konkrétně spojující dvě hlavní povodí Jižní Ameriky - Amazonku a Orinoko přes Rio Negro, které je největším přítokem Amazonky (Alberts et al., 2011). Datace vzniku tohoto kanálu se datuje do období pleistocénu až holocénu (Stern, 1970), a tudíž je mnohem recentnější, než předchozí spojení těchto dvou povodí před 8-10 miliony let (Hoorn, 1993; 1994; Hoorn et al., 1995). Bylo prokázáno, že se v obou povodích vyskytují některé společné druhy v různých typech habitatů a jsou adaptovány na širší environmentální podmínky, což dokazuje, že řeka Casiquiare může sloužit spíše než koridor jako zoogeografický filtr, kdy záleží především na schopnosti fyziologické adaptace daných druhů na přechodné gradienty mezi těmito řekami (Winemiller et al., 2008). Pro rybovitě obratlovce jsou tedy prostředí, ve kterém žijí a schopnost adaptace zásadními podmínkami určujícími bariéry pro jejich disperzi.

1.2.5 Refugia

V roce 1969 Jürgen Haffer publikoval na základě studie ptáků svou teorii glaciálních refugií pro vysvětlení center endemismu v Amazonii. Dle něj centra endemismu korespondovaly s ekologicky stabilními úseky deštného pralesa, které se zachovaly během období, kdy bylo klima sušší a zapříčinilo rozšiřování savan. Tyto „ostrovy“ poté díky své izolovanosti umožňovaly alopatickou speciáci v nich dochovaných druhů a následnou opětovnou expanzi. Teorie měla velký vliv a bylo provedeno nespočet studií, které ji částečně nebo úplně potvrzovaly na dalších skupinách živočichů (Prance, 1973; 1982). Později ale byla odmítnuta, jelikož v Amazonii v glaciálech nedocházelo ke tvorbě lesních refugií (Colinvaux et al., 2000; Bush & de Oliveira, 2006).

1.2.6 Transgrese

Jihoamerická deska byla důležitým komponentem diverzifikace neotropické vodní bioty. Jedním z významných rysů této desky je její nízké posazení v zemské kůře, jelikož 50% celkové rozlohy Jižní Ameriky leží v nadmořské výšce do 250 m. V důsledku tohoto

byla Jihoamerická deska v minulosti vystavena opakovaným transgresím a regresím moří během posledních 120 milionů let, což drasticky ovlivnilo rozsah a rozšíření habitatů dostupných pro obligátně sladkovodní druhy živočichů (Albert & Reis, 2011b).

1.3 Skupiny

Nejdominantnější biogeografické vzorce druhové diverzity u neotropické rybí sladkovodní fauny reflektují ty, které se nachází i u pozemských taxonů – u ptáků, savců, hmyzu a rostlin atd. Další důležité vzorce jsou u ryb naopak odlišné a odrážejí úzkou provázanost evoluce těchto taxonů s historií akvatických habitatů a specifícností geologické a geografické historie regionu (Albert et al., 2011). Jedním z mých cílů je zjistit, jaké procesy ovlivnily biogeografické vzorce ryb a srovnat je s těmi u dalších skupin živočichů.

1.3.1 Aves: *Tharupidae*

Neotropy obývá přes 3500 druhů ptáků, tudíž více než třetina jejich světové diverzity. Ptáci přitahovali velkou pozornost vědců, což vedlo i k velkému množství nedávných fylogenetických studií na toto téma. Haffer (1969) a jeho teorie pleistocenních refugií, která byla založena na ptácích, zasazovala vznik diverzity v Amazonii do pleistocénu, ale molekulární data ukázala, že zdroj této speciace sahá do hlubší historie (Antonelli et al., 2010). Pleistocenní klimatické výkyvy mohly do určité míry vyvolat změny v rozšíření ptačích druhů, velikostech populací a jejich genetické struktuře, ale speciace je dávana do souvislosti spíše s událostmi dřívějšími, především Andskou orogenezí (Álvarez-Varas et al., 2015).

Přes polovinu diverzity neotropů tvoří pěvci (*Passeriformes*). Molekulární studie datují jejich původ do pozdní křídy (~67 milionů let) s první fosilním záznamem před 30 miliony lety (Barker et al., 2004).

Jednou z velkých neotropických čeledí pěvců jsou tangarovití (*Thraupidae*), skupina ekologicky i vzhledově velmi různorodá. Do Jižní Ameriky se dostali s některými dalšími skupinami pěvců přes Beringovu úžinu a velmi rychle se rozšířili a diverzifikovali. Tangarovití se vyskytují od severního Mexika napříč Jižní Amerikou, od pobřežních oblastí až po Andskou vrchovinu, což z nich dělá velmi dobrý nástroj ke studiu evolučních procesů (Burns et al., 2014).

Biogeografické analýzy indikovaly, že časné speciální události této skupiny se odehrávaly v Andách. Andské linie se pravděpodobně rozšířily do dalších geografických oblastí neotropů, kde nakonec podstoupily speciaci (Burns & Naoki, 2004).

1.3.2 Anura: *Dendrobatidae*

Polovina všech druhů obojživelníků se vyskytuje v Jižní Americe. Ze tří řádů obojživelníků, mloci a červoři přispívají k amazonské diverzitě jen nepatrně ve srovnání s žábami (Duellman, 1999). Rostoucí množství nedávných molekulárně-fylogenetických studií neotropických žab má za cíl zhodnotit biogeografické modely a jejich relativní příspěvek k diverzifikaci amazonských obojživelníků (Antonelli et al., 2010).

Vyvrásnění And podnítilo speciaci obojživelníků, o čemž svědčí nápadná beta diverzita, kterou lze zde nalézt (Antonelli et al., 2010). Díky slabé podpoře speciace v závislosti na gradientech prostředí, se zdá být klasická vikariance nejúspornějším vysvětlením pro speciaci andských žab (Lynch & Duellman, 1997; Wiens, 2004). Ta mohla přispět k diverzitě v Amazonii, jak dokazuje jeden z rozšířených druhů žab této oblasti, *Epipedobates trivittatus*, který sleduje svůj původ zpět na středně vysoko položené andské svahy (Roberts et al., 2006), vzorec opakovaně viditelný u téměř všech pralesniček (Antonelli et al., 2010; Santos et al., 2009).

1.3.3 Eukryota: *Plantae*

Datování rozštěpu fylogenetických linií nížinných skupin rostlin na východních i západních svazích And může poskytnout informace o vrásnění pohoří a souvisejících klimatických změnách. Načasování příchodu a diverzifikace organismů vázaných na specifické klimatické podmínky v určité nadmořské výšce může poskytnout informace o době, kdy hory dosáhly výšek odpovídajících takovýmto podmínkám (Richardson et al., 2018).

Donedávna fylogenetické studie považovaly vrásnění And jako nárazovou a časově omezenou událost, což kontrastuje s geologickými rekonstrukcemi, které indikují, že se vrásnění objevovalo v oddělených časových periodách od západu směrem na východ a působilo na různé oblasti v různých časech (Antonelli et al., 2009).

1.4 Ryby

Jako ve většině pozemských sladkovodních ekosystémů, neotropické ichtyofauně dominují ryby skupiny ostariophysi (Characiformes, Siluriformes a Gymnotiformes), které čítají 77 % druhů. Mezi těmito klády jsou nejhojněji zastoupeni Characoidea (tetry a příbuzní) s více než 1 750 druhy a Loricarioidea (pancířnatí sumci a příbuzní) s asi 1 490 druhy. Jako u dalších Gondwanských faun, cichlidy (Perciformes) jsou také četně zastoupeny (Albert et al., 2011).

1.4.1 Cichlidy

Cichlidy (nebo také vrubozubcovití) jsou sladkovodní čeledí ryb patřící do řádu Perciformes a čítají více než 1700 druhů (Berra, 2001; Fricke et al., 2018). Jejich současné rozšíření je Gondwanské (Sparks & Smith, 2004). Téměř všechny druhy cichlid jsou sladkovodní, pouze málo druhů lze najít v prostředích s brakickou vodou. Většina zástupců se vyskytuje v Africe, ale několik málo druhů je známo i z Madagaskaru, Srí Lanky, jižní Indie a Středního východu. Velká část této čeledi se také nachází v neotropech, kde zahrnuje druhy z oblasti Mexika, Střední Ameriky, Karibských ostrovů a tropické a subtropické Jižní Ameriky (Kullander, 1986).

1.4.2 Rod *Bujurquina*

Rod *Bujurquina* patřící do podčeledi Cichlasomatinae zahrnuje v současnosti 19 druhů (Froese & Pauly, 2019). U několika druhů je známo, že patří mezi tlamovce, což je způsob péče o potomstvo běžný u cichlid jak starého, tak i nového světa (Kullander, 1986). Tlamovci přechovávají vajíčka a plůdek v tlamě a chrání je tak před nebezpečím z vnějšku (Reardon & Chapman, 2010).

Oblast rozšíření rodu zahrnuje západní přítoky Orinoka, peruánské, ekvádorské a západokolumbijské přítoky Amazonky, bolivijskou Amazonii a povodí Paraguaye a Parany (Kullander, 1986). Druhy tohoto rodu byly dříve zařazovány do sběrné skupiny *Aequidens*. Tato skupina byla později uznána jako samostatná (Kullander, 1983b). Rod je řazen společně s rody *Tahuantinsuyoa* a *Andinocara* do jednoho kládu, který je ještě dohromady s rodem *Krobia* sesterský kládu zahrnujícímu rody *Aequidens* a *Cichlasoma* (Musilová et al., 2009). Podpora tzv. BAT kládu (*Bujurquina*, *Andinocara*, *Tahuantisuyoa*) je silná, zatímco umístění ostatních rodů prozatím není jisté (Musilová et al., 2009; López-Fernández et al, 2010; Ilves et al., 2018).

2 Cíle práce

Cíli této práce bylo na základě fylogeneze a distribučních dat zjistit, (1) zda jsou kandidátní nové druhy rodu *Bujurquina* z východního úpatí And v Ekvádoru delimitované v mtDNA fylogenezi a jak jsou si příbuzné, (2) zasadit Ekvádorské druhy do kontextu celého rodu, (3) výsledný kladogram porovnat s geologickou historií oblasti a (4) interpretovat, jaké další faktory mohly mít vliv na jejich diverzifikaci, tj. srovnat výsledky s hypotézami zabývajícími se Amazonií a s jinými skupinami, které se v dané oblasti vyskytují.

3 Materiál a metodika

Fylogeneze rodu a geografické lokality byly mými vstupními daty na jejichž základě jsem je geograficky interpretovala a porovnávala s literaturou o západní Amazonii (reviews in Albert & Reis, 2011a; Hoorn & Wesselingh, 2010)

Materiál práce je založen na původních datech, jež byly školitelem nasbírány v povodích Ekvádoru (dále Peru, Kolumbie, Bolívie, Argentiny a Brazílie) a morfologicky určeny, a následně byla vytvořena datovaná fylogeneze na základě mitochondriální DNA pro gen cytochrom b. K zakořenění fylogenetického stromu rodu *Bujurquina* byly do analýzy zahrnuty následující outgroupy: sesterský rod *Tahuantisuyoa*, sesterská transandská skupina těchto dvou rodů, *Andinocara* (Musilová et al., 2009), a dále zástupci ostatních rodů tribu Cichlasomatini a dva zástupci tribu Heroini. Pro kladogram byla použita nepřímá sekundární kalibrace na základě práce Musilová et. al (2015) v programu BEAST (Drummond & Rambaut, 2007) s použitím kalibrace dvou uzlů (Obr. 1).

Fylogeneze rodu a geografické lokality sekvenovaných jedinců byly mými vstupními daty poskytnutými školitelem, na jejichž základě jsem je fylogeneticky a geograficky interpretovala a výsledky porovnávala s literaturou o západní Amazonii (reviews in Albert & Reis, 2011a; Hoorn & Wesselingh, 2010), hlavními hypotézami diverzifikace v západní Amazonii a s diverzifikací hlavních velkých a zájmových skupin obratlovců a rostlin v západní Amazonii (viz Úvod).

