



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



**Evolução do tamanho corporal de *Amazona* (Aves:
Psittacidae) em ilhas**

José Queiroz Porto Netto

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia & Evolução como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia & Evolução pela Universidade Federal de Goiás.

Goiânia, GO

Março de 2022

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) 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 9.610/98](#), 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 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 Outro*: _____

*2No caso de mestrado/doutorado profissional, indique o formato do Trabalho de Conclusão de Curso, permitido no documento de área, correspondente ao programa de pós-graduação, orientado pela legislação vigente da CAPES.

Exemplos: Estudo de caso ou Revisão sistemática ou outros formatos.

2. Nome completo do autor

José Queiroz Porto Netto

3. Título do trabalho

Evolução do tamanho corporal de *Amazona* (Aves: Psittacidae) em ilhas

4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)

Concorda com a liberação total do documento

SIM NÃO¹

[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(a) autor(a) e ao(a) 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.

Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.



Documento assinado eletronicamente por **José Alexandre Felizola Diniz Filho, Professor do Magistério Superior**, em 28/07/2022, às 15:10, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **JOSÉ QUEIROZ PORTO NETTO, Discente**, em 28/07/2022, às 15:26, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **3074066** e o código CRC **3777B9EA**.



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



**Evolução do tamanho corporal de *Amazona* (Aves:
Psittacidae) em ilhas**

José Queiroz Porto Netto

Orientador: Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia & Evolução, do Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Goiás. como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia & Evolução. Área de concentração: Ecologia e Evolução.

Goiânia, GO

Março de 2022

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

Porto Netto, José Queiroz
Evolução do tamanho corporal de Amazona (Aves: Psittacidae) em ilhas [manuscrito] / José Queiroz Porto Netto. - 2022.
50 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 Ecologia e Evolução, Goiânia, 2022.
Bibliografia. Anexos.
Inclui fotografias, gráfico, tabelas.

1. papagaios. 2. regra das ilhas. 3. insularidade. 4. genética quantitativa. 5. processos evolutivos. I. Diniz Filho, José Alexandre Felizola, orient. II. Título.

CDU 574



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Ata nº 188 da sessão de Defesa de Dissertação de de **José Queiroz Porto Netto**, que confere o título de Mestre em **Ecologia e Evolução**, na área de concentração em **Ecologia e Evolução**.

Ao/s **vinte e cinco dia do mês de março de dois mil e vinte e dois (25/03/2022)**, a partir das **09h00min**, por **videoconferência**, seguindo portaria CAPES no. 36 de 16 de março de 2020 e recomendação da UFG, realizou-se a sessão pública de Defesa de Dissertação intitulada “**Evolução do tamanho corporal de Amazona (Aves: Psittacidae) em ilhas**”. Os trabalhos foram instalados pelo Orientador, **Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho (Depto de Ecologia/ICB/UFG)**, com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **Profa. Dra. Thannya Nascimento Soares (Depto de Genética/ICB/UFG)**, membro titular externo; **Dr. Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim (PósDoc/CNPq/UFG)**, membro titular externo. 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 **Prof. Dr. José Alexandre Felizola 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 cinco dia do mês de março de dois mil e vinte e dois**.

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **José Alexandre Felizola Diniz Filho, Professor do Magistério Superior**, em 25/03/2022, às 10:48, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Thannya Nascimento Soares, Professora do Magistério Superior**, em 25/03/2022, às 10:49, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Lucas Lacerda Caldas Zanini Jardim, Usuário Externo**, em 25/03/2022, às 10:53, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2774740** e o código CRC **70E338E1**.

AGRADECIMENTOS

Os dois anos de minha dissertação foram marcados pela maior pandemia da história recente da humanidade, crises políticas e sociais. Além do sucateamento da ciência e das instituições públicas. Tenho muito que agradecer aos aprendizados que recebi e que ajudaram para pavimentar meu caminho como professor, cientista, pesquisador e cidadão.

Primeiramente, gostaria de agradecer à UFG pelo acolhimento. O campus Samambaia me proporcionou muitos momentos de paz quando andava de bicicleta pelo campus, todo fim de tarde. Foi enriquecedor conhecer uma instituição tão bem falada entre os alunos e que é referência no Brasil inteiro.

Agradeço aos colegas e professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução. A maioria conheci remotamente, contudo com muita troca de experiências. Em especial, gostaria de agradecer ao Professor Paulo de Marco por ter me recebido tão bem nos meus primeiros dias em Goiânia.

Ao meu orientador, José Alexandre Felizola Diniz-Filho, agradeço pela orientação, pela sensibilidade de entender as dificuldades dos alunos, pelas tentativas que tornar o ambiente acadêmico do PPG EcoEvol mais saudável para alunos e professores. José Alexandre me mostrou qual o verdadeiro papel de um cientista durante a pandemia do COVID-19, onde prestou serviço para a sociedade elaborando projeções do avanço da doença no estado de Goiás.

Agradeço ao CNPq pela concessão da minha bolsa de mestrado (proc 830062/2005-0), pelo projeto geral (PQ 301799/2016-4). Agradeço ao Instituto Nacional de Ciência & Tecnologia, GT em Macroecologia & Macroevolução (465610/2014-5) e a FAPEG.

Muito do que sou hoje é resultado de vários grupos de pessoas, que darei meus agradecimentos.

Agradeço, com muitas saudades, os professores do curso de Ciências Biológicas da PUC-Rio. Obrigado por enxergarem em mim algo especial, vocês mudaram minha vida. Em especial, agradeço as professoras Paula Lira, Thais Gurjão e Jaqueline Pires e agradeço aos professores Henrique Rajão e Richieri Sartori. Deixo minhas homenagens ao professor Alexandre Christo, apesar de ter partido cedo, deixou seu legado na mente de vários alunos.

Agradeço, fortemente, meus amigos por me ajudarem a manter minha sanidade, pelos conselhos e por aguentarem meus dramas. Em especial, agradeço a Turma Bio 2013.1, a Priscilla Oliveira, Gabriela Souza, Mateus Raguse, Williams Oliveira e ao Lucas Macedo.

Por fim gostaria de agradecer a minha família por todo o suporte e carinho, em especial meus irmãos Marcos Vinícius, Eduardo e Roberta, à minha mãe Marcia pelo amor, apoio e todos os anos de esforço para chegar aonde eu cheguei.

RESUMO

A tendência à diferenciação no tamanho corporal em espécies insulares é chamada Regra das ilhas. Espécies com tamanho corporal pequeno tendem a aumentar de tamanho ao colonizarem um ambiente insular (gigantismo), enquanto espécies grandes tendem a diminuir seu tamanho (nanismo). Os modelos existentes para explicar essa diferenciação procuram avaliar como espécies com diferentes tamanhos corporais respondem a fatores bióticos e abióticos ecológicos das ilhas. Nesse estudo foram avaliados seis caracteres de modo a averiguar a presença da tendência de diferenciação no tamanho corporal e outras características morfológicas em espécies insulares de papagaios do gênero *Amazona*. A presença dessa tendência foi avaliada de forma comparativa (por meio de um PGLS) da relação entre Si (a razão entre o tamanho corporal da espécie insular e o ancestral presumido continental, definido a partir de uma filogenia do gênero) e o tamanho do ancestral. Avaliamos também os processos evolutivos envolvidos nessa mudança através de modelos de genética quantitativa evolutiva para a diferenciação de *Amazona guildingii*, contrastando efeitos de deriva gênica e seleção natural. Nossas análises mostram diferenciação do tamanho corporal na transição continente/ilha, porém não de acordo com o esperado pela regra das ilhas, pois não há relação entre os valores de Si e o tamanho corporal ancestral (e este mostra, em geral, gigantismo). Para *A. guildingii*, encontramos que a diferenciação dos caracteres é explicada por seleção natural e não por deriva gênica, especialmente para o tamanho da asa e massa corporal. Concluímos que o padrão da regra das ilhas não pode ser generalizado para *Amazona*, embora haja evidência de seleção natural atuando na diferenciação tamanho corporal no sentido de gerar gigantismo insular.

Palavras-chave: Papagaios, regra das ilhas, insularidade, genética quantitativa, processos evolutivos.

ABSTRACT

The changes in insular species in which large-bodied species reduce its size (dwarfing) and small-bodied species increase their size (gigantism) is called the Island Rule. Available models to explain this differentiation seek to assess how species with different body sizes respond evolutionary to biotic and abiotic ecological factors on the islands. In this study, six characters were evaluated to verify the tendency of differentiation in body size and other morphological characteristics in insular species of parrots of the genus *Amazona*. The presence of this trend was evaluated comparatively by the *Si* ratio between the body size between the insular species and the presumed continental ancestor, defined from a phylogeny of the genus and accessed by a Phylogenetic Generalized Least-Squares (PGLS). We also evaluated the evolutionary processes involved in this change through evolutionary quantitative genetic models for the differentiation of *Amazona guildingii*, contrasting effects of genetic drift and natural selection. We found differences in body size in the continent/island transition, but not following the pattern expected by the island rule; the body size of *Amazona* species does not show a clear relationship between *Si* values and ancestral body size. For *A. guildingii*, we found that the character differentiation is explained by natural selection and not by genetic drift, especially for wing size and body mass. We conclude that the island rule pattern cannot be generalized to the genus *Amazona*, although there is evidence of natural selection acting on differentiating the body size generating insular gigantism.

Keywords: Parrots, island rule, insularity, natural selection, quantitative genetics, evolutionary processes.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. MÉTODOS	9
2.1 Dados das espécies	9
2.2. Análise comparativa da diferenciação do tamanho corporal.....	10
2.3. Evolução fenotípica em ilhas	155
3. RESULTADOS	19
3.1. Análise comparativa da diferenciação do tamanho corporal.....	19
3.2. Genética quantitativa.....	23
4. DISCUSSÃO.....	27
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	32

1. INTRODUÇÃO

O tamanho do corpo é um atributo fenotípico que apresenta padrões evolutivos resultantes de processos metabólicos associados às mudanças na história de vida das espécies e à diferentes condições ambientais (Maurer et al. 1992). O tamanho corporal pode se diferenciar entre as populações de uma determinada espécie ou entre espécies em resposta aos processos evolutivos aos quais essas populações estão expostas, incluindo a seleção sexual (Cheng & Kuntner 2015; Wikelski & Trillmich 1997) e a seleção natural (Moen & Wiens, 2009; Ulaski et al. 2020). Os diferentes processos evolutivos podem levar a um tamanho corporal “ótimo” e, a depender da magnitude da seleção, podem agir de forma antagônica levando os indivíduos a mudarem drasticamente seu tamanho (Moen & Wiens, 2009).

