

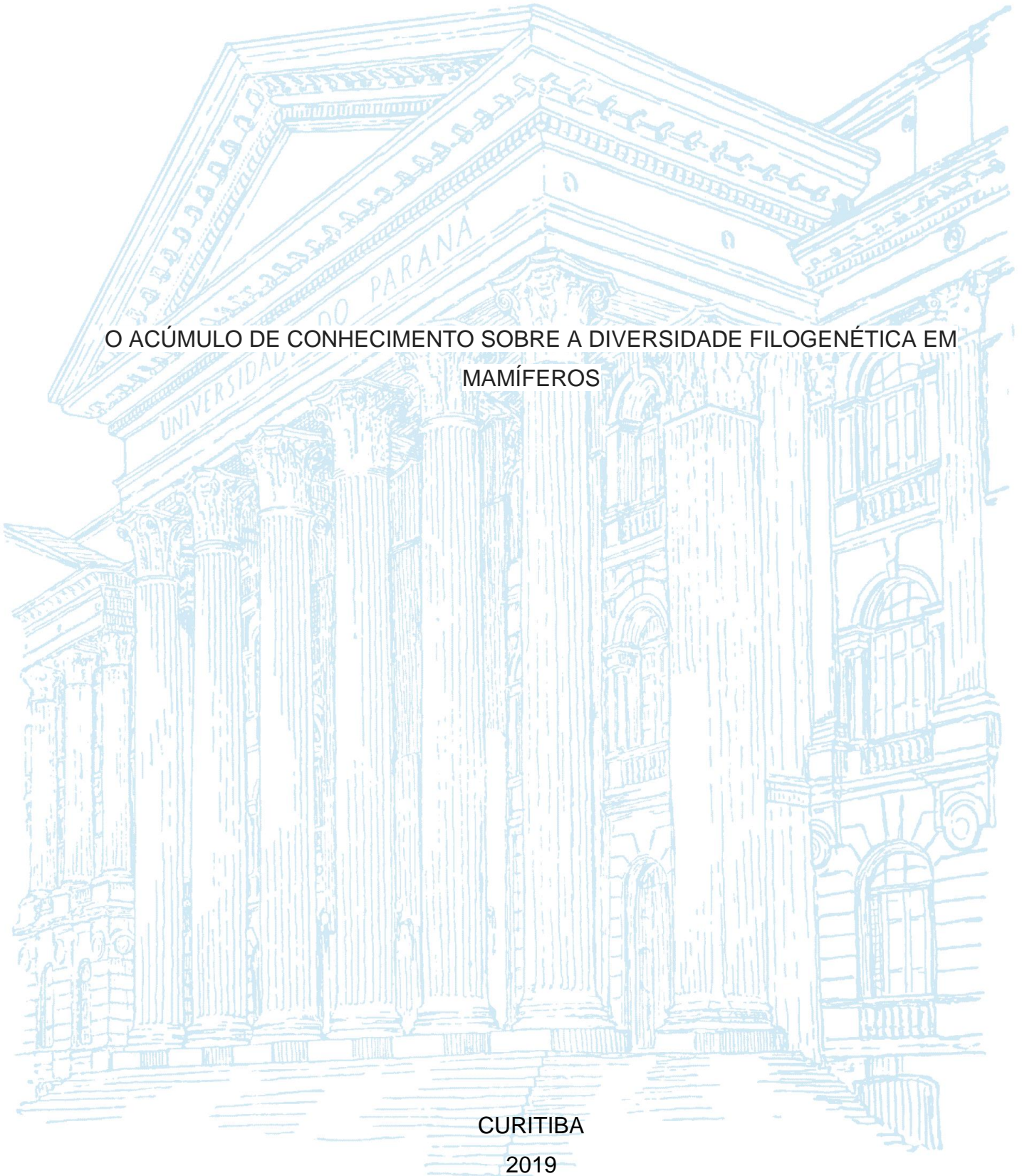
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

PAULA VALESKA STICA

O ACÚMULO DE CONHECIMENTO SOBRE A DIVERSIDADE FILOGENÉTICA EM
MAMÍFEROS

CURITIBA

2019



PAULA VALESKA STICA

O ACÚMULO DE CONHECIMENTO SOBRE A DIVERSIDADE FILOGENÉTICA EM
MAMÍFEROS

Monografia apresentada ao curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do Paraná
como requisito à conclusão do curso e obtenção
do título de bacharel em Ciências Biológicas

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

CURITIBA

2019

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao prof. Marcio Pie, pela orientação, disposição e amizade.

