



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
E EVOLUÇÃO



NÓS PRECISAMOS DE MAIS ESPÉCIES DE TETRÁPODAS?

LUCAS LACERDA CALDAS ZANINI JARDIM

**Goiânia,
Março -2014**

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS
DE TESES E
DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: **Dissertação** **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

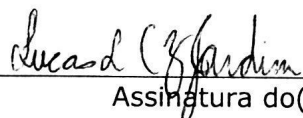
Nome completo do autor: Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim

Título do trabalho: Nós precisamos de mais espécies de Tetrápodos


3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento SIM NÃO¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.


Assinatura do(a) autor(a)

Ciente e de acordo:


Assinatura do(a) orientador(a)

Data: 14 / 09 / 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
EVOLUÇÃO

NÓS PRECISAMOS DE MAIS ESPÉCIES DE TETRÁPODAS?

LUCAS LACERDA CALDAS ZANINI JARDIM

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Daniel Brito

**Goiânia,
Março de 2014**

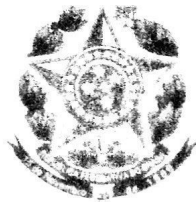
Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Jardim, Lucas Lacerda Caldas Zanini
Nós precisamos de mais espécies de tetrápodos? [manuscrito] /
Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim. - 2014.
27 f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Daniel de Brito Candido da Silva.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto
de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia
e Evolução, Goiânia, 2014.
Bibliografia.

1. Diversidade filogenética. 2. riqueza. 3. filogenia. 4.
conhecimento da biodiversidade. I. Silva, Daniel de Brito Candido da,
orient. II. Título.

CDU 574



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO
Campus II (Samambaia), ICB IV, segundo piso, Goiânia, Goiás.
Tel/fax: 62 3521 1203
Email: ecoevol@gmail.com

ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Nº 121

Ata da reunião da banca examinadora da defesa de dissertação em nível de mestrado. Em vinte e oito de março de dois mil e quatorze, às nove horas da manhã, na Sala 13 do ICB IV, Campus II, UFG, reuniram-se os componentes da banca examinadora: **Prof. Dr. Daniel de Brito Cândido da Silva – ICB/UFG, Dr. Carlos Abs da Cruz Bianchi – ICB/UFG e Prof. Dr. Natan Medeiros Maciel – ICB/UFG** para, em sessão pública presidida pelo primeiro examinador citado, procederem à avaliação da defesa de dissertação intitulada: **“Nós precisamos de mais espécies de Tetrapodas?”**, em nível mestrado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de autoria de **Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo presidente que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra a seguir foi concedida ao autor da dissertação que, em cerca de.....³⁵..... minutos procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu ao examinado, tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da defesa. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 0834/2007 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução e procedidas às correções recomendadas, a dissertação foi.....^{APROVADO}..... considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução, na área de concentração em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na secretaria do programa da versão definitiva da dissertação, com as devidas correções. A banca examinadora recomenda a publicação de artigo (s) científico oriundo (s) dessa dissertação em periódicos de circulação nacional e, ou, internacional, depois de procedidas as modificações sugeridas. Cumpridas as formalidades de

UNIVERSIDADE
FEDERAL DE GOIÁS



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO
Campus II (Samambaia), ICB IV, segundo piso, Goiânia, Goiás.
Tel/fax: 62 3521 1203
Email: ecoevol@gmail.com

29 pauta, às.....11..... horas e09.....minutos encerrou-se a sessão de defesa, e para
30 constar eu, Lorena Reis Pinho, Assistente em Administração - da Universidade Federal de
31 Goiás, lavrei a presente ata, que após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca
32 examinadora em três vias de igual teor.

33
34
35
36
37
38 **Prof. Dr. Daniel de Brito Cândido da Silva**

39 ICB/UFG

40
41
42
43
44
45 **Dr. Carlos Abs da Cruz Bianchi**

46 ICB/UFG

47
48
49
50
51
52 **Prof. Dr. Natan Medeiros Maciel**

53 ICB/UFG

54
UNIVERSIDADE
FEDERAL DE GOIÁS

Agradecimento

Agradeço à minha família e meus pais pelo apoio nos estudos.

Aos meus professores ao longo dessa caminhada, principalmente Rogério Grasseto e Érica Hasui que me introduziram na ciência.

Um agradecimento especial ao Prof. Daniel Brito pela orientação no mestrado. Ao Bruno Vilela pela co-autoria e ao Prof. Thiago Rangel pelas discussões iniciais.

Não posso deixar de agradecer aos amigos que permitiram que essa caminhada fosse mais feliz.

E com certeza pelo apoio, amizade e paciência nas horas de desespero, tenho muito que agradecer ao meu amor, Tatianne Ferrari.

Por fim, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado, ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução (PPGEE) e à Universidade Federal de Goiás (UFG) pelo fornecimento de suporte tanto físico quanto intelectual.

Resumo

Nós temos descrito espécies há muito tempo e nos perguntamos sobre quantas delas existem na Terra. Espécies são linhagens evolutivas e a resposta à essa pergunta talvez não esteja na estimativa de riqueza, mas em quanto da árvore evolutiva já foi descrita. Aqui nós estudamos como tem sido o acúmulo de riqueza e diversidade filogenética desde 1758 nos Tetrápodos e como essas duas métricas se diferem. Também testamos se havia vieses para descrições de espécies em determinados clados, indicando descrição não aleatória na filogenia. Nós encontramos que Anfíbios e Squamata possuem curvas ascendentes, Mamíferos estão começando a estabilizar e Aves estão estabilizando nos últimos 60 anos. No entanto, apesar de riqueza e diversidade filogenética serem correlacionadas, a segunda tende a estabilizar primeiro que riqueza, devido a relação convexa entre elas, parecida com as relações espécie-área. Nós também encontramos que o processo de amostragem (descrição) ao longo da filogenia tem sido aleatório. Assim, mais esforços são necessários para melhorarmos nossa resolução filogenética de Anfíbio, Squamata e Mamíferos. Já Aves, uma vez que temos grande tamanho amostral necessitamos focar agora nas suas lacunas Darwinianas e Wallaceanas, resolvendo as incerteza sobre a relação de parentesco entre as espécies, quais são os modelos evolutivos que explicam a evolução de suas características e onde essas espécies ocorrem. Entender espécies como linhagens permite-nos estabilizar o número de espécies mais cedo e inclusive inferir quais espécies poderiam ter sido extintas antes de descritas e quais seriam seus impactos em conservação, ecologia de comunidades e funcionamento de ecossistemas.

Palavras-chave: Diversidade filogenética, riqueza, filogenia, conhecimento da biodiversidade.

Abstract

We have been describing species for a long time and we have been asking about how many of them are left on the Earth. Species are evolutionary lineages and the answer to that question maybe is not in richness estimates, but in how much of the evolutionary tree was already described. Here, we studied how richness and phylogenetic diversity have been accumulated in Tetrapods and how those metrics differ from each other. We also tested if there were biases for particular clades in species describing process, it would mean non-random description along the phylogeny. We found Amphibia and Squamata have ascendant curves for both metrics, Mammals are beginning its stabilization and Birds are stabilizing for about 60 years. Nonetheless, phylogenetic diversity trends to stabilize firstly than richness, due to the convex relationship between them. We also founde that description has been at random about clades. Thus, more efforts are necessary to improve our phylogenetic resolution of Amphibia, Squamata and Mammals. Once we have an ample sample size in Birds and a random sample along phylogeny, we need to resolve Darwinian and Wallacean shortfalls, taking into consideration the phylogenetic relationship among species, the evolutionary model of their traits and where those species occur. Understanding species as lineages permits us to stabilize early the number of species and to infer which species could have been extinct before description, such as what would be their impacts in conservation, community ecology and ecosystem function.