Os padrões de mudança do tamanho corporal das espécies, em particular em um contexto biogeográfico e de macroevolução são estudados a partir de diversas “regras ecogeográficas” ou evolutivas, como, por exemplo, a “regra” de Cope, que propõe que as espécies têm um aumento no tamanho corporal ao logo do tempo evolutivo e a “regra” de Bergmann, que propõe que as espécies possuem indivíduos maiores nas altas latitudes, em comparação com indivíduos mais próximos à linha do equador. A “regra” das ilhas, que sugere que as espécies insulares apresentam mudanças no tamanho corporal quando comparados aos seus contrapontos no continente, podendo tanto aumentarem quanto diminuir seu tamanho corporal ao longo das gerações (van Valen, 1973). Essas “regras” são uma tentativa inicial de generalizar alguns padrões observados, e ao mesmo tempo são importantes como um primeiro passo para entender os mecanismos ecológicos e evolutivos subjacentes a esses padrões, inclusive a partir das exceções a elas. Por outro lado, essas regras não têm o “status” de leis naturais e há de fato muitas exceções a esses

padrões, dada a complexidade dos processos envolvidos e variações estocásticas das condições ambientais que as desencadeiam no tempo e no espaço (Meiri et al. 2004, 2008, 2010).

Desde o início da Ecologia e da Biologia Evolutiva, ainda no século XIX, as ilhas são consideradas um ambiente modelo para estudos ecológicos e evolutivos por apresentarem diferentes idades geológicas, tempo e grau de isolamento, área e configurações, podendo servir como “laboratórios” para entendermos padrões e processos ecológicos e evolutivos (ex. especiação, colonização, adaptação, nicho ecológico e invasão biológica) (Grant & Grant 2011). As ilhas e os processos intrínsecos a elas serviram de referência para os estudos clássicos de seleção natural de Darwin e Wallace, dentre outros, e mais recentemente foram a base para uma das mais importantes teorias em Ecologia, a Teoria de Equilíbrio em Biogeografia Insular, de McArthur & Wilson (1967). No contexto de uma ilha, as respostas às condições ambientais e interações ecológicas refletem em alguns parâmetros fundamentais para as espécies, como o tamanho corporal, sendo assim importante para estudos biogeográficos, ecológicos e evolutivos (Lomolino, 1985).

Espécies em ambientes insulares geralmente sofrem mudanças evolutivas notáveis e distintas de espécies próximas filogeneticamente que vivem no continente. Os indivíduos tornam-se menores ou maiores (nanismo e gigantismo, respectivamente) em comparação com os parentes próximos do continente. Além disso, aves e insetos podem também perder sua capacidade de voar, e plantas herbáceas mudam para um hábito de vida mais arbóreo (Palmer, 2013; Biddick et al. 2019). Um dos primeiros trabalhos a identificar um padrão de mudanças no tamanho corporal em espécies insulares foi realizado por Foster (1964). Foster identificou uma tendência em alguns táxons de

mamíferos em mudar consideravelmente seu tamanho corporal em espécies insulares, quando são comparados com seus contrapontos continentais. Enquanto espécies de roedores apresentam tendência ao gigantismo, espécies de lagomorfos, carnívoros e artiodátilos apresentaram tendência ao nanismo em ilhas da América do Norte e Europa. Posteriormente essas tendências ao gigantismo ou nanismo em espécies insulares em relação ao tamanho do corpo do ancestral foi chamada “Regra das ilhas” por van Valen (1973), que apontou que esses padrões podem ser causados pela adição dos efeitos de diversas variáveis nas quais as populações insulares estão expostas, tais como a presença de predadores, a distribuição de recursos e a densidade populacional. Lomolino (1985) propôs um modelo mais geral para definir se uma espécie tenderia ao gigantismo ou nanismo a partir do tamanho da espécie ancestral no continente (Figura 1), de modo que espécies de grande porte tenderiam a diminuir de tamanho (nanismo), enquanto espécies de menor porte tenderiam a aumentar de tamanho (gigantismo) (Lomolino et al. 2012, 2013).

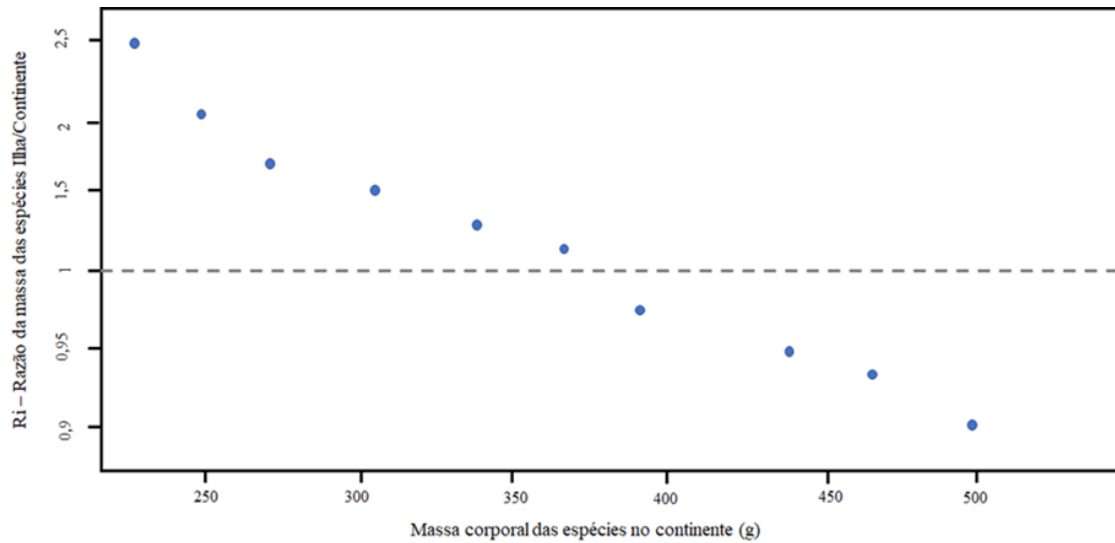


Figura 1. Modelo teórico esperado para a “Regra das ilhas” de Lomolino (1985). Relação entre a razão da massa das espécies em ilhas/continente e a massa corporal no continente (g). Ao longo do eixo Y, os valores acima de 1 equivalem a um aumento no tamanho corporal, já os valores abaixo de 1 representam diminuição no tamanho corporal das espécies insulares.

Palkovacs (2003) discutiu os potenciais processos de diferenciação no tamanho do corpo envolvidos na Regra das Ilhas em um contexto mais evolutivo, chamando atenção de que os processos adaptativos e a seleção natural poderiam atuar indiretamente sobre características de história de vida das espécies e não diretamente sobre o tamanho do corpo. Os modelos de história de vida propostos por Palkovacs (2003) envolvem basicamente uma cascata de efeitos a partir de redução na mortalidade extrínseca e na redução de recursos disponíveis, gerando gigantismo e nanismo, respectivamente (Fig. 2).

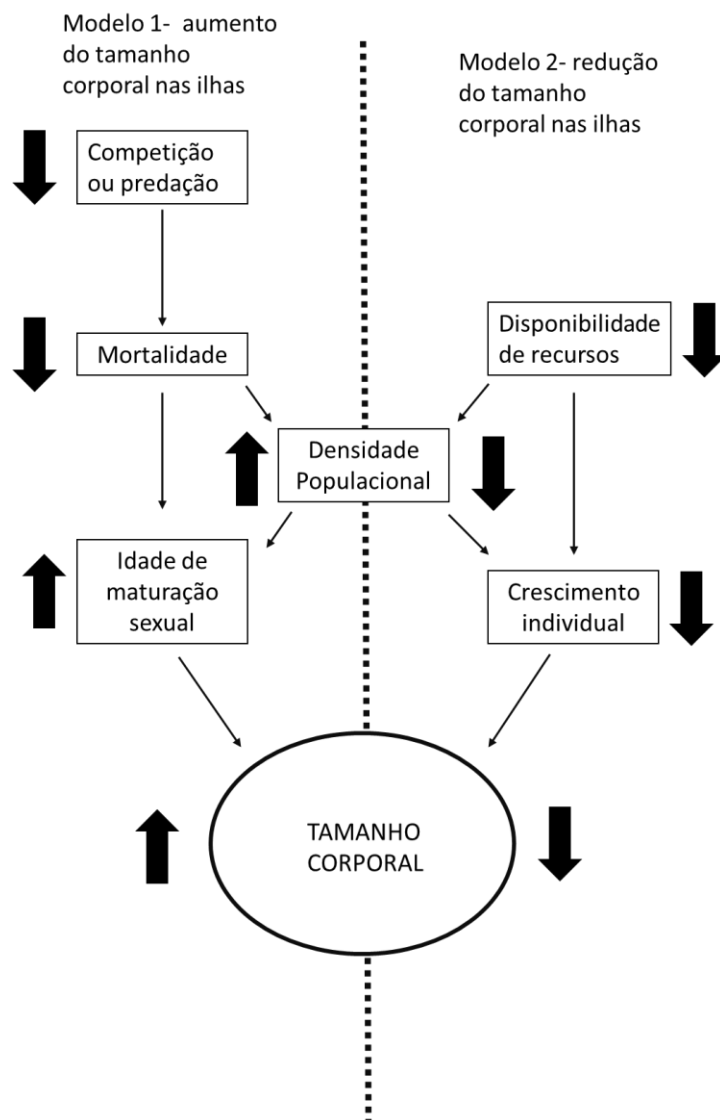


Figura 2. Esquema mostrando as explicações de Palkovacs (2003) baseadas em processos de história de vida desencadeados por relaxamento de predação ou competição e redução na disponibilidade de recursos, causando, respectivamente, efeito de aumento e diminuição no tamanho do corpo em ilhas.

Em resumo, a diferenciação drástica no tamanho corporal em espécies insulares está associada às respostas adaptativas (ou plasticidade fenotípica) atuando de diferentes formas sobre o equilíbrio nas taxas de crescimento sob a pressão de esgotamento de recursos e a mortalidade seletiva dos indivíduos (Long *et al.* 2019). Trabalhos recentes

mostram que uma diferenciação drástica no sistema continente/ilha pode ocorrer em poucas gerações, através de processos de adaptação progressiva. O tempo de adaptação da população, para um tamanho de corpo “ideal” para o ambiente insular, está relacionado a fatores como, número de indivíduos migrantes do continente após o isolamento, herdabilidade, plasticidade fenotípica e variância genética disponível (Diniz-Filho *et al.* 2019 e Diniz-Filho *et al.* 2021)

Em diversos grupos de mamíferos o padrão da Regra das ilhas foi encontrado, como, por exemplo Rodentia, Proboscidea, Primatas e Hominídeos (Lomolino *et al.* 2012; Montgomery, 2013; Brown *et al.* 2004; Bromhan & Cardillo, 2007). Além de mamíferos, outros grupos de vertebrados também têm corroborado com o padrão do tamanho corporal em ilhas, como, por exemplo, répteis (Meiri, 2007), anfíbios (Montesinos *et al.* 2012) e aves (Boyer *et al.* 2010). Entretanto, ainda existem discussões acerca da capacidade de generalização desse padrão (Meiri *et al.* 2004, 2008, 2010). A corroboração ou não do padrão da Regra das Ilhas está sujeita a vieses como do *HARKing* (hipóteses depois que os resultados são conhecidos) e pela rede de autoria ao qual o pesquisador pertence o que influenciaria na interpretação dos seus resultados, levando-o a cometer maior Erro Tipo I (Lokatis & Jeschke, 2018). Apesar dessas discussões, o padrão de diferenciação do tamanho corporal no sistema ilha-continente seguindo a regra das ilhas parece ocorrer realmente em vários taxa, incluindo mamíferos, répteis, anfíbios e aves, embora as regressões tenham uma inclinação leve e haja muita variação residual (e.g., Benítez-López *et al.* 2021) de modo que realmente aparecem muitas exceções, especialmente em grupos de tamanhos intermediários dentro de grandes grupos. Faurby & Svenning, (2016) mostraram também que, para mamíferos, há um efeito antrópico

importante associado à dificuldade em detectar a regra das ilhas (i.e., extinções recentes em ilhas enviesam o padrão).