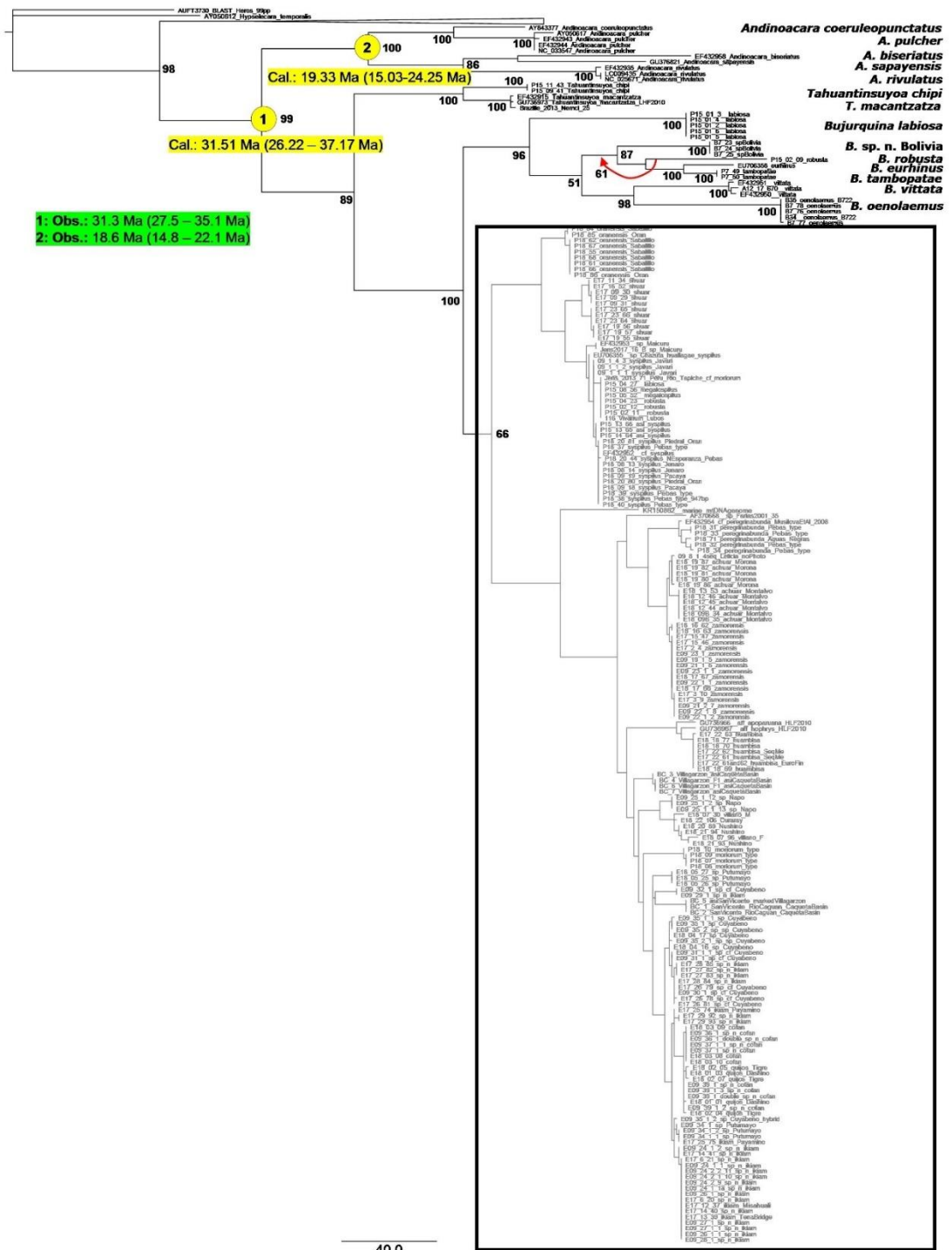
Fylogenetická pozice kandidátních morfologicky determinovaných druhů (jedinců; Obr. 2) byla konfrontována s datovaným kladogramem a podpořené či nepodpořené druhové klastry jsem vyznačila v kladogramu (barevně a také předběžnými názvy konzultovanými se školitelem v případě potenciálně nových druhů).

Na základě geografických lokalit jedinců (Obr. 3) jsem následně interpretovala biogeografii kladogramu. Jako jednotky pro biogeografickou interpretaci byly použity současné říční systémy v takovém detailu, který nejlépe vystihuje endemismus studovaných druhů. K interpretaci biogeografie rodu *Bujurquina* v Ekvádoru nebyl použit žádný software, metodou byla interpretace logickou úvahou v rámci vikariantního paradigmatu nad mapou oblasti a kladogramem a hledání nejúspornějšího geografického řešení biogeografické interpretace.

Prvním krokem biogeografické interpretace bylo zanesení fylogeografických vnitrodruhových vztahů na mapu. Tyto vztahy jsou ve výsledné mapě naznačeny spojnicemi mezi lokalitami. Druhým krokem byla interpretace mezidruhových biogeografických vztahů

v kontextu současné konfigurace povodí. Vztahy mezi druhy a tím pádem biogeografické vztahy jsou ve výsledné mapě naznačeny šipkami.

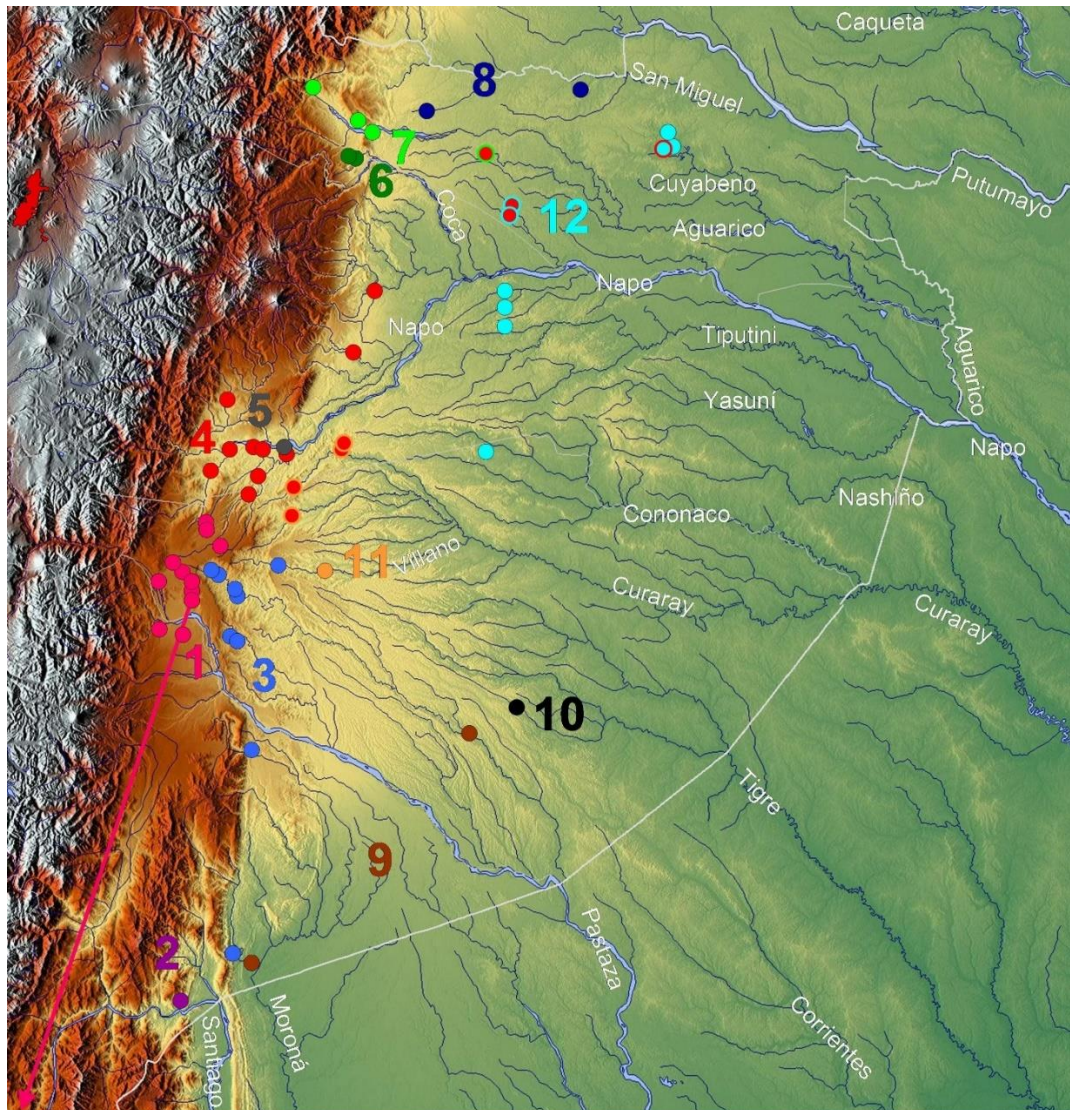
Při rekonstrukci biogeografie bylo postupováno podle vikariančního paradigmatu, tj. byly preferovány vikarianční události jakožto nejjednodušší řešení. Vzhledem k evidentnímu vysokému endemismu studované skupiny je vikarianční paradigma opodstatněné. Při biogeografické rekonstrukci jsem tedy postupovala tak, že pokud se v uzlu kladogramu potkávají dva nebo více různých areálů, tak v tomto uzlu byl rekonstruován předek jakožto vyskytující se v oblasti zahrnující všechny tyto areály. Biogeografická rekonstrukce byla prováděna za současné konzultace topografické mapy pro porovnání se současnou konfigurací říční sítě.



Obr. 1: Zakořeněný fylogenetický strom vytvořený metodou neighbor-joining s ukázanými outgroupy a sekundárními kalibracemi pro finální fylogenetickou analýzu. Žlutě jsou označeny kalibrace pro BEAST analýzu, zeleně výsledné datování těchto uzlů z BEAST analýzy. Číselné hodnoty u uzlů jsou bootstrapové hodnoty z analýzy maximální parsimonie v programu PAUP* (Swofford, 2003). Červená šipka označuje odlišnou topologii oproti BEAST analýze.



Obr. 2: Fotografie reprezentativních zástupců (dospělých samců) druhů (popsaných a potenciálně nových) z území Ekvádoru studovaných v této práci.



