



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM GENÉTICA E BIOLOGIA MOLECULAR



Regra das Ilhas e genética quantitativa evolutiva do tamanho corporal em

Elephas maximus borneensis

Discente: FELIPE NAVES SILVA

Orientador: Prof. Dr. JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ FILHO

04/2020

Goiânia – Goiás

**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.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o(a) autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

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

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

Nome completo do(a) autor(a): Felipe Naves Silva

Título do trabalho: Regra das Ilhas e genética quantitativa evolutiva do tamanho corporal em *Elephas maximus borneensis*

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento **SIM** **NÃO**¹

Independente da concordância com a disponibilização eletrônica, é imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.

Felipe Naves Silva

Assinatura do(a) autor(a)²

Ciente e de acordo:

[Assinatura]
Assinatura do(a) orientador(a)²

Data: 29 / 04 / 2020

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante: a) consulta ao(à) autor(a) e ao(à) orientador(a); b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação. O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

² As assinaturas devem ser originais sendo assinadas no próprio documento. Imagens coladas não serão aceitas.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM GENÉTICA E BIOLOGIA MOLECULAR



Regra das Ilhas e genética quantitativa evolutiva do tamanho corporal em

Elephas maximus borneensis

Discente: FELIPE NAVES SILVA

Orientador: Prof. Dr. JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ FILHO

04/2020

Goiânia – Goiás

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

Naves Silva, Felipe
Regra das Ilhas e genética quantitativa evolutiva do tamanho corporal em *Elephas maximus borneensis* [manuscrito] / Felipe Naves Silva. - 2020.
XL, 40 f.

Orientador: Prof. Dr. JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ FILHO.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Goiânia, 2020.

Bibliografia.

Inclui siglas, mapas, fotografias, símbolos, gráfico.

1. Genética Quantitativa. 2. Regra de Ilhas. 3. *Elephas maximus borneensis*. 4. Modelo de Genética Quantitativa Evolutiva. I. ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ FILHO, JOSÉ, orient. II. Título.

CDU 575



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Aos **nº 085** da sessão de Defesa de Dissertação de Felipe Naves Silva, que confere o título de Mestre(a) em **Genética e Biologia Molecular**, na área de concentração em Genética de populações e evolução molecular.

Aos **vinte e quatro dias do mês de março de dois mil e vinte**, a partir das(s) **14h**, por videoconferência, segundo portaria CAPES no. 36 de 16 de março de 2020 e recomendação da UFV, realizou-se a sessão pública de Defesa de Dissertação intitulada "Regra das Ilhas e genética quantitativa evolutiva do tamanho corporal em *Elophus marinus korrenensis*". Os trabalhos foram instalados pelo(a) Orientador, Professor Doutor **José Alexandre Felzola Diniz Filho (UFV)** com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: Doutor **Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim (Pos-Doutor do Departamento de Ecologia do ICB, UFV)**, membro titular externo; Professora Doutora **Mariana Pires de Campos Telles (Departamento de Genética, ICB, UFV)**, membro titular interno. Durante a arguição os membros da banca não fizeram sugestão de alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Dissertação, tendo sido o candidato **APROVADO** pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo Professor Doutor **José Alexandre Felzola Diniz Filho**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, ao(s) **vinte e quatro dias do mês de março de dois mil e vinte**.

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **José Alexandre Felzola Diniz Filho, Professor do Magistério Superior**, em 24/03/2020, às 16:32, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Mariana Pires De Campos Telles, Professora do Magistério Superior**, em 24/03/2020, às 16:37, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim, Usuário Externo**, em 24/03/2020, às 16:44, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufv.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1245308** e o código CRC **40AA672A**.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	7
RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	9
1. INTRODUÇÃO.....	10
1.1 Regra de Ilhas.....	10
1.2 Elefante Pigmeu de Bornéu.....	12
2. OBJETIVOS.....	18
3. MATERIAL & MÉTODOS.....	19
3.1 Modelo Geral.....	19
3.1.1 Fenótipo, Genótipo e Ambiente.....	19
3.1.2 Reprodução e Aptidão.....	21
3.1.3 Endogamia e Mutação.....	22
3.2 Modelo com os parâmetros específicos.....	23
4. RESULTADOS & DISCUSSÃO.....	27
5. CONCLUSÃO.....	36
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais e irmã primeiramente, que me apoiaram e me incentivaram durante toda a vida, para me desenvolver dentro do conhecimento científico-crítico. Aos meus amigos e amigas que me deram suporte e acreditaram em mim desde o princípio. À minha namorada que me ajudou e deu apoio na reta final do processo. Ao meu orientador professor Dr. José Alexandre que deu todo o suporte, exemplo e orientação do início ao fim do meu curso de Mestrado strictu sensu em Genética e Biologia Molecular da Universidade Federal de Goiás (UFG) em 2018. Aos integrantes do Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular (PPGBM), em especial ao doutorando Wanderson Santos e a doutoranda Kelly Souza, que me ajudaram sempre que precisei, sendo com conselhos acadêmicos ou de outros caracteres. Ao Ph.D. Lucas Jardim que se dispôs a me ajudar com as simulações e auxiliou nas correções sempre que foi preciso e me ajudou nos mais diversos momentos. À professora Dra. Mariana Pires que se dispôs a contribuir com este trabalho avaliando seu desenvolvimento. Ao INCT em Ecologia, Evolução & Conservação da Biodiversidade por ceder o LETS como local de estudo e desenvolvimento de boa parte da escrita, planejamento e estudo, durante o curso. Por fim, à CAPES pelo apoio com a concessão da bolsa de Mestrado.

RESUMO

A Regra de Ilhas descreve que há uma tendência, especialmente em mamíferos, de que espécies que apresentam grande porte no continente tendem a sofrer nanismo quando isolados em uma ilha, enquanto aquelas que apresentam pequeno porte no continente tendem a sofrer gigantismo. O *Elephas maximus borneensis* possui um tamanho diminuto em relação aos outros elefantes do gênero, havendo também controvérsias sobre a sua condição de subespécie natural de Bornéu, quando possivelmente chegou na ilha e o grau de isolamento. Por isso, partindo do Modelo de Genética Quantitativa Evolutiva baseado no indivíduo, incorporamos uma parametrização mais realista, assumindo a subespécie dióica com reprodução sexual, proporção sexual equilibrada e acasalamento monogâmico aleatório, com gerações sem sobreposição. Além disso, utilizamos o pico adaptativo na ilha pré-estabelecido e também características evolutivas para as populações insulares como: herdabilidade, migração, endogamia e mutação. Simulamos quatro cenários a partir das hipóteses de colonização e evolução do tamanho corporal do elefante, levando em conta prioritariamente o tempo de colonização e o peso corporal ancestral possível. Comparamos os resultados das simulações com os dados moleculares dessa subespécie e os registros históricos. Concluímos então que dentre os quatro cenários, apenas o terceiro foi suportado por todos os dados assumidos no presente estudo, sendo assim, a hipótese mais aceita, descrevendo que possivelmente a subespécie de *Elephas maximus borneensis* sofreu um isolamento de 11 mil a 18 mil anos em Java e, a cerca de 700 anos foi submetida a dois eventos fundadores subsequentes, chegando então na Ilha de Bornéu.

Palavras-chave: Genética Quantitativa – Regra de Ilhas – *Elephas maximus borneensis* – Modelo de Genética Quantitativa Evolutiva

ABSTRACT

The Islands Rule describes that there is a tendency, especially in mammals, that species that are large on the continent tend to suffer from dwarfism when isolated on an island, while those that have small size on the continent tend to suffer from gigantism. *Elephas maximus borneensis* is small in size compared to other elephants of the genus, and there is also controversy about its condition as a natural subspecies of Borneo, when it possibly arrived on the island and the degree of isolation. For this reason, starting from the Evolutionary Quantitative Genetic Model based on the individual, we incorporate a more realistic parameterization, assuming the dioecious subspecies with sexual reproduction, balanced sexual proportion and random monogamous mating, with generations without overlapping. In addition, we use the adaptive peak on the pre-established island and also evolutionary characteristics for island populations such as: heritability, migration, inbreeding and mutation. We simulated four scenarios based on the hypotheses of colonization and evolution of the elephant's body size, taking into account the time of colonization and the possible ancestral body weight. We compared the results of the simulations with the molecular data of this subspecies and the historical records. We conclude then that among the four scenarios, only the third was supported by all the data assumed in the present study, thus, the most accepted hypothesis, describing that possibly the subspecies of *Elephas maximus borneensis* suffered an isolation of 11 thousand to 18 thousand years in Java and, about 700 years ago, was subjected to two subsequent founding events, arriving then on the Island of Borneo.

Palavras-chave: Quantitative Genetics - Island Rule - *Elephas maximus borneensis* - Evolutionary Quantitative Genetics Model

1. INTRODUÇÃO

1.1 Regra de Ilhas

A “Regra de Ilhas” é um dos mais famosos padrões evolutivos, referindo-se à ideia de que há uma mudança no tamanho do corpo após a colonização e levando subsequentemente a um processo de especiação (FOSTER, 1964; Lomolino, 1985). J. Bristol Foster na década de 1960 foi o primeiro a descrever o padrão, mas só na década de 1970 Leigh Van Valen rotulou esse padrão, que descreve a tendência de que os pequenos mamíferos e outros animais se tornarem maiores nas ilhas, enquanto que os grandes mamíferos se tornarem menores. A Regra Insular descreve assim uma tendência negativa e contínua entre mudanças no tamanho do corpo e o tamanho original dos ancestrais, estabelecendo a relação entre as populações insulares e as do continente (Lomolino, 1985, 2005).