Para Aves mais especificamente, estudos pioneiros de Clegg & Owens (2002) sobre a diferenciação do tamanho corporal da Regra das Ilhas mostraram efeitos para tamanho do bico em 92 espécies e para massa corporal em 51 espécies, na sua maior parte pertencentes a subordem Passeri. Para essas espécies há uma forte correlação entre o tamanho corporal no continente e o tamanho relativo nas ilhas, com espécies de tamanho corporal grande associadas com decréscimo no tamanho corporal insular, enquanto espécies de tamanho corporal pequeno tendiam ao acréscimo de tamanho na forma insular, conforme a regra das ilhas. Mais importante Clegg & Owens (2002) mostraram como a dieta, ecologia e competição intraespecífica têm um papel em descrever essas mudanças de tamanho corporal em aves insulares, propondo diversos mecanismos que potencialmente estariam envolvidos na diferenciação. Benítez-López et al. (2021), em uma análise recente, mostram que o padrão de relação negativa de *Si* em relação ao tamanho corporal é relativamente fraco para Aves, de modo que muitas exceções à regra das ilhas, tal qual proposta por Lomolino (1985), são esperadas.

Especificamente para Psittaciformes, nenhum trabalho foi realizado sobre o padrão corporal em espécies insulares. Apesar da família Strigopidae possuir as maiores espécies, em relação à massa, de papagaios do mundo (i.e., os gêneros *Nestor* e *Strigops* que são endêmicos da Nova Zelândia), a existência do padrão de tamanho corporal insular é difícil de inferir e generalizar, já que é uma família endêmica da ilha e há poucos registros fósseis o que torna a comparação de um estado ancestral do tamanho corporal das espécies insuficiente.

O gênero *Amazona* é um grupo de Psitaciformes com tamanho relativamente grande, quando comparado com outros grupos de Psittaciformes. Possui distribuição Neotropical e apresenta espécies endêmicas de ilhas, no conjunto de ilhas que formam as Grandes Antilhas e as Pequenas Antilhas, onde pouco se sabe sobre o efeito a insularidade no tamanho corporal das espécies, já que a maioria dos trabalhos se concentra em ilhas da Europa e América do Norte. Assim, nesse contexto, o objetivo geral desse trabalho foi observar se a diferença no padrão de tamanho corporal em espécies insulares de Psittacidae do gênero *Amazona*, quando comparadas com espécies mais próximas filogeneticamente no continente, e avaliar os processos microevolutivos responsáveis pela diferenciação do tamanho corporal. A hipótese inicial do trabalho é que há diferenciação morfológica entre as espécies de *Amazona* ao longo do sistema Ilha-Continente e, uma vez que as espécies de *Amazona* apresentam um tamanho relativamente grande (em relação às aves em geral), as espécies insulares tendam a diminuir seu tamanho corporal quando colonizam ilhas, seguindo o modelo proposto por Lomolino (1985). Dessa forma que, essa mudança de tamanho teria ocorrido por seleção direcional, onde as mudanças no tamanho corporal são resultado de pressões seletivas às quais as espécies insulares estão expostas. Para avaliar de forma mais específica esses processos adaptativos, foram utilizados modelos de Genética Quantitativa Evolutiva (i.e., Lande 1976) para avaliar a diferenciação de *Amazona guildingii*, contrastando os efeitos de deriva gênica e seleção natural.

2. MÉTODOS

2.1 *Dados das espécies*

O gênero *Amazona* é um dos mais dispersos grupos de papagaio na região Neotropical, indo da Argentina ao México. Apresentam médio a grande porte, cauda curta e asas largas e arredondadas, com pouco ou nenhum dimorfismo sexual (Forshaw, 2010). O gênero apresenta espécies endêmicas nas ilhas caribenhas e estima-se que ocorreram pelo menos 3 eventos independentes de colonização dessas ilhas por espécies da América do Sul (Ottens-Wainright, 2004) (Fig 3).

Para este estudo foram considerados os dados de 9 espécies de *Amazona* endêmicas de ilhas, disponíveis na base de dados de Burgio (2019). Foram avaliados os padrões de diferenciação morfológica a partir das seguintes variáveis: comprimento do corpo (cm), massa corpórea (g), comprimento da asa (mm), comprimento do tarso (mm), comprimento da cauda (mm) e comprimento do culmen (mm). Essas nove espécies são derivadas em princípio a partir de três espécies do continente, seguindo os padrões de colonização definidos por Ottens-Wainright (2004). *Amazona vittata*, *A. leucocephala*, *A. ventralis*, *A. collaria* e *A. agilis* são espécies derivadas de *A. albifrons*, *A. guildingii* e *A. imperialis* são derivadas de *A. brasiliensis*, enquanto *A. versicolor* e *A. arausiaca* são derivadas de *A. oratrix* (Tabela 1 do Material suplementar) (Fig. 4).

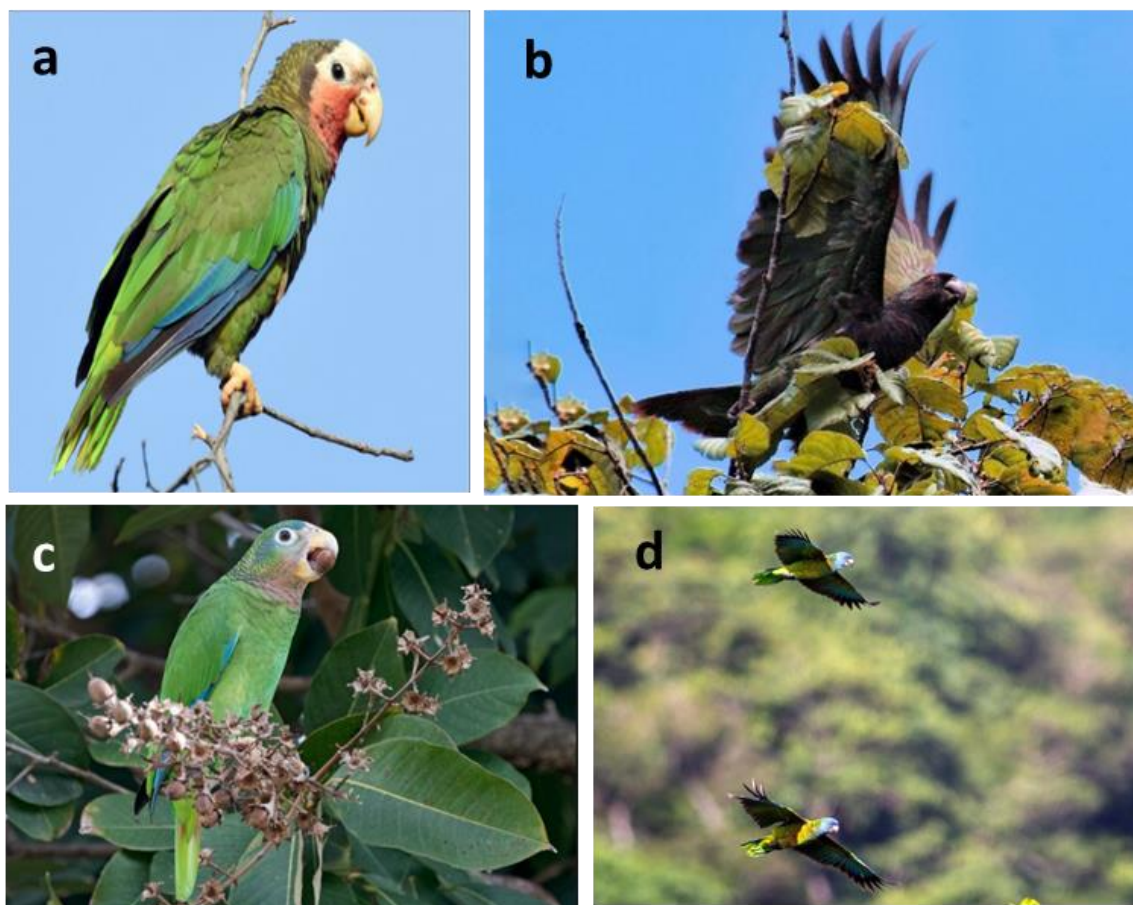


Figura 3. Exemplos de espécies de *Amazona insulares*. a) *Amazona leucocephala* (Dobson, 2017), b) *Amazona imperialis* (Reillo, 2010), c) *Amazona collaria* (Hesse, 2018) e d) *Amazona versicolor* (Delcroix, 2017).

2.2. Análise comparativa da diferenciação do tamanho corporal

Para inferir a diferenciação do tamanho corporal de espécies insulares de *Amazona*, será utilizado inicialmente o tamanho corporal insular relativo (S_i), onde S_i é a razão entre o tamanho corporal da população insular e o tamanho corporal da população continental, para o i -ésimo par de espécies, sendo que o tamanho ancestral é transformado

para escala logaritmica. Nesse caso, a população continental representa o estado ancestral antes da colonização da ilha, já a população da ilha representa o estado derivado. Apesar da complexidade potencial das relações filogenéticas das espécies insulares em relação aos seus ancestrais. Assim, valores de S_i iguais a 1 indicam não-diferenciação no tamanho corporal entre as espécies do continente e da ilha, valores de $S_i > 1$ representam aumento no tamanho corporal nas ilhas e $S_i < 1$ redução no tamanho corporal. Lomolino (1985) propôs que a regra das ilhas seria caracterizada pela relação entre S_i e o tamanho no continente (Figura 1).