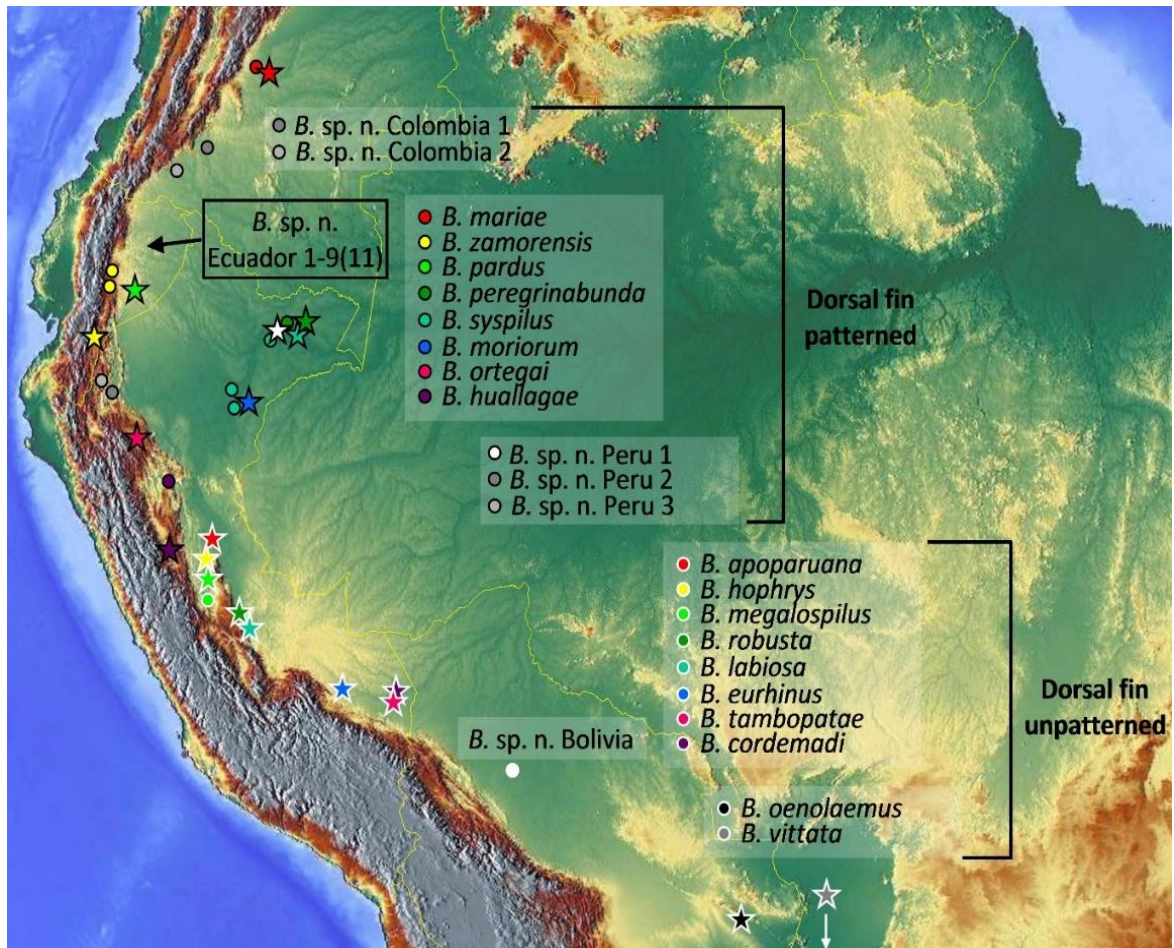
Obr. 3: Mapa lokalit (distribuce druhů) v povodích Ekvádoru, tečky ohrazené jinou barvou označují pravděpodobné hybridy na základě morfologické determinace. Typová lokalita a jeden analyzovaný jedinec *B. zamorensis* je mimo mapu (označen šipkou) v jižnější části Ekvádoru. Legenda k druhům (viz Obr. 1): 1) *B. zamorensis*, 2) *B. sp. n. Santiago*, 3) *B. sp. n. Middle Pastaza-Moroná*, 4) *B. sp. n. Upper Napo*, 5) *B. sp. Napo*, 6) *B. sp. n. Upper Coca*, 7) *B. sp. n. Upper Aguarico*, 8) *B. sp. n. Putumayo*, 9) *B. sp. n. Lower Santiago-Moroná*, 10) *B. pardus* (nebyla zařazena v molekulární fylogenezi), 11) *B. sp. n. Curaray*, 12) *B. sp. n. Middle Napo*.

4 Výsledky

4.1 Velkoškálová biogeografie a fylogeneze rodu *Bujurquina*

Na základě fylogenetické analýzy byly určeny vztahy mezi několika pravděpodobně novými i již popsánymi druhy cichlid rodu *Bujurquina*. Analýza v této práci byla zaměřena především na oblast podhůří východní strany Andského pohoří v Ekvádoru. Nepopsaných druhů tohoto rodu bylo zjištěno několik i mimo území Ekvádoru, ale nejsou zde dále komentovány.

Rod *Bujurquina* je neformálně rozdělen na 2 hlavní skupiny, které se od sebe liší jak morfologicky, tak i fylogeneticky. Druhy vyskytující se v severní části areálu rodu mají hřbetní ploutev zabarvenou, zatímco u druhů na jihu je průhledná, druhy v jižní linii mají pruh na boku těla směřující ke konci hřbetní ploutve, druhy severní linii mají až na dva druhy pruh rovný, sledující osu těla. Toto rozdělení (Obr. 4) podporuje i fylogenetická analýza příbuznosti druhů na základě mitochondriálního markeru, genu pro cytochrom b (Obr. 1, 5).



Obr. 4: Velkoškálová fylogeneze a biogeografie rodu *Bujurquina* podle kladogramů v Obr. 1 a 5. Jsou vyznačeny dvě hlavní morfologické, fylogenetické a biogeografické linie (severní a jižní linie). Typové lokality druhů jsou označeny hvězdičkou, ostatní lokality kroužky. Druhy jižní větve mají bílý okraj symbolů, druhy severní linie černý. Pro studovanou ekvádorskou oblast jsou vyznačeny pouze dva v současnosti popsané druhy. Nepopsané kandidátní druhy jsou vyznačeny v mapě na Obr. 3 a v následujících mapách.

4.2 Druhy v ekvádorských povodích

Determinace Ekvádorských druhů pomocí morfologie naznačuje přítomnost 1 až 9, možná až 11 nepopsaných druhů. Molekulární fylogenetické vztahy (Obr. 1, 5, 6, mapa Obr. 7) podporují většinu těchto nových druhů až na dva, druhy 6 (*B. sp. n. Upper Coca*) a 7 (*B. sp. n. Upper Aguarico*), které na rozdíl od ostatních kandidátních druhů netvoří samostatné dobře podpořené a separované klády, ale pouze jeden homogenní klád. Buď se tedy jedná pouze o druh jeden, což je nepravděpodobné vzhledem k jejich morfologické odlišnosti nebo jeden z druhů prošel mitochondriálním sweepem, tj. nahrazením své mitochondriální DNA cizí. Dále se u některých jedinců pravděpodobně jedná o hybridy. Někteří hybridní jedinci odpovídají těm určeným na základě morfologie, ale fylogenetická analýza ukazuje i na další jedince, a nebo se u těchto jedinců jedná o další případy mitochondriálního sweepu (Obr. 5). Pro další analýzu je proto do budoucna nutno vytvořit fylogenezi pro jaderný genom, aby bylo možné hybridy a druhy rozlišit.

Fylogenetické vztahy na druhové úrovni jsou pro přehlednost ukázány na Obr. 7, kde jsou potenciálně hybridní jedinci a jedinci s předpokládaným mitochondriálním sweepem zařazeni tak, jak odpovídá fylogenezi podle studovaného mitochondriálního markeru. Pro názornost jsou u dobře zdokumentovaných nepopsaných a popsáných druhů přidány piktogramy základních determinačních znaků.

4.3 Biogeografie

Identifikované druhy rodu *Bujurquina* svým výskytem kopírují pohoří And v Ekvádoru a nacházejí se téměř výhradně v řekách a potocích s čistou vodou, což je jeden ze tří hlavních typů vod v Amazonii (Sioli, 1984).

Distribuce druhů v povodích a jejich fylogenetické vztahy jsou vyznačeny v kladogramu na Obr. 5 a v mapě na Obr. 7. Jak můžeme z obrázků vidět, jednotlivé druhy vykazují vysoký stupeň endemismu a mají jasně identifikovatelné areály. Tyto jejich areály korespondují se současnými povodími, ale neodpovídají jim zcela. Je zde tedy jasně vidět, že už na vnitrodruhové a mnohem více na mezidruhové úrovni druhy neukazují současné hranice povodí, ale jejich minulé konfigurace.

Na vnitrodruhové úrovni takovéto vztahy ukazují například oba druhy vyskytující se v povodí střední a dolní Pastazy a Moroná, což jsou dnes již nekomunikující povodí a výskyt druhů v obou povodích je tedy jasným důkazem jejich geologického hlediska nedávného propojení. Vztahy těchto dvou povodí jsou u obou druhů sesterské (Obr. 5) s podobným stářím 0,5-0,7 milionu let, což poukazuje na jejich rozdělení v tomto období. Dalším příkladem je třetí druh vyskytující se v povodí Pastazy, *B. zamorensis*. Tento druh se kromě horní Pastazy vyskytuje také v povodí řeky Santiago (konkrétně opět v její horní části v povodí Zamora). Dnes povodí Pastazy a Santiaga nekomunikují (mimo komunikace přes řeku Marañón v nížině, kde ale žijí jiné druhy *Bujurquina*; Obr. 5), ale distribuce *B. zamorensis* napovídá tomu, že v minulosti propojena byla. Vznik současné konfigurace povodí Pastazy podle fylogeografie uvedených tří druhů v něm žijících tedy spadá do období mezi 0,5 a 0,7 miliony let, kdy došlo jednak k oddělení povodí Moroná od Pastazy, jednak ke vzniku současného toku střední a dolní Pastazy, a také horní Pastazy v Ekvádoru (Obr. 5 a 7). Nejpráhovějším důkazem toho, že fylogeografie rodu *Bujurquina* ukazuje na formaci současného toku Pastazy je sesterský vztah druhu z horního Santiaga (*B. zamorensis*) a druhu z dolní Pastazy (*B. sp. n. Lower Pastaza-Moroná*), mezi nimiž se nachází zcela nepřibuzný druh (*B. sp. n. Middle Pastaza-Moroná*). Druh ze spodní Pastazy a Moroná tak podle biogeografické interpretace vznikl oddělením z druhu v horní Pastaze k okamžiku vzniku současné Pastazy, kdy řeka začala téct směrem, kterým teče dnes. Datace oddělení těchto dvou druhů (před 0,69 miliony let) je téměř identická s datací rozdělení třetího druhu na dvě linie (před 0,75 miliony let). Rozdělení areálu druhu *B. zamorensis* do současných povodí horní Pastazy a horního Santiaga je datováno jen mírně později (před 0,45 miliony let; Obr. 5 a 7) a souvisí tedy geograficky i časově s formací zbylého toku dnešní Pastazy.

Formování moderní Pastazy pravděpodobně souvisí se zdivem And v této oblasti a také se vznikem sopky Sangay, jak je diskutováno v Diskuzi.

Biogeografie druhů v povodí druhé velké ekvádorské řeky Napo je také zajímavá a neméně komplikovaná. Jsou zde čtyři morfologické druhy (tři molekulární klády) endemické pro povodí Napo (druhy *B. sp. n. Upper Napo*, *B. sp. n. Upper Coca*, *B. sp. n. Upper Aguarico*, *B. sp. n. Middle Napo*), jež tvoří koncový klád endemický pro toto povodí (Obr. 5-7). Tento endemitní klád Napo je v uzlu datovaném na dobu před 1,4 miliony let (Obr. 5) sesterský druhu ze vzdáleného kolumbijského povodí Caquetá, a dalšímu druhu z Napo. V dalším uzlu (před asi 1,6 miliony let) se přidává druh z povodí Putumaya opět jako sesterský dvěma předchozím. Od uzlu nadatovaného na 1,4 miliony let by se tedy dalo hovořit o současném samostatném povodí Napo, kdežto u starších uzlů bylo Napo patrně součástí většího povodí, které zahrnovalo širší oblast. Tuto interpretaci ale komplikuje to, že v několik uzlech uvnitř kládu Napo jsou jedinci pocházející z povodí Putumaya (předpokládání hybridů či jedinců s mitochondriálním sweepem) nebo z částí povodí Napo, které mezi sebou v současnosti nemají výhradní komunikaci. Konečná formace povodí současného Napo a jeho oddělení od sousedního Putumaya je tedy pravděpodobně mladšího data a spadá do doby před 1,4 až 0,5 miliony let (Obr. 5 a 7).

Zajímavé biogeografické vztahy má také druh z povodí Curaray, což je největší a nejvzdálenější přítok Napo. Tento druh není sesterský celému Napu, ale onomu ještě většímu geografickému celku, který zahrnuje jak Napo, tak Putumayo a Caquetá (Obr. 5-7). K oddělení povodí horního Curaray a Napo tedy nedošlo pouze v rámci těchto dvou povodí, ale povodí Curaray se separovalo od většího celku paleo-Napo před asi 1,2 miliony let, kdy je tento druh z Curaray sesterský blíže neidentifikovatelné linii (je známa pouze z jedné lokality, a to pouze jako juvenilní jedinci což neumožňuje přesnější druhovou identifikaci) z geograficky sousedního horního Napo (Obr. 5-7). Klád paleo-Napo (Napo-Curaray-Putumayo-Caquetá) zahrnuje také jeden nížinný druh z Peru, jediný v současnosti popsáný druh v tomto kládu, *B. moriorum*, z oblasti soutoku Maraňónu a Ucayali (místo vzniku Amazonky). Biogeografická distribuce tohoto druhu je za současné míry ovzorkování interpretována jako disperze z paleo-Napo, ale teprve při lepší prozkoumanosti nížinné oblasti mezi Ekvádorem a Peru bude možné jeho distribuci plně pochopit.