A pesquisa sobre o tamanho do corpo de mamíferos insulares explora não somente a generalidade e as variações do padrão, mas também explicações causais e mecânicas para a evolução do tamanho corporal em geral (Heaney, 1976; Lomolino, 1985, 2005; Lomolino et al., 2012; Palkovacs, 2003). Assim, os estudos sobre a Regra de Ilhas têm um potencial de avançar para analisar e identificar as forças que influenciam a evolução do tamanho corporal, para além da descrição de um padrão geral (Figura 1) (Beck et al., 2012; Diniz-Filho & Raia, 2017; Palkovacs, 2003; Smith et al., 2008).

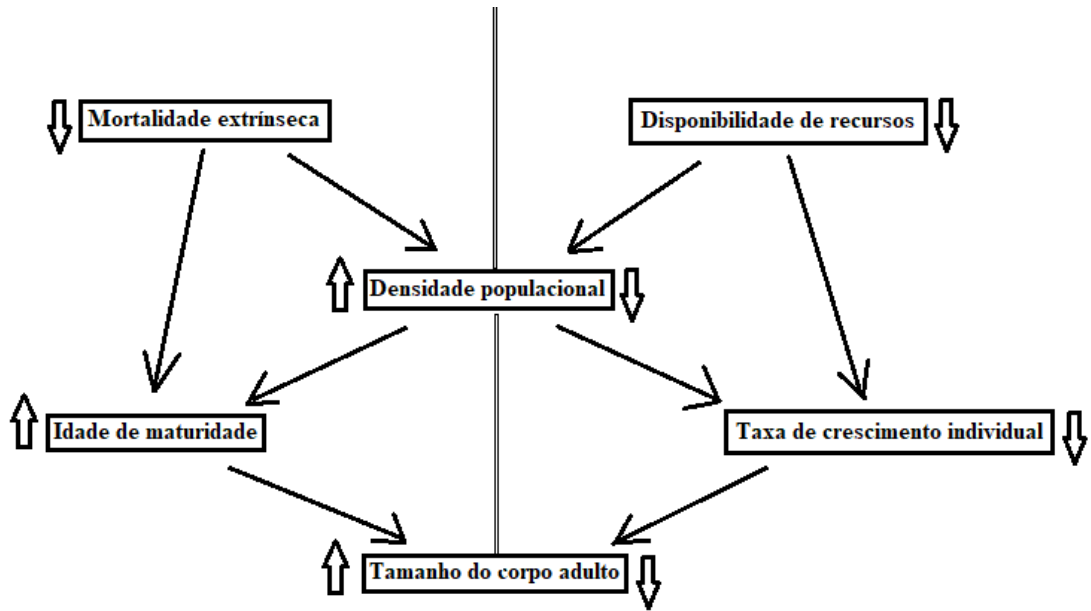


Figura 1. O esquema acima propõe associações que resultam nas mudanças no tamanho do corpo adulto em ilhas (adaptado de Palkovacs, 2003). Após a colonização de uma ilha a população pode sofrer a diminuição da mortalidade extrínseca e menor disponibilidade de recursos. Tais fatores aumentam ou diminuem (setas brancas) a densidade populacional e os traços de história de vida em relação à população do continente, dependendo da predominância dos efeitos da diminuição da mortalidade extrínseca ou menor disponibilidade de recursos e resultando em um aumento ou diminuição do tamanho corporal (Palkovacs, 2003).

O conhecimento da Regra de Ilhas traz indagações sobre a implicação deste padrão resultante em diferentes espécies e quais os possíveis fatores para influenciar a evolução do tamanho corporal. Para o caso de mamíferos insulares tem-se a tendência gradual do gigantismo em espécies pequenas e o nanismo em grandes espécies. (Lomolino, 1985; Lomolino et al., 2012). Essa tendência é influenciada por forças seletivas que possuem efeitos sobre o tamanho do corpo e uma importância relativa, pois variam de forma previsível em relação as características da espécie, podendo inclusive ser apontado o caso particular do tamanho corporal do ancestral do continente. Por isso, pode-se dividir dicotomicamente a

natureza causal da variação do tamanho do corpo, relacionando as possíveis forças seletivas e as variáveis associadas com os efeitos previstos de gigantismo, nanismo e tamanho normal (Lomolino et al., 2012; Raia & Meiri, 2011). Vale ressaltar que diferenciação do tamanho do corpo em espécies insulares se mostra vinculada ao grau de isolamento que a ilha expressa em relação ao continente, afinal os processos evolutivos envolvidos na modificação irão atuar de modo diferente nas espécies insulares e nas espécies de continente, devido às condições e fatores biogeográficos diferentes (MacArthur & Wilson, 1963).

Sabe-se que a chegada, permanência e sobrevivência dos indivíduos na ilha irá perpassar por relações ecológicas que irão desempenhar também um papel importante na evolução do tamanho corporal. Há diversas hipóteses sobre quais relações podem favorecer a redução ou o aumento do tamanho corporal ao longo do tempo evolutivo. Contrastando animais de grande e pequeno porte, tem-se a hipótese que a competição interespecífica se mostra como uma relação mais importante para os animais pequenos do que para os grandes, sendo que em contrapartida a limitação alimentar ou de habitat já demonstra uma maior importância aos animais maiores. (Adler & Levins, 1994; Itescu et al., 2018; Palkovacs, 2003; Raia et al., 2003). Heaney (1978) formulou a hipótese de que a limitação alimentar seria o agente de seleção mais importante em ilhas pequenas, a predação em ilhas de tamanho médio e a competição específica em grandes ilhas e no continente (Itescu et al., 2018).

1.2 Elefante Pigmeu de Bornéu

Diante dessas questões dentro da “regra de ilhas”, algumas indagações podem ser levantadas sobre o Elefante Pigmeu de Bornéu (*Elephas maximus borneensis*) (figura 2), que

é uma subespécie de elefante indiano morfologicamente (inclusive no que diz respeito ao peso corporal), e distinta dos elefantes da Ásia continental em relação a comportamento no geral (Cranbrook et al., 2008; Goossens et al., 2016).

Em 2003, Prithiviraj e colaboradores demonstraram a distinção genética do elefante de Bornéu baseando-se em análises moleculares. Sequenciaram um fragmento de 630 pares de bases de DNA mitocondrial de 20 elefantes de Bornéu e compararam com 317 sequências geradas para os elefantes asiáticos em 10 dos 13 estados da faixa onde eles habitam. Observou-se a presença de 2 háplotipos mitocondriais distintos nomeados de tipo α e tipo β , sendo o haplótipo tipo α presente somente nas subespécies do continente e de Sri Lanka. O segundo mostrou-se presente nas subespécies localizadas na plataforma Sundaland, especificamente em Bornéu com tipo β D, Sumatra com tipos β S- β U- β T- β A e Malásia com tipos β Q e β V. Essas especificações foram utilizadas para sistematizar os haplótipos e quantificar a distância genética entre *Elephas maximus borneensis* e as demais subespécies de *E. maximus*. Para tanto, chegaram ao valor médio de 0,014 de distância genética entre o haplótipo de Bornéu e os demais, assim assumindo a taxa de substituição de nucleotídeos de 3,5% por milhão de anos para o D-loop de mtDNA de elefantes, chegaram a estimativa de que os elefantes pigmeus precisariam permanecer 300 mil anos isolados dos demais para demonstrar a divergência resultante que se observa entre os haplótipos β (Fernando et. al., 2000; Fleischer et al. 2001; Prithiviraj et al., 2003; Sharma et al., 2018).

Até 2003 admitia-se que Sulu era a origem dos elefantes da subespécie insular, com base em documentações históricas que confirmam o transporte marítimo de elefantes vivos, entre os estados da região estendendo-se até a China no sentido leste e o subcontinente

indiano e Sri Lanka no sentido oeste (Cranbrook et al., 1977). Isso explicaria os elefantes domesticados relatados nas cortes reais de Brunei em meados do século XVI. Além disso, o relatório de Saleeby (1908) apresentou plausibilidade quando dispôs a informação que os elefantes selvagens da ilha de Sulu eram originalmente de Java, dados como presente entre a realeza local (Cranbrook, et al., 2008). A população javanesa estava incontestavelmente extinta, embora as importações, mesmo raras, continuassem (Cranbrook, et al., 2008, Raffles, 1817). Portanto, tinha-se confiabilidade na hipótese que sugere dois eventos fundadores recentes e sucessivos, correspondentes à introdução de elefantes de Java a Sulu no final do século XIII e a introdução dos descendentes de Sulu em Bornéu por volta de 1673 (Sharma et al., 2018).



Figura 2. Área de ocorrência de *Elephas maximus*. (Fonte: IUCN, União Internacional para a Conservação da Natureza, 2008. *Elephas maximus*. Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN. Versão 2019-1 Leaflet | Desenvolvido por Esri | USGS, NOAA)

Nas subespécies do Elefante Asiático (*Elephas maximus*) pode-se observar divergências genômicas, como já mencionado, podendo ser influência da ampla distribuição geográfica, que por sua vez demonstra populações fragmentadas (Figura 2). Essas diferenças aparecem nos aspectos morfológicos, incluindo o tamanho corporal. O Elefante de Ceilão (*Elephas maximus maximus*)(Figura 3-C) e o Elefante Indiano (*Elephas maximus indicus*) (Figura 3-D) são os maiores podendo chegar a 5500 e 5000 quilos, respectivamente. A altura dos adultos das duas subespecies varia de 2 a 3,5 metros. Já o Elefante de Sumatra (*Elephas maximus sumatranus*)(Figura 3-B) possui um peso de no máximo 4000 quilos, sendo que a altura varia de 2 a 3,2 metros (Shoshani, J., 2006). O Elefante Asiático em foco (*Elephas maximus borneensis*)(Figura 3-A) no presente estudo mostra ser a subespécie de menor tamanho corporal, com uma média de 1800 quilos nas populações endêmicas de Bornéu. Os adultos possuem tamanhos inferiores a 2,5 metros e a pigmentação da pele é geral para todos os elefantes asiáticos, sendo cinza escuro e marrom (WWF-Malásia, 13/04/2007). As diferenças genômicas e morfológicas discrepantes do elefante pigmeu de Bornéu são compatíveis com as duas hipóteses alternativas sobre a origem e a possível colonização do Elefante de Bornéu, mas o tamanho diminuto pode também ser resultado de um isolamento na Ilha de Java anterior aos dois eventos fundadores indicados pelos registros históricos, e condizente com o padrão da Regra de Ilhas (Cranbrook et al., 1977; Cranbrook, et al., 2008).