As espécies ancestrais necessárias para calcular os valores de S_i foram definidas a partir da proximidade filogenética das populações insulares e considerando o que chamamos aqui de “irradiação *A. brasiliensis*”, “irradiação *A. albifrons*” e “irradiação *A. oratrix*” (Figura 4). Note-se que na irradiação *A. albifrons*, a análise utilizando-se a estratégia de Lomolino (1985) de calcular o S_i assume que as várias espécies foram originadas a partir deste ancestral, embora a filogenia sugira que pode ter havido uma colonização inicial (e nesse caso *A. ventralis* é a espécie mais próxima a *A. albifrons*) e que a partir dessas outras colonizações para as ilhas podem ter ocorrido. Além disso, embora *A. agilis* seja insular e mais próxima filogeneticamente a *A. albifrons*, ela é de fato o ancestral desse clado, o que torna a história das colonizações potencialmente mais complexa.

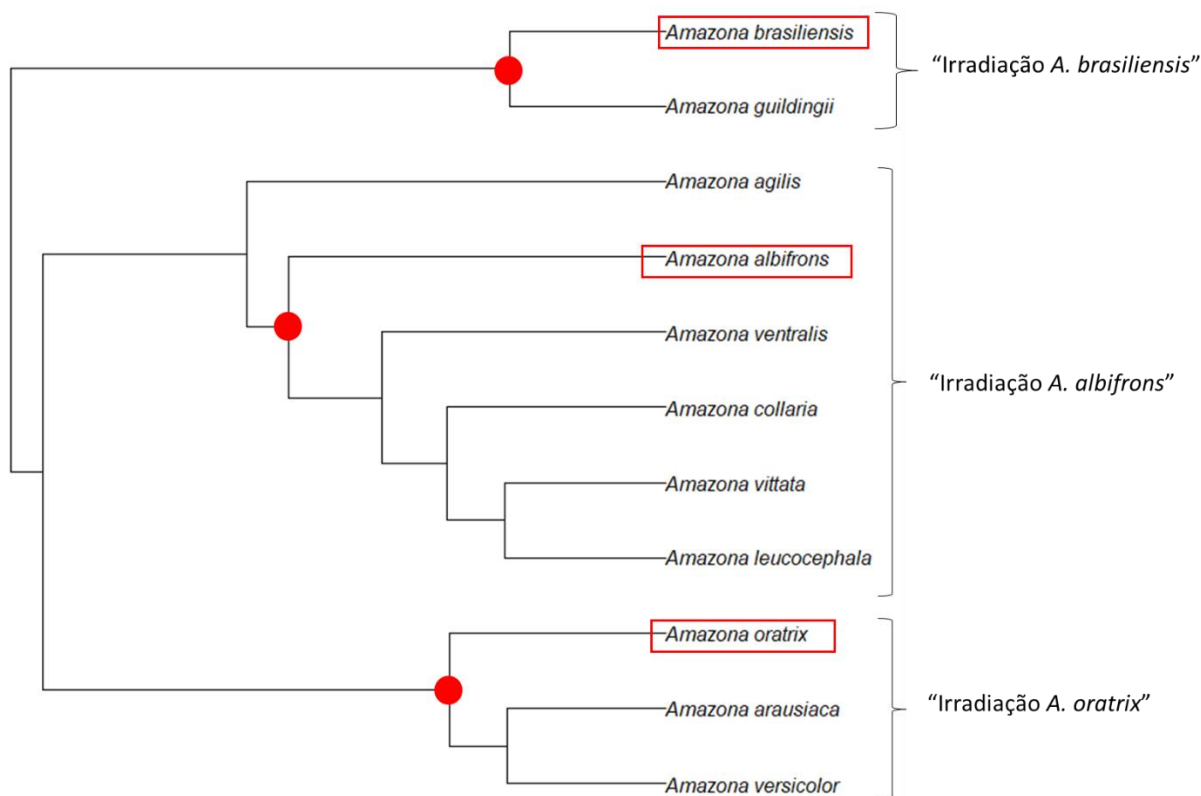


Figura 4. Filogenia das espécies de *Amazona* insulares e suas respectivas irradiações a partir do continente, segundo a filogenia proposta por Jetz et al. (2012) (ver <https://birdtree.org/>) filtrada apenas para o gênero e para as espécies analisadas. As espécies destacadas em vermelho são as espécies ancestrais

É importante notar, portanto, que os pares de espécies insulares analisadas não são, certamente, filogeneticamente independentes, de modo que análises de regressão ou correlação se tornam potencialmente enviesadas e com uma maior probabilidade de erro Tipo I (ou seja, a probabilidade de encontrar uma relação significativa entre Si e o tamanho do ancestral que, de fato, não existe, é mais elevada do que o usualmente assumido, de 5% por exemplo) (Diniz-Filho 2000). Além disso, como já discutido, os

próprios valores de S_i não são intrinsecamente independentes, já que apenas 3 espécies ancestrais foram utilizadas para calcular os valores de S_i nas 8 espécies insulares.

Assim, foram realizadas inicialmente análises de regressão ordinária entre S_i e o tamanho ancestral (OLS), mas quando essa regressão foi significativa, foram realizadas regressões filogenéticas por quadrados mínimos generalizados (*Phylogenetic Generalized Least-Squares*; PGLS), na qual a covariância entre os resíduos é definida a partir da filogenia apresentada na Fig. 4 (Revell 2010). Para considerar os diferentes modelos evolutivos subjacentes aos valores de S_i , envolvendo aceleração ou desaceleração das taxas de diferenciação ao longo da filogenia, foi utilizado um PGLS no qual o λ de Pagel (1999; Freckleton et al. 2002) é um parâmetro também a ser ajustado pelo modelo. Esse parâmetro varia entre 0 e 1, indicando respectivamente nenhuma influência da estrutura filogenética. Quando $\lambda = 0$, o S_i não varia possui sinal filogenética e não varia de forma associada à filogenia (de modo que o PGLS se torna uma regressão normal, OLS). Por outro lado, quando $\lambda = 1$, a variação em S_i é linearmente relacionada às distâncias filogenética entre as espécies, seguindo um padrão que usualmente é aproximado por um movimento Browniano do caráter ao longo da filogenia (Fig. 5a,b).

Segundo Raia e Meiri (2011; ver também Diniz-Filho et al. 2019) de que a evolução em ilhas ocorreria de forma extremamente rápida e seria aproximada por modelo de evolução em equilíbrio pontuado (i.e., no qual as mudanças ocorrem apenas na especiação), ajustou-se também um PGLS a partir de um modelo κ no qual os comprimentos dos ramos são elevados a um valor igual a zero ($\kappa = 0$), de modo que todos estes ramos passam a ter um valor de 1 (Fig. 5c).

O PGLS foi também utilizado para comparar o efeito relacionado aos sucessivos eventos de colonização na “irradiação *A. albifrons*”. A ideia foi comparar o PGLS com um dado λ a partir da filogenia original da Fig. 4 com uma filogenia transformada no qual os comprimentos dos ramos das diferentes espécies que evoluíram depois de *A. albifrons* (ou seja, *A. ventralis*, *A. collaris*, *A. vittata* e *A. leucocephala*) não teriam sofrido grandes eventos, de modo que o único evento de adaptação gerando gigantismo (já que $S_i > 1$ para essas espécies; ver resultados) seria durante a primeira transição para *A. ventralis* (Fig. 5d).

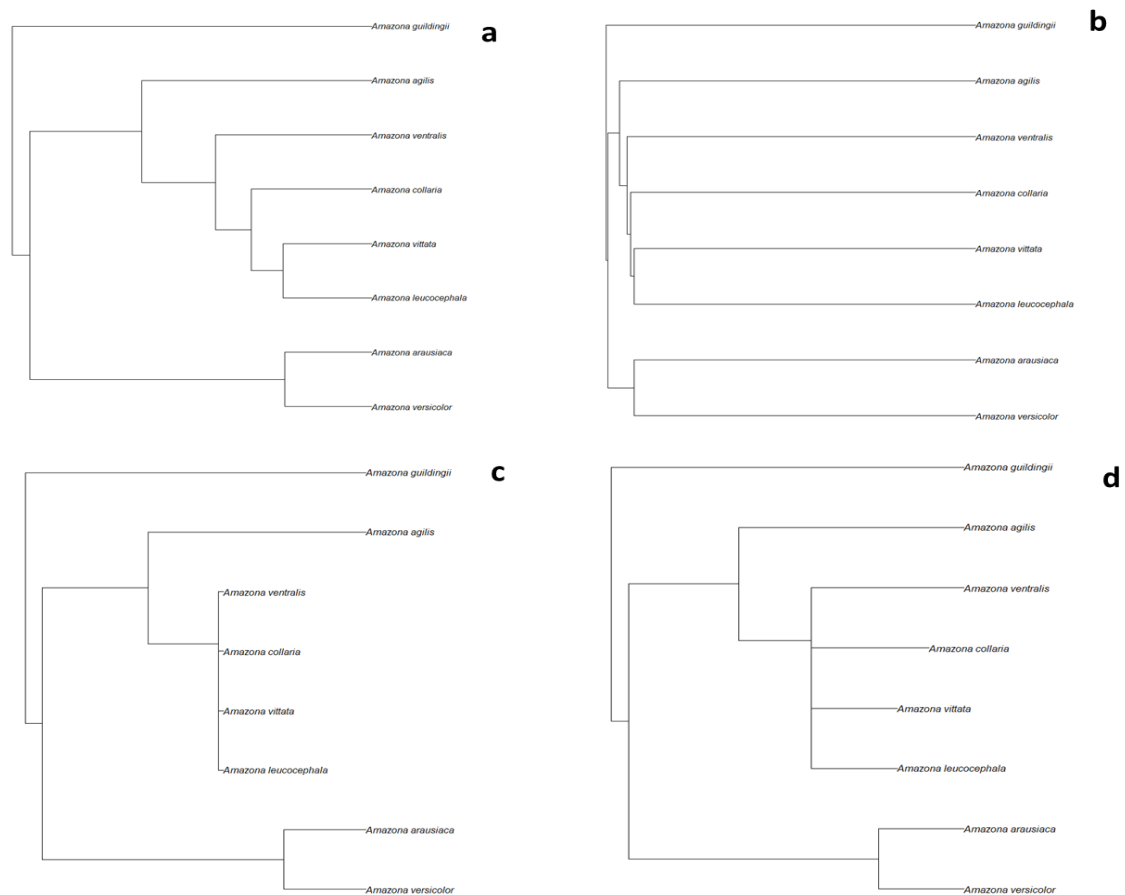


Figura 5. Filogenias utilizadas como base nos PGLS para a relação entre S_i e o valor do ancestral, com modelos evolutivos expressos por meio de transformações dos comprimentos dos ramos, incluindo a filogenia original (a) ($\lambda = 1$), a filogenia com pouco sinal filogenético, com $\lambda = 0.1$ (b), a filogenia $\kappa = 0$ representando equilíbrio pontuado (c) e uma filogenia representando o evento inicial de colonização de *A. albifrons* desencadeando o gigantismo que se estabiliza e varia aleatoriamente depois.