Keywords: Phylogenetic diversity, richness, phylogeny, biodiversity knowledge

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1. INTRODUÇÃO | 7 |
| 2. MATERIAL E MÉTODOS | 10 |
| 2.1 FILOGENIAS E DATAS DE DESCRIÇÃO..... | 10 |
| 2.2 ACÚMULOS DE INFORMAÇÃO FILOGENÉTICA..... | 11 |
| 2.3 CENÁRIO DE DESCRIÇÃO..... | 12 |
| 2.4 VIESES DE DESCRIÇÃO NOS CLADOS..... | 13 |
| 3. RESULTADOS | 13 |
| 3.1 ACÚMULOS DE INFORMAÇÃO FILOGENÉTICA..... | 13 |
| 3.2 CENÁRIO DE DESCRIÇÃO..... | 14 |
| 3.3 VIESES DE DESCRIÇÃO NOS CLADOS..... | 15 |
| 4. DISCUSSÃO | 16 |
| 5. CONCLUSÃO | 20 |
| 6. REFERÊNCIAS | 21 |

1. INTRODUÇÃO

Em 1758, *Carolus Linnaeus* estabeleceu as bases para a ciência taxonômica no seu *Systema Naturae*, no qual ele definiu uma forma hierárquica de classificação dos organismos. No seu trabalho, ele definiu as espécies como as unidades mais básicas da natureza (Linnaeus 1758; Queiroz 2005; Richards 2010). Nesta estrutura de classificação, espécies são incluídas em classes taxonômicas pelas suas diferenças, de acordo com suas características ou reprodução (Richards 2010). Portanto, gênero é um conjunto de espécies com certo grau de similaridades, família é um conjunto de gêneros similares, assim por diante (de Queiroz 1997; Queiroz 2005). Atualmente tais grupos hierárquicos tem sido determinados por monofiletismo (de Queiroz 1997; Mayden 1997; Queiroz 2005; Richards 2010). Entretanto, em contraste com outros níveis taxonômicos superiores (gênero, família, etc), os quais são entendidos como classes mais ou menos arbitrárias, espécies tem sido interpretadas tanto como uma categoria taxonômica, quanto como uma entidade biológica real (Mayden 1997; Richards 2010), que surge por especiação, modifica-se, extingue-se, e interage com outras espécies e ambiente.

Essa dualidade inerente das espécies inevitavelmente pode trazer confusões, não somente na forma como entendemos evolução e delimitamos espécies, mas também em aplicações práticas como conservação, controle de pragas e saúde pública (Cracraft 2000). Ela também resultou em visões céticas sobre a “realidade” das espécies e alguns autores até as tratam como somente nomes ou classes taxonômicas hierárquicas (Mayden 1997; Cracraft 2000; Richards 2010). Outra fonte de complicação vem da falta de descontinuidade entre espécies, ou limites claros entre elas. Parte disso vem da falta de compreensão que espécies são entidades dinâmicas no espaço e no tempo, e da nossas tentativas de delimitar esses contínuos de especiação como classes imutáveis com propriedades essenciais e suficientes (Queiroz 2005; Richards 2010).

Nós temos portanto, um problema centenário, chamado “O Problema das Espécies” (Mayr 1957). Em suma, alguns autores discordam se espécies são entidades reais ou classes arbitrárias, se há somente um ou vários tipos dessas entidades, e qual é o critério para estabelecer seus limites (Richards 2010). Como resultado dessa incerteza, há aproximadamente 22 conceitos de espécies criados, cada um considerando diferentes critérios (ecológicos, filogenéticos, morfológicos, genéticos, reprodutivos) para se ajustar

ao seu escopo particular. Entretanto, quanto mais melhoramos a tecnologia para detectarmos espécies, mais o problema aumenta, assim como o número de conceitos (Mayden 1997). Atualmente há 1,9 milhões de espécies reconhecidas no mundo (Roskov et al. 2013) e esse número aumenta em média 17.600 por ano (IIESE 2011).

Para resolver este problema, um pluralismo hierárquico tem sido proposto (Mayden 1997; Queiroz 2005; Richards 2010). Por um lado, nós teríamos um conceito principal, baseado na teoria evolucionista, no qual as espécies são entendidas como linhagens evolutivas ou linhagens metapolulacionais, que estão se diferenciando de seus ancestrais e iniciando uma nova história evolutiva com novos papéis evolutivos (Mayden, 1997; Queiroz, 2005). Por outro lado, nós teríamos abaixo desse conceito principal, conceitos operacionais (biológico, genético, filogenético, ecológico) que nos permitiriam avaliar a diferenciação morfológica, genética e ligar a teoria aos dados do mundo real (Mayden 1997). Desta forma, há somente um conceito de espécies, que significa linhagens. Essa visão tem base teórica na Teoria Evolucionista, está implícita em todos os conceitos já propostos e captura bem a ideia de determinar espécies pela sua genealogia, presente em *Linnaeus* e em outros pensadores anteriores à ele (Richards 2010).

Portanto, espécies são linhagens evolutivas e como consequência disso, há compartilhamento de características entre elas devido à herança por descendência. (Felsenstein 1985; Harvey & Pagel 1991; Blomberg & Garland 2002). Assim, espécies mais filogeneticamente próximas entre si tendem a ser mais semelhantes que às distantes. A esse padrão chamamos sinal filogenético (Blomberg & Garland 2002) e nos permite inclusive prever características das espécies baseadas nas suas relações filogenéticas (Guénard et al. 2013). Portanto, através de medidas de distância filogenética (Faith 1992), nós podemos estimar a distinção entre elas (Faith 1992; Nee & May 1997) e consequentemente suas redundâncias. Isso tem permitido planejamentos de conservação que maximizem a diversidade de história evolutiva (Rodrigues & Gaston 2002; Mace et al. 2003; Purvis et al. 2005; Isaac et al. 2007) e o estudo de padrões e processos estruturando determinadas comunidades ecológicas (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2009). Entretanto, o sinal filogenético é dependente das taxas e processos evolutivos, mas sob a suposição de um modelo evolutivo Browniano, as diferenças entre as espécies seriam linearmente dependentes dos seus tempos de divergência (Diniz-Filho 2001, 2004; Revell et al. 2008).

Pensando assim, num contexto de descrição de espécies, à medida que descrevemos uma nova espécie, nós preenchemos um ramo na árvore evolutiva. No entanto, o quanto de informação evolutiva nova é acrescentada, é dependente das espécies já descritas. Portanto, nesse processo de construção da árvore evolutiva, a quantidade de informação evolutiva acrescentada por uma espécie é o comprimento de ramos total adicionado por ela e que ainda não tenha sido descrito por outras espécies. A esse acréscimo dependente das outras espécies nós chamamos complementariedade (Faith 2008).

A ciência tem se interessado por décadas sobre quantas espécies há no mundo ou quantas delas nós ainda desconhecemos (May 1988; Mora et al. 2011; Costello et al. 2012). Para isso nós temos usado várias metodologias, como extrapolar medidas a partir de valores de um grupo taxonômico, modelos mecanísticos e previsões baseadas em padrões nos níveis taxonômicos superiores (Scheffers et al. 2012). Isso tem gerado estimativas de centenas a milhões de espécies ainda desconhecidas (Scheffers et al. 2012; Caley et al. 2014). No entanto, todos esses estudos consideraram espécies como unidades equivalentes, por estimar a riqueza esperada.

May (1988) convocou os cientistas para responder esta questão e afirmou que era necessário que estas estimativas fossem baseadas na teoria sobre como as espécies surgem. Portanto, de acordo com a Teoria Evolucionista, espécies devem ser consideradas como linhagens (Diniz-Filho et al. 2013), e além de procurarmos quantas espécies há na Terra, nós também deveríamos perguntar quão completa está nossa árvore evolutiva.

Sendo assim, a medida que a ciência tem descrito espécies por um longo período de tempo (Costello et al. 2012), nós já poderíamos ter descrito espécies suficientes para reproduzir a principal estrutura de variação da árvore filogenética de alguns grupos. Portanto, nossa informação filogenética estaria se estabilizando e nossa incerteza sobre espécies desconhecidas não seria mais preocupante. Isso porque estas novas espécies apresentariam pouca diferenciação em relação aos seus ancestrais e outras espécies já descritas e próximas filogeneticamente a elas já teriam adicionado a sua informação compartilhada na árvore.