Foram encontrados restos de dentes de elefante em cavernas e outros restos de esqueletos em contextos não-cavernícolas. Porém, nos sítios arqueológicos em Bornéu, cobrindo os últimos 45.000 anos em Niah (Sarawak) e talvez 15.000 anos em Madai (Sabah) não foi encontrado nenhum registro fóssil de elefante, embora outros grandes ungulados

tenham sido encontrados em escavações nesses locais. Por isso, a hipótese de existência da população do elefante desde o Pleistoceno é contestada e essa falta de evidências arqueológicas em Bornéu, em comparação com Java, dando abertura à história tradicional de introdução de Sulu (Medway, 1977; Cranbrook, 2007, 2007a; Cranbrook 2008). A hipótese da recente introdução pelo ser humano baseada nos relatos históricos é contestada pelos argumentos genéticos moleculares que defendem a existência da população natural em Bornéu desde o Pleistoceno.

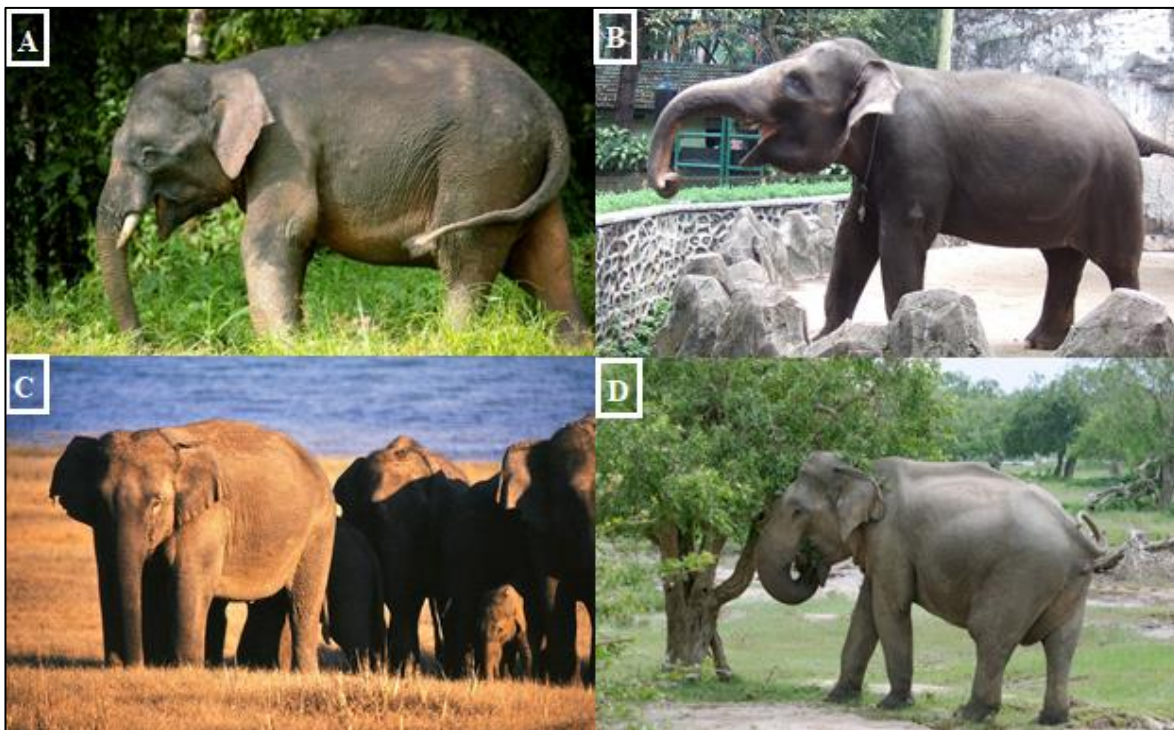


Figure 3. Subspecies de *Elephas maximus*. A) Elefante Pigmeu de Bornéu em seu habitat (*Elephas maximus borneensis* - ©WWF-Malásia /Autor: Engelbert Dausip - Licença Creative Commons); B) Elefante de Sumatra no Zoológico de Ragunan, Jacarta, Indonésia (*Elephas maximus sumatranus* - Autor: Midori - trabalho próprio, atribuição obrigatória Multi-licença com GFDL e Creative Commons CC-BY 3.0); C) Manada de elefantes indianos ao pôr do sol - (*Elephas maximus indicus* - Autor: Bernard DUPONT - Licença Creative Commons); D) Elefante de Cielão no parque nacional de Yala, Sri Lanka (*Elephas maximus maximus* - Autor: Ulf Rydin - licença Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported).

Intrigados pela distribuição limitada dos elefantes de Bornéu, o enigma sobre a sua origem e a presente condição crítica de conservação, Sharma et. al. (2018) presumindo que o conhecimento de sua demografia populacional seria útil para o desenvolvimento de uma estratégia de conservação, estimaram parâmetros demográficos e históricos, utilizaram dados microssatélites e mitocondriais, tamanho efetivo e possíveis tempos de introdução. Os resultados indicaram que o Elefante pigmeu de Bornéu possivelmente sofreu um evento fundador ou um efeito gargalo, concordando com o monomorfismo de mtDNA apontado pelo estudo de Prithiviraj et. al. (2003). Por fim, identificaram um gargalo entre 11 mil e 18 mil anos, no final do Último Máximo Glacial, sugerindo que o Elefante colonizou a Ilha de Bornéu neste período, mostrando que a ideia da existência de uma população natural há cerca de 300 mil anos mostra-se acerbada (Cranbrook et al., 1977; Prithiviraj et al., 2003; Sharma et al., 2018).

Portanto, há diferentes hipóteses sobre a possível história evolutiva do elefante de Bornéu: 1) A ocorrência do peso corporal reduzido teria ocorrido por um isolamento recente em Bornéu ou o elefante teria sofrido a redução do caráter quantitativo anteriormente à chegada na Ilha; 2) Teria ocorrido um isolamento mais antigo e o que observamos hoje seriam os descendentes de uma população natural de Bornéu; 3) Os elefantes de Java (*Elephas maximus sondaicus*) atualmente extintos já possuíam um peso reduzido e o pigmeu de Bornéu derivou, a partir desse ancestral, pouco para chegar à característica observável.

Nesse contexto, é importante ressaltar que a maior parte dos trabalhos que analisam os padrões e processos envolvidos na “regra das ilhas” são realizados em um contexto macroecológico ou macroevolutivo, comparando diferentes espécies e ilhas com características bióticas e abióticas diferentes (e.g., Lomolino 1985; Lomolino et al. 2012,

2013). Entretanto, o processo de nanismo ou gigantismo insular é, de fato, um processo populacional de divergência anagenética (na ilha) a partir da população ancestral no continente. Nesse contexto, mais recentemente diversos trabalhos têm utilizado o arcabouço conceitual e metodológico da Genética Quantitativa Evolutiva (Walsh & Lynch, 2018) para avaliar taxas de evolução e testar hipóteses de adaptação e neutralidade (e.g., Diniz-Filho & Raia 2017; Diniz-Filho et al. 2019; Rozzi & Lomolino, 2017). Neste estudo, a ideia geral portanto é aplicar modelos de simulação baseados no indivíduo para testar os cenários de colonização e evolução do tamanho do corpo em *Elephas maximus borneensis*, conforme descrito em mais detalhes nos objetivos a seguir.

2. OBJETIVOS

O objetivo desse estudo é testar os diferentes cenários levantados pelas hipóteses de colonização do *Elephas maximus borneensis*, utilizando um modelo de simulação de evolução de caracteres quantitativos a fim de compreender a redução do tamanho corporal ao longo das gerações, tendo como plano de fundo a Regra de ilhas. Para tanto, simulamos quatro cenários baseados em hipóteses de colonização que serão descritas na metodologia específica.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

O desenvolvimento das ideias do modelo de simulação apresenta uma abordagem a qual incorporamos processos e uma parametrização mais realista, assumindo uma subespécie dióica com reprodução sexual, proporção sexual equilibrada e acasalamento monogâmico aleatório e com gerações sem sobreposição, tendo também um tempo de geração fixo.

3.1 Modelo Geral

O modelo segue uma seleção estabilizadora, onde o pico adaptativo na ilha será pré-estabelecido como a média do peso corporal para a espécie insular, e também características evolutivas para as populações insulares como: herdabilidade, migração, endogamia e mutação. Assim simulamos os cenários possíveis a partir das hipóteses de colonização. Vale ressaltar que assumimos que após a colonização da ilha, a população local começa a crescer por um processo logístico até a capacidade de suporte da ilha K .