À banca avaliadora deste trabalho: Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura e Prof. Dr. Fabrício Maia Chaves Bicalho Domingos, pela disponibilidade e compreensão.

Aos colegas do Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos, pela parceria, apoio e amizade.

À minha mãe, Silvia, que me apoiou muito durante toda a minha trajetória no curso.

À Universidade Federal do Paraná, pela oportunidade maravilhosa de cursar biologia em Curitiba.

RESUMO

Observar os padrões de acumulação do nosso conhecimento sobre um clado ao longo do tempo pode nos proporcionar estimativas de quanta diversidade ainda está esperando ser encontrada. Neste estudo, foram analisados os mamíferos e como sua diversidade filogenética cresceu com base em descrições de espécies desde o início do sistema de classificação Linneano. Os resultados mostram que o conhecimento em história evolutiva de primatas, carnívoros e artiodátilos tem desacelerado nos últimos cem anos, enquanto novas adições podem ser esperadas para marsupiais, morcegos e roedores. Curiosamente, roedores e morcegos já são os grupos com maior diversidade conhecida, tornando-os mais representativos dos mamíferos em geral, o que explica o padrão de acúmulo de diversidade para a classe como um todo. A taxa de adição de DF ao conhecimento humano não foi diferente do esperado se espécies fossem descritas em uma ordem aleatória, significando que taxonomistas não buscaram preferencialmente por espécies proximamente relacionadas com as anteriormente descritas.

Palavras-chave: História evolutiva. Mammalia.

ABSTRACT

Observing the patterns of accumulation of our knowledge on a clade through time can provide us with estimates of how much diversity is still waiting to be found. In this paper, we have looked at mammals and how their PD has grown based on species discoveries since the beginning of the Linnaean classification system. Our results show that knowledge on evolutionary history of primates, carnivores and artiodactyls has slowed in the last hundred years, whereas new additions may be expected for marsupials, rodents and bats. Interestingly, rodents and bats are already the orders with most diversity known so far, making them more representative of mammals in general, which explains the shape of the curve for the entire class. The rate of PD addition to human knowledge was not different from what would be expected if species were described in a random order, meaning that taxonomists have not preferentially looked for new species that were closely related to those previously described.

Key-words: Evolutionary history. Mammalia.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	1
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	4
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	6
3.1 CONSIDERAÇÕES FINAIS	8

1 INTRODUÇÃO

Apesar de séculos de pesquisa intensa, nosso entendimento da biodiversidade na Terra ainda está longe de completo. Por exemplo, foi sugerido que as mais de 150 mil espécies de borboletas e mariposas descritas até hoje (Lepidoptera Taxome Project, 2019) podem representar somente metade do número real de espécies existentes (SCHEFFERS et al, 2012). Situações similares são encontradas em diversas linhagens, tais como besouros (STORK, 2018), anfíbios (GIAM et al., 2012), peixes (MORA, TITTENSOR, & MYERS, 2008), angiospermas (JOPPA, ROBERTS, & PIMM, 2011), fungos (HEITMAN et al. 2017), e artrópodes terrestres (STORK et al, 2015). O fato de que a maioria das espécies na Terra ainda não foram descritas e catalogadas tem sido batizado de *Linnean shortfall* (LOMOLINO & LAWRENCE, 2004) e segue como um dos maiores desafios da biologia contemporânea, particularmente dado que espécies podem se tornar extintas a uma taxa mais rápida do que pesquisadores são capazes de descobri-las (JOPPA et al, 2011). De acordo com Mora et al. (2011), podem ser necessários mais de mil anos e aproximadamente US\$ 364 bilhões para descrever todas as espécies restantes. Limitações parecidas também têm sido identificadas a respeito de outras facetas da biodiversidade, tais como as distribuições das espécies e suas relações filogenéticas, conhecidos como *Wallacean shortfall* e *Darwinian shortfall*, respectivamente (WHITTAKER et al., 2005; HORTAL et al., 2015). Considerando que essas questões não serão completamente resolvidas num futuro próximo, é nossa responsabilidade tomar as melhores decisões possíveis em relação à conservação de espécies e seu manejo, apesar das limitações de disponibilidade de dados (GRANTHAM et al, 2009; RODRIGUES et al., 2011).