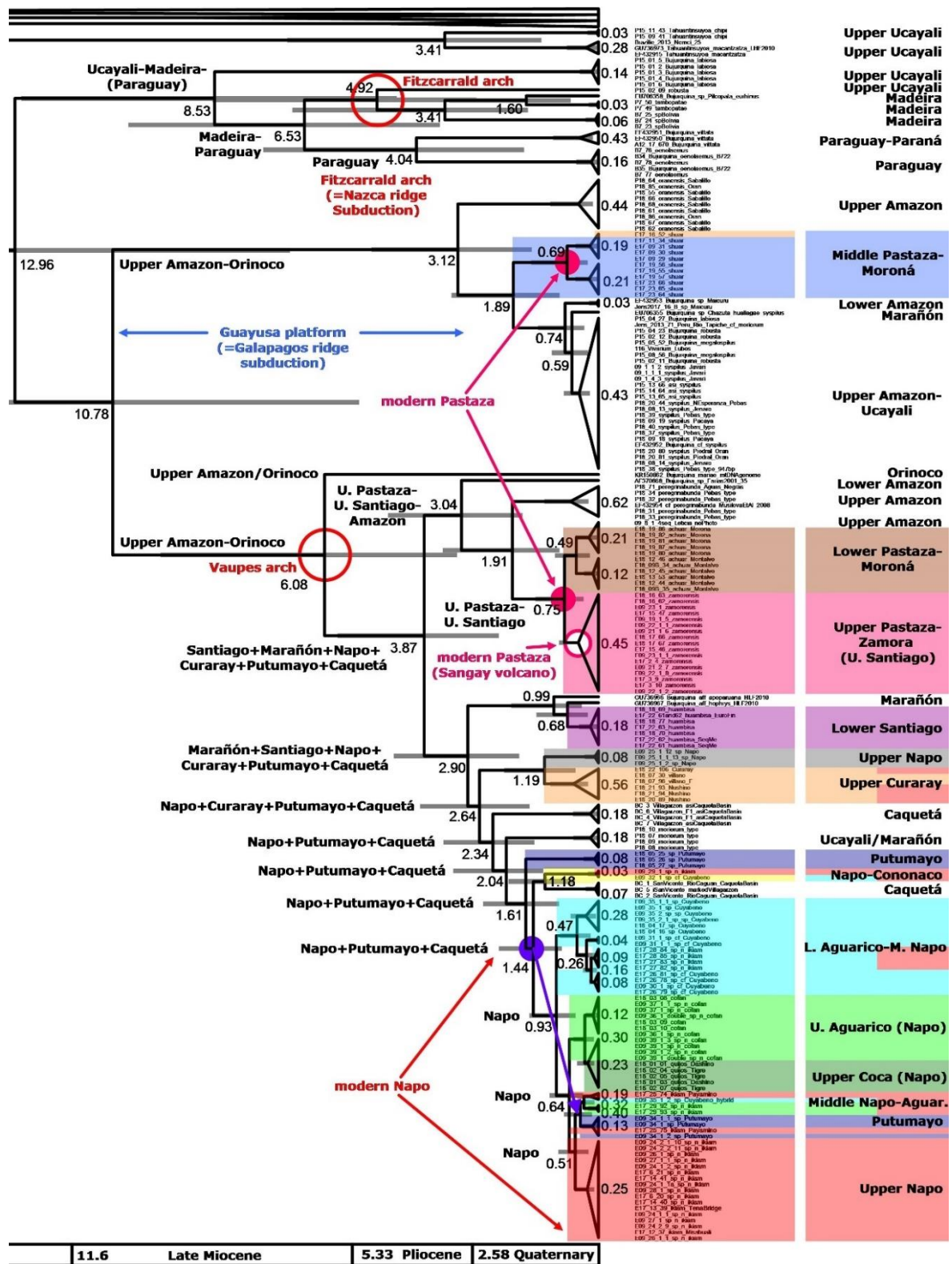
Sesterskou linií ke kládu paleo-Napo je klád z dolního Santiaga a Maraňónu. Separace těchto kládů je datována na 2,9 miliónu let (Obr. 5-7).

Nejvíce speciálních událostí v rodu *Bujurquina* na ekvádorském území tedy spadá do období posledních 3 milionů let, což může souviset se změnami v konfiguraci říčních

systemů vyvolanými glaciálními cykly (Wesselingh & Hoorn, 2011), jak je naznačeno v Diskuzi.

Hlubší historie rodu *Bujurquina* mimo Ekvádorské území již není v detailu námětem této práce, ale je patrné, že se odehrávala v konfiguraci říčního systému velmi odlišného od toho současného, jelikož čím dále do historie klády sahají, tím více řek zahrnují a jejich vztahy neodpovídají současné konfiguraci západových orientovaných toků, ale spíše severo-jihní konfiguraci (viz Diskuze).

Ve fylogenezi na Obr. 5 jsou také zaznačeny geologické útvary, které, jak se zdá, měly výrazný vliv na formování povodí a kládů v nich a napříč nimi. Jsou jimi platforma Guyausa a sopka Sangay dělící dva hlavní klády severní linie rodu, v širším kontextu také zvýšeniny zemské kůry Vaupés arch, oddělující zástupce tohoto rodu v Orinoku od zbylých Amazonských druhů a Fitzcarrald arch, oddělující druhy horní Ucayali od povodí Madre de Dios. Tyto útvary jsou širě diskutovány v Diskuzi.

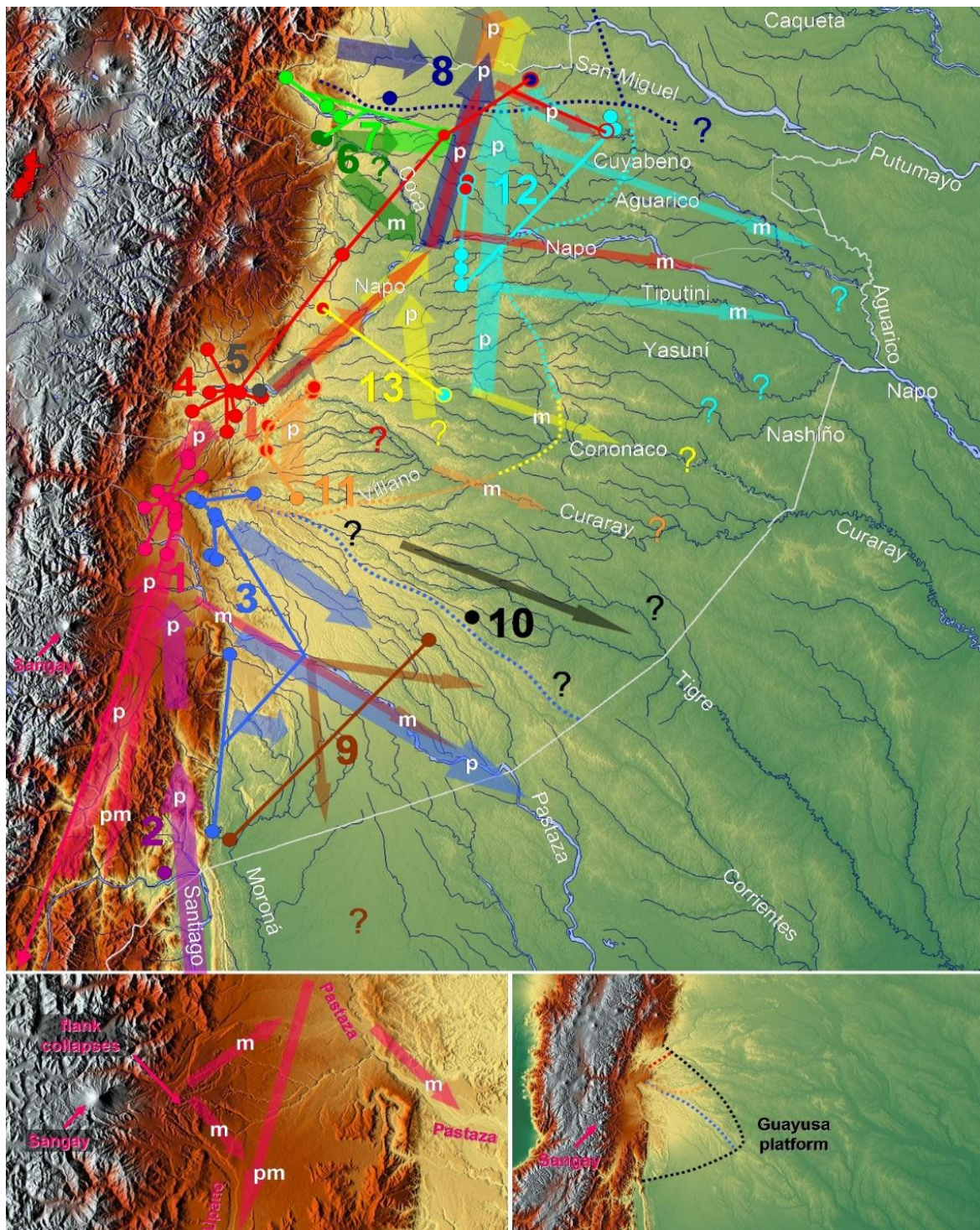


Obr. 5: Datovaná fylogeneze vytvořena v programu BEAST s vyznačenou rekonstruovanou biogeografickou historií rodu *Bujurquina*. Čísla na uzlech ukazují stáří podle datované analýzy, šedé úsečky na uzlech ukazují širší konfidenčních intervalů rekonstruovaných stáří uzlů. Jedinci jsou barevně označeni podle lokalit a tedy povodí, přesněji řečeno podle použitých biogeografických jednotek reflektujících endemismus jednotlivých druhů.

V levém sloupci jsou barevně a jmenovitě vyznačeny hlavní identifikované biogeografické oblasti na základě endemismu druhů a dále jsou barevně vyznačeny geografické konflikty (např. mezi Upper Napo, Putumayo, či Middle Napo), jež jsou patrně důsledkem hybridizačních událostí mezi druhy, jak je vysvětleno v textu. Napravo od topologie jsou rekonstruovány ancestrální areály pro jednotlivé uzly. V kladogramu jsou dále vyznačeny hlavní biogeografické bariéry a události diskutované v textu, tj. vznik současných toků Napa a Pastazy a role hlavních geografických fenoménů (Vaupes Arch, Fitzcarrald arch, Guayusa platforma).



Obr. 6: Fylogenetické vztahy na druhové úrovni na základě topologie BEAST stromu (Obr. 5). Potenciálně hybridní jedinci a jedinci s potenciálním mitochondriálním sweepem jsou zařazeni tak, jak odpovídá této fylogenezi podle studovaného mitochondriálního markeru. Pro názornost jsou u dobře zdokumentovaných nepopsaných a popsáných druhů přidány piktogramy nejdůležitějších determinačních znaků. Jedná se o zbarvení hřbetní ploutve (horní polovina piktogramů), která je nejčastěji buď pruhovaná nebo tečkovaná, a dále o morfologii suborbitálního pruhu potažmo skvrny, která se z něj vytváří. V dolním levém rohu piktogramů je morfologie juvenilů, v pravém dolním rohu piktogramů je morfologie dospělců.



Obr. 7: Mapa geografické distribuce a vztahů uvnitř a mezi druhy. Spojnice lokalit (čáry) ukazují vnitrodruhové (fylogeografické) vztahy podle kladogramu na Obr. 5. Tečkované čáry naznačují současná rozvodí a v povodí Napa navíc hranici prozkoumané a neprozkoumané oblasti. Šipky ukazující směr toku moderních (m) a paleo (p) řek. Toky paleo-řek jsou výsledkem biogeografické interpretace vnitro- a mezidruhových biogeografických vztahů v kladogramu na Obr. 5, jak je popsáno v textu. Je evidentní, že převládající směr paleo-toků byl severo-j jižní, zatímco moderní toky mají převládající

směr západovýchodní. Druh číslo 10 (*B. padrus*) je jediný druh, který nebyl zahrnut do fylogenetické analýzy a jeho biogeografické vztahy tedy nejsou známy. Druh číslo 3 (*B. sp. n. Middle Pastaza-Moroná*) náleží do samostatného kládu a je tedy nepříbuzný ostatním Ekvádorským druhům (Obr. 5). Vpravo dole: sopka Sangay a její vliv na formaci povodí horní Pastazy, původní tok pastazy naznačen šipkou pm, moderní tok Pastazy a oddělení Upana (dnes horní přítok Santiaga) šipkami m. Vlevo dole: Guayusa platforma a hlavní na ní se nacházející rozvodí, která vymezují nejstarší biogeografické události ve fylogenezi Ekvádorských Bujurquin. Sopka Sangay taktéž označena.