3.1.1 Fenótipo, Genótipo e Ambiente

O modelo segue um cenário específico, em que uma população inicial de tamanho igual a N_0 aparece na ilha, sendo ela amostrada a partir de uma distribuição normal do tamanho corporal com média de uG e variância genética aditiva vA . Essa população inicial possui um valor genotípico médio G e um desvio de variância genética S^2_A . O valor de G é um vetor de características quantitativas, sendo que a análise do trabalho será para o peso do corpo, assumindo um modelo infinitesimal, ou seja, a característica é determinada por um grande número de locos / alelos, com efeitos aditivos pequenos e sem dominância ou efeitos epistáticos (Kingsolver & Pfennig, 2004).

Temos no modelo o valor fenotípico dos indivíduos dado pelo vetor P . Esse valor é obtido a partir de G , efeitos ambientais aleatórios são indicados pelo vetor E e a variância ambiental por vE , sendo ela determinada assumindo-se uma herdabilidade constante conhecida h^2 para a característica, isto é, a razão entre vA e vP (variância total). Sabemos que as taxas de crescimento individual são reduzidas, para que os indivíduos mantenham sua aptidão, visto que, o ambiente da ilha demonstra uma disponibilidade de recursos menor que o continente, já que desde a chegada até a atualidade, todas as populações de elefantes em Bornéu permaneceram na porção nordeste da Ilha, restringindo-se a ocupação de apenas 5% da área total do território insular (Goossens et al., 2016). Portanto, podemos supor que a média P para um mesmo G irá variar no continente e na ilha. Assim, nosso modelo traz o vetor P por meio de uma norma de reação linear da forma:

$$P = G0 + (GI \times I) + E \text{ (eq. 1)}$$

sendo $G0$ o intercepto modelado pelo efeito genético aditivo G e GI o declive igual para todos os indivíduos (Lande, 2009). O valor de GI é expresso por um parâmetro b que dará a máxima redução em relação ao pico ótimo na ilha, de modo que $b = 1$ indica que o ótimo em ilha seria alcançado pela média P instantaneamente ao longo da norma de reação, e $b = 0$ indica que o fenótipo será dado simplesmente pelos efeitos aditivos de fatores genéticos ambientais. Por sua vez, a parâmetro b indica como o mesmo valor genotípico no local com recursos mais abundantes (o continente) será expresso no ambiente com esgotamento de recursos (a ilha), logo após a colonização, para manter a aptidão o mais alto possível, independente das alterações genéticas (Chevin et al., 2010). Portanto, o valor máximo de b só será expresso quando a abundância N tender a capacidade de suporte da ilha.

3.1.2 Reprodução e Aptidão

Assumimos que a população inicial de indivíduos N_0 chega na ilha e começa a se reproduzir e evoluir. Portanto, para a determinação do sucesso reprodutivo, incorpora-se a aptidão física de cada indivíduo no novo ambiente, baseada nos valores fenotípicos do vetor P , havendo uma aproximação gaussiana da seleção estabilizadora, dada a equação:

$$W_i = (P_i - O)^2 / w^2 \text{ (eq. 2)}$$

sendo P_i o valor fenotípico do indivíduo “ i ” no vetor P , o valor O para o pico adaptativo no qual a aptidão é igual a 1 quando for máxima, e w^2 a largura da superfície adaptativa.

Dada a distribuição dos valores de aptidão na população com indivíduos N , no nosso modelo, a seleção natural atuará tanto pela sobrevivência antes da reprodução (sobrevivência diferencial) quanto pelo número de descendentes (Nagylaki, 1987). A sobrevivência individual será definida pela comparação dos valores de aptidão física com uma distribuição uniforme aleatória, de modo que, se um indivíduo hipotético tenha $W_i = 0,7$, então ele terá 70% de chance de sobreviver e atingir a maturidade sexual. Após o estabelecimento do conjunto de indivíduos que sobreviveram, os valores de aptidão W_i são convertidos no número de descendentes, considerando os pares aleatórios de indivíduos amostrados, sem substituição, do vetor G . Então, a aptidão individual também incorpora um padrão de crescimento dependente da densidade (modelo de Ricker), em que o número de descendentes (N_{t+1}) é definido considerando-se um crescimento logístico da população (Chevin & Lande, 2011), dado por:

$$N_{t+1} = W_i N_t e^{(\lambda(1 - N_t/K))} \text{ (eq. 3)}$$

sendo λ o número de descendentes por progenitor que sobrevive até à idade adulta (taxa máxima de substituição), K a capacidade de suporte da população e W_i , neste caso, é a aptidão média dos dois progenitores. O G da prole de cada casal é demonstrado a partir de uma distribuição normal com média igual aos valores genotípicos médios dos dois genitores e variância de segregação ($vA/2$). Trazemos no modelo a estocasticidade demográfica variando λ em cada geração, enquanto a estocasticidade ambiental pode-se incorporar variando-se K em cada geração.

3.1.3 Endogamia e Mutação

A endogamia é um fator importante que em diversas populações pequenas demonstra uma redução na aptidão e um aumento da mortalidade. Podemos assumir uma relação linear entre o nível de endogamia entre os pais e essa redução na aptidão. Pode-se estimar a aptidão de um indivíduo derivado de um casal irmão-irmão em mamíferos ($f = 0,5$) tendo a redução em cerca de 73% pela avaliação de endogamia.

Sabe-se que populações pequenas tendem a possuir níveis médios de endogamia mais elevados e é esperado que a endogamia, juntamente com a seleção, apague a variância genética aditiva, aproximando cada vez mais a média de G/P para o O ótimo. Para adicionar a variância, incorporamos a mutação com a taxa igual a vU/vA . Adicionamos essa taxa no modelo por meio de um vetor aleatório U , com média 0 e variância vU/vA adicionado aos valores G da descendência.

3.2 Modelo com os parâmetros específicos

Para executar as simulações partindo do modelo e todos os processos incorporados, precisamos inserir os parâmetros específicos de *Elephas maximus borneensis*, para analisarmos os resultados, e então tentar responder as perguntas que inspiram nossas hipóteses.

Assumimos uma subespécie dióica com reprodução sexual, proporção sexual equilibrada e acasalamento monogâmico aleatório, sendo que não há sobreposição de gerações, além de um tempo de geração fixo de 22 anos (Pacifci et al., 2013). Espera-se que ao longo das gerações as populações de elefantes sofram a redução do tamanho corporal, tendo em vista que o parâmetro indicativo dessa diferenciação é o caráter quantitativo: massa do corpo dos indivíduos. Temos então o pico adaptativo na ilha fixo, sendo ele a média de 1800 quilos para o elefante pigmeu de Bornéu, baseando-se em Lomolino (2005).

Assumimos para todos os cenários que, após a colonização, não haverá a chegada de mais indivíduos de fora da ilha e, a população inicial irá crescer até a capacidade de suporte fixa de 2000 indivíduos (Suba, Beveridge, Kustiawan, Snoo, & Iongh, 2018). Portanto, mesmo havendo a possibilidade, partindo dos valores de uG inicial e vA inicial, não vamos incorporar uma recolonização com novos indivíduos a cada geração.

Os quatro cenários expressam parâmetros gerais na simulação do modelo. A herdabilidade média foi definida como sendo 0,75, o coeficiente de variação está padronizado para mamíferos como sendo entre 5-6%, tendo 0,055 o valor específico para elefantes e a taxa de mutação foi posta pelo valor de 0,027, estando dentro da faixa de 1-3%, bem acima dos valores que geralmente são utilizados de 10^{-4} e 10^{-5} por loci, já que lidamos com uma característica poligênica (Kemper et al., 2012).

Os elefantes de Bornéu geralmente são encontrados em rebanhos de 5 a 20 indivíduos, podendo haver a fusão entre eles para formar grupos maiores de até 200 indivíduos. O foco deste trabalho é simular possíveis cenários que possam explicar a evolução do tamanho corporal de *Elephas maximus borneensis*, tendo como objeto o tempo. Portanto, a população inicial para os três cenários é proposta em 100 indivíduos, sendo este um valor convencional. A diferença entre os 3 cenários será justamente no tempo em gerações que esperamos que ocorra a evolução, tendo as seguintes predições:

- Cenário 1 (figura 4) – parte da hipótese de uma colonização bem mais antiga com o elefante ancestral vindo do continente e com um possível evento fundador que corrobore apenas com os dados moleculares e conclusões do estudo de Fernando Prithiviraj et. al. (2003), estimando 300 mil anos de isolamento da população de elefantes de Bornéu. Portanto, neste cenário temos uma população de 100 indivíduos com o peso corporal de média de 5000 quilos que, parte do continente, coloniza a Ilha de Bornéu, tendo o tempo limite de 10000 gerações para reduzir o tamanho corporal, para alcançar o peso médio atual de 1800 quilos.
- Cenário 2 (figura 4) – parte da hipótese que o elefante ancestral de Bornéu veio de Sumatra, onde as populações de *Elephas maximus borneensis* variaram pelo isolamento antigo, com a chegada de indivíduos na ilha há mais de 10 mil anos atrás no Último Máximo Glacial, quando havia uma conexão entre Sumatra e Bornéu. Assim, neste cenário temos uma população de 100 indivíduos com o peso corporal em uma faixa de 2000 a 4000 quilos, partindo de Sumatra, tendo colonizado Bornéu, demorando cerca de 1000 gerações para reduzir o tamanho corporal na ilha, demonstrando então o peso médio atual de 1800 quilos.