A estabilização poderia ser atingida de duas formas. A primeira seria de uma forma aleatória e espécies seriam amostradas aleatoriamente e independente de quanto de informação evolutiva ela acrescenta. Assim, quando uma grande quantidade de espécies já estivesse descrita, nós conheceríamos a principal estrutura da árvore filogenética, mas

não conheceríamos todas as espécies. As espécies ausentes acrescentariam pouca informação pois preencheriam somente as pontas das árvores. A segunda forma seria devido a descrição redundante da espécies. Nela espécies seriam descritas na tentativa de maximizar o conhecimento filogenético, assim no início teríamos grande acúmulo de informação, acima do que seria esperado aleatoriamente. À medida que o conhecimento acumulasse, a informação se estabilizaria. No entanto como nesse cenário as espécies são amostradas de forma a maximizar o PD, em um dado momento conheceríamos toda a árvore e novas espécies trariam menos informação que o esperado pelo acaso, indicando que elas poderiam ser inflações taxonômicas. (Isaac et al. 2004).

Há um terceiro cenário, no qual o acúmulo de conhecimento não estaria estabilizando. Nesse cenário as espécies seriam primeiramente descritas dentro de clados e depois espécies mais distintas seriam acrescentadas à árvore. Isso poderia acontecer se taxonomistas inicialmente se preocupassem em descrever somente espécies dentro do seu grupo de interesse. No entanto, a partir de 1950 houve um grande aumento no esforço taxonômico (Joppa et al. 2011; Costello et al. 2012) e como consequência o acúmulo de informação filogenética passaria a ser acima que o esperado pelo acaso. Assim nesse cenário nos anos iniciais o acúmulo seria menor que o acaso e após 1950 seria acima do acaso. Todos esses cenários só fazem sentido se as espécies forem descritas independente de qual clado elas pertencem, pois se houver viés para determinados clados as curvas estabilizadas não garantiriam uma amostragem completa da árvore filogenética.

Nesse estudo nós perguntamos se (1) o acúmulo de informação filogenética tem se estabilizado em Tetrápodos? (2) O acúmulo de informação filogenética tem sido redundante, mínimo ou aleatório? (3) O padrão de descrição tem sido enviesado para determinados clados da filogenia?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 FILOGENIAS E DATAS DE DESCRIÇÃO

Nós utilizamos as hipóteses filogenéticas mais atuais e completas de Anfíbios (2871 espécies) (Pyron & Wiens 2011), Squamata (4161 espécies) (Pyron et al. 2013), Mamíferos (5020 espécies) (Fritz et al. 2009) e Aves (9993 espécies) (Jetz et al. 2012). Essas filogenias representam, respectivamente, 39-45%, 44-105%, 91-103% e 99-100%

(AmphibiaWeb 2014, Roskov et al. 2013, Uetz & Hosek 2014, IUCN 2013) das espécies presentes nas estimativas mínimas e máximas desses grupos. Como Jetz et al. (2012) produziram 10000 hipóteses filogenéticas de aves, nós escolhemos uma destas aleatoriamente para ser usada nesse estudo.

O ano de descrição das espécies foi compilado do banco de dados da IUCN (2013) desde 1758 até 2009 para todos os grupos, exceto Mamíferos cujo último ano compilado foi 2002. Essas datas são determinadas pelas espécies presentes na filogenia. Algumas das espécies presentes na filogenia não estavam presentes nesse banco de dados, assim nós as excluímos por considerarmos que eram uma porcentagem muito pequena daquelas presentes nas filogenias. Portanto restaram-nos 2370 espécies de Anfíbios, 3737 Squamatas, 4700 Mamíferos e 9819 aves. Essas espécies corresponderam respectivamente à 32-37%, 39-94%, 85-96% e 97-98% das espécies desses grupos.

2.2 ACÚMULO DE INFORMAÇÃO FILOGENÉTICA

Nós usamos o comprimento dos ramos como uma medida operacional de informação ou história evolutiva (Faith 1992; Nee & May 1997). Em filogenias moleculares, como as de Anfíbios e Squamata, isso representa a quantidade de mudanças nos nucleotídeos, mudanças evolutivas de uma espécie (Hartmann & Steel 2007). Em filogenias datadas, os ramos representam unidades de tempo (Hartmann & Steel 2007), mas se considerarmos que mudanças evolutivas são constantes e homogêneas ao longo da filogenia, elas são linearmente dependentes do tempo. Portanto, quanto mais informação filogenética uma espécie representa, maior será seu comprimento de ramo (Faith 1992).

Para capturar o padrão de acúmulo filogenético ao longo dos anos, nós calculamos a Diversidade Filogenética (PD) (Faith 1992) da árvore em cada ano. Para isso, no primeiro ano de descrição, nós podamos a árvore e deixamos somente as espécies descritas naquele ano. Assim sucessivamente, em cada ano, nós acrescentávamos novas espécies à medida que elas iam sendo descritas e calculávamos o PD total daquele ano (Figura 1).

Para buscarmos diferenças entre o acúmulo de informação filogenética e riqueza, nós calculamos a porcentagem de informação (PD ou riqueza) total presente em cada ano. Depois nós subtraímos essa porcentagem de informação de um ano pela do ano anterior.

Isso permitiu-nos estimar as diferenças na taxas de acúmulo dessas duas medidas de diversidade. Usamos porcentagem para permitir comparação entre elas.

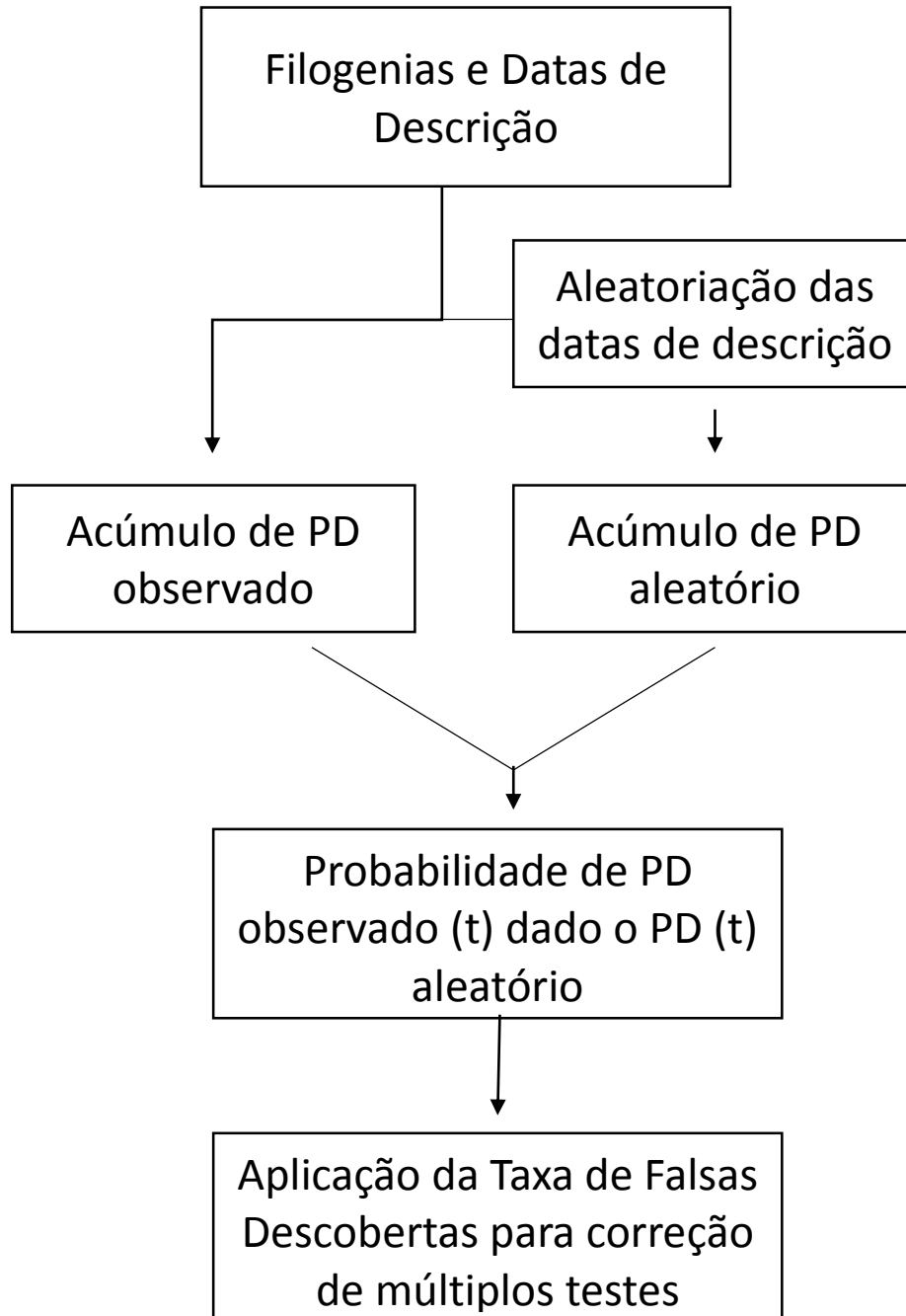


Figura 1: Fluxograma do teste de aleatoriedade para o acúmulo de PD por ano.