Embora tentar prever quais espécies ainda estão para serem descobertas é algo inerentemente especulativo, é possível aprender com os séculos de pesquisa taxonômica passados para entender o acúmulo de conhecimento sobre as diferentes linhagens animais. Cada nova descrição de espécie é um evento particular na história, e observar o modo como esses eventos ocorreram pode prover princípios gerais sobre como o conhecimento é acumulado ao longo do tempo. Por exemplo, uma rápida sucessão de descobertas de espécies seguida de um período prolongado sem nenhuma espécie nova pode indicar que o inventário taxonômico do clado está próximo de completo, enquanto um acúmulo contínuo de novas espécies

pode significar que mais descobertas são prováveis. Curvas de acúmulo de espécies são uma abordagem comum para estimar o número total de espécies existentes em linhagens (BEBBER et al, 2007), e essa metodologia tem se provado útil pra clados bem estudados (MEDELLIN & SOBERON, 1999). No entanto, estudos anteriores têm focado unicamente no acúmulo de riqueza taxonômica (MEDELLIN & SOBERON, 1999; ERTTER, 2000; ARAVIND et al, 2004; RANGAIAH et al, 2004).

Nas últimas décadas, outras dimensões da diversidade têm sido reconhecidas como tão importantes quanto a riqueza de espécies para propósitos de conservação. A diversidade filogenética (DF) foi proposta mais de uma década atrás por Vane-Wright, Humphries & Williams (1991) como um componente adicional a ser considerado na conservação da natureza (ROJAS, 1992; NUNES et al, 2015), pois ela reflete o potencial evolutivo de uma comunidade, bem como serve como um importante índice para priorização de novas áreas a serem protegidas (POLLOCK et al. 2015; BRUM et al., 2017). A ideia principal por trás da DF é que ela expressa a extensão na qual a história evolutiva e, conseqüentemente, a diversidade fenotípica, genética, comportamental e fenológica de uma área é insubstituível (ACKERLY, 2009). No entanto, o acúmulo dessa faceta de diversidade ainda não foi analisado de forma análoga ao que foi feito com diversidade taxonômica.

O principal objetivo desse estudo é analisar como o conhecimento sobre DF tem acumulado ao longo do tempo, desvendando os padrões por trás do descobrimento da diversidade e verificando em quais linhagens esse padrão sugere a existência de mais ramos da filogenia ainda desconhecidos. O foco está nos mamíferos, dado que sua importância ecológica é imensa e sua taxonomia está entre as mais compreensivas dos animais atualmente. Também é testada a extensão na qual a real acumulação de conhecimento em DF é distinguível de um cenário onde espécies são descobertas independentemente de sua posição filogenética na árvore da vida dos mamíferos, através da comparação com um modelo nulo. Por exemplo, é possível imaginar um cenário onde pesquisadores tendem a preferencialmente procurar por novas espécies que têm modos de vida e distribuições parecidas com aquelas já conhecidas. Nesse caso, essas novas espécies têm boas chances de serem aparentadas às conhecidas e, dessa forma, contribuirão relativamente pouco para o crescimento de diversidade conhecida de um clado. Esse efeito poderia levar a um acúmulo de DF que é mais lento do que seria esperado com base em uma amostragem aleatória da árvore. É demonstrado

aqui que o acúmulo de conhecimento em primatas, carnívoros e artiodátilos parece ter se nivelado, enquanto os inventários de roedores, morcegos e marsupiais ainda estão longe de completos. Além disso, o padrão de acúmulo real de DF é indistinguível do modelo nulo.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