- Cenário 3 (figura 4) – parte da hipótese que o *Elephas maximus sondaicus* (extinto) derivou do *Elephas maximus sumatranus* e sofreu a redução do tamanho corporal em Java, onde permaneceu isolado por uma faixa de tempo entre 11 mil e 18 mil anos, tendo então, a translocação, subsequentemente, de um casal do elefante javanês para Sulu no final do Século XIII, sendo os descendentes a darem origem a população de Bornéu quando transportados em 1673. Assim, neste cenário temos uma população de 100 indivíduos com o peso corporal em uma faixa de 2000 a 4000 quilos sofrerá em Java a redução do tamanho corporal no tempo limite de 500 gerações, tendo uma sequência de 2 eventos fundadores, após esse isolamento. O primeiro evento com um casal de elefantes transportados pelo ser humano para Sulu e o segundo com os descendentes desse casal transportados para Bornéu, sendo que os elefantes inseridos no último evento já teriam o peso médio de 1800 quilos.
- Cenário 4 (figura 4) – parte da hipótese que o *Elephas maximus sondaicus* (extinto) derivou do *Elephas maximus sumatranus*, tendo o peso corporal similar ao elefante de Sumatra e, sem sofrer redução do tamanho corporal, ocorreu os dois eventos fundadores subsequentes com o casal transportado para Sulu e seus descendentes dando origem a população do elefante pigmeu. Assim a evolução do tamanho corporal teria ocorrido na Ilha de Bornéu em um tempo inferior a 700 anos. Portanto, neste cenário a simulação consiste em uma população de 2 indivíduos javaneses (baseando-se nos registros históricos) transportados para Sulu com peso corporal em uma faixa de 2000 a 4000 quilos irá gerar descendentes que serão transportados para Bornéu fundando

a população irá sofrer a redução do tamanho corporal para a média de 1800 em menos de 30 gerações.

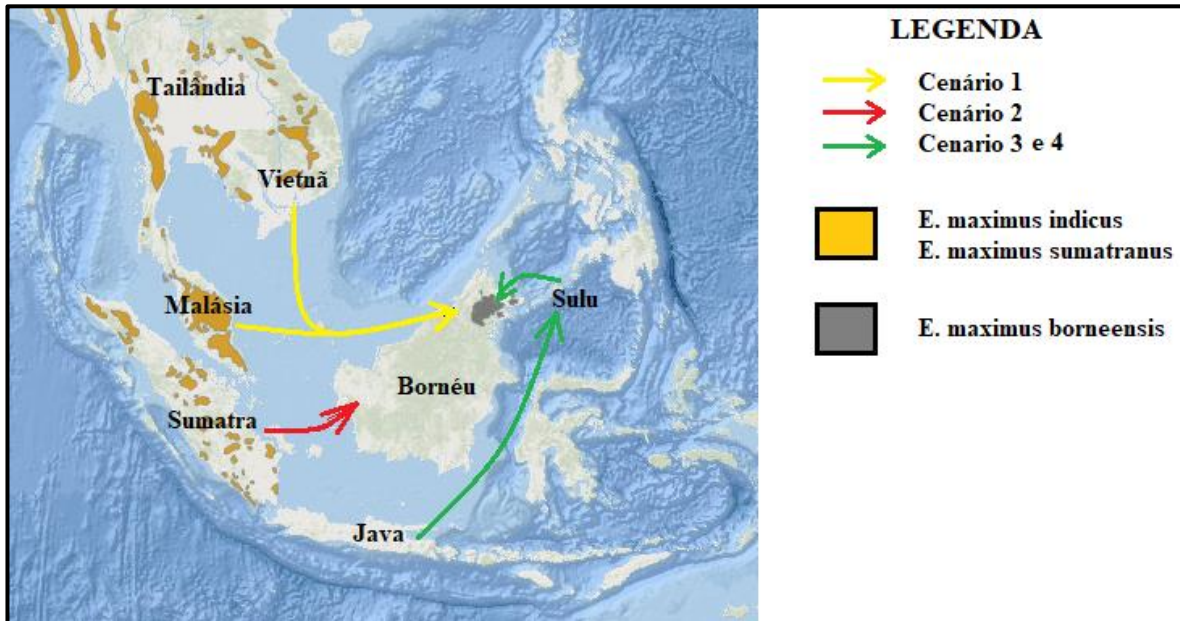


Figura 4. Imagem demonstrativa do copilado dos cenários propostos com a distribuição das subespécies de *Elephas maximus*. (Fonte: IUCN, União Internacional para a Conservação da Natureza, 2008. *Elephas maximus*. Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN. Versão 2019-1 Leaflet | Desenvolvido por Esri | USGS, NOAA)

Em todas as nossas simulações, quando assumimos que havia depressão endogâmica, 100% dos resultados convergia para a extinção com menos de 5 gerações, o que demonstra inviabilidade, já que o mamífero em questão teve sucesso adaptativo na Ilha, por isso, assumimos que não há depressão por endogamia nas populações de *Elephas maximus borneensis*. Além disso, definimos um nível geral de endogamia populacional f que será atribuído a indivíduos “não pareados” e será registrado para a próxima geração, afetando sua adequação.

4. RESULTADOS e DISCUSSÃO

Em nosso estudo partimos da premissa que a evolução do tamanho corporal de *Elephas maximus borneesis* ocorreu devido a um isolamento em uma ilha por um determinado período de tempo que, por sua vez foi o parâmetro chave para buscarmos os resultados para nossas simulações. O outro parâmetro chave é o peso corporal das possíveis populações ancestrais do elefante de Bornéu, para avaliarmos também no Modelo em quais cenários pode-se haver a redução do tamanho corporal.

Para o cenário 1, temos a hipótese de que uma população vinda do continente colonizou há cerca de 13 mil gerações, partindo da análise molecular (Prithiviraj et al., 2003). Nossas simulações mostraram que em sua totalidade não foi preciso mais de 5 mil gerações para que houvesse a redução do tamanho corporal, sendo que cerca de 60% das simulações indicaram a evolução para o pico adaptativo da ilha (Figura 5.1) (Figura 5.2). Entretanto, submetendo as populações de elefantes a esse cenário com 10000 gerações de isolamento e variação sob o plano de fundo da Regra de Ilhas, observou-se que em cerca de 40% das simulações houve um colapso antes de alcançar o pico adaptativo ou antes de completar o tempo de adaptação submetido. Podemos inferir a partir desses resultados que a redução do tamanho corporal dos elefantes de Bornéu não precisou de tantas gerações como sugere as análises de mtDNA.

Até então, pelo que se tem na literatura, não há nenhum registro fóssil em Bornéu que dê suporte a presença de elefantes há 300 mil anos. A reanálise dos dados pelo trabalho de Sharma et. al. (2018) apoia que de fato o isolamento deva ter ocorrido no intervalo de 18 a 10 mil anos atrás no final do Pleistoceno (Prithiviraj et al., 2003; Sharma et al., 2018). Além disso, vê-se nas simulações que em 1000 gerações há a redução de quase 2 mil quilos. Sabemos que a insularidade é capaz de provocar a evolução para o tamanho diminuto que se

mostre inferior ao peso médio dos elefantes pigmeus de Bornéu, como por exemplo os casos das espécies já extintas de *Palaeoloxodon falconeri* que tinham menos de 1 metro de altura e 300kg, *Mammuthus columbi* e *Paleoloxodon cypristes* que tinha menos que 200kg (Dirks, Bromage, & Agenbroad, 2012; Larramendia & Palombob, 2015). Portanto, caso houvesse um isolamento de 300 mil anos como indicaram as análises moleculares de mtDNA, os elefantes de Bornéu possivelmente apresentariam um tamanho menor que o observado, sendo assim, o cenário 1 mostra-se suportado apenas pelos dados moleculares do trabalho de 2003 de Prithviraj, nos direcionando a não dar plausibilidade a este cenário.

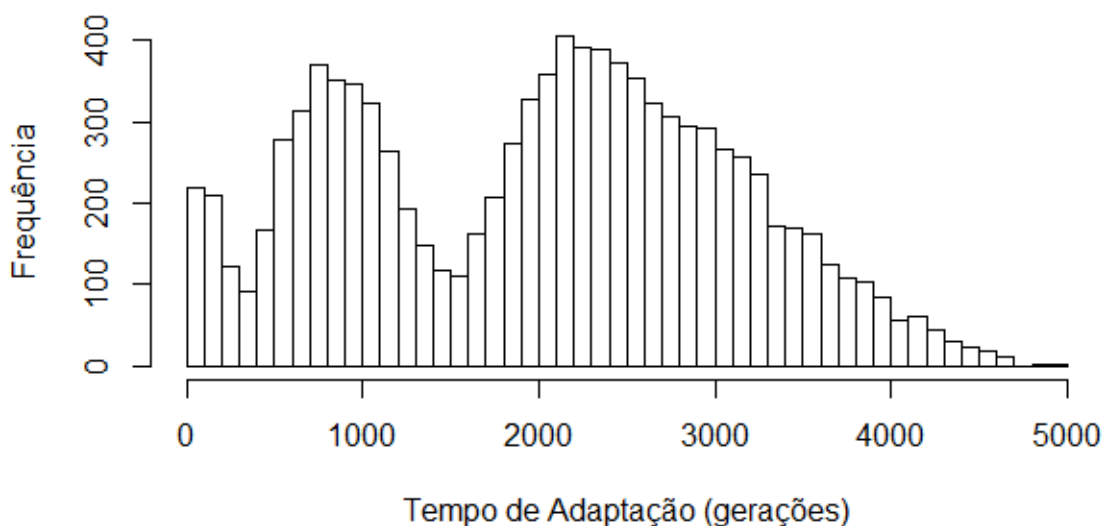


Figura 5.1 – Histograma da média do tamanho corporal final do cenário 1, onde uma população vinda do continente colonizou Bornéu há cerca de 300 mil anos e manteve-se isolada das demais subespécies do gênero, sofrendo a redução do tamanho corporal na Ilha de Bornéu.