2.3 CENÁRIOS DE DESCRIÇÃO

PD é uma métrica correlacionada com riqueza (Tucker & Cadotte 2013). Assim para testarmos em qual cenário o acúmulo de PD se encaixa, nós usamos teste de

aleatorização. Desta forma, nós pudemos testar para cada ano se o ganho de PD é igual, maior, ou menor que o esperado dado uma certa riqueza. Para isso foram criadas 999 curvas de acumulação filogenética, nessas curvas nós mantivemos o número de espécies em cada ano como o observado, mas as espécies eram descritas aleatoriamente. A medida que uma espécie era descrita, ela era retirada do nosso pool de amostragem. Nós calculávamos o PD de cada ano nessas curvas aleatórias. Depois, nós calculamos a probabilidade do PD observado ser encontrado nessas curvas nulas. Isso foi feito por dividirmos o número de PD maiores ou menores que o observado por 1000. Como o teste de hipótese é feito para cada data de descrição, o erro tipo 1 total é inflado. Para corrigirmos o nível de significância, nós usamos a Taxa de Falsas Descobertas (Benjamini & Yosef 1995). O novo nível de significância é calculado por ordenar crescentemente os p encontrados nos múltiplos testes. Em seguida, de forma decrescente, aquele rank que satisfaz primeiro a equação: $p \leq ka/m$ é escolhido como o nível correto de significância. Onde p é a probabilidade naquele rank, k é o rank, a é o nível de significância inicial (0.05) e m é o número de testes. Este procedimento é menos conservativo que o teste de Bonferroni (García 2004).

2.4 VIESES DE DESCRIÇÃO NOS CLADOS

Nós criamos correlogramas de Moran (Moran 1950; Gittleman & Kot 1990) dos anos de descrição das espécies, para testarmos se o ano de descrição das espécies era dependente da sua relação de parentesco. Isso significa testarmos sinal filogenético nos anos de descrição. Para determinarmos quantas classes de distância deveria haver nos correlogramas, nós usamos a regra de Sturges (Sturges 1926): $C = 1 + 3.322 \log_{10}(m)$, onde m é o número de espécies (Sturges 1926). A regra determinou 19 classes para Anfíbios, 24 para Mamíferos e Squamata e 26 para Aves. Para verificar a sensibilidade dos correlogramas ao número e tipo de classes (equidistante ou número igual de amostras), nós criamos três correlogramas com 19, 26 e 30 classes para cada grupo e para cada tipo de classe. Como os valores de I de Moran não variam entre -1 e 1, nós dividimos seus valores pelo máximo (I_{max}) esperado para aquela classe. Todas as análises foram realizadas no PAM (Rangel et al. 2013) e no software R (R Core Team 2013).

3. RESULTADOS

3.1 ACÚMULO DE INFORMAÇÃO FILOGENÉTICA

Nós encontramos padrões diferentes para cada grupo. Anfíbios e Squamata apresentaram curvas ascendentes, Mamíferos apresentaram um início de estabilização e Aves estão se estabilizando nos últimos 60 anos (Figura 1).

Anfíbios tiveram dois grandes picos de descrição de espécies. O primeiro entre 1838 e 1882, com média de 11 espécies ao ano e o segundo atualmente com 17 espécies ao ano (Figura 2). No entanto, apesar destes serem os períodos de maiores taxas de descrição de espécies, as maiores taxas de acúmulo de PD foram aproximadamente entre 1850 e 1880. Squamata apresentaram padrões semelhantes aos de Anfíbios, com picos entre 1820 e 1889. Nesse período a taxa média de descrição foi de 23 espécies ao ano. Ao contrário de Anfíbios, esse período também correspondeu aos maiores ganhos de PD. No entanto, essas taxas diminuíram até 1950, quando voltaram a aumentar, mas mantiveram-se inferiores ao século 19, com 17 espécies ao ano (Figura 2). Mamíferos tiveram dois picos de descrição de espécies e esses também correspondem aos períodos de maiores ganhos de PD. O primeiro entre 1822 e 1848, com uma média de 30 espécies por ano. O segundo entre 1887 e 1916 com uma média de 47 espécies ao ano. No entanto, desde 1950 essa taxa tem diminuído para 10 espécies ao ano. Aves tiveram os maiores picos de descrição de espécies, sendo que em 1758 12% do PD total havia sido descrito. Isso corresponde há uma descrição de 435 espécies. No pico de descrição entre 1817 e 1850, a média de espécies descritas foi de 100, o que representava uma taxa de 0,009% de PD ao ano. Porém, o período de maior descrição de PD foi antes de 1800. Após o declínio na descrição de espécies, o número médio desde 1950 tem sido de 4 espécies ao ano o que representa 0,0002% de PD ao ano.

3.2 CENÁRIOS DE DESCRIÇÃO

Nós conseguimos, através do modelo nulo, identificar os anos nos quais o acúmulo de PD se diferenciou da expectativa nula (Figura 1). Anfíbios tiveram acúmulos de PD acima do acaso em sete anos, de 1937 à 1941 e 1977. Em Squamata esse período de descrição foi mais longo, iniciando em 1926 à 1947, 1952-1954 e 1959-1984. Mamíferos apresentaram todo seu período de descrição de um forma aleatória, já Aves tiveram o período mais longo de ganho de PD acima do acaso, de 1824 à 1942, depois em 1952-1976 e 1994-1996. Em todos os grupos, a descrição de história evolutiva no

século 21 foi aleatória, e nenhum grupo teve um período de descrição abaixo do esperado pelo acaso.