Calcular a diversidade filogenética de um grupo requer uma filogenia adequada com comprimentos de ramos e que contenha todas as espécies a serem incluídas no estudo. Informação filogenética sobre as relações entre mamíferos foi obtida de uma super árvore molecular de Bininda-Emonds et al. (2007). Embora outras filogenias mais recentes têm sido inferidas (PERELMAN et al., 2011; DOS REIS et al., 2012), foi optado por usar essa árvore porque tempos de divergência foram estimados usando os mesmos métodos ao longo da árvore inteira, e também por ser muito completa. Os anos de descrição das espécies foram obtidos do catálogo *Mammal Species of the World* (WILSON & REEDER, 2005), que inclui dados de 1758 até 1992. Um total de 2,737 espécies foi encontrado tanto na filogenia quando na base de dados, e foram incluídas neste estudo. Foram analisados primeiramente todos os mamíferos em conjunto, e em seguida sete grandes linhagens dentro do grupo, são elas: Primata, Carnivora, Chiroptera, Artiodactyla, Roentia e “Marsupialia”. Sete ordens foram incluídas nesta última para simplificar análises, porque estas são ordens mais proximamente relacionadas do que outras e até recentemente eram consideradas uma única ordem: Diprotodontia, Peramelemorphia, Notoryctemorphia, Dasyuromorphia, Microbiotheria, Didelphimorphia e Paucituberculata. O acúmulo de informação sobre história filogenética foi medido retirando uma a uma da filogenia todas as espécies, na ordem em que foram descritas, até a primeira descrição em 1758. A cada espécie retirada, foi calculada a diversidade filogenética da árvore resultante através do índice de Faith (FAITH, 1992). O índice consiste na soma dos comprimentos de ramos das espécies avaliadas, representando a quantidade de história evolutiva presente em determinada linhagem. Neste caso, a linhagem consistia em todas as espécies descritas até determinada data. Nos vários anos em que havia mais de uma descrição, foi retirada uma espécie aleatória do determinado ano por vez.

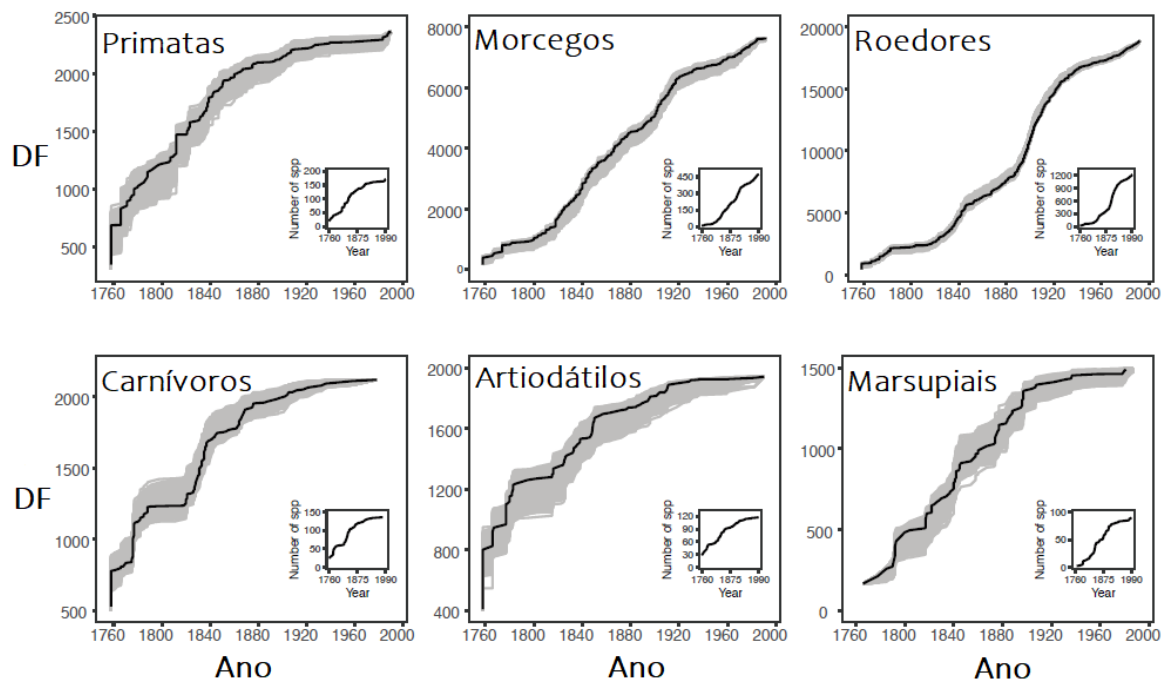
Para avaliar a extensão na qual a descoberta de novas espécies foi influenciada pela sua história filogenética, foi criado um modelo nulo no qual o procedimento descrito acima foi repetido seguindo a mesma ordem temporal de adições, ou seja, mantendo o número de espécies adicionadas a cada ano, mas a cada momento retirando da árvore uma espécie aleatória independentemente de seu verdadeiro ano de descrição. Dessa forma, buscou-se testar se a data de

descrição das espécies tinha uma relação com sua posição filogenética maior do que seria esperado por acaso. Foi gerada uma distribuição de 999 curvas simuladas, para obter intervalos de confiança. Todas as análises foram feitas usando R v. 3.4.3 (R CORE TEAM, 2019).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