5 Diskuze

Provedená analýza odhalila, že se na východních svazích ekvádorské části And nachází okolo 10 nových druhů rodu *Bujurquina* namísto popsaných 2. Toto bylo posouzeno zatím pouze na základě morfologického určení a analýzy mitochondriálního markeru, pro úplné potvrzení počtu druhů je nutno provést ještě analýzu jaderného genomu. Přesto, ale můžeme vidět na první pohled, že se druhy nacházejí na relativně malých jasně definovatelných územích řek dnes směřujících převážně na východ. Často spolu nekomunikují blízké příbuzné druhy a druhy často nerespektují současná povodí. Existuje mnoho potencionálních faktorů, které mohly vznik takovéto druhové skladby zapříčinit či ovlivnit.

5.1 Minulé a současné uspořádání ekvádorských povodí

Na formaci ekvádorských povodí mělo v minulosti vliv nejspíš několik lokálních faktorů. Jedním z lokálních byla sopka Sangay (Obr.7, dole vlevo), jejíž stáří se odhaduje na 250-500 tisíc let. U této sopky v minulosti došlo opakovaně ke kolapsu dvou jejích částí směrem na východ a její bývalé svahy tak vytvořily velké množství sedimentů, které se sesunulo do krajiny (Monzier et al., 1999). Tyto laviny poté formovaly koryta řek a ovlivnily směr jejich toku v této oblasti.

Původně pod svahy sopky protékala řeka směrem na jih, ale tento kolaps ji rozdělil tak, že nyní vytéká na dvě strany směrem od Sangaye (Obr. 7, dole vlevo). Obrovské množství sedimentů mělo pravděpodobně v kombinaci se subdukcí Galapážského (tj. Carnegie ridge) hřebene pod Jihoamerickou desku za následek také odvrácení toku řeky Pastazy do nížiny na východ, jak to můžeme vidět v současnosti.

Na velké škále je důležitým faktorem subdukce desky Nazca, čímž na ekvádorském území vzniká tzv. platforma Guayusa (Obr. 7, dole vpravo; Obr. 8), která tvoří rozvodí a rozděluje ekvádorské cichlidy do 2 hlavních skupin. Příčina vzniku této platformy je dobře znázorněna na Obr. 8. Andy jsou především výsledkem subdukce 2 tektonických desek, a to podsunutím desky Nazca pod Jihoamerickou desku (Mora et al., 2010). Deska Nazca má na sobě horám podobné hřebeny (na jihu hřeben Nazca, na severu Galapážský hřeben), které se také podsouvají pod Jihoamerickou desku a jejich vlivem se v místě kontaktu tvoří zvýšeniny zemské kůry, na jižním okraji desky v podobě Fitzcarrald arch a na severu právě již zmíněná Guayusa platform (Espurt et al., 2007; Gutscher et al., 1999).

To se promítá např. do druhové skladby dnešního povodí Pastazy, ve kterém žijí 3 druhy zahrnuté v naší analýze. *Bujurquina zamorensis* označená na mapce (Obr. 7) číslem 1, v současnosti rozšířená v horní Pastaze a Zamoře, je sesterská druhu č. 9, který se vyskytuje ve spodní Pastaze a Moroně, což nasvědčuje tomu, že byl tento druh splaven do nížiny v důsledky formace moderní Pastazy, kde následně přestal komunikovat s *B. zamorensis* a tím specioval (Obr. 7). K tomu došlo v období před zhruba 0,75 miliony let (Obr. 5). Mezi těmito dvěma druhy v oblasti střední Pastazy a Morony se vyskytuje ještě druh č. 3 (Obr. 7), který je zde původní a je jediným zástupcem druhé linie severního kládu v Ekvádoru. Druh č. 3 má výraznou fylogeografickou dichotomii datovanou před cca 0.69 miliony let, jehož areál se dělí na ose moderní Pastazy. Jelikož se datace těchto událostí velmi shodují, lze z toho odvodit, že současná Pastaza vznikla v období před zhruba 0,7 miliony let (Obr. 5) a zapříčinila rozdělení druhu č. 3 na jeho dvě výrazně oddělené linie. Pastaza stejně jako ostatní velké řeky pramenící v Andách (např. Napo), je nevhodným habitatem pro Bujurquiny, které obývají klidně tekoucí pralesní řeky a potoky, nikoliv divočíci mohutné toky tekoucí z And. Takovéto řeky jsou pro Bujurquiny bariérou, což naznačuje jak absence těchto ryb v těchto řekách, tak výsledky fylogeografie v této práci.

Dalším přispěním k této dataci je druh *B. zamorensis*, který byl odchycen mnohokrát v povodí Pastazy, i když má typovou lokalitu v řece Zamora, která se nachází mnohem jižněji v Ekvádoru a s Pastazou dnes nekomunikuje. Toto rozdělení bylo nejspíše dalším důsledkem kolapsu vulkánu Sangay (zaznačen v růžovém kroužku na Obr. 5). I jeho datace přibližně odpovídá době, kdy Pastaza začala téct současným směrem, takže mohl být dalším faktorem, který dnešní uspořádání řek ovlivnil.

Historický vývoj dalších povodí je patrný z fylogeneze zbylé části tohoto rodu. Druhy označené čísly 4, 6, 7 a 12 (Obr. 7) se všechny vyskytují v povodí Napa a jsou si blízké příbuzné (Obr. 5). Pokud se podíváme na další druhy v kladogramu, od doby před 1,44 miliony let druhy již žijí v různých povodích, které spolu dnes nekomunikují. Lze tedy předpokládat, že do období před 1,44 miliony let existovalo povodí spojující dnešní horní Napo s povodími Putumayo a Caquetá, a od této doby zřejmě vznikalo již samostatné současné povodí Napa. Je ale nutno si ještě povšimnout, že ještě v době před 0,64 miliony let se ve fylogenezi vyskytuje komunikace s povodím Putumaya. To lze interpretovat dvěma možnými scénáři: buď samostatné Napo existovalo až od tohoto bodu nebo došlo k sekundární introgresi Putumaya do Napa (Obr. 5, modře označené uzly). V historii před vznikem moderního Napa spolu pravděpodobně řeky byly propojeny v širší oblast, která zahrnovala Napo, Putumayo a Caquetá, a pokud bychom šli ještě dále do historie, tak byla

oblast ještě širší. I když v současnosti všechna tato povodí směřují ze západu na východ a územně leží vedle sebe, fylogenetické vztahy ryb v nich vykazují směr toku od jihu k severu (Obr. 7). To koresponduje s obecným konsenzem, že v historii touto oblastí protékal systém paleo-Orinoko-Amazonky směrem na sever do Karibiku (Hoorn et al., 1995; Marshall et al., 1998; Hoorn, 2006; Hoorn et al. 2017; Albert et al. 2018).

Ve stromu na Obr. 5 jsou v červených kroužcích zaznačeny ještě 2 útvary, které měly zásadní vliv na uspořádání říčního systému kontinentu. Mezi nimi je Vaupes arch, který v současnosti odděluje systém Amazonky od Orinoka (Winemiller & Willis, 2011) a Fitzcarrald arch rozděluje pánve Ucayali a Madre de Dios v Peru (Espurt et al. 2010).

Orinoko bylo odděleno od Amazonky vyvýšením Vaupes arch během pozdního miocénu před asi 8-10 miliony let (Hoorn, 1993; 1994; Hoorn et al., 1995; Lovejoy et al., 2010). Podle kladogramu na Obr. 5 rozdělení Amazonky a Orinoka lze odhadovat z výskytu *B. mariae* jako zatím jediného zástupce tohoto rodu v Orinoku, který se v povodí Amazonky nevyskytuje. To nasvědčuje tomu, že bariéra, která zapříčinila separaci těchto dvou povodí, je pravděpodobně podobného stáří, jako tento druh, jehož molekulární datace vzniku je před 6,08 miliony let s širokým konfidenčním intervalem, který koresponduje s konsenzem o době vzniku Vaupes arch. S datací této bariéry souhlasí např. také fylogenetická studie piraní (Hubert et al., 2007) nebo živorodek rodu *Fluviphylax* (Bragança, 2018).

Druhým útvarem je Fitzcarrald arch, topografická odezva subdukce hřebenu Nazca pod jihoamerickou deskou zasahující 750 km do vnitrozemí (Obr. 8). Rozprostírá se od jižní části Peru do západní Brazílie a zabírá více než 4 000 000 km². Amazonská pánev je jím rozdělena na severní a jižní část a zároveň útvar definuje 3 povodí Amazonie: řeky tekoucí na sever, na východ a na jih. K jeho vyvrásnění pravděpodobně nedošlo dříve než v pliocénu (Espurt et al., 2007; 2010). Přesnější datace byla určena na období před zhruba 4 miliony lety (Espurt et al., 2007), což potvrzují některé další studie (Bragança, 2018; Roncal et al., 2015). Dle výsledků na rodu *Bujurquina* datování Fitzcarrald arch vychází na 4,92 milionů let s konfidenčním intervalem zahrnujícím 4 miliony let, tudíž taktéž souhlasí s předpokládaným obdobím vzniku tohoto útvaru.



Obr. 8: Jižní Amerika s vyznačením geologických útvarů, které významně ovlivnily formaci dnešních povodí západní Amazonie a její vývoj, včetně studovaného rodu *Bujurquina*.

5.2 Hypotézy o Amazonii

V úvodu byly nastíněny základní informace o hypotézách týkajících se Amazonie a níže budou diskutovány v kontextu rodu *Bujurquina*.

5.2.1 Gradientová hypotéza

Tato hypotéza je při vysvětlování amazonské diverzity široce uplatňována (Albert et al., 2011) a týká se různých typů gradientů, které mají vliv na diverzitu, jako jsou gradienty výškové, šířkové, či gradienty s těmito atributy korelované, jako např. teplota, vlhkost, sezonalita, míra slunečního záření atd. U neotropické sladkovodní rybí fauny je zřetelný především výškový gradient, který je se zásadně liší od toho typického pro ostatní druhově bohaté skupiny organismů Jižní Ameriky. U ryb se maximální diverzita nachází v nížinách, zatímco terestrických organismů vrcholí ve středních výškách od 500 do 1500 m n. m (Albert et al. 2011). Proč tomu tak je dodnes není úplně objasněno, ale pravděpodobně jsou ryby ve vyšších polohách ovlivňovány extrémními podmínkami, které ve výše položených tocích panují, jako je např. silný proud a spád řek, nižší produktivita či nízké teploty. K této hypotéze se, ale prozatím nemůžeme plně vyjádřit, jelikož nám chybí vzorky rodu z nížinné Amazonie.

5.2.2 Andská orogeneze

Hypotéza zabývající se vrásnými procesy And a jejich dopadem na amazonskou diverzitu očividně měla velký vliv na námi sledovanou skupinu.

Rod *Bujurquina* a jeho diverzifikace sice nespadá do tak širokého rámce, který by zahrnoval počáteční fáze vrásnění And, ale pokud se podíváme na sesterské rody, je vliv And zcela evidentní. *Bujurquina* tvoří dohromady ještě se 2 rody *Tahuantinsuyoa* a *Andinocara* samostatný monofyletický klád (Musilová et al., 2008). Rody *Bujurquina* a *Tahuantinsuyoa* se vyskytují na východní straně And, zatímco rod *Andinocara* je charakteristický svým trans-andským rozšířením. Společný předek těchto 3 rodů se do západní Amazonie dostal zhruba před 30 miliony let (Musilová et al., 2008), což poukazuje na vikarianční událost, která zapříčinila vznik těchto tří rodů. Toto období totiž souhlasí s načasováním andské orogeneze (Musilová et al., 2009).

5.2.3 Glaciály

Glaciální cykly spojené s kolísáním hladin moří a velkými změnami nadmořských výšek jsou nezanedbatelným jevem, který ovlivňoval evoluci krajiny během čtvrtohor (Irion & Kalliola, 2010).