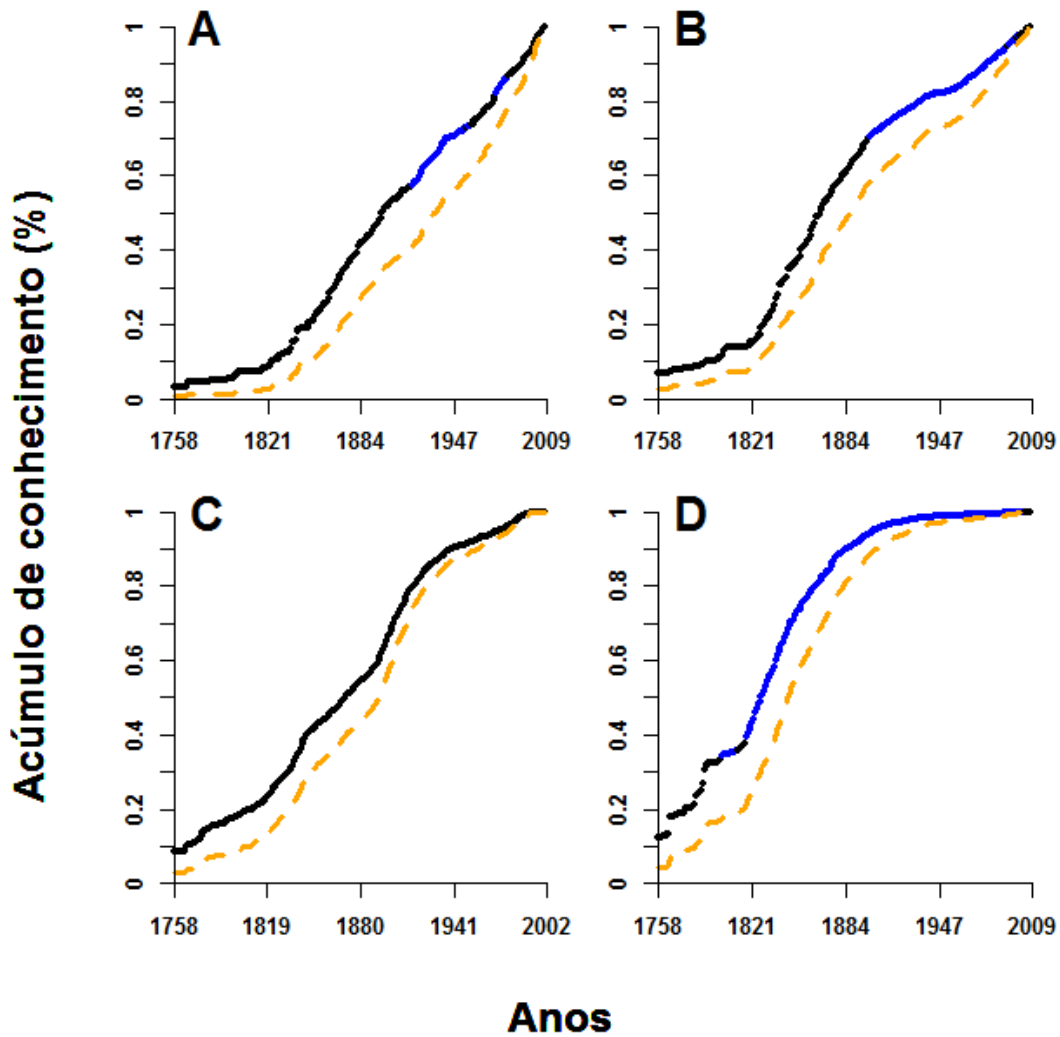


Figura 2: Curvas de acúmulo de conhecimento ao longo do tempo. (A) é Anfíbios, (B) Squamata, (C) Mamíferos e (D) Aves. A curva tracejada é do acúmulo de espécies e a contínua é de acúmulo de PD. Regiões em azul são valores de PD maiores que o acaso. Em preto igual ao acaso. Nenhum valor foi abaixo do acaso.

3.3 VIESES DE DESCRIÇÃO NOS CLADOS

O número ou tipo de classes não influenciaram nossos resultados, assim optamos por usar 26 classes de distâncias equidistantes. Anfíbios tiveram I de Moran positivo em três classes de distância, mas os valores foram baixos, inferiores a 0,23 (Figura 3).

Somente uma classe intermediária apresentou correlação, sendo essa negativa e com baixo tamanho de efeito (-0,12). Squamata tiveram sete classes iniciais com correlações positivas, no entanto todas inferiores a 0,23 (Figura 3). Uma classe intermediária e uma terminal apresentaram baixas correlações negativas, inferiores a -0,13. Mamíferos apresentaram correlações positivas em 8 classes de distâncias, mas novamente seus valores foram baixos entre 0,1-0,2 (Figura 3). Em 5 classes intermediárias apresentaram valores positivos e negativos, no entanto todos inferiores ou iguais a 0,16. Aves tiveram 3 classes iniciais com correlação positiva (Figura 3). Nas classes intermediárias somente uma apresentou correlação, sendo positiva e de 0,11.

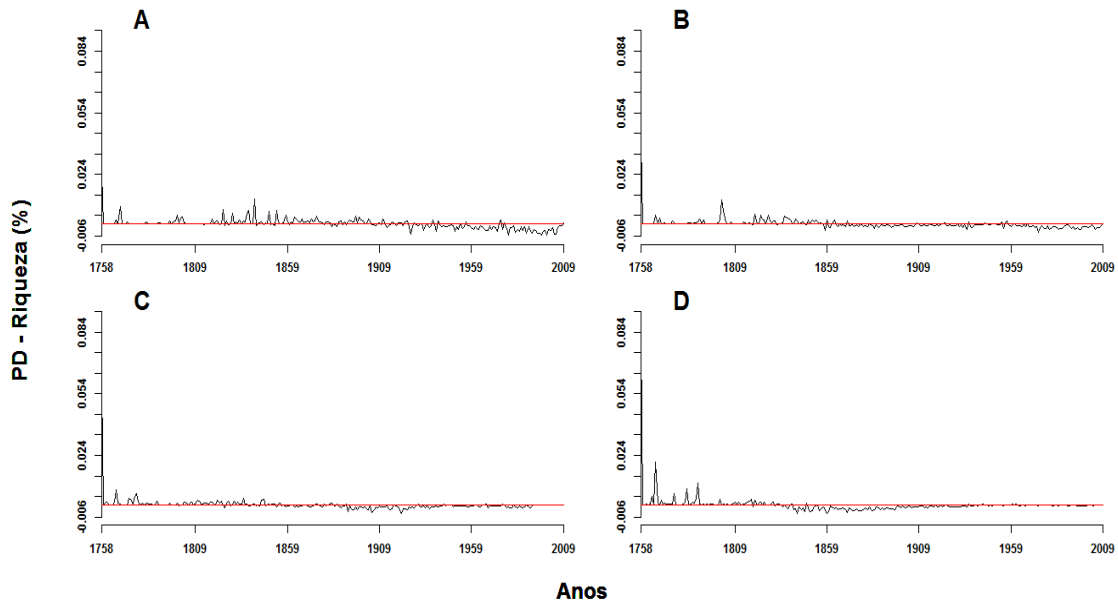


Figura 3: Diferenças nas taxas de acúmulo de PD e riqueza ao longo dos anos. (A) é Anfíbios, (B) Squamata, (C) Mamíferos e (D) Aves. A linha vermelha indica 0. As taxas são expressas em porcentagem de mudança para que possam ser comparáveis.

4. DISCUSSÃO

Apesar de estarmos passando pelo período de aumento no esforço de descrição de espécies, ou seja, estamos tendo um aumento ascendente no número de taxonomistas (Joppa et al. 2011; Costello et al. 2012), como nós encontramos, isso não reflete igualmente no número de espécies descritas por grupo. Assim, Anfíbios estão passando pelo seu maior período de descrição, Squamata estão no segundo maior período de

descrição, já Mamíferos e Aves apresentam diminuição em suas taxas. Portanto, saturação de conhecimento parece seguir grupos carismáticos (Bonnet et al. 2002).