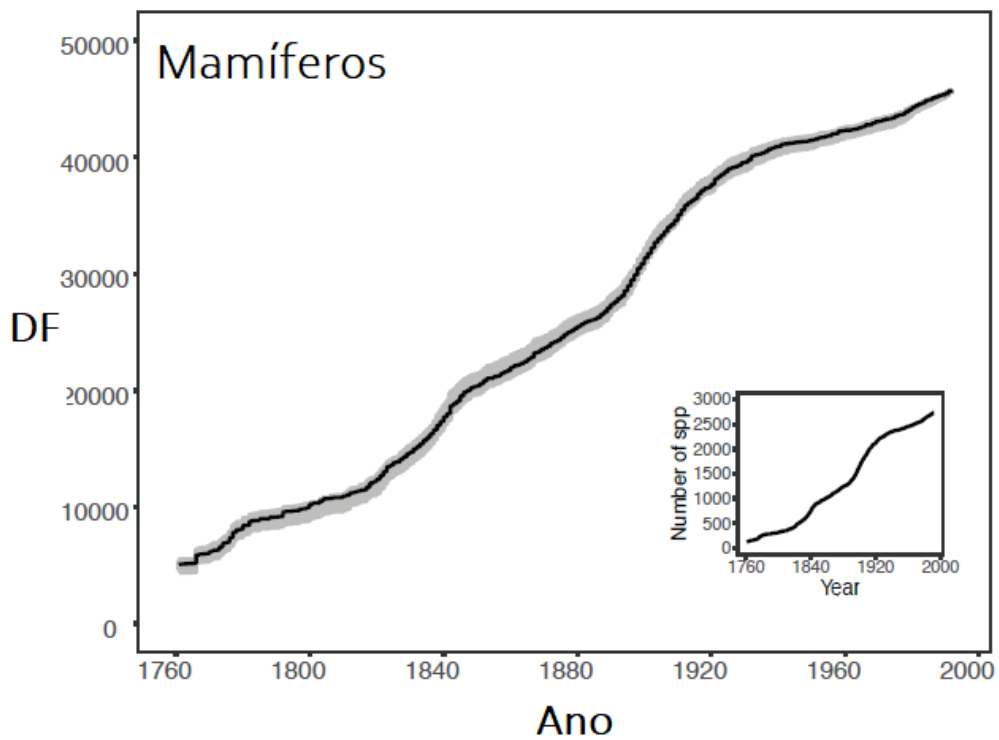
O histórico de acúmulo de conhecimento em diversidade filogenética dos mamíferos sugere que ainda há muita diversidade a ser descoberta, mas esse déficit não está homogeneamente distribuído entre as linhagens. Para os primatas, artiodátilos e carnívoros, as curvas são assintóticas e congruentes com as curvas de descrição de espécies (FIGURA 1), indicando que estamos próximos de conhecer todas as espécies existentes nesses clados. Roedores, morcegos e marsupiais, por outro lado, parecem não ter atingido um plateau, tanto para DF quanto para número de espécies. Se considerarmos que o número de taxonomistas trabalhando com todas as ordens de mamíferos é aproximadamente o mesmo e vêm crescendo igualmente (JOPPA et al., 2011), é possível que o principal motivo pelo qual há tantas espécies de roedores e morcegos a serem descobertas é simplesmente que essas são as ordens mais ricas em espécies, e os biólogos ainda não tiveram tempo suficiente para completar o inventário. De acordo com Joppa et al. (2011), quando nós estamos próximos de descrever todas as espécies de um grupo, o número de espécies descritas por taxonomista tende a declinar, independentemente do número de profissionais envolvidos. Portanto, se ainda estamos descrevendo vários novos roedores e morcegos a cada ano, provavelmente ainda existem muitos a serem descobertos, e com eles muito da DF desconhecida.

FIGURA 1



FONTE: A autora (2019). As linhas pretas representam o acúmulo observado de DF, e as linhas cinza claro representam as simulações do modelo nulo. Os gráficos menores mostram o acúmulo de espécies conhecidas para cada ordem.