A verossimilhança dos diferentes modelos, utilizando as transformações λ , κ ou colapso dos ramos dentro da irradiação *A. albifrons* foi utilizada a fim de selecionar quais desses modelos foi o mais adequado para explicar a variação no *Si*, sendo a base para o critério de Informação de Akaike (AIC).

Os PGLS sob os diferentes modelos evolutivos e com as transformações nas filogenias foram realizados utilizando os pacotes *ape*, *nlme*, *geiger* e *phytools* na plataforma *R* (*R Core Team*, 2021) (ver Paradis 2012; Cadotte e Davies 2016). Os padrões de *Si* na filogenia foram mapeados, para auxiliar na interpretação, por meio da função *contMap* do *phytools*. Ver material suplementar 3 para detalhes de implementação.

2.3. Evolução fenotípica em ilhas

Para avaliarmos os processos evolutivos subjacentes à diferenciação morfológica e no tamanho corporal em espécies insulares, utilizamos modelos de genética quantitativa evolutiva (Barton e Turelli 1989). Testamos inicialmente a hipótese neutra que a diferenciação do tamanho corporal é resultado da presença de processos evolutivos puramente estocásticos, através do Equilíbrio Deriva-Mutação (MDE) (Turelli et al. 1988). O MDE deriva da estatística *F*, ou seja, é a razão entre duas variâncias (análogo, portanto, ao *F* mais conhecido de uma Análise de Variância, ANOVA), nesse caso sendo a razão entre a variância entre as populações ilha-continente e a variância combinada dentro dessas populações (de modo que, implicitamente, assume-se um efeito aditivo durante a diferenciação). O valor de *F* resultado do MDE é comparado com um valor esperado de uma distribuição *F*, para avaliarmos a existência ou não de seleção direcional

no tamanho corporal das espécies a partir da rejeição da hipótese neutra. O valor de F é calculado pela seguinte fórmula:

$$F = S^2 Ne / \sigma^2 t h^2$$

onde, S^2 é a variância entre as populações do continente e da ilha, Ne é o tamanho efetivo da população na ilha, h^2 é a herdabilidade do caráter, σ^2 é a variância dentro da população e t é o intervalo de tempo de divergência, em gerações.

Caso a hipótese de variação neutra seja rejeitada, seguimos avaliando processos adaptativos de evolução por seleção direcional, usamos o modelo de Lande (1976) para avaliar a intensidade de seleção para a diferenciação fenotípica entre as populações insulares. A ideia desse modelo é definir qual a intensidade de seleção natural por geração necessária para diferenciar as médias das populações entre dois momentos no tempo, a partir de um conceito de seleção por truncamento. Esse truncamento, a cada geração, é definido como um desvio normalizado (b) e é dado por

$$b = \pm [-2 \ln \{(2\pi)^{-0.5} (z / \sigma h^2 t)\}]^{0.5}$$

onde b é o valor equivalente ao Z em uma distribuição normal e pode ser assim transformada para uma proporção de indivíduos que não devem se reproduzir para deslocar as médias das duas populações na transição continente-ilha, em um dado intervalo de tempo t . Esse valor de probabilidade, portanto, corresponde à uma área sob a curva (i.e., % de indivíduos na população) que não deveria se reproduzir (aptidão igual a zero) para que a diferenciação observada seja gerada após t gerações.

Para ajustar os modelos de Equilíbrio Deriva-Mutação (MDE) e de evolução direcional de Lande (1976) definidos brevemente acima, entretanto, é necessário conhecer diversos parâmetros demográficos, genéticos e ecológicos, especialmente em

relação à herdabilidade, variância mutacional e sistema reprodutivo. Além disso, são necessárias também outras informações ecológicas e evolutivas, tais como padrão de colonização e a abundância total das espécies. Como em geral esses parâmetros não são conhecidos para o sistema estudado, é possível utilizar procedimentos de simulação de modo a avaliar a robustez das conclusões (i.e., rejeição ou não dos modelos neutros de Turelli et al. 1988) considerando essas incertezas (Diniz-Filho & Raia 2017). Essas variáveis foram obtidas, de modo geral, a partir da literatura especializada em história e geologia de cada uma das ilhas colonizadas e eventualmente a partir da relação filogenéticas entre as espécies (Tabela 2).

Os modelos de genética quantitativa foram gerados apenas para a espécie *Amazona guildingii*, utilizada como modelo para entendermos as forças evolutivas que levaram as espécies de *Amazona* insulares a diferenciarem-se das espécies continentais. A escolha dessa espécie deu-se pelo fato dela ser mais bem estudada em nível de genética populacional, sendo sua espécie irmã *Amazona brasiliensis* uma espécie continental. Tendo então uma reconstrução de tamanho de corpo ancestral (antes da colonização da ilha) mais clara. Os caracteres comprimento do corpo e tamanho da cauda, foram excluídos das análises de genética quantitativa por não apresentarem valores de herdabilidade disponíveis na literatura. Para avaliar a robustez dos resultados dos modelos foram feitas 50.000 simulações combinando valores de parâmetros obtidos a partir de distribuições uniformes amostradas ao acaso dentro dos limites da Tabela 2. Assim, ao invés de obter um único resultado para os testes de Turelli et al. (1988) e Lande (1976, 1979), as simulações permitem gerar distribuições dessas estatísticas que podem ser avaliadas e permitir uma avaliação da robustez das interpretações da dinâmica evolutiva a partir desses modelos.

As simulações e análises de genética quantitativa evolutiva foram realizadas no *software R* (*R Core Team*, 2021), utilizando os scripts desenvolvidos para o trabalho de Diniz-Filho & Raia (2017). Ver material suplementar 4

Tabla 1. Limite superior e inferior dos parâmetros populacionais de aves utilizados nos modelos de genética quantitativa e suas respectivas referências.

Parâmetro	Sigla	Limite inferior	Limite superior	Referência
Tamanho efetivo populacional	Ne	31	312	Russello et al. 2010
Tamanho populacional	Pop	250	1000	BirdLife International
Herdabilidade do peso	h ²	0,23	0,84	Boag & Grant, 1978
Herdabilidade da asa	h ²	0,37	0,53	Boag & Grant, 1978
Herdabilidade do tarso	h ²	0,22	0,43	Boag & Grant, 1978
Herdabilidade do cúlmen	h ²	0,22	0,62	Boag & Grant, 1978
Tempo de divergência (gerações)	t	90000	100000	Ottens-Wainright, 2004
Variância entre as espécies	S ²	0,08	0,10	Russello et al. 2010
Variância dentro das espécies	σ ²	0,04	0,08	Russello et al. 2010

3. RESULTADOS

Das 9 espécies de *Amazona* em ilhas, foram consideradas para esse trabalho apenas 8, pois *Amazona imperialis* foi desconsiderada por apresentar dimorfismo sexual entre machos e fêmeas, onde as fêmeas apresentam maior tamanho corporal. Das 8 espécies 4 estão nas ilhas que correspondem as Grandes Antilhas e 3 espécies que estão nas Pequenas Antilhas.

3.1. Análise comparativa da diferenciação do tamanho corporal

Encontramos diferenciação no tamanho corporal nos diferentes caracteres, para todas as espécies analisadas. Entretanto, essa diferenciação não corresponde ao padrão esperado para caracterizarmos que as espécies estejam sob a influência da “Regra das ilhas” seguindo o modelo de Lomolino (1985). Embora as regressões OLS para a massa corpórea, o comprimento da asa e o comprimento da cauda tenham apresentado resultados significativos (Fig. 6; Tabela 2), a incorporação dos efeitos filogenéticos utilizando o PGLS mostra que, em princípio, apenas para o comprimento da cauda essa relação se manteria realmente significativa ($P = 0,032$) (Tabela 3). De modo geral, os PGLS utilizando diferentes estruturas filogenéticas para definir a covariância dos resíduos foram similares de acordo com o critério de AIC, mas é interessante colocar que, para a massa corpórea, o melhor modelo foi aquele em que a mudança de *Si* na irradiação *A. albifrons* ocorreu apenas no evento inicial de colonização e depois se estabiliza nas demais colonizações das diferentes ilhas. Esse padrão faz sentido quando os padrões de *Si* são mapeados na filogenia (Fig. 7). Para o comprimento da cauda, que apresentou uma relação inversa à regra das ilhas originais, com espécies de cauda grande aumentando

mais sua cauda na colonização, o PGLS foi ajustado com $\lambda \sim 0$, de modo que o PGLS = OLS, mas certamente é preciso considerar esses resultados com cautela em função do pequeno número de espécies.

Tabela 2. Resultados da regressão OLS da razão Si contra o valor do ancestral para os 6 caracteres analisados no gênero *Amazona*, incluindo o r^2 e o valor de P associado ao coeficiente angular.

Caráter	r^2	P-valor
Comprimento do corpo	0,225	0,234
Massa Corpórea	0,607	0,028
Tamanho da asa	0,506	0,048
Tamanho do tarso	0,052	0,586
Comprimento da cauda	0,561	0,032
Tamanho do cúlmen	0,001	0,971

Tabela 3. Resultados do PGLS da razão Si contra o valor do ancestral para os 3 caracteres cujo OLS foi significativo (Tabela 2), incluindo o r^2 do PGLS (pseudo r^2), o λ , o P-valor associado ao coeficiente angular, bem como a comparação dos AICs entre o modelo λ , $\kappa = 0$ e com a filogenia representando o evento inicial de colonização (AIC(col)) de *A. albifrons* desencadeando o gigantismo que se estabiliza e varia aleatoriamente depois

Caráter	r^2	λ	P-valor	AIC (λ)	AIC (κ)	AIC (col)
Massa Corpórea	0,58	0,99	0,028	-3,87	-2,17	-1,41
Tamanho da asa	0,51	> 0,1	0,048	-14,53	-15,35	-17,01
Comprimento da cauda	0,56	> 0,1	0,032	-5,48	-4,07	-3,73