Jak můžeme vidět v kladogramu na obrázku č. 7, v rozmezí posledních 2,5 milionů let proběhla většina speciálních událostí v této skupině, není tedy možné vyvrátit vliv těchto cyklů. Jedním z vysvětlení, které za touto diverzitou mohou stát, je právě kolísání nadmořských výšek, které mohlo způsobit přesuny vhodných habitatů pro dané druhy do nížin a následně zpět. To u nich poté pravděpodobně vyvolávalo migrace či speciace v kratších časových úsecích než v obdobích před vznikem těchto cyklů. Doby ledové jsou navíc charakteristické izolacemi a erozemi v důsledku snížení hladin moří (Wesselingh & Hoorn, 2011), což mohlo způsobit odříznutí některých druhů v místech, do kterých se dostaly migrací. Toto může vysvětlovat, proč se mezi některými horskými druhy (Obr. 5, 7) vyskytují druhy nížinné, které mohly být díky pulzům rozděleny a izolovány v různých prostředích.

5.2.4 Říční bariéra

Řeka jako bariéra, jak je chápána v této hypotéze, funguje jinak pro terestrické a jinak pro vodní organismy. Zatímco u pozemských živočichů může být řeka bariérou fyzickou, kterou nejsou schopni zdolat, pro organismy vodní to může být bariéra spíše z hlediska chemického složení vody. V některých případech se dokonce může stát pro vodní živočichy koridorem spojujícím oddělená povodí.

V případě rodu *Bujurquina* fylogeografické výsledky naznačují, že velké řeky pramenící v Andách jsou pro ně bariérou. Toto je velmi dobře vidět na hluboké divergenci druhu 3 rozděleného moderní Pastazou či na divergenci druhu 13 rozděleného moderním Napem. Vzhledem k vysoké habitatové specializovanosti druhů v rodě *Bujurquina* (Kullander, 1986; Říčan, 2017) lze očekávat, že velké řeky jsou v tomto rodě obecně spíše bariérou než koridorem. Existuje ale několik druhů Bujurquin, jež se vyskytují i nebo pouze v kalné vodě a nebo ve velkých řekách (např. *B. megalospilus*, *B. syspilus*, *B. robusta*; Kullander, 1986; Říčan, 2017). U těchto druhů je předpoklad, že velké řeky jsou pro ně naopak koridorem, což například vysvětluje veliký areál druhu *B. syspilus* podél Amazonky (Kullander, 1986).

5.2.5 Refugia

Jürgen Haffer (1969) publikoval na základě studie ptáků svou teorii glaciálních refugií pro vysvětlení center endemismu v Amazonii, kdy se pokoušel lokalizovat tato centra, která si během glaciálních cyklů měla zachovat charakter deštného pralesa a měla být oddělena savanami. Následně během období interglaciálů druhy z nich opět měly diverzifikovat.

V současnosti je tato teorie z hlediska existence center endemismu přijímána, ale jejich původ se vědci snaží vysvětlit jinými patterny (Tuomisto & Ruokolainen, 1997). U ekvádorské části rodu *Bujurquina* se centra endemismu také vyskytují, ale nejsou to jako podle Haffera ekologicky stabilní oblasti, které by se během pleistocénu neměnily a byly odděleny savanami. Naopak zde probíhalo vrásnění z velké části během posledních 4 milionů let (Burgos, 2006), což mělo za následek spoustu změn nejen v této oblasti. Pokud se podíváme do kladogramu (Obr. 5), můžeme vidět, že ekvádorské cichlidy jsou odděleny především geologickou bariérou – platformou Guayusa na 2 hlavní skupiny, které jsou v obou oblastech endemické.

5.2.6 Transgrese

Během miocénu docházelo ke globálnímu kolísání hladin moří (Haq et al., 1987; Miller et al. 2005), což mělo za následek periodické pronikání moří do nízko položených částí Amazonie (Hoorn, 1993; Alberts et. al 2011). K tomuto jevu se ale u rodu *Bujurquina* nemůžeme vyjádřit, jelikož se námi studovaná část tohoto rodu nachází v podhorském prostředí a údaje o jeho nížinné diverzitě jsou zatím nedostatečné. Diverzifikace rodu *Bujurquina* ale patrně probíhala v časovém úseku, který je mladší, a tedy nekoresponduje s obdobím těchto událostí.

5.3 Srovnání se skupinami

Vliv vzniku a vývoje Andského pohoří a přilehlé Amazonie lze vysledovat i ve fylogenezích dalších skupin živočichů, kteří se v těchto oblastech vyskytují.

5.3.1 Aves: *Thraupidae*

Většina rodu *Thraupinae* diverzifikovala během přibližně 10 milionů let s počátkem před 25 miliony let, tudíž široké spektrum morfologií a chování typického pro tento rod se vyvinulo během relativně krátkého období. Datace divergencí vně rodu dobře korespondují s geologickými událostmi v Andách a období hlavních horotvorných procesů

tohoto pohoří odpovídá času, kdy došlo k extenzivní diverzifikaci tangar (Burns, 1997). Ta probíhala před cca 6 miliony let s nejvíce speciálními událostmi před 5,5-3,5 miliony let (Burns & Naoki, 2004), což bylo období kontinuálního zvedání pohoří, kdy mnoho faktorů jako fragmentace, změny v habitatech, klimatické cykly a tektonická aktivita poskytlo příležitosti pro izolaci a následnou speciaci stávajících druhů (Clapperton, 1993; Hooghiemstra & Van der Hammen, 1998; Potts & Behrensmeyer, 1992). Tyto faktory bezpochyby ovlivnily i další druhy organismů žijících v tomto prostředí, cichlidy nevyjímaje.

Rod *Tharupinae* je rozšířený jak v nížinách, tak v horských oblastech. Bylo dokázáno, že celý tento klád pochází ze severních And a následnou disperzí se dostal do Amazonie, centrálních And, Atlantického lesa a Panamy, kde následně docházelo k dalším speciacím (Burns & Naoki, 2004; Sedano & Burns, 2010). Podle tohoto zjištění se dá konstatovat, že Andy u tohoto kládu tedy sloužily jako pumpa generující diverzitu, ale nedá se to říci zcela jednoznačně, protože nejvíce disperzních událostí proběhlo ze severních And do centrálních And, nikoliv do nížiny (Sedano & Burns, 2010), jak je předpokládáno pro tuto teorii. To tedy nasvědčuje komplexnějšímu vzorci vztahu mezi Andami a nížinou. U rodu *Bujurquina* by to takto pravděpodobně mohlo fungovat také, ale to zatím není možné posoudit, jelikož mapování diverzity nížin tohoto rodu bude předmětem dalšího výzkumu.

Na rozdíl od cichlid tangary nebyly příliš ovlivněny glaciálními cykly, které jsou považovány za důležitý mechanismus, který výrazně přispěl ke vzniku současné druhové diverzity v Neotropě (Haffer, 1974). Pouze několik málo linií tangar diverzifikovalo během posledních 800 tisíc let, kdy byly pleistocenní glaciály extrémnější (Sedano & Burns, 2010), narozdíl od rodu *Bujurquina*, u kterého během tohoto období došlo k největšímu množství speciálních událostí (Obr. 5). Toto je dáno pravděpodobně velkými odlišnostmi mezi těmito skupinami, především ve způsobu života, kdy se ryby vyvíjejí společně s povodími, ve kterých žijí a nejsou z nich schopny dobře migrovat, zatímco ptáci jsou mobilní a mohou tak kolonizovat místa i velmi vzdálená. Jelikož v těchto cyklech docházelo především k přesunům habitatů v důsledku kolísání nadmořské výšky a změnám klimatu (Irion & Kalliola, 2010), ptáci se díky dobré schopnosti migrace nejspíše přemísťovali mnohem snáze než ryby, které na změny reagovaly adaptacemi a speciací.

5.3.2 Anura: *Dendrobatidae*

Dalšími živočichy, kteří v oblasti And tvoří rozmanitý taxon, jsou žáby (*Anura*). Rozšířené neotropické čeledě, jako např. *Dendrobatidae* či *Hylidae* jsou dobrými nástroji pro studium historických procesů, do kterých můžeme zabudovat data z jejich fylogenezí. (Noonan & Wray, 2006).

Čeď *Dendrobatidae* obývá většinu území Amazonie s nejvyšším stupněm diverzity v její západní části. Díky svému rozšíření bez ohledu na množství geografických bariér je dobrým nástrojem k prověření hypotéz o vlivu těchto bariér (Symula et al., 2003). Obojživelníci jsou obecně malí, vykazují nízkou vagilitu a jsou rozmnožováním vázáni na vlhké klima, v případě žab i často na specifické habitaty s malými tůňkami či určitými rostlinami pro své pulce (Duellman, 1982). Proto mohou být silně ovlivněni také klimatickými a vegetačními změnami, které zahrnují mnohé hypotézy vysvětlující diverzitu (Symula et al., 2003).

Ještě před rozmachem užití molekulárních metod u zoogeografických analýz byly žáby jednou ze skupin používaných ke zhodnocení teorie pleistocenních refugií (Lynch, 1982). U této čeledi byla později také nalezena určitá centra endemismu v podobě refugií, ale několika dalšími aspekty jako např. stáří těchto center nebo genetickou vzdáleností mezi druhy v nich, se již s původní hypotézou neshodovala (Clough & Summers, 2000; Symula et al., 2003; Noonan & Wray, 2006). Je tedy možné, že druhy během období fragmentace a izolace pralesů divergovaly podobným způsobem, jak navrhl Haffer pro ptáky, ale datace těchto událostí spadá do starších období než do pliocénu, v některých případech i pro velmi blízké příbuzné druhy (Clough & Summers, 2000).

Duellman (1982) tuto hypotézu lehce modifikoval a předpokládal, že nejvíce vlhké oblasti deštného pralesa zůstaly zachovány na úpatích hor během glaciálů a sloužily jako refugia pro obojživelníky. Tato Duellmanova hypotéza předpovídá, že divergence bude vyšší u druhů a populací v horských oblastech a že nížinné druhy budou odvozeny z horských předků. V rozporu s touto hypotézou byly zjištěny podobné úrovně genetické divergence mezi klády horskými a nížinnými a druhy horské se jeví býti v případě rodu *Dendrobates* odvozeny od nížinného předka (Symula et al., 2003). Toto zjištění je rozhodně velmi zajímavé a dalo by se testovat po zmapování diverzity nížin i u rodu *Bujurquina*.

Několik paleografických bariér, jako orogeneze And, mořské transgrese nebo arches měly také vliv na tuto skupinu (Symula et al., 2003) a pravděpodobně způsobily vikarianční události vedoucí k následné diverzifikaci (Patton & da Silva, 1998).

Odhady datací divergence mezi trans-andskými a cis-andskými druhy rodu *Dendrobates* na základě studie Symula et al. (2003) naznačují, že tyto divergence se odehrály během miocénu (před 6–17 miliony let). Časový odhad tohoto rozmezí se shoduje s předpokládanými jihoamerickými mořskými transgresemi (Hoorn et al., 2010a), které mohly mít (v závislosti na rozsahu) za následek fragmentaci cis-andské Jižní Ameriky na velké ostrovy, které se shodují s distribucí těchto taxonů (Noonan & Wray, 2006).

Jak již bylo zmíněno dříve, transgrese nejspíše příliš nezasáhly námi sledovanou horskou část rodu *Bujurquina*, ale vliv mohl mít jiný faktor s mořskými vpády na kontinentu úzce spjatý, a to tzv. fáze Pebas, kdy během miocénu (před 16–11,3 miliony let) přetrvávaly v nížinách západní Amazonie ohromné mokřadní oblasti (Cadena & Casado-Ferrer, 2019). Tyto mokřady byly na svých okrajích kvůli nízké nadmořské výšce oblasti vystaveny mořskému vlivu a vody v nich byly pravděpodobně brakické (Hovikovski et al., 2010), což mohlo z těchto mokřadů udělat významnou bariéru pro živočichy vázané na sladkovodní prostředí. S datací tohoto období koresponduje rozštěp dvou linií ekvádorských cichlid před zhruba 11 miliony let i oddělení jižní a severní části celého rodu před asi 13 miliony let (Obr. 5). Toto ale nelze tvrdit s jistotou, jelikož zatím není známa přesná bariéra, která by oddělovala tyto klády, přesto lze zahrnout Pebas jako jeden z potenciálních faktorů, jelikož hranice výskytu rozdělených kládů přibližně odpovídá předpokládané jižní hranici těchto mokřadů.