FIGURA 2



FONTE: A autora (2019). Curva de acúmulo de DF e de espécies para toda a classe.

Traços em comum encontrados nos primeiros animais descritos também podem ser bons indicadores de algumas das características da fauna desconhecida. Por exemplo, há um declínio no tamanho do corpo da maior parte dos besouros recém-descobertos, presumivelmente porque eles foram mais difíceis de encontrar do que os primeiros (GASTON, 1991). Considerando que os primeiros animais a serem descritos foram aqueles facilmente encontrados em terras continentais com amplas distribuições (PATTERSON, 1994) bem como corpos grandes (GASTON, 1991), podemos esperar que espécies faltantes sejam em sua maioria menores, com distribuições mais restritas e vivendo principalmente em áreas inexploradas como *hotspots* de biodiversidade, sendo mais difíceis de encontrar do que os grandes ungulados, por exemplo, que aparentam ter praticamente toda a sua diversidade descrita. Marsupiais, por exemplo, são encontrados somente na Oceania e nas américas, que contém a maior parte de terra inexplorada do mundo, e espera-se que abriguem a maioria dos roedores e morcegos não descritos (MEDELLIN & SOBERON, 1999).

A similaridade entre as curvas de diversidade filogenética e do número de espécies indica que em média cada nova espécie adicionou uma quantidade parecida de DF. Isso sugere que os mamíferos que ainda temos para descobrir não vão adicionar individualmente muita DF nova, e que ainda temos um trabalho lento e extensivo a fazer para preencher completamente nosso conhecimento em diversidade de mamíferos. Foi previsto que duas mil novas espécies de mamíferos, além daquelas incluídas na terceira edição do *Mammal Species of the World* (WILSON & REEDER, 2005), estarão descritas até 2050 (BURGIN et al, 2018) e que o número total de espécies pode chegar a nove mil até 2100 (REEDER, HELGEN & WILSON, 2007). No entanto, quase 60% das novas descrições desde 2004 surgiram de divisões taxonômicas, possíveis devido a avanços recentes em análises de dados genéticos (REEDER et al., 2007). Apesar de essas serem importantes adições ao nosso conhecimento de taxonomia, tais descobertas tendem a adicionar pouca diversidade filogenética a nossos inventários.

O ano de descrição não foi determinante do padrão de acúmulo de diversidade filogenética de qualquer clado, conforme mostrado pelo modelo nulo (FIGURA 1). Em particular, o posicionamento do acúmulo observado de DF dentro dos limites do modelo nulo sugere que biólogos têm descrito espécies independentemente da sua relação filogenética com as anteriormente descritas, de

tal forma que todos os principais ramos da árvore foram descobertos aproximadamente ao mesmo tempo. Podemos então esperar que os mamíferos ainda a serem descobertos não pertencem a clados filogeneticamente distintos, sendo igualmente distribuídos entre os clados já conhecidos.

3.1 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar de não ser possível fazer previsões sobre a fauna que aguarda reconhecimento humano, este estudo mostra que o histórico de centenas de anos de pesquisa pode esclarecer questões importantes para o entendimento e conservação dos mamíferos. Entender quais linhagens têm maiores chances de abrigar a maior porção desconhecida de diversidade pode auxiliar pesquisadores a direcionarem esforços amostrais aos locais mais prováveis de encontro de novas espécies. A história evolutiva é uma faceta da diversidade tão importante quanto a riqueza de espécies, e este estudo usa isso como uma ferramenta para ajudar a elucidar os padrões de descobrimento dessa diversidade e o futuro de um dos grupos mais importantes do reino animal.

REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D. Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 106, n.2, p. 19699–19706, 17 nov. 2009.
- ARAVIND, N. A.; SHAANKER, R. U.; GANESHIAH, K.N. (2004). “Croak, Croak, Croak: Are There More Frogs to Be Discovered in the Western Ghats?” *Current Science* v. 86, p. 471–72.
- BEBBER, D. P. et al. Predicting unknown species numbers using discovery curves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 274, n. 1618, p. 1651–1658, 7 jul. 2007.
- BININDA-EMONDS, O. R. P. et al. The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, v. 446, n. 7135, p. 507–512, mar. 2007.
- BRUM, F. T. et al. Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 114, n. 29, p. 7641–7646, 18 jul. 2017.
- BURGIN, C. J. et al. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, v. 99, n. 1, p. 1–14, 1 fev. 2018.
- DOS REIS, M. et al. Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 279, n. 1742, p. 3491–3500, 7 set. 2012.
- ERTTER, B. Floristic Surprises in North America North of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 87, n. 1, p. 81, 2000.
- FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, v. 61, n. 1, p. 1–10, 1992.
- GASTON, K. J. Body size and probability of description: the beetle fauna of Britain. *Ecological Entomology*, v. 16, n. 4, p. 505–508, nov. 1991.
- GIAM, X. et al. Reservoirs of richness: least disturbed tropical forests are centres of undescribed species diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 279, n. 1726, p. 67–76, 7 jan. 2012.
- GRANTHAM, H. S. et al. Delaying conservation actions for improved knowledge: how long should we wait? *Ecology Letters*, v. 12, n. 4, p. 293–301, abr. 2009.
- Heitman, J.; *The Fungal Kingdom*. American Society of Microbiology. p. 79–95, 2017.
- HORTAL, J. et al. Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 46, n. 1, p. 523–549, 4 dez. 2015.

JOPPA, L. N.; ROBERTS, D. L.; PIMM, S. L. How many species of flowering plants are there? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 278, n. 1705, p. 554–559, 22 fev. 2011.

JOPPA, L. N. et al. Biodiversity hotspots house most undiscovered plant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 108, n. 32, p. 13171–13176, 9 ago. 2011.

Lepidoptera Taxome Project. [Internet] Disponível em: <<https://www.ucl.ac.uk/taxome/>>. Acesso em: 10 jun. 2019.

LOMOLINO, M. V.; Lawrence RH. *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates, 2004.

MEDELLIN, R. A.; SOBERON, J. Predictions of Mammal Diversity on Four Land Masses. *Conservation Biology*, v. 13, n. 1, p. 143–149, fev. 1999.

MORA, C. et al. How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, v. 9, n. 8, p. 100-127, 23 ago. 2011.

MORA, C.; TITTENSOR, D. P.; MYERS, R. A. The completeness of taxonomic inventories for describing the global diversity and distribution of marine fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 275, n. 1631, p. 149–155, 22 jan. 2008.

NUNES, L. A.; TURVEY, S. T.; ROSINDELL, J. The price of conserving avian phylogenetic diversity: a global prioritization approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 370, n. 1662, p. 20140004, 19 fev. 2015.

PATTERSON, B. D. Accumulating Knowledge on the Dimensions of Biodiversity: Systematic Perspectives on Neotropical Mammals. *Biodiversity Letters*, v. 2, n. 3, p. 79, maio 1994.

PERELMAN, P. et al. A Molecular Phylogeny of Living Primates. *PLoS Genetics*, v. 7, n. 3, p. e1001342, 17 mar. 2011.

POLLOCK, L. J. et al. Phylogenetic diversity meets conservation policy: small areas are key to preserving eucalypt lineages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 370, n. 1662, p. 20140007, 19 fev. 2015.

RANGAIAH, K., Raju, A. J. S., & Rao, S. P. Biodiversity in the Western Ghats: the discovery of new species of caecilian amphibians. *Current Science*, v. 87, p. 739. 2004.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 2019.

REEDER, D. M.; HELGEN, K. M.; WILSON, D. E. Global Trends and Biases in New Mammal Species Discoveries. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* v. 269, p. 1-36, 2007.

RODRIGUES, A. S. L. et al. Complete, accurate, mammalian phylogenies aid conservation planning, but not much. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 366, n. 1578, p. 2652–2660, 27 set. 2011.

ROJAS, M. The Species Problem and Conservation: What are We Protecting? *Conservation Biology*, v. 6, n. 2, p. 170–178, jun. 1992.

SCHEFFERS, B. R. et al. What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 27, n. 9, p. 501–510, set. 2012.

STORK, N. E. How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology*, v. 63, n. 1, p. 31–45, 7 jan. 2018.

STORK, N. E. et al. New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 112, n. 24, p. 7519–7523, 16 jun. 2015.

VANE-WRIGHT, R. I.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, P. H. What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, v. 55, n. 3, p. 235–254, 1991.

WHITTAKER, R. J. et al. Conservation Biogeography: assessment and prospect: *Conservation Biogeography. Diversity and Distributions*, v. 11, n. 1, p. 3–23, jan. 2005.

WILSON, D. E.; REEDER, D. M. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. JHU Press. 2005.