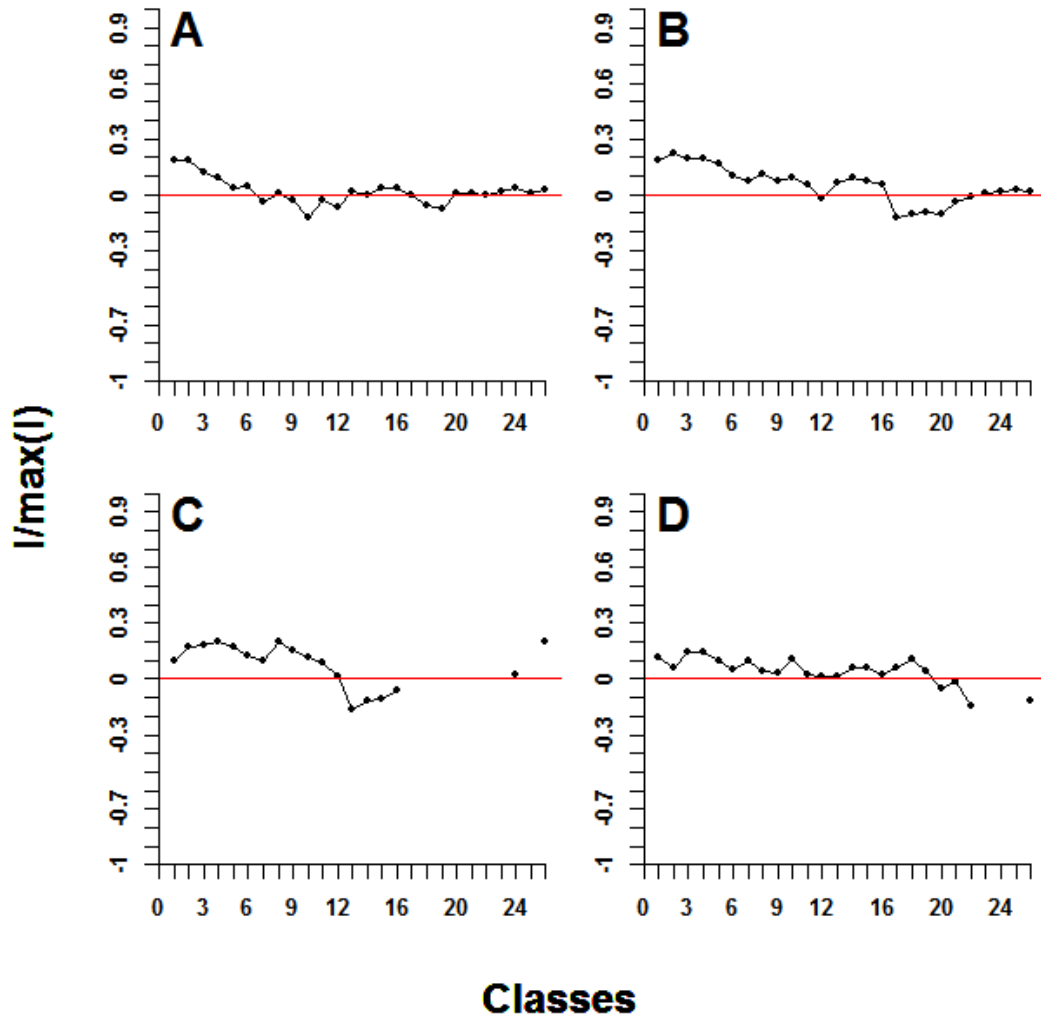


Figura 4: Correlogramas de Moran dos anos de descrição. (A) Anfíbios, (B) Squamata, (C) Mamíferos e (D) Aves.

Outros estudos tem mostrado tendências semelhantes, entre 1992 e 2003, 85,7 % dos Anfíbios descobertos foram novas espécies, ausentes em museus e coleções, que foram encontradas devido à amostragens em novas áreas de regiões megadiversas (Köhler et al. 2005). Ao contrário, 37 % dos novos Mamíferos entre as duas últimas revisões, em 1982 e 1993, foram novos morfotipos (Medellín & Soberón 1999) e em Aves essas novas espécies representaram 25% das descritas entre 1950 e 2009 (Sangster 2014). Isso mostra-nos que grupos menos conhecidos estão sendo encontrados no campo, enquanto os bem

conhecidos surgem de revisões taxonômicas de espécies já conhecidas. Além disso, na última década a ciência tem descrito 1194 Anfíbios, 999 Squamatas, 359 Mamíferos e 73 aves (IISE 2011), tudo isso corrobora a acumulação ascendente nos primeiros grupos e a saturação em Mamíferos e Aves.

No entanto, como esses padrões de descrição de espécies representam a descrição de linhagens evolutivas? As curvas de acumulação de PD seguiram as acumulações de riqueza, pois estas métricas são correlacionadas (Safi et al. 2011; Tucker & Cadotte 2013). No entanto, as taxas de acúmulo de PD tenderam a diminuir para todos os grupos, à medida que riqueza aumentavam, mesmo sob amostragem aleatória de espécies. Isso pode ser explicado devido a relação convexa entre PD e riqueza, a qual se assemelha a uma relação Espécies-Área (Faith 2008; Morlon et al. 2011) e mesmo em processos de amostragem de diversidade em comunidades, PD tende a se estabilizar que riqueza (Cardoso et al. 2014). Já o momento de troca de acúmulo de conhecimento encontrado por nós, quando as taxas de riqueza passam a serem maiores que as de PD, possam representar a descrição completa do suporte principal da árvore filogenética. Assim a partir daquele ponto pode representar a descrição de ramos internos menos basais. Devido aos períodos de ganho de PD acima do esperado devido à riqueza, Aves e Squamata tendem a estabilizar suas curvas ainda mais rápido que esperaríamos devido à descrição aleatória.

Nossos resultados também indicam que não há sinal filogenético nos anos de descrição das espécies, pois apesar de haver correlação em algumas classes, seus sinais foram fracos, portanto tanto espécies próximas quanto distantes na filogenia podem ser descritas num dados ano. Extensão geográfica tem sido proposta com o principal fator determinando o ano de descrição de espécies (Gaston & Blackburn 1994; Collen et al. 2004; Blackburn & Gaston 2013). Como geralmente há ausência ou fraco sinal filogenético em extensão geográfica (Diniz-Filho & Torres 2002; Webb & Gaston 2003), apesar de haver um viés para descrição de espécies maiores e com distribuição geográfica maiores, esse viés não é reproduzido na probabilidade de um clado ser descrito. Massa corporal também tem sido reconhecido como uma importante fator na seleção de espécies descritas (Gaston & Blackburn 1994; Collen et al. 2004; Blackburn & Gaston 2013), no entanto esse pode não ser um fator influenciando na escolha de quais espécies estarão nas filogenias, uma vez que o fator determinante dessas pode ser a disponibilidade de material genético (Pearse & Purvis 2013; Diniz-Filho et al. 2013).

À medida que filogenias tornam-se mais usadas em ecologia e biologia evolutiva, estimativas de tempo de divergência, reconstrução de estado ancestral, taxas de diversificação, topologia e comprimento dos ramos podem ser mal inferidos devido a baixo tamanho amostral de espécies relativo a toda árvore real (Heath et al. 2008b, 2008a) e à desvios de uma amostragem aleatória dessas espécies ao longo da filogenia (Ricklefs 2007; Cusimano & Renner 2010; FitzJohn et al. 2010; Cusimano et al. 2012). Portanto, o processo de descrição aleatório em nosso estudo permite que clados sejam amostrados proporcionalmente à sua quantidade de espécies e essa fonte de viés está ausente nessas filogenias. Entretanto, em Anfíbios e Squamata somente 40 % das espécies descritas estão presentes na filogenia, assim nossas conclusões podem ser confundidas. No entanto outros estudos tem mostrado tendências semelhantes (Mora et al. 2011; Joppa et al. 2011). Mamíferos tiveram uma alta representatividade na filogenia das espécies descritas, mas suas curvas de PD ainda não estabilizaram, assim espécies importantes ainda necessitam ser descritas para esse grupo, e isso tem sido feito, como por exemplo as recentes espécies *Bassaricyon neblina* (Helgen et al. 2013) e o *Inia araguaiaensis* (Hrbek et al. 2014). Entretanto sua filogenia possui muitas politomias, as quais podem aumentar a inclinação na relação Espécies-PD, o que atrasaria a sua estabilização de PD.

Assim, mais esforços são necessários para ajustar a quantidade de espécies descritas com as presentes nas filogenias. Existem na literatura variadas formas de resolver esse problema, seja através de super-árvores (Bininda-Emonds 2004), ou criação de politomias (FitzJohn 2012). Mais recentemente tem havido a inclusão de espécies baseadas em informações taxonômicas, e a incerteza dessas árvores são estimadas por inferências bayesianas ou Monte Carlo (Martins et al. 2013; Thomas et al. 2013). No entanto, mesmo a adição dessas espécies pode trazer vieses de amostragem não aleatória, uma vez que as espécies descritas e que devem ser acrescentadas à filogenia podem ser enviesadas para determinados clados. Portanto, nós poderíamos priorizar espécies que tragam maiores ganhos de PD, mas que não enviesem os clados, garantindo a ausência de sinal filogenético nos anos de descrição. Da mesma forma como tem sido proposto para priorização de espécies para sequenciamento genômico (Pardi & Goldman 2005), isso poderia ser feito com algoritmos como aqueles que tentam resolver o problema da Arca de Noé (Hartmann & Steel 2006; Pardi & Goldman 2007), os quais maximizam PD, considerando o custo de determinada espécies, mas no nosso caso mantendo a presença de sinal filogenético como um custo. Isso pode ser feito com espécies que possuem

sequências genéticas já disponíveis, por exemplo no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>). Assim dado as diferenças nos pares de bases entre essas espécies, nós poderíamos estimar as suas distâncias genéticas por meio alguma métrica de distância presentes na literatura (Felsenstein 2004). Portanto o ganho de PD adquirido pela inclusão dela na árvore pode ser grosseiramente estimado por essa medida de distância. No entanto se espécies não possuem dado genético disponível, o acúmulo de PD poderia ser medido como distância entre nodos da filogenia (Faith 1992). Se a espécie adicionada não introduzisse correlação filogenética das datas de descrição, ela seria mantida, caso contrário ela seria eliminada.