Pralesničky mají na rozdíl např. od ptáků (Burns & Naoki, 2004) jiný vzorec rozšíření. Předpokládalo se, že nížinné klády jsou odvozené z horských, ale je tomu přesně naopak. U rodu *Epidobates* bylo zjištěno, že ancestrální populace z nížin pravděpodobně kolonizovala andské úpatí, rozšířila se podél něj. Horské taxony tak vznikly z nížinných, avšak komplexní cestou, jelikož následně došlo k opakované reinvazi nížin (Roberts et al., 2006). Během pliocénu došlo také k další důležité události – výraznějšímu vzestupu And (až 2000 m n. m.) (Gregory-Wodzicki, 2000), což vytvořilo významnou bariéru pro disperzi dalších kládů na obě strany, jelikož od tohoto období již nebyly zaznamenány žádné další trans-andské disperze. Tato událost je také spojena s dramatickými ekologickými změnami a poklesem tempa diverzifikace v důsledku neschopnosti některých kládů se přizpůsobit (Santos et al., 2009).

Strukturovaná krajina s geografickými bariérami v kombinaci s klimatickým gradientem jsou potencionálními faktory, které mohou zabraňovat toku genů mezi jednotlivými oblastmi a mohou tak vysvětlovat komplexní vzorec diverzifikace pralesniček.

(Roland et al., 2017). Roli mohly hrát například arches. Formace těchto útvarů v Amazonii před asi 5-10 miliony let (Räsänen et al., 1990) způsobila změny v reliéfu krajiny, které mohly být zodpovědné za zastavení genetického toku mezi částmi Amazonie oddělenými těmito bariérami (Patton & de Silva, 1998; Loughheed et al., 1999; Symula et al., 2003; Hubert et al., 2007; Dexter et al., 2012). Avšak postupná depozice andských sedimentů vyrušila vliv těchto formací v současné Amazonii a pravděpodobně již na disperzi rostlin a živočichů nemají vliv (Wesselingh & Salo, 2006).

5.3.3 Eukaryota: *Plantae*

Velmi důležitá jsou pro porozumění evoluci amazonských povodí paleoelevační data ze Severních a Středních And, jelikož právě strmost Andských svahů měla zásadní vliv na formaci povodí (Mora et al., 2010). Rostliny jsou jednou ze skupin, která je pro dataci vrásnění pohoří vhodná, jelikož se pomocí fosilií dá zjistit, jaké bylo v minulosti v určité oblasti klima a vegetace. Na základě těchto dvou údajů se posléze dá odhadovat, v jaké nadmořské výšce se oblast nacházela, jelikož jedním z hlavních faktorů, který ovlivňuje klima, je nadmořská výška (Bailey & Sinnott, 1915; 1916; Wilf et al., 1998; Graham et al., 2001). Např. fosílie staré 6-7 milionů let z Bolívie nalezené v nadmořské výšce 3600 m se podobají těm, které dnes najdeme ve výškách okolo 1200-1400 m n. m. (Graham et al. 2001). Podobná data byla shromážděna a zkombinována s daty z dalších oborů a na jejich základě se odhaduje, že v severovýchodní části And došlo před zhruba 3 miliony let k odhalení geologického podloží, což bylo doprovázeno zvýšením míry eroze. To nasvědčuje tomu, že bariéra v podobě Východní Kordilery dosáhla větších nadmořských výšek během období zhruba před 6 až 3 miliony let, kdy se stala významnější bariérou pro vlhkost přicházející z vnitrozemí a východní svahy tak začaly být intenzivněji erodovány deště (Mora et al., 2008). To může nasvědčovat tomu, že u rodu *Bujurquina* postupně narůstala míra speciace spolu s rostoucím pohořím And.

Narozdíl od zvířat je těžší pomocí rostlin datovat vznik určitých fyzických bariér na základě fylogenezí (arches, riverine barrier, mořské transgrese), jelikož mají schopnosti šířit semena na velké vzdálenosti i přes tyto bariéry. Společenstva se dokáží také rychle změnit či přemístit a je téměř nemožné najít v nich nějaké genetické stopy naznačující geologické události, které by za nimi stály. Tento fakt také podporuje nedostatek geografického strukturování ve fylogenezích amazonských rostlin, tj. že rostliny často nejsou v jedné geografické oblasti svými nejbližšími příbuznými (Pennington & Dick, 2010). Je také překvapivé, že i přes značný počet geologických studií zatím nebyl zjištěn

žádný vzorec rozšíření rostlin, který by charakterizoval období mořských transgresí (Antonelli et. al, 2009).

U rostlin lze tedy spíše datovat určitá období na základě fosilních nálezů, charakterizovat kontinuitu prostředí a složení společenstev v minulosti než pomocí fylogenezí na základě genetické příbuznosti sledovat určité biogeografické vzorce a vliv fyzických bariér.

6 Závěr

Rod *Bujurquina* má na úpatí And v Ekvádoru (a také v okolní Amazonii v Peru a Kolumbii) více předpokládaných druhů, než bylo doposud známo. Ekvádorské druhy rodu *Bujurquina* se nalézají ve dvou kládech v rámci severní linie rodu, k jejichž rozdělení došlo před zhruba 11 miliony let. Tato práce popisuje příbuzenské vztahy nově objevených druhů a diskutuje možné příčiny a procesy, které toto uspořádání mohly ovlivnit skrze hypotézy zabývající se vznikem amazonské diverzity. Avšak touha přispět pozorovanými patterny k určité hypotéze je značně zjednodušená. Je zřejmé, že koncepční báze každé z hypotéz má nějakou míru podpory, ať už v biologických nebo geologických datech a nelze tedy nějakou hypotézu úplně vyloučit.

Distribuční data a fylogeneze podporují existenci několika bariér, které potencionálně oddělily jednotlivé rody během přestavby původně propojeného povodí paleo-Orinoko-Amazonky s ústím do Karibiku na systém oddělených řek, které v současnosti směřují na východ. Širší evoluční historie tohoto rodu souhlasí i s načasováním Andské orogeneze potvrzeným nezávisle i u několika dalších skupin organismů.

Prozatím není známa diverzita tohoto rodu v nížinách nejen Ekvádoru, ale i okolních zemí, tudíž se diskutované hypotézy nedají jednoznačně zamítnout či potvrdit. Do budoucna je proto nutno vytvořit fylogenezi na základě genomové DNA a nasbírat vzorky z dalších oblastí, především nížin, které nám následně mohou říci více o tom, jaké vzorce a procesy stojí za vznikem dnešní amazonské diverzity.

7 Literatura

- Albert, J. S., Petry, P., Reis, R. E. (2011). Major biogeographic and phylogenetic patterns. In: Albert, J. S., Reis, R. (Eds.): Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. University of California Press, Berkeley, California, 21-57.
- Albert, J. S., Reis, R.E. (2011)a. Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. University of California Press, Berkeley, California, 408p.
- Albert, J. S., Reis, R. E. (2011)b. Introduction to Neotropical freshwaters. In: Albert, J. S., Reis, R. (Eds.): Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. University of California Press, Berkeley, California, 3-19.
- Albert, J. S., Val, P., Hoorn, C. (2018). The changing course of the Amazon River in the Neogene: center stage for Neotropical diversification. *Neotropical Ichthyology*, 16(3).
- Álvarez-Varas, R., González-Acuña, D., Vianna, J. A. (2015). Comparative phylogeography of co-distributed *Phrygilus* species (Aves, Thraupidae) from the Central Andes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 90, 150–163.
- Antonelli, A. (2008). Spatiotemporal evolution of Neotropical organisms: new insights into an old riddle. – PhD.:84p. [PhD thesis, depon. In: University of Gothenburg, Göteborg, Sweden.]
- Antonelli, A., Nylander, J. A. A., Persson, C., Sanmartin, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24), 9749–9754.
- Antonelli, A., Quijada-Mascareñas, A., Crawford, A. J., Bates, J. M., Velazco, P. M., Wüster, W. (2010). Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.): *Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past*. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 386-404.

- Bailey, I. W., Sinnott, E. W. (1915). A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41(1066), 831–834.
- Bailey, I. W., Sinnott, E. W. (1916). The Climatic Distribution of Certain Types of Angiosperm Leaves. *American Journal of Botany*, 3(1), 24.
- Barker, F. K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J., Cracraft, J. (2004). Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30).
- Berra, T. M. (2001). *Freshwater fish distribution*. Academic Press. New York-London, 615p.
- Braganca, P. (2018). *Fluviphylax gouldingi* and *F. wallacei*, two new miniature killifishes from the middle and upper Rio Negro drainage, Brazilian Amazon. *Spixiana*. 41. 133-146.
- Burgos, J. D. Z. (2006). *Genese et progradation d'un cone alluvial au front d'une chaine active: exemple des Andes Equatoriennes au Neogene*. Unpublished Ph.D. Thesis, Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 282p.
- Burns, K. J. (1997). Molecular systematics of tanagers (Thraupinae): Evolution and biogeography of a diverse radiation of Neotropical birds. *Molecular phylogenetics and evolution*, 8(3), 334-348.
- Burns, K. J., Naoki, K. (2004). Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical tanagers in the genus *Tangara*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32(3), 838–854.
- Burns, K. J., Shultz, A. J., Title, P. O., Mason, N. A., Barker, F. K., Klicka, J., Lanyon, S. M., Lovette, I. J. (2014). Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75, 41-77.
- Bush, M. B. (1994). Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of biogeography*, 5-17.

- Bush, M. B., Oliveira, P. E. D. (2006). The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica*, 6(1).
- Cadena, E. A., Casado-Ferrer, I. (2019). Late Miocene freshwater mussels from the intermontane Chota Basin, northern Ecuadorean Andes. *Journal of South American Earth Sciences*, 89, 39-46.
- Clapperton, C. M. (1993). Glacier readvances in the Andes at 12 500–10 000 YR BP: Implications for mechanism of Late-glacial climatic change. *Journal of Quaternary Science*, 8(3), 197-215.
- Clough, M., Summers, K. (2000). Phylogenetic systematics and biogeography of the poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(3), 515–540.
- Cobbold, P. R., Rossello, E. A., Roperch, P., Arriagada, C., Gómez, L. A., Lima, C. (2007). Distribution, timing, and causes of Andean deformation across South America. *Geological Society, London, Special Publications*, 272(1), 321-343.
- Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E., Bush, M. B. (2000). Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 19(1-5), 141–169.
- Costa, J. B. S., Bemerguy, R. L., Hasui, Y., da Silva Borges, M. (2001). Tectonics and paleogeography along the Amazon River. *Journal of South American Earth Sciences*, 14(4), 335-347.
- Crampton, W. G. (2011). An ecological perspective on diversity and distributions. In: Albert, J. S., Reis, R. (Eds.): *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. University of California Press, Berkeley, California, 165-189.
- Dexter, K. G., Terborgh, J. W., Cunningham, C. W. (2012). Historical effects on beta diversity and community assembly in Amazonian trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(20), 7787–7792.
- Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 214.