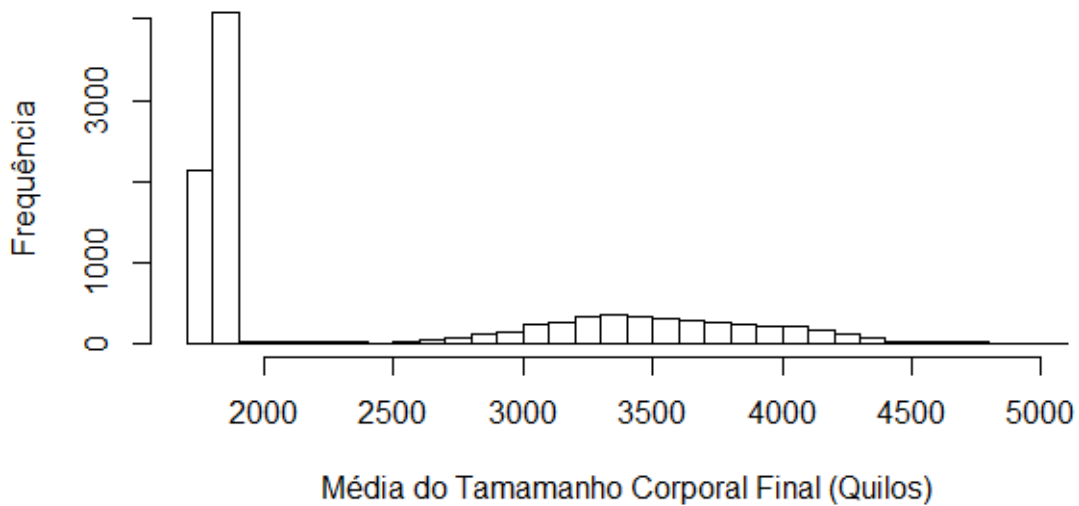


Figura 5.2 – Histograma do tempo de adaptação em número de gerações do cenário 1.

O cenário 2 baseia-se na hipótese que alguns indivíduos das populações de Sumatra entre 11 e 18 mil anos atrás no final do Pleistoceno migraram e deram origem as populações ancestrais dos elefantes de Bornéu. Nossos resultados mostram que 4473 das simulações houve redução do tamanho corporal em até 1000 gerações (Figura 6.1) (Figura 6.2), o que nos mostra que cerca de 45% das simulações a redução do tamanho corporal ocorreu, alcançando o pico adaptativo da Ilha de Bornéu. A hipótese baseia-se na possibilidade de migração pela plataforma de Sunda que conectava Malásia, Sumatra, Java e Bornéu da região biogeográfica Sundalan no final do Pleistoceno (Bruyn et al., 2014). Tal migração de Sumatra para Bornéu deveria ter ocorrido entre 11 e 18 mil anos. O tempo de mil gerações deste cenário dá o limite de 22 mil anos de isolamento em Bornéu, mostrando que há 45%

de chance de ter ocorrido a colonização e a redução de acordo com este cenário de acordo com o Modelo assumido no presente estudo.

Portanto, o Cenário 2 tem suporte da reanálise dos dados moleculares de Sharma e colaboradores (2018) e do Modelo de Genética Quantitativa Evolutiva, mas não há registros fósseis em nenhuma escavação já feita em Bornéu que confirmam a ocorrência de elefantes há mais de 10 mil anos atrás. Além disso, os registros históricos de navegações evidenciam que a chegada de elefantes em Bornéu de fato ocorreu no século XVII (Cranbrook et al., 1977; Sharma et al., 2018).

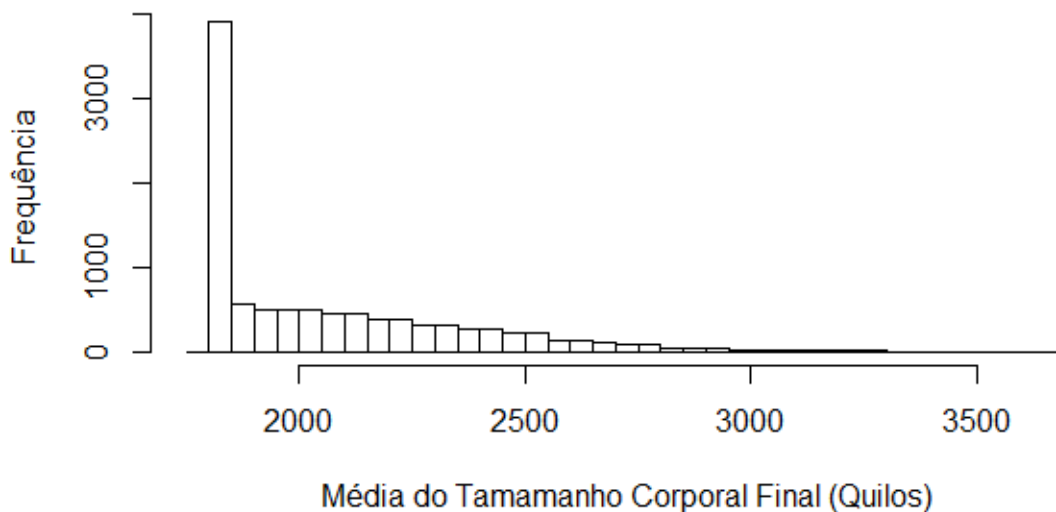


Figura 6.1 – Histograma da média do tamanho corporal final do cenário 2, onde uma população vinda de Sumatra durante o Último Máximo Glacial entre 18 e 10 mil anos colonizou Bornéu e manteve-se isolada das demais subespécies do gênero, sofrendo a redução do tamanho corporal na Ilha de Bornéu.

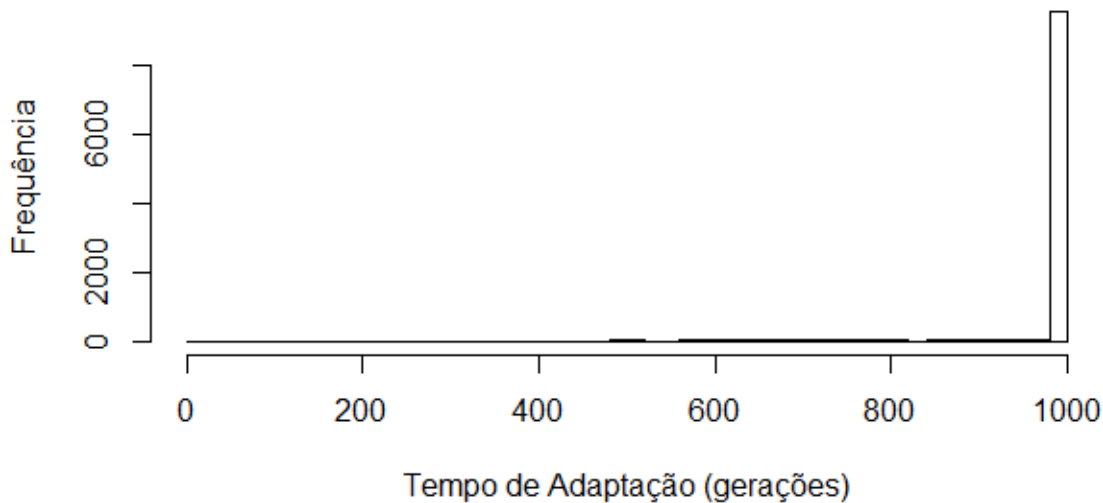


Figura 6.2 – Histograma do tempo de adaptação em número de gerações do cenário 2.

O cenário 3 firma-se na ideia central que a redução do tamanho corporal ocorreu em Java, tendo a premissa que a população do já extinto *Elephas maximus sondaicus* derivou a partir das populações de Sumatra e manteve-se isolado por mais de 10 mil anos, para então haver os dois eventos fundadores subsequentes para Sulu e por fim Bornéu. As simulações deste cenário levaram em conta uma população hipotética de 100 indivíduos com o peso corporal em uma faixa de 2000 a 4000 quilos, tendo o tempo limite de 500 gerações, 11 mil anos, para que a população alcance o pico adaptativo de 1800kg. Nossos resultados evidenciaram que em 3828 simulações ocorreu a redução do tamanho corporal, ou seja, em menos de 40% das simulações 500 gerações foram suficientes para que as populações sofressem nanismo (Figura 7.1), e em 1% das simulações, neste cenário, houve evolução para o nanismo antes do tempo limite de 500 gerações (Figura 7.2).