Aves vem diminuindo sua descrição de espécies por um século e meio, seu acúmulo de PD tem sido acima do acaso por quase todo seu tempo de descrição e está próximo de uma assíntota por aproximadamente 60 anos. Esse é o grupo com menos espécies Deficientes de Dados na IUCN (2013) e com maior informação de distribuição geográfica no GBIF (2012). Assim nós concluímos que a lacuna Linneana (Brown & Lomolino 1998) pode não ser mais um problema para estudos ecológicos e evolutivos com esse grupo. Apesar disso, descrição de espécies ainda é importante, para resolver incertezas numa escala taxonômica fina. Novas espécies, principalmente nas últimas décadas não tem apresentado um padrão agrupado e assim tanto espécies distintas quanto semelhantes podem ser descritas. Isso nos permite refutar a hipótese de Inflação taxonômica (Isaac et al. 2004) anteriormente proposta para esse grupo e corroborar a hipótese de progresso taxonômico (Sangster 2009, 2014), assim como para os outros grupos estudados aqui. Nós agora precisamos resolver outros tipos de lacunas, a Wallaceana e Darwiniana (Diniz-Filho et al. 2013), melhorando o nosso conhecimento de distribuição das espécies e as nossas inferências sobre a atual hipótese filogenética e modelos evolutivos para esse grupo. Isso é possível, pois tamanho amostral e amostragem aleatória dessas espécies já tem sido garantidos.

5. CONCLUSÃO

Uma das questões mais intrigantes da ciência é quantas espécies há no mundo, e a principal justificativa para a respondermos é a atual crise de perda de biodiversidade. Assim, espécies importantes poderiam ser perdidas mesmo antes de que as conheçamos. Costello et al. 2013 afirmaram que nós podemos nomear todas as espécies em

aproximadamente 100 anos, dada as taxas atuais de descrição. Entretanto, se o processo de descrição continuar aumentando a história evolutiva acima ou como esperado ao acaso e não haja vieses de clados nessas descrições, nós conseguiremos estabilizar a informação filogenética antes da riqueza. Consequentemente se as espécies desconhecidas forem perdidas, elas significarão perda de parcelas redundantes de história evolutiva. Garantindo tamanho amostral e aleatoriedade na descrição, permite-nos estimar melhores árvores filogenéticas, processos evolutivos e inclusive predizer como seriam essas possíveis perdas.

6. REFERÊNCIAS

- AmphibiaWeb. Information on amphibian biology and conservation. 2014. Berkeley, California. <http://amphibiaweb.org/>.
- Benjamini, Y., and H. Yosef. 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* **57**:289–300.
- Bininda-Emonds, O. R. P. 2004. The evolution of supertrees. *Trends in ecology & evolution* **19**:315–22. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16701277> (accessed July 12, 2012).
- Blackburn, T. M., and K. J. Gaston. 2013. What determines the probability of discovering a species?: a study of South American oscine passerine birds **22**:7–14.
- Blomberg, S. P., and T. Garland. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods **15**:899–910.
- Bonnet, X., R. Shine, and O. Lourdaïs. 2002. Taxonomic chauvinism. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:1:3.
- Brown, J. H., and M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Page 691, 2^o edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Caley, M. J., R. Fisher, and K. Mengersen. 2014. Global species richness estimates have not converged. *Trends in Ecology & Evolution*. Elsevier Ltd. Available from <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.002>.
- Cardoso, P., F. Rigal, P. a. V. Borges, and J. C. Carvalho. 2014. A new frontier in biodiversity inventory: a proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. Available from <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12173> (accessed March 23, 2014).

- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. a Fine, and S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters* **12**:693–715. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19473217> (accessed September 16, 2013).
- Collen, B., A. Purvis, and J. L. Gittleman. 2004. Biological correlates of description date in carnivores and primates. *Global Ecology and Biogeography* **13**:459–467. Available from <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1466-822X.2004.00121.x>.
- Costello, M. J., R. M. May, and N. E. Stork. 2013. Can we name Earth's species before they go extinct? *Science* **339**:413–416. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23349283> (accessed September 16, 2013).
- Costello, M. J., S. Wilson, and B. Houding. 2012. Predicting Total Global Species Richness Using Rates of Species Description and Estimates of Taxonomic Effort. *Systematic biology* **61**:871–883.
- Cracraft, J. 2000. Species Concepts in Theoretical and Applied Biology: A Systematic Debate with Consequences a debate. In Q. D. Wheeler and R. Meire, editors. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: a debate*, 1^o edition. Columbia University Press, New York, NY.
- Cusimano, N., and S. S. Renner. 2010. Slowdowns in Diversification Rates from Real Phylogenies May Not be Real. *Systematic Biology* **59**:458–464.
- Cusimano, N., T. Stadler, and S. Renner. 2012. A New Method for Handling Missing Species in Diversification Analysis Applicable to Randomly or Nonrandomly Sampled Phylogenies. *Systematic Biology* **61**:785–792.
- De Queiroz, K. 1997. The Linnean Hierarchy and The evolutionization of taxonomy, with emphasis on the problem of Nomenclature. *Aliso* **15**:125–144.
- Diniz-Filho, J. A. F. 2001. Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary process. *Evolution* **55**:1104–1109.
- Diniz-Filho, J. A. F. 2004. Phylogenetic Diversity and Conservation Priorities under Distinct Models of Phenotypic Evolution. *Conservation Biology* **18**:698–704. Available from <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1523-1739.2004.00260.x>.
- Diniz-Filho, J. A. F., R. D. Loyola, P. Raia, A. O. Mooers, and L. M. Bini. 2013. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution* **28**:689–95. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24091208> (accessed January 20, 2014).
- Diniz-Filho, J. A. F., and N. M. Torres. 2002. Phylogenetic comparative methods and the geographic range size – body size relationship in new world terrestrial carnivora. *Evolutionary Ecology* **16**:351–367.
- Faith, D. 2008. Phylogenetic Diversity and Conservation. In S. P. Carroll and C. W. Fox, editors. *Conservation Biology: Evolution in action*, 1st edition. New York.

- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* **61**:1–10.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist* **125**:1–15.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. 2nd edition. Associates, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- FitzJohn, R. G. 2012. Diversitree: comparative phylogenetic analyses of diversification in R. *Methods in Ecology and Evolution* **3**:1084–1092. Available from <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2012.00234.x> (accessed November 2, 2012).
- FitzJohn, R. G., W. P. Maddison, and S. P. Otto. 2010. Estimating Trait-Dependent Speciation and Extinction Rates from Incompletely Resolved Phylogenies. *Systematic Biology* **59**:458–464.
- Fritz, S. a, O. R. P. Bininda-Emonds, and A. Purvis. 2009. Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: big is bad, but only in the tropics. *Ecology letters* **12**:538–49. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19392714> (accessed January 30, 2014).
- García, L. V. 2004. Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. *OIKOS* **105**:657–663.
- Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 1994. Are Newly Described Bird Species Small-Bodied? *Biodiversity Letters* **2**:16–20.
- Gittleman, J. L., and M. Kot. 1990. Adaptation: Statistics and a Null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Zoology* **39**:227–241.
- Guénard, G., P. Legendre, and P. Peres-Neto. 2013. Phylogenetic eigenvector maps: a framework to model and predict species traits. *Methods in Ecology and Evolution* **4**:1120–1131. Available from <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12111> (accessed January 26, 2014).
- Hartmann, K., and M. Steel. 2006. Maximizing Phylogenetic Diversity in Biodiversity Conservation: Greedy Solutions to the Noah's Ark Problem. *Systematic Biology* **55**:644–651. Available from <http://sysbio.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1080/10635150600873876> (accessed February 26, 2014).
- Hartmann, K., and M. Steel. 2007. Phylogenetic diversity: from combinatoric to ecology. Pages 171–196 in O. Gascuel and M. Steel, editors. *Reconstruction Evolution: new mathematical and computational advances*, 1^o edition. New York, NY.
- Harvey, P. H., and M. D. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. 3^o edition. Oxford University Press, Oxford.