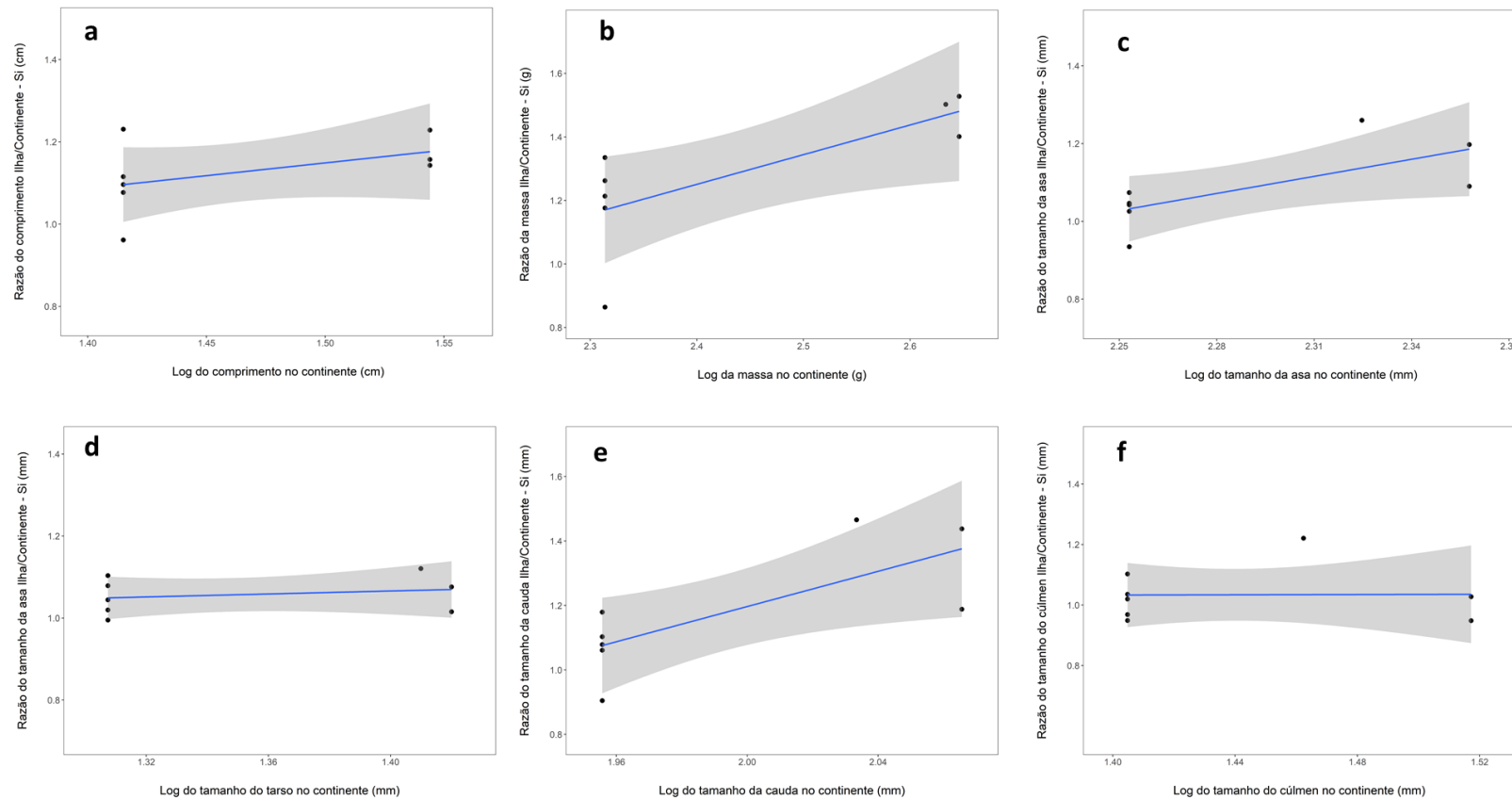


Figura 6. Relação entre a diferenciação corporal dada pela razão de Si (ilha/continente) para diferentes caracteres em espécies de *Amazona* insulares. a) comprimento do corpo, b) massa corpórea, c) tamanho da asa, d) tamanho do tarso, e) comprimento da cauda, e f) tamanho cúlmen. As retas mostram a regressão OLS, significativa para a massa corpórea ($P = 0.023$), tamanho da asa ($P = 0.048$) e comprimento da cauda ($P = 0.0324$), mas as duas primeiras deixam de ser significativas com a aplicação do PGLS.

Por outro lado, independente do padrão de relação entre S_i e o tamanho do ancestral, a maioria das espécies apresentaram aumento em seu tamanho corporal para os diferentes atributos, exceto *Amazona agilis*, que em todos os parâmetros analisados apresentou de < 1 (Tabela 2 do material suplementar), ou seja, houve uma diminuição em seu tamanho corporal quando comparamos com *A. albifrons*, a espécie continental mais próxima filogeneticamente (Fig. 7).

Dentre os diferentes caracteres expressando o tamanho corporal avaliados, a massa corporal foi o caráter que mais se diferenciou da população ancestral, sendo a espécie *A. versicolor* que apresentou o maior grau de diferenciação com 1,52. Em contrapartida o tamanho do tarso foi o que apresentou menor amplitude da diferenciação na transição continente-ilha, com valores que variam de 0,99 a 1,20, possuindo também valores iguais a 1 (Tabela 2 do Material suplementar).

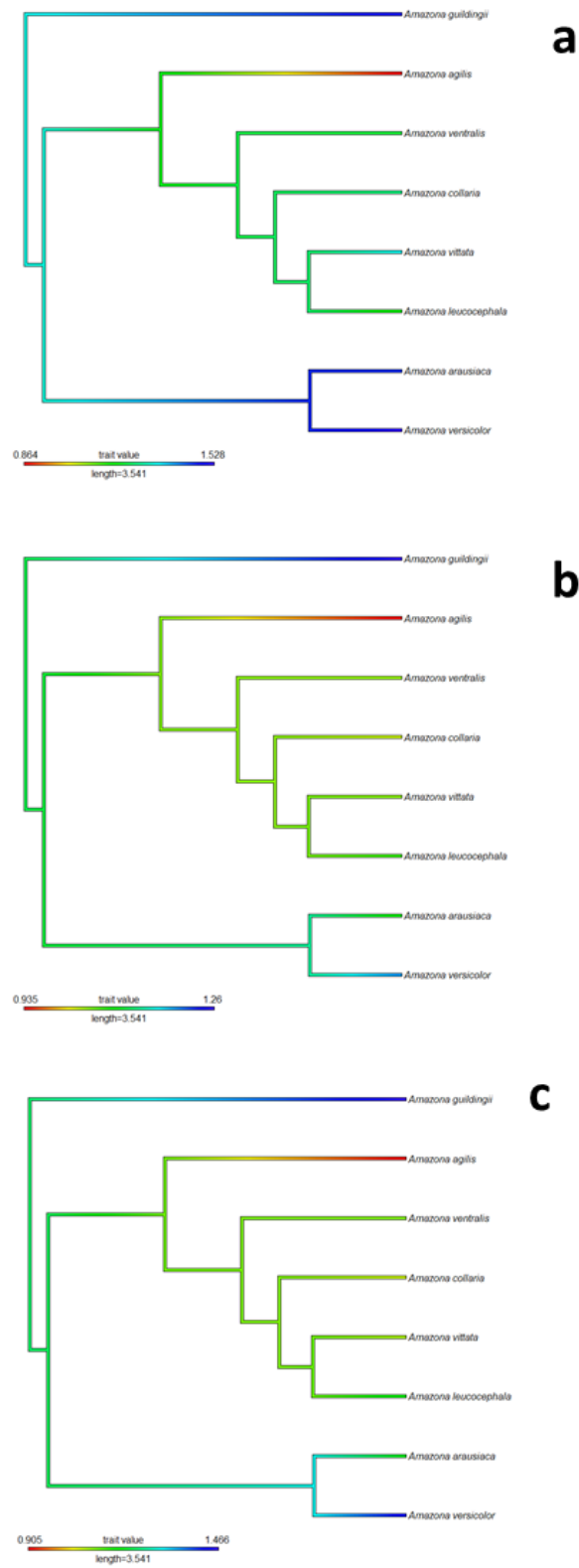


Figura 7. Mapeamento dos valores de S_i da massa corpórea (a), comprimento da asa (b) e comprimento da cauda (c) e ao longo da filogenia.

3.2. Genética quantitativa

Testamos a hipótese de evolução neutra pelo modelo Equilíbrio Deriva-Mutação (MDE) (Turelli et al. 1988). Encontramos que para os caracteres estudados a hipótese de evolução neutra foi rejeitada com alta frequência considerando as 50.000 simulações. Para a massa corporal e tamanho da asa, a hipótese neutra foi rejeitada em 100% das simulações. Tamanho do tarso e tamanho do cúlmen apresentaram 43% e 60% de rejeição da hipótese neutra, respectivamente. Assim, há mais incerteza se processos adaptativos estariam atuando na evolução desses dois caracteres.

Uma vez que o MDE foi rejeitado, aplicamos um modelo de evolução direcional de Lande (1976) para mensuramos a intensidade de seleção direcional que levou a separação entre as populações da ilha e do continente. Todos os caracteres apresentaram baixas porcentagens de indivíduos que morrem ou deixaram de se reproduzir para a diferenciação dos caracteres do tamanho corporal na espécie *A. guildingii* (Tabela 4).

A distribuição da mortalidade seletiva b para a diferenciação do tarso concentrou-se entre 3,5 e 3,8 tendo o seu pico por volta de 3,6 em 50.000 simulações, o tamanho do cúlmen apresentou resultado similar, ao tarso, no modelo de seleção de Lande. A distribuição de b para o tamanho da asa está em torno de 2,9 e 3,2, com pico em 3,1 de intensidade de seleção. Já para a diferenciação massa corporal a intensidade de seleção (b) está entre 2,4 e 3, tendo um pico por volta de 2,8 (Figura 8). Todos os caracteres apresentaram valores baixos de mortalidade, indicando que para a diferenciação do tamanho corporal ilha/continente poucos indivíduos morreram ou deixaram de reproduzir, num contexto de processos evolutivos por meio da seleção natural.

Tabela 4. Resultados dos modelos de genética quantitativa da diferenciação de tamanho corporal entre *Amazona guildingii* (ilha) e *Amazona brasiliensis* (continente). Demonstrando a estatística de Turelli et al. (1988) (MDE) com seu valor médio e a frequência de Seleção direcional (significativa > 5%), estatística de Lande (1976) com seu valor de intensidade seletiva (*b*) e intensidade de mortalidade seletiva. Para os caracteres massa corporal (g), tamanho da asa (mm), tarso (mm) e tamanho do cúlmen (mm)

Parâmetro	MDE			Seleção Direcional
	Média	Seleção	<i>b</i>	Mortalidade
	Direcional		Seletiva	
Asa	277,5	100%	3,09	0,0009
Massa	1443	100%	2,83	0,002
Tarso	4,5	43%	3,65	0,0001
Cúlmen	5,4	60%	3,65	0,0001