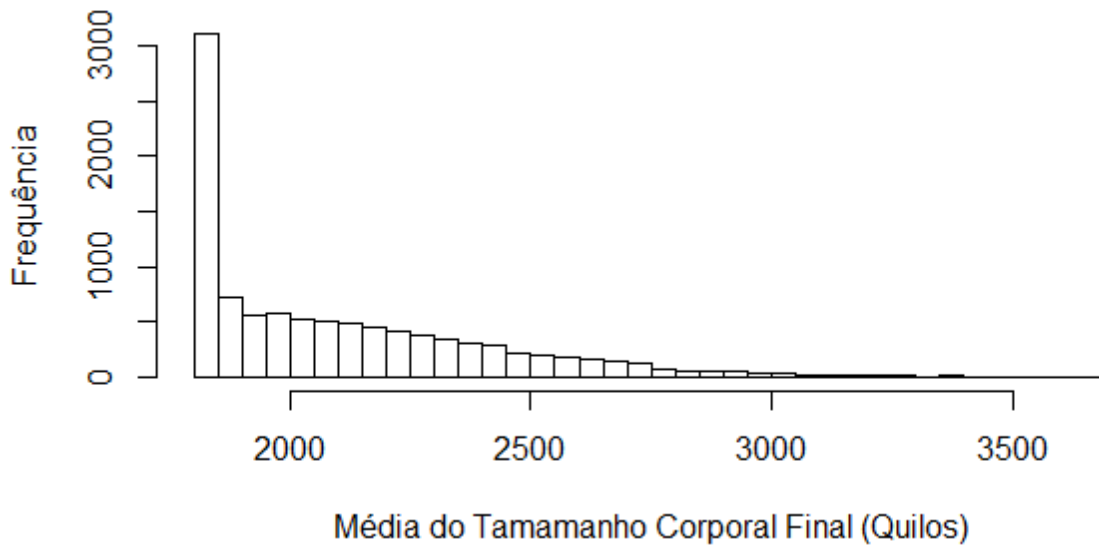


Figura 7.1 – Histograma da média do tamanho corporal final do cenário 3, onde a população de Java teria originado a partir das populações de Sumatra, teria permanecido durante o Último Máximo Glacial em Java, sofrendo a redução do tamanho corporal antes dos dois eventos fundadores subsequentes para Sulu e Bornéu.

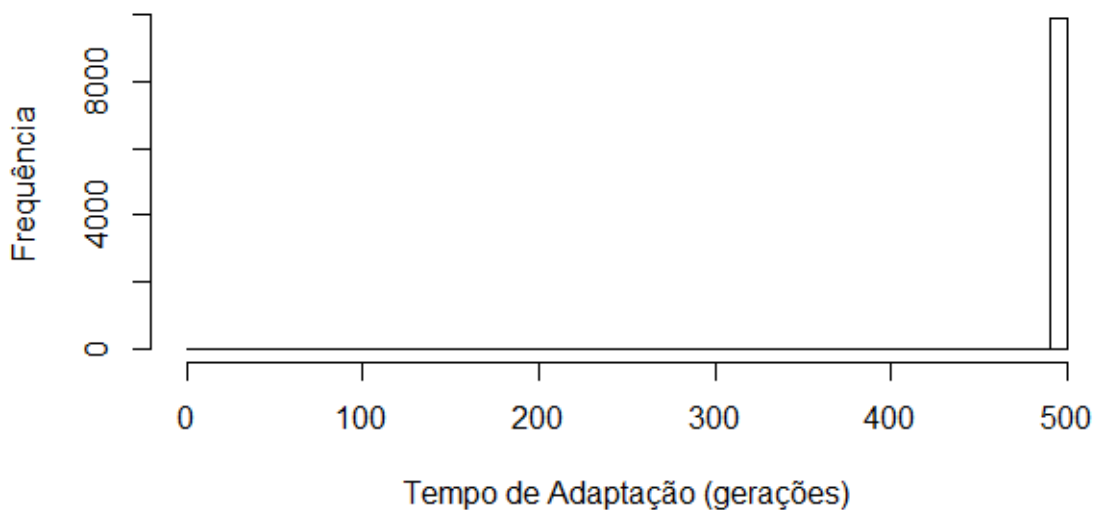


Figura 7.2 – Histograma do tempo de adaptação em número de gerações do cenário 3.

O presente cenário de antemão mostra-se o mais fundamentado pelos dados assumidos como parâmetros para a plausibilidade das hipóteses. O Modelo de Genética Quantitativa Evolutiva demonstra viabilidade para que a redução do tamanho corporal tenha ocorrido em um tempo acima de 500 gerações e em menos de 1000 gerações, corroborando com a estimativa molecular da reanálise do estudo de Sharma e colaboradores (2018) que estimou um isolamento de 11 a 18 mil anos, que seria de 500 a 820 gerações, pelo tempo de geração de 22 anos assumido no Modelo.

Além disso, os registros históricos do estudo de Cranbrook, Payne e Charles Leh (1977) evidenciam o fato de que houve os 2 eventos fundadores. Sabe-se que as populações de Bornéu mostram-se endogâmicas e têm uma baixa diversidade genética (Goossens et al., 2016). Portanto, as populações de *Elephas maximus borneensis* possivelmente são resultantes de um Efeito Fundador, visto que favorece o endocruzamento e o aumento da endogamia, seguido de um Bottleneck, já que observamos historicamente a restrição do tamanho populacional e uma uniformidade molecular nas populações de Bornéu, após a possível expansão pós-colonização. Esses argumentos concordam com os registros históricos que descrevem o evento fundador de Java para Sulu, com o casal manejado dando origem a população que foi levada em meados do século XVII para Bornéu, o segundo evento fundador. Assumindo como reais esses eventos, teríamos em Bornéu, populações endogâmicas e níveis e baixos de variação genética, algo evidenciado pelo estudo de Goossens e colaboradores (2016) que, usou tanto a sequência mitocondrial como marcadores genéticos nucleares, (Goossens et al., 2016).

O último cenário é proposto pela premissa que após os dois eventos fundadores subsequentes mencionados anteriormente. Porém, neste cenário 4 a população colonizadora

sofreria na Ilha de Bornéu a redução do tamanho corporal da faixa de 2000 a 4000 quilos para a média de 1800kg em até 30 gerações, tendo como embasamento apenas o registro histórico da chegada da população descendente do casal manejado para Sulu (Cranbrook et al., 1977). Essa premissa foi a base para a hipótese da evolução rápida do tamanho corporal de *Elephas maximus borneensis*, mas as análises moleculares se mostram contrárias a essa ideia, já que os resultados das simulações do nosso modelo evolutivo evidenciam que há menos de 0,3% de chance de ter ocorrido a redução em 30 gerações (figura 8.1), sendo que pelo tempo de adaptação vê-se que somente em 302 das 10000 das simulações as populações não se extinguiram. Portanto, podemos considerar que a evolução do tamanho corporal do elefante pigmeu não ocorreu na ilha de Bornéu e nem de forma rápida.

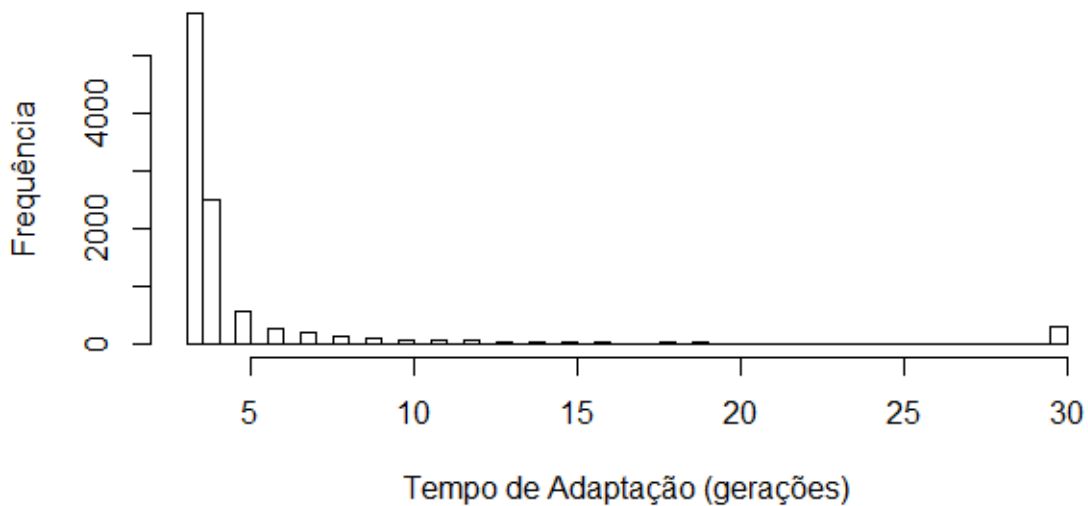


Figura 8.1 – Histograma da média do tamanho corporal final do cenário 4, onde um casal do elefante de Java teria sido manejado para Sulu, permanecendo do século XIII ao século XVII, quando foi manejado para Bornéu, sofrendo então a redução do tamanho corporal em menos de 300 desde a colonização na Ilha de Bornéu.

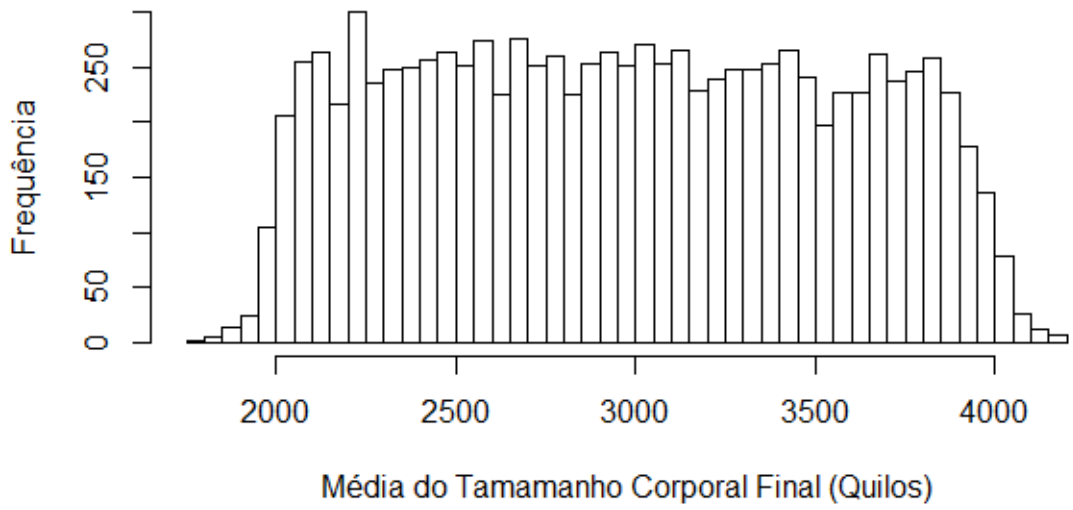


Figura 8.2 – Histograma do tempo de adaptação em número de gerações do cenário 4.