- Duellman, W. D. (1999). *Patterns of Distribution in Amphibians: a Global Perspective*. Johns Hopkins, University Press, 648 p.
- Duellman, W. E., (1982). Quaternary climatic-ecological fluctuations in the lowland tropics: frogs and forests. In: Prance, G.T. (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York, 389–402.
- Espurt, N., Baby, P., Brusset, S., Roddaz, M., Hermoza, W., Barbarand, J. (2010). The Nazca Ridge and uplift of the Fitzcarrald Arch: implications for regional geology in northern South America. *Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past*. Wiley-Blackwell, 89-100.
- Espurt, N., Baby, P., Brusset, S., Roddaz, M., Hermoza, W., Regard, V., Antoine, P. O., Salas-Gismondi, R., Bolanos, R. (2007). How does the Nazca Ridge subduction influence the modern Amazonian foreland basin? *Geology*, 35(6), 515-518.
- Fernandes, I. M., Machado, F. A., Penha, J. (2010). Spatial pattern of a fish assemblage in a seasonal tropical wetland: effects of habitat, herbaceous plant biomass, water depth, and distance from species sources. *Neotropical Ichthyology*, 8(2), 289-298.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., Fong J. D. (2018). *Catalog of fishes: Species by Family/Subfamily*. (online) [citováno 28. 1. 2019] dostupné z: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>>.
- Froese R., Pauly D. (2019): *FishBase*, (online) [citováno 15. 1. 2019] dostupné z: <<https://www.fishbase.se/identification/SpeciesList.php?genus=Bujurquina>>.
- Garzzone, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh, P., Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *Science*, 320(5881), 1304-1307.
- Goulding, M., Barthem, R., Ferreira, E. J. G., Duenas, R. (2003). *The Smithsonian atlas of the Amazon*. Washington: Smithsonian Books, 253p.
- Graham, A., Gregory-Wodzicki, K. M., Wright, K. L. (2001). *Studies in neotropical paleobotany*. XV. A Mio-Pliocene palynoflora from the Eastern Cordillera, Bolivia:

- Implications for the uplift history of the Central Andes. *American Journal Botany* 88, 1545–1557.
- Gregory-Wodzicki, K. M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological society of America bulletin*, 112(7), 1091-1105.
- Gutscher, M. A., Malavieille, J., Lallemand, S., Collot, J. Y. (1999). Tectonic segmentation of the North Andean margin: impact of the Carnegie Ridge collision. *Earth and Planetary Science Letters*, 168(3-4), 255-270.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165(3889), 131-137.
- Haffer, J., (1974). *Avian Speciation in South America*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, 390p.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. A. N., Vail, P. R. (1987). Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235(4793), 1156-1167.
- Hooghiemstra, H., van der Hammen, T. (1998). Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews*, 44(3-4), 147-183.
- Hoorn, C. (1993). Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105(3-4), 267-309.
- Hoorn, C. (1994). An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle–Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 112(3-4), 187-238.
- Hoorn, C. (2006). The birth of the mighty Amazon. *Scientific American*, 294(5), 52-59.
- Hoorn, C., Bogotá-A, G. R., Romero-Baez, M., Lammertsma, E. I., Flantua, S. G., Dantas, E. L., Chemale Jr, F. (2017). The Amazon at sea: onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Global and Planetary Change*, 153, 51-65.

- Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G. A., Lorente, M. A. (1995). Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23(3), 237-240.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (2010). Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 447p.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Hovikoski, J., Guerrero, J. (2010)a. The development of the amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.). Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 123-142.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartin, I., Jaramillo, C. (2010)b. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927-931.
- Hovikoski, J., Wesselingh, F. P., Räsänen, M., Gingras, M., Vonhof, H. B. (2010). Marine influence in Amazonia: evidence from the geological record. In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.). Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 143-161.
- Hubert, N., Duponchelle, F., Nunez, J., GARCIA-DAVILA, C., Paugy, D., Renno, J. F. (2007). Phylogeography of the piranha genera *Serrasalmus* and *Pygocentrus*: implications for the diversification of the Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, 16(10), 2115-2136.
- Ilves, K. L., Torti, D., López-Fernández, H. (2018). Exon-based phylogenomics strengthens the phylogeny of Neotropical cichlids and identifies remaining conflicting clades (Cichliformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 118, 232–243.
- Irion, G., Kalliola, R. (2010). Long-term landscape development processes in Amazonia. In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.). Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 185–197.

- Kullander, S. O. (1983b). A revision of the South American cichlid genus *Cichlasoma*. Stockholm, 296 p.
- Kullander, S. O. (1986). Cichlid fishes of the Amazon River drainage of Peru. Department of Vertebrate Zoology, Research Division, Swedish Museum of Natural History, 428p.
- López-Fernández, H., Winemiller, K. O., Honeycutt, R. L. (2010). Multilocus phylogeny and rapid radiations in Neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(3), 1070–1086.
- Lougheed, S. C., Gascon, C., Jones, D. A., Bogart, J. P., Boag, P. T. (1999). Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *Proceedings of the Royal Society Biology: Biological Sciences*, 266(1431), 1829–1835.
- Lovejoy, N. R., Willis, S. C., Albert, J. S. (2010). Molecular signatures of Neogene biogeographical events in the Amazon fish fauna. In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.): *Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past*. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 405-417.
- Lundberg, J. G., Marshall, L. G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M. C. S. L., Wesselingh, F. (1998). The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. In: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*, 14-48.
- Lynch, J. D. (1982). Relationships of the frogs of the genus *Ceratophrys* (Leptodactylidae) and their bearing on hypotheses of Pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibria. *Systematic Biology*, 31(2), 166-179.
- Lynch, J. D., Duellman, W. E. (1997). *Frogs of the genus Eleutherodactylus in Western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography*. Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence. 23, 236p.
- Miller, K. G., Kominz, M. A., Browning, J. V., Wright, J. D., Mountain, G. S., Katz, M. E., Sugarman, P. J., Cramer, B. S, Christie-Blick, N., Pekar, S. F. (2005). The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science*, 310(5752), 1293-1298.

- Monzier, M., Robin, C., Samaniego, P., Hall, M. L., Cotten, J., Mothes, P., Arnaud, N. (1999). Sangay volcano, Ecuador: structural development, present activity and petrology. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 90(1-2), 49-79.
- Mora, A., Baby, P., Roddaz, M., Parra, M., Brusset, S., Hermoza, W., Espurt, N. (2010). Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.): *Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past*. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 38-60.
- Mora, A., Parra, M., Strecker, M. R., Sobel, E. R., Hooghiemstra, H., Torres, V., Jaramillo, J. V. (2008). Climatic forcing of asymmetric orogenic evolution in the Eastern Cordillera of Colombia. *Geological Society of America Bulletin*, 120(7-8), 930–949.
- Musilová, Z., Řičan, O., Janko, K., Novák, J. (2008). Molecular phylogeny and biogeography of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46(2), 659-672.
- Musilová, Z., Řičan, O., Novák, J. (2009). Phylogeny of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae) based on morphological and molecular data, with the description of a new genus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47(3), 234–247.
- Musilová, Z., Řičan, O., Řičanová, Š., Janšta, P., Gahura, O., Novák, J. (2015). Phylogeny and historical biogeography of trans-Andean cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae). *Vertebrate Zoology*, 65(3), 333-350.
- Noonan, B. P., Wray, K. P. (2006). Neotropical diversification: the effects of a complex history on diversity within the poison frog genus *Dendrobates*. *Journal of Biogeography*, 33(6), 1007-1020.
- Patton, J. L., da Silva, M. N. F., (1998). Rivers, refuges and ridges: the geography of speciation of Amazonian mammals. In: Howard, D. J., Berlocher, S. H. (eds.), *Endless Forms: Species and speciation*. Oxford University Press, New York, 202– 212.

- Pennington, R. T., Dick, C. W. (2010). Diversification of the Amazonian flora and its relation to key geological and environmental events: a molecular perspective. In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.): *Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past*. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 373-385.
- Potts, R., Behrensmeyer, A. K., (1992). Late Cenozoic terrestrial ecosystems. In: *Terrestrial Ecosystems Through Time*. Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.-D., Wing, S.L. (eds.), University of Chicago Press, Chicago, 419–541.
- Prance, G. T. (1973). Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazonica*, 3(3), 5-26.
- Prance, G. T. (1982). *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press, 714p.
- Räsänen, M. E., Salo, J. S., Jungnert, H., Pittman, L. R. (1990). Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova*, 2(4), 320-332.
- Reardon, E. E., Chapman, L. J. (2010). Hypoxia and energetics of mouth brooding: Is parental care a costly affair? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 156(4), 400–406.
- Richardson, J. E., Madriñán, S., Gómez-Gutiérrez, M. C., Valderrama, E., Luna, J., Bander, K., Serrano, J., Toress, M. F., Jara, O. A., Aldana, A, M., Cortés-B, R., Sánchez, D., Montes, C. (2018). Using dated molecular phylogenies to help reconstruct geological, climatic, and biological history: Examples from Colombia. *Geological Journal*, 53(6).
- Roberts, J. L., Brown, J. L., von May, R., Arizabal, W., Schulte, R., Summers, K. (2006). Genetic divergence and speciation in lowland and montane Peruvian poison frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41(1), 149-164.

- Roland, A. B., Santos, J. C., Carriker, B. C., Caty, S. N., Tapia, E. E., Coloma, L. A., O'Connell, L. A. (2017). Radiation of the polymorphic Little Devil poison frog (*Oophaga sylvatica*) in Ecuador. *Ecology and evolution*, 7(22).
- Roncal, J., Couderc, M., Baby, P., Kahn, F., Millán, B., Meerow, A. W., Pintaud, J.-C. (2015). Palm diversification in two geologically contrasting regions of western Amazonia. *Journal of Biogeography*, 42(8), 1503–1513.
- Řičan, O. (2017). Sympatry and syntopy of cichlids (Teleostei: Cichlidae) in the Selva Central, upper Ucayali river basin, Peru. *Check List*, 13(1).
- Sacek, V. (2014). Drainage reversal of the Amazon River due to the coupling of surface and lithospheric processes. *Earth and Planetary Science Letters*, 401, 301-312.
- Santos, J. C., Coloma, L. A., Summers, K., Caldwell, J. P., Ree, R., Cannatella, D. C. (2010). Correction: Amazonian amphibian diversity is primarily derived from Late Miocene Andean lineages. *PLoS, Biology*, 8(9).
- Santos, J. C., Coloma, L. A., Summers, K., Caldwell, J. P., Ree, R., Cannatella, D. C. (2009). Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biology*, 7(3).
- Scotese, C. R. (2001). Atlas of Earth History. Paleomap Project, Arlington, Texas. Volume 1, Paleogeography, 52p.
- Sedano, R. E., Burns, K. J. (2010). Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, 37(2), 325-343.
- Sepulchre, P., Sloan, L. C., Fluteau, F. (2009). Modelling the response of Amazonian climate to the uplift of the Andean mountain range. In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.): Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 211-222.
- Sioli, H. (1984). The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. *Monographiae Biologicae*, 127–165.

- Sparks, J. S., Smith, W. L. (2004). Phylogeny and biogeography of cichlid fishes (Teleostei: Perciformes: Cichlidae). *Cladistics*, 20(6), 501-517.
- Stern, K. M. (1970). Der Casiquiare-Kanal, einst und jetzt. *Amazoniana* 2(4), 401-416.
- Swofford, D. L. (2003). PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Symula, R., Schulte, R., Summers, K. (2003). Molecular systematics and phylogeography of Amazonian poison frogs of the genus *Dendrobates*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(3), 452-475.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. (1997). *Biodiversity and Conservation*, 6(3), 347–357.
- Turchetto-Zolet, A. C., Pinheiro, F., Salgueiro, F., Palma-Silva, C. (2012). Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology*, 22(5), 1193–1213.
- Veblen, T. T., Young, K. R., Orme, A. R. (2007). *The physical geography of South America*. Oxford University Press, 382p.
- Wallace, A. R. (1854). On the monkeys of the Amazon. *Annals and Magazine of Natural History*, 14(84), 451-454.
- Wesselingh, F. P., Hoorn, C. (2011). Geological development of Amazon and Orinoco basins. In: Albert, J. S., Reis, R. (Eds.): *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. University of California Press, Berkeley, California, 59-67.
- Wesselingh, F. P., Hoorn, C., Kroonenberg, S. B., Antonelli, A., Lundberg, J. G., Vonhof, H. B., Hooghiemstra, H. (2010). On the origin of Amazonian landscapes and biodiversity: a synthesis. In: Hoorn, C., Wesselingh, F. P. (eds.): *Amazonia: Landscape and species evolution: A look into the past*. Wiley-Blackwell, Chichester, U. K., 421-431.
- Wesselingh, F. P., Salo, J. A. (2006). A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica*, 133, 439-458.

- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58, 193–197.
- Wilf, P., Wing, S.L., Greenwood, D. R., Greenwood, C. L. (1998). Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology* 26, 203–206.
- Winemiller, K. O., López-Fernández, H., Taphorn, D. C., Nico, L. G., Duque, A. B. (2008). Fish assemblages of the Casiquiare River, a corridor and zoogeographical filter for dispersal between the Orinoco and Amazon basins. *Journal of biogeography*, 35(9), 1551-1563.
- Winemiller, K. O., Willis, S. C. (2011). The vaupes arch and casiquiare canal. In: Albert, J. S., Reis, R. (eds.): *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. University of California Press, Berkeley, California, 225-242.