- Heath, T. a, D. J. Zwickl, J. Kim, and D. M. Hillis. 2008a. Taxon sampling affects inferences of macroevolutionary processes from phylogenetic trees. *Systematic biology* **57**:160–6. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18300029> (accessed February 21, 2014).
- Heath, T., S. M. Hedtke, and D. M. Hillis. 2008b. Taxon sampling and the accuracy of phylogenetic analyses. *Journal of Systematic and evolution* **46**:239–257.
- Helgen, K. M., C. M. Pinto, R. Kays, L. E. Helgen, M. T. N. Tsuchiya, A. Quinn, D. E. Wilson, and J. E. Maldonado. 2013. Taxonomic revision of the olingos (Bassaricyon), with description of a new species, the Olinguito. *ZooKeys* **83**:1–83. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3760134&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed January 28, 2014).
- Hrbek, T., V. M. F. da Silva, N. Dutra, W. Gravena, A. R. Martin, and I. P. Farias. 2014. A New Species of River Dolphin from Brazil or: How Little Do We Know Our Biodiversity. *PloS one* **9**:e83623. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3898917&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed February 19, 2014).
- IUCN 2013. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <http://www.iucnredlist.org>
- IISE (2011). International Institute for Species Exploration. IISE (2011) Retro SOS 2000-2009: a decade of species discovery in review, <http://species.asu.edu/SOS> (2013).
- Isaac, N. J. B., J. Mallet, and G. M. Mace. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in ecology & evolution* **19**:464–9. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16701308> (accessed July 13, 2012).
- Isaac, N. J. B., S. T. Turvey, B. Collen, C. Waterman, and J. E. M. Baillie. 2007. Mammals on the EDGE: conservation priorities based on threat and phylogeny. *PloS one* **2**:e296. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1808424&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed July 29, 2012).
- Jetz, W. T., G. H. Joy, J. B. Hartmann, and K. Mooers. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* **491**:444–448. Available from <http://www.nature.com/nature/journal/vaop/ncurrent/full/nature11631.html> (accessed November 2, 2012).
- Joppa, L. N., D. L. Roberts, and S. L. Pimm. 2011. The population ecology and social behaviour of taxonomists. *Trends in ecology & evolution* **26**:551–3. Elsevier Ltd. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21862170> (accessed March 19, 2014).
- Köhler, J., D. R. Vieites, R. M. Bonett, F. H. García, F. Glaw, D. Steinke, and M. Vences. 2005. New Amphibians and Global Conservation: A Boost in Species Discoveries

- in a Highly Endangered Vertebrate Group. *BioScience* **55**:693. Available from <http://www.jstor.org/stable/3334194>.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae- secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, sinonimis, locis*. Tomus I. 10th edition. Estocolmo.
- Mace, G. M., J. L. Gittleman, and A. Purvis. 2003. Preserving the tree of life. *Science* (New York, N.Y.) **300**:1707–1709. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12805539> (accessed September 16, 2013).
- Martins, W. S., W. C. Carmo, H. J. Longo, T. C. Rosa, and T. F. Rangel. 2013. Open Access SUNPLIN : Simulation with Uncertainty for Phylogenetic Investigations.
- May, R. 1988. How Many Species are There on Earth ? *Science* **241**:1441–1449.
- Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In M. R. W. M.F. Claridge, H. A. Dawah, editor. *Species: the unit of biodiversity*, 1st edition. Chapman & Hall, London.
- Mayr, E., editor. 1957. *The Species Problem*. 1^o edition. American Association of the Advancement of Science, Washington.
- Medellín, R. A., and J. Soberón. 1999. Predictions of Mammal Diversity on Four Land Masses. *Conservation Biology* **13**:143–149.
- Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson, and B. Worm. 2011. How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS biology* **9**:e1001127. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3160336&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed September 16, 2013).
- Moran, P. a P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* **37**:17–23. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15420245>.
- Morlon, H., D. W. Schilck, J. a Bryant, P. a Marquet, A. G. Rebelo, C. Tauss, B. J. M. Bohannan, and J. L. Green. 2011. Spatial patterns of phylogenetic diversity. *Ecology letters* **14**:141–9. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3047708&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed February 19, 2014).
- Nee, S., and R. M. May. 1997. Extinction and the Loss of Evolutionary History. *Science* (New York, N.Y.) **278**:692.
- Pardi, F., and N. Goldman. 2005. Species choice for comparative genomics: being greedy works. *PLoS genetics* **1**:e71. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1298936&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed February 26, 2014).

- Pardi, F., and N. Goldman. 2007. Resource-aware taxon selection for maximizing phylogenetic diversity. *Systematic biology* **56**:431–44. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17558965>.
- Pearse, W. D., and A. Purvis. 2013. phyloGenerator: an automated phylogeny generation tool for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution* **4**:692–698. Available from <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12055> (accessed September 16, 2013).
- Purvis, A., J. L. Gittleman, and T. Brooks, editors. 2005. *Phylogeny and Conservation*. Page 419, 1^o edition. Cambridge University Press, New York, NY.
- Pyron, R. A., F. T. Burbrink, and J. J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology* **13**:93. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3682911&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed January 21, 2014).
- Pyron, R. A., and J. J. Wiens. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular phylogenetics and evolution* **61**:543–83. Elsevier Inc. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21723399> (accessed January 21, 2014).
- Queiroz, K. 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceeding of the National Academy of Science* **102**:6600–6607.
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing Vienna, Austria 2013, <http://www.R-project.org/>
- Rangel, T.F.L.V.B, Diniz-Filho, J.A.F. (2013) PAM: Phylogenetic Analysis in Macroecology. Version 0.9. Disponível sob pedido aos autores.
- Revell, L. J., L. J. Harmon, and D. C. Collar. 2008. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic biology* **57**:591–601. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18709597> (accessed January 26, 2014).
- Richards, R. A. 2010. *A species problem: a philosophical analysis*. 1st edition. Cambridge University Press, New York, NY.
- Ricklefs, R. E. 2007. Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in ecology & evolution* **22**:601–10. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17963995> (accessed January 21, 2014).
- Rodrigues, A. S. L., and K. J. Gaston. 2002. Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation* **105**:103–111.
- Roskov *et al.*, Eds., *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2013*, CD-ROM (Species 2000, Reading, UK, 2013).

- Safi, K., M. V Cianciaruso, R. D. Loyola, D. Brito, K. Armour-Marshall, and J. A. F. Diniz-Filho. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **366**:2536–2544. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3138614&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed September 16, 2013).
- Sangster, G. 2009. Increasing numbers of bird species result from taxonomic progress, not taxonomic inflation. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **276**:3185–91. Available from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2817124&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> (accessed February 21, 2014).
- Sangster, G. 2014. The application of species criteria in avian taxonomy and its implications for the debate over species concepts. *Biological reviews* **89**:199–214. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23869749> (accessed January 21, 2014).
- Scheffers, B. R., L. N. Joppa, S. L. Pimm, and W. F. Laurance. 2012. What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends in ecology & evolution* **27**:501–10. Elsevier Ltd. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22784409> (accessed January 21, 2014).
- Sturges, H. A. 1926. The Choice of a Class Interval. *Journal of the American Statistical Association* **21**:65–66.
- Thomas, G. H., K. Hartmann, W. Jetz, J. B. Joy, A. Mimoto, and A. O. Mooers. 2013. PASTIS : an R package to facilitate phylogenetic assembly with soft taxonomic inferences:1011–1017.
- Tucker, C. M., and M. W. Cadotte. 2013. Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions* **19**:845–854. Available from <http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12087> (accessed February 26, 2014).
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. Mcpeck, and M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and Community Ecology:475–505.
- Webb, T. J., and K. J. Gaston. 2003. On the heritability of geographic range sizes. *The American naturalist* **161**:553–66. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12776884>.