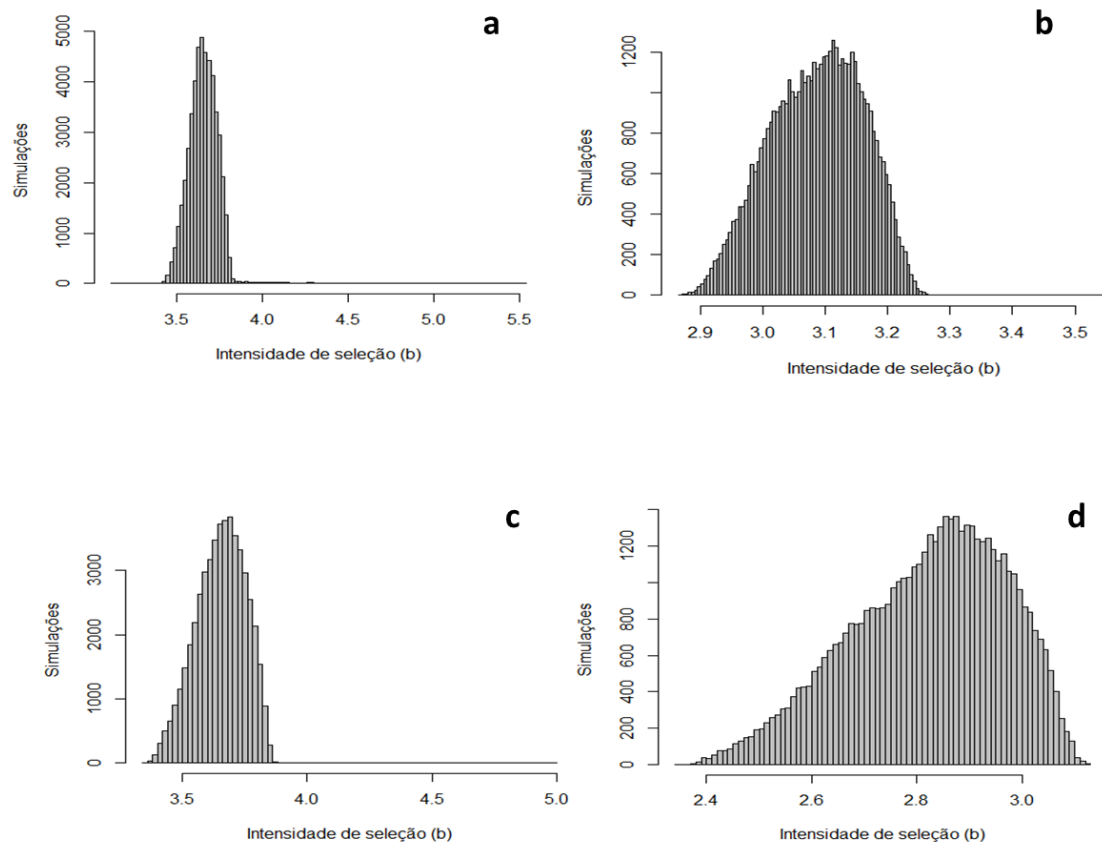


Figura 8. Distribuição da mortalidade seletiva (b) em 50.000 simulações para os diferentes caracteres analisados, de acordo com o modelo de Lande (1976). a) distribuição da mortalidade seletiva para a diferenciação do tamanho do tarso, b) distribuição da mortalidade seletiva para a diferenciação do tamanho da asa, c) distribuição da mortalidade seletiva para a diferenciação do tamanho do cúlmen e b) distribuição da mortalidade seletiva para a diferenciação da massa corporal.

4. DISCUSSÃO

No presente trabalho foi encontrada diferenciação quando comparamos espécies insulares e espécies continentais de aves do gênero *Amazona*. Nesse sentido, existem duas questões principais a serem discutidas em relação aos resultados das análises realizadas aqui, primeiro em um contexto de análises comparativas e, em um segundo momento, considerando os modelos de genética quantitativa evolutiva.

Primeiramente, as análises comparativas realizadas sugerem que, de modo geral, não existe um padrão na relação entre S_i e tamanho ancestral para os caracteres analisados, de modo que essa diferenciação não segue o padrão descrito na regra das ilhas conforme Lomolino (1985), onde espécies de tamanho corporal grande tendem a diminuir seu tamanho ao colonizarem uma ilha. A expectativa inicial para *Amazona* seria encontrar um processo de nanismo insular, já que o grupo apresenta tamanho de corpo relativamente grande para aves, em geral. Esse resultado pode apresentar viés já que há pouca variação nos caracteres analisados e por se tratar de um conjunto pequeno de espécies. Além disso, embora para 3 caracteres (i.e., massa corpórea, tamanho da asa e tamanho da cauda) as regressões entre S_i e tamanho do ancestral sejam significativas em princípio, a incorporação dos efeitos filogenéticos por meio de PGLS onde, diferentes estruturas filogenéticas mostra que, com exceção do comprimento da cauda, o gigantismo seria, em geral, independentemente do tamanho ancestral.

De modo geral, o tamanho corporal das aves insulares tende a está relacionado com o tamanho no continente, seguindo a regra das ilhas, e em princípio tanto a temperatura e a sazonalidade são importantes para determinar o grau de gigantismo e nanismo (Benitez-Lopez et al. 2021). Entretanto, as análises gerais para aves, conforme o

trabalho recente de Benitez-Lopez et al. (2021), mostram uma relação fraca entre o *Si* e o tamanho ancestral, o que é especialmente aplicado quando as ilhas são grandes e próximas ao continente (ver Fig. 4 de Benitez-Lopez et al. 2021). De qualquer modo, como existe muita variação residual, isso significa que existirão muitos grupos de aves que irão apresentar padrões diferentes nessa relação.

Entretanto, mesmo que de modo geral não exista uma associação entre *Si* e tamanho (positiva ou negativa), é importante considerar que praticamente todas as espécies analisadas aqui, para os diferentes caracteres, tenderam a aumentar seu tamanho corporal ao colonizarem uma ilha. Essa tendência ao aumento de tamanho em Psittaciformes foi observada também por Benitez-Lopez (2021), onde considerando a massa corporal, os Psittaciformes apresentaram uma leve tendência ao gigantismo insular. A tendência ao gigantismo pode ser observada também em outros grupos de aves em ilhas, como, por exemplo, o Dodô (*Raphus cucullatus*) representante da família Columbidae e que era endêmico da ilha Maurício, *Leptoptilos robustus* uma espécie de cegonha que podia alcançar 1,80 metros de altura e a espécie de papagaio *Heracles inexpectatus*, uma espécie extinta da Nova Zelândia e estimasse pesar por volta de 7 quilos. A insularidade, para alguns grupos de aves, pode ter uma tendência ao gigantismo, como a observada aqui para *Amazona*.

No caso de *Amazona*, uma questão importante está nos cenários de colonização das diferentes ilhas, sendo difícil definir que ancestrais distintos tenham dado origem às várias espécies nas ilhas, especialmente dentro da “irradiação *A. albifrons*”, Para os 3 caracteres que mostram mais claramente uma diferenciação e uma tendência ao gigantismo (massa corpórea, tamanho da asa e comprimento da cauda), o mapeamento dos valores de *Si* na filogenia (Fig. 4) mostra que, uma vez que as espécies se

diferenciaram do ancestral presumido (*A. albifrons*), não houve muita diferenciação, e que a espécie mais basal do clado era bem menor. Esse cenário, de fato, foi testado utilizando-se um dos PGLS que, de fato, se mostrou o melhor ajuste para o comprimento da asa (embora a diferença entre os PGLS tenha sido pequena). A relação entre o *Si* e o tamanho do corpo, positiva e marginalmente significativa pelo PGLS, sugere, portanto, um efeito de gigantismo nessa transição para ambientes insulares. Essa transição deve ter ocorrido de *A. albifrons* para *A. ventralis* (a espécie mais próxima, de acordo com a filogenia) e, posteriormente, outros eventos de colonização em outras ilhas não desencadearam grandes mudanças fenotípicas (como esperado por um modelo pontuado e pelo fato da adaptação ao ambiente insular já ter ocorrido; Raia e Meiri 2011). Um aumento no tamanho do corpo, de modo geral, ocorre também nas duas outras irradiações, de modo que teríamos pelo menos 3 evidências mais ou menos independentes de que, ao colonizar ilhas, as espécies de *Amazona* tendem a aumentar de tamanho (independentemente do tamanho ancestral).

Nesse sentido, apesar do pouco poder estatístico em função do pequeno número de espécies e eventos independentes de colonização das ilhas, é interessante avaliar se esse padrão de gigantismo pode ser atribuído ou não a eventos adaptativos (reforçando assim o argumento de que o evento inicial no clado *A. albifrons*, por exemplo, desencadeou a mudança no fenotípico que depois se estabilizou durante a colonização das demais ilhas). Os modelos de genética quantitativa mostram que a diferenciação dos caracteres de *Amazona guildingii* (espécie usada para representar as espécies insulares de *Amazona*) se deu através da seleção direcional em pelo menos dois caracteres, massa corporal e tamanho da asa. Segundo o modelo de equilíbrio deriva-mutação, a diferenciação desses dois caracteres entre as espécies de ilhas e continente é muito grande

para ser atribuída a processos neutros de diferenciação. Por outro lado, esse modelo mostra que, para o tamanho do tarso e tamanho do cúlmen, não há evidência de que esses dois caracteres entejam se diferenciando por processos estocásticos ou por seleção natural.

A diferenciação dos diferentes caracteres pode ser resultada de diversas pressões de seleção que o ambiente insular submete a espécie. Como, por exemplo, a evolução do tamanho do cúlmen pode estar associado a mudanças na disponibilidade de recursos, mudanças no clima e dieta dos indivíduos (Campbell-Tennant *et al.* 2015). Entretanto, a dieta das espécies do gênero *Amazona* é generalista, são capazes de se alimentar de flores, frutos de diferentes densidades e tamanhos, sementes e folha (Burgio *et al.* 2019). Provavelmente, para esse caractere, a transição continente-ilha não tenha sido suficiente para alterar os forçar evolutivas que já atuavam no seu estado ancestral, já que em 50.000 simulações apenas em 43% a diferenciação do tamanho do tarso era explicada por seleção direcional.

A diferenciação dos caracteres massa corporal e tamanho da asa são mais bem compreendidos pensando em termos de seleção natural. Na espécie *Amazona guildingii* a massa corporal foi o caráter que mais se diferenciou na transição continente-ilha, onde a população aumentou seu tamanho corporal na ilha. Esses dois caracteres estão intimamente relacionados com a capacidade de forrageio das aves, processos metabólicos capacidade de fuga dos predadores e competição intraespecífica. Logo, o aumento observado na massa corporal e no tamanho da asa apresentam tendencia a aumentar através da seleção natural. Lomolino (1985) discute que a liberação de predadores e de competição seriam um dos principais fatores que levariam uma espécie a aumentar seu

tamanho corporal no ambiente insular. Em nossos modelos esses caracteres estar sobre pressões de seleção direcional, o que pode corroborar com as ideias de Lomolino.