5. CONCLUSÃO

Diante dos resultados apresentados, para uma melhor compreensão, delimitamos os dados que dão suporte às hipóteses que inspiram os cenários simulados, sendo eles os dados moleculares genéticos do estudo de Fernando Prithiviraj e colaboradores (2003) tendo a reavaliação de Sharma e colaboradores (2018), os resultados das simulações do Modelo de Genética Quantitativa Evolutiva e os registros históricos, indicando assim, um comparativo entre os cenários (Figura 9). Podemos ver que todos os cenários apresentam algum suporte, mas o cenário 3 é suportado pela totalidade dos dados assumidos por nosso estudo. Sendo assim, admitimos que possivelmente as populações de *Elephas maximus borneensis* são resultado da colonização após o isolamento na Ilha de Java por cerca de 11 a 18 mil anos que possibilitou a redução do tamanho corporal em consequência da insularidade antes dos dois eventos fundadores que provocaram a perda de diversidade genética e um aumento na endogamia.

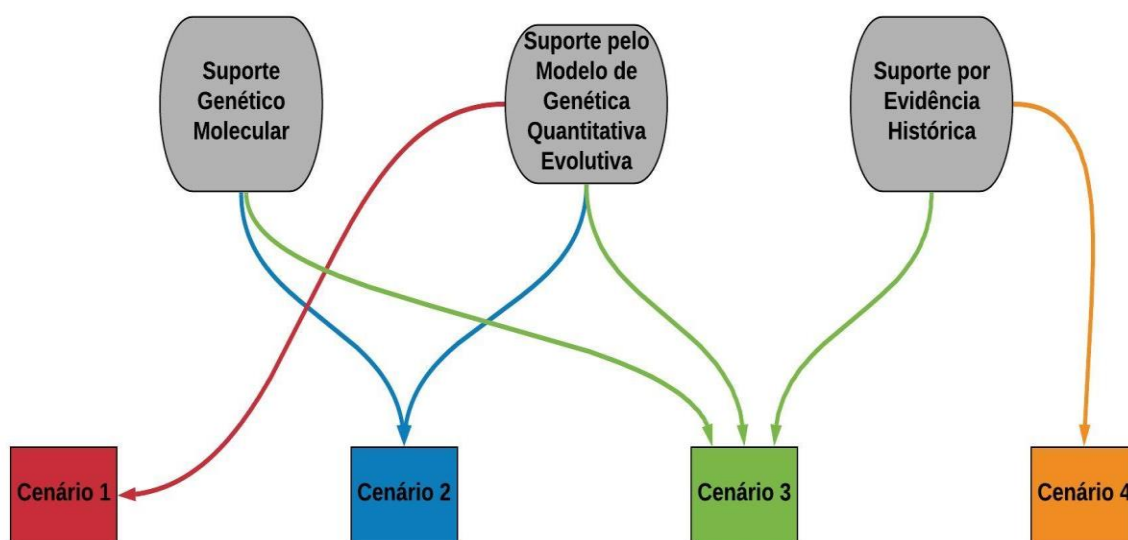


Figura 9. Fluxograma comparativo dos cenários em relação aos dados que os suportam.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adler, G.H. & Levins, R. (1994) **The island syndrome in rodent populations**. Quarterly Review of Biology, 69, 473–490.

Barres, B., Carlier, J., Seguin, M., Fenouillet, C., Cilas, C., & Ravigne, V. (2012). **Understanding the recent colonization history of a plant pathogenic fungus using population genetic tools and Approximate Bayesian Computation**. Heredity, 109, 269–279.

Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Buchmann, C. M., Dengler, J., Fritz, S. A., Gruber, B., ... Dormann, C. F. (2012). **What's on the horizon for macroecology?** Ecography, 35(8), 673–683.

Chevin LM, Lande R. (2011). **Adaptation to marginal habitats by evolution of increased phenotypic plasticity**. J. Evol. Biol. 24, 1462–1476.

Chevin, L. M., Lande, R., Mace, G. M. (2010). **Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory**. PLoS Biol. 8.

Cranbrook, E. of, Payne, J., & Leh, and C. M. U. (1977). **Origin of the elephants *Elephas maximus* I. of Borneo**, 1–25.

Diniz-Filho, J. A. F., & Raia, P. (2017). **Island rule, quantitative genetics and brain-body size evolution in homo floresiensis**. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 284(1857).

Dirks, W., Bromage, T. G., & Agenbroad, L. D. (2012). **The duration and rate of molar plate formation in *Palaeoloxodon cypriotes* and *Mammuthus columbi* from dental histology.** *Quaternary International*, 255, 79–85.

Faurby, S., & Svenning, J.-C. (2016). **Resurrection of the Island Rule: Human-Driven Extinctions Have Obscured a Basic Evolutionary Pattern.** *The American Naturalist*, 187(6), 812–820.

FOSTER, J. B. (1964). **Evolution of mammals on Islands.** *Nature*, 202(4929), 234–235.

Goossens, B., Sharma, R., Othman, N., Kun-rodrigues, C., Sakong, R., Ancrenaz, M., ... Chikhi, L. (2016). **Habitat fragmentation and genetic diversity in natural populations of the Bornean elephant : Implications for conservation.** *BIOC*, 196, 80–92.

Heaney, L. R. (1976). **Island area and body size of insular mammals: evidence from the tri-colored squirrel (*callosciurus prevost!*) of southeast asia.** *Evolution*, 29–44.

Hill, W. G. (2010). **Understanding and using quantitative genetic variation.** *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1537), 73–85.

Itescu, Y., Schwarz, R., Donihue, C. M., Slavenko, A., Roussos, S. A., Sagonas, K., ... Meiri, S. (2018). **Inconsistent patterns of body size evolution in co-occurring island reptiles.** *Global Ecology and Biogeography*, 27(5), 538–550.

Kemper, K. E., Visscher, P. M., & Goddard, M. E. (2012). **Genetic architecture of body size in mammals.** *Genome Biology*, 13, 244.

Kingsolver, J. G., & Pfennig, D. W. (2004). **Individual-level selection as a cause of cope's rule of phyletic size increase,** 58(7), 1608–1612.

Lande, R. (2009). **Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation.** *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1435–1446.

Larramendia, A., & Palombob, M. R. (2015). **Body Size, Biology and Encephalization Quotient of Palaeoloxodon ex gr. P. falconeri from Spinagallo Cave (Hyblean plateau, Sicily),** 26(November), 102–109.

Lomolino, M. V. (1985). **Body Size of Mammals on Islands: The Island Rule Reexamined.** *The American Naturalist*, 125(2), 310–316.

Lomolino, M. V. (2005). **Body size evolution in insular vertebrates: Generality of the island rule.** *Journal of Biogeography*, 32(10), 1683–1699.

Lomolino, M. V., Sax, D. F., Palombo, M. R., & van der Geer, A. A. (2012). **Of mice and mammoths: Evaluations of causal explanations for body size evolution in insular mammals.** *Journal of Biogeography*, 39(5), 842–854.

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). **An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography.** *Evolution*, 17(4).

Nagylaki, T. (1987). **Evolution under Fertility and Viability Selection.** *Genetics*, 115, 367–375.

Pacifici, M., Santini, L., Marco, M. Di, Baisero, D., Francucci, L., Marasini, G. G., ... Rondinini, C. (2013). **Generation length for mammal.** *Nature Conservation-Bulgaria*, 94, 87–94.

Rozzi, R., & Lomolino, M. V. (2017). Rapid Dwarfing of an Insular Mammal – The Feral Cattle of Amsterdam Island. *Scientific Reports*, 7, 1–8.

Palkovacs, E. P. (2003). **Explaining adaptive shifts in body size on islands: A life history approach.** *Oikos*, 103(1), 37–44.

Prithiviraj, F., Vidya, T. N. C., Payne, J., Stuewe, M., Davison, G., Alfred, R. J., ... Melnick, D. J. (2003). **DNA Analysis Indicates That Asian Elephants Are Native to Borneo and Are Therefore a High Priority for Conservation,** *PLoS Biology*, 1(1), 110–115.

Raia, P., & Meiri, S. (2011). **The tempo and mode of evolution: Body sizes of island mammals.** *Evolution*, 65(7), 1927–1934.

Sharma, R., Goossens, B., Heller, R., Rasteiro, R., Othman, N., Bruford, M. W., & Chikhi, L. (2018). **Genetic analyses favour an ancient and natural origin of elephants on Borneo.** *Scientific Reports*, 8 (December 2016), 1–11.

Smith, F. A., Lyons, S. K., Ernest, S. K. M., & Brown, J. H. (2008). **Macroecology: More than the division of food and space among species on continents.** *Progress in Physical Geography*, 32(2), 115–138.

Suba, R. B., Beveridge, N. G. P., Kustiawan, W., Snoo, G. R. D. E., & Iongh, H. H. D. E. (2018). **Foraging ecology and diet of Bornean elephants (*Elephas maximus borneensis*) in the Sebuku forest area, North Kalimantan Province of Indonesia : Do the choices matter ?** *Integrative Zoology*, 13, 219–223.

Walsh B, Lynch M. (2018). **Evolution and selection of quantitative traits.** Oxford, UK Oxford University Press, 1, 3-22.