Lomolino (2013) discute que o tempo de isolamento da espécie em um ambiente insular pode aumentar a magnitude da diferenciação entre as populações do continente e da ilha, já que espécies de mamíferos paleo-insulares apresentam maior grau de gigantismo ou nanismo que espécies isoladas recentemente. Entretanto, há trabalhos que demonstram que em poucas gerações a diferenciação no ambiente insular é notória (Diniz-Filho *et al.* 2019 & Diniz-Filho *et al.* 2021). Baxter-Gilbert (2020) demonstrou, através de dados empíricos, que duas populações de sapos isoladas por 100 anos possuem diferenciação suficiente e mostram o padrão esperado de acordo com a regra das ilhas. Isso reforça a ideia de que o esperado na regra das ilhas não pode ser generalizado para o gênero *Amazona*, já que, por exemplo, a espécie *Amazona guildingii* está isolada por cerca de 1 MA. Por outro lado, o tempo de diferenciação apenas não reflete a dinâmica evolutiva, especialmente considerando que em ilhas próximas ao continente tendem a ter menos diferenciação (Lomolino *et al.* 2012, 2013; Benitez-Lopes *et al.* 2021). A existência de fluxo gênico tende a diminuir os efeitos de diferenciação e quanto maior o tempo de isolamento da ilha em si, maior seria a possibilidade de que eventos como flutuações no nível do mar e mesmo eventos aleatórios de colonização de longa distância aumentem o fluxo gênico entre as populações na ilha e no continente e, desse modo, diminuam a magnitude e a velocidade da diferenciação.

Concluimos que, nossos resultados não corroboram o padrão esperado de diferenciação do tamanho corporal em espécies insulares (Lomolino, 1985). Entretanto encontramos uma tendência ao gigantismo em *Amazona*, o que pode ser vir de encontro ao observado para outros grupos de aves insulares. Encontramos que a diferenciação do

tamanho corporal nos nossos resultados pode ser explicada por seleção natural em pelo menos dois caracteres (massa corporal e tamanho da asa). Esses resultados e essas interpretações parecem consistentes mesmo considerando o pequeno número de espécies analisadas e as incertezas em relação aos cenários de colonização que levariam aos eventos de diferenciação morfológica nas ilhas. De qualquer modo, outros trabalhos, utilizando um maior número de espécies deste e outros gêneros de psitacídeos, em uma escala filogenética maior, pode mostrar resultados interessantes e mais conclusivos sobre os processos envolvidos nesse gigantismo com base nos métodos utilizados neste estudo.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barton, N. H. & Turelli, M. (1989). Evolutionary quantitative genetics: how little do we know? *Ann. Rev. Genet.* 23, 337-370.
- Baxter-Gilbert J., Riley J. L., Wagener C., Mohanty N. P. & Measey J. (2020). Shrinking before our isles: the rapid expression of insular dwarfism in two invasive populations of guttural toad (*Sclerophrys gutturalis*). *Biol. Lett.* 16. doi: 10.1098/rsbl.2020.0651.
- Benítez-Lópes, A., Santini, L., Gallego-Zamarano, J., Milá, B., Walkden, P., Huijbregts, M. A. J. & Tobias, J. A. (2021) The island. Rule explains consistent patterns of body size evolution across terrestrial vertebrates. *Nat. Ecol.Evol.*, 5, 768-786. doi: s41559-021-01426-y.
- Biddick, M., Hendriks, A. & Burns, K. (2019) Plants obey (and disobey) the island rule. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 17632-17634. doi: 10.1073/pnas.1907424116.
- Boag, P. T. & Grant, P. R. (1978) Heritability of external morphology in Darwin's finches. *Nature*, 274, 24. doi: 10.2307/2408404.
- Boyer, A. G. & Jetz, W. (2010) Biogeography of body size in Pacific Island birds. *Ecography*, 33, 369-379. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010. 06315.x.

- Bromham, L. & Cardillo, M. (2007). Primates follow the ‘island rule’: implications for interpreting *Homo floresiensis*. *Biol. Lett.*, 3, 398–400. doi: /10.1098/rsbl.2007.0113.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M. J., Soejono, R.P., Jatmiko., Wayhu Saptomo, E. & Rokus Awe Due (2004). A new small-bodied hominin from the late pleistocene of flores, indonesia. *Nature*, 431, 1055-1061. doi: 10.1038/nature02999.
- Burgio, K. R., Davis, K. E., Dreiss, L. M., Klingbeil, B. T., Cisneros, L. M., Presley, S. J., & Willig, M. R. (2019). Phylogenetic supertree and functional trait database for all extant parrots. *Data in Brief.*, 24,103882. doi: 10.1016/j.dib.2019.103882c.4682327.
- Campbell-Tennant, D.J.E., Gardner, J.L., Kearney, M.R. & Symonds, M.R. (2015). Climate-related spatial and temporal variation in bill morphology over the past century in Australian parrots. *J. Biogeogr.*, 42, 1163-1175. doi: 10.1111/jbi.12499.
- Cheng, R.C. & Kuntner, M. (2015) Disentangling the Size and Shape Components of Sexual Dimorphism. *Evol. Biol.*, 42, 223–234. doi:10.1007/s11692-015-9313-z.
- Clegg, S.M. & Owens, I. P. F. (2002) The “island rule” in birds: medium body size and its ecological explanation. *Proc. R. Soc. B*, 269, 1359-1365. doi: 10.1098/rspb.2002.2024.
- Diniz-Filho, J. A. F. (2000). *Métodos Filogenéticos Comparativos*. Holos, Ribeirão Preto.
- Diniz-Filho, J. A. F. & Raia, P. (2017). Island rule, quantitative genetics and brain-body size evolution in *Homo floresiensis*. *Proc. R. Soc. B* 284, 20171065. doi: 10.1098/rspb.2017.1065.
- Diniz-Filho J. A. F., Jardim L., Rangel T. F., Holden P. B., Edwards N. R., Hortal J., Santos A. M. C. & Raia P. (2019). Quantitative genetics of body size evolution on islands: an individual-based simulation approach. *Biol. Lett.*, 15, doi: 10.6084/m9.figshare.
- Diniz-Filho, J.A.F., Santos, A.M.C., Barreto, E., Naves, F., Santos, W., Souza, K.S., Santos-Silva, R., Dobrovolski, R., Soares, T.N., Tidon, R., Spigoloni, Z.A., Rangel, T.F., Raia, P., Hortal, J. & Jardim, L. (2021) Quantitative genetics of extreme insular

- dwarfing: The case of red deer on Jersey. *J. Biogeogr.*, 48, 1720-1730. doi: 10.1111/jbi.14109.
- Faurby, S. & Svenning, J. C. (2016) Resurrection of the Island Rule: Human-Driven Extinctions Have Obscured a Basic Evolutionary Pattern. *Am. Nat.*, 187, 812-820. doi: 10.1086/686268.
- Forshaw, J. M. (2010). *Parrots of the World*. Princeton, Princeton University Press. Página 129.
- Foster, J. B. (1964). Evolution of Mammals on Islands. *Nature*, 202, 234–235.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *Am. Nat.*, 160, 712–726.
- Grant, P. R. & Grant, B. R. (2011). *How and why species multiply: the radiation of darwin's finches*. Princeton, NJ, USA: princeton university press.
- Jetz W, Thomas G.H., Joy JB, Hartmann K & Mooers A.O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444-448. doi: 10.1038/nature11631.
- Lande, R. (1976). Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution*. 30:314-334. doi: 10.2307/2407703.
- Lande, R. (1979). Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain:body size evolution. *Evolution*. 33:402-416. doi: 10.2307/2407630.
- Lokatis, S. & Jaschke, J. M. (2018) The island rule: An assessment of biases and research trends. *J. Biogeogr.*, 45, 289-303. doi: 10.1111/jbi.13160.
- Lomolino, M. V. (1985). Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *Am. Nat.*, 125, 301-316.
- 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. *J. Biogeogr.*, 39, 842-854. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02656.x.

- Lomolino, M.V., van der Geer, A.A., Lyras, G.A., Palombo, M.R., Sax, D.F. and Rozzi, R. (2013). Of mice and mammoths: generality and antiquity of the island rule. *J. Biogeogr.* 40, 1427-1439. doi:10.1111/jbi.12096.
- Long, E. S., Courtney, K.S., Lipper, J.C. & Wall-Scheffler, C.M. (2019). Reduced body size of insular black-tailed deer is caused by slowed development. *Oecologia*, 189, 675–685. doi: 10.1007/s00442-019-04367-3.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, Princeton University Press.
- Maurer, B. A., Brown, J. H. & Rusler, R. D. (1992). The micro and macro in body size evolution. *Evolution*, 46, 939-953. doi: 10.2307/2409748.
- Meiri, S. (2007). Size evolution in island lizards. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 16, 702-708. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007. 00327.x.
- Meiri, S., Cooper, N. & Purvis, A. (2008). The island rule: made to be broken? *Proc. R. Soc. London B*, 275, 141-148. doi: 10.1098/rspb.2007.1056.
- Meiri, S., Dayan, T. & Simberloff, D. (2004). Body size of insular carnivores: little support for the island rule. *Am. Nat.*, 163, 469-479. doi: 10.1086/382229.
- Meiri, S., Raia, P. & Phillimore, A. 2010. Slaying dragons: limited evidence for unusual body size evolution on islands. *J. Biogeogr.*, 38, 89-100.
- Moen, D.S. & Wiens, J.J. (2009). Phylogenetic evidence for competitively driven divergence: body-size evolution in treefrogs (Hylidae: *Osteopilus*). *Evolution*, 63, 95-214. doi:10.1111/j.1558-5646.2008. 00538.x.
- Ottens-Wainright, P. Halanych, K. M., Eberhard, J. R., Burke, R. I., Wiley, J. W., Gnam, R. S. & Aquilera, X. G. (2004). Independent geographic origins of the genus *Amazona* in the West Indies. *J. Carib. Ornith.*, 17, 23-49.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884.

- Palkovacs, E. P. (2003). Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos*, 103, 37–44. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12502.x.
- Palmer, M. (2002). Testing the ‘island rule’ for a tenebrionid beetle (coleoptera, tenebrionidae). *Acta Oecol.*, 23, 103-107.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Raia, P., Meiri, S., 2011. The tempo and mode of evolution: body sizes of island mammals. *Evolution*, 65, 1927-1934.
- Revell, L. (2010). Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods Ecol. Evol.*, 1, 319-329. Doi 10.1111/j.2041-210X.2010.00044.x.
- Russello, M. A., Stahala, C., Lalonde, D., Schmidt, K. L., Amato, G. (2010) Cryptic diversity and conservation units in the Bahama parrot. *Conserv. Genet.*, 11, 1809-1821. doi: 10.1007/s10592-010-0074-z.
- Turelli, M., Gillespie, J. H., Lande, R. (1988). Rate tests for selection on quantitative characters during macroevolution and microevolution. *Evolution*, 42, 1085-1089.
- Ulaski, M. E., Finkle, H., Westley, P.A.H. (2020). Direction and magnitude of natural selection on body size differ among age-classes of seaward-migrating Pacific salmon. *Evol. Appl.*, 13, 2000– 2013. doi: 10.1111/eva.12957.
- Van Valen, L., 1973. Pattern and the balance of nature. *Evol. Theory*, 1, 31-49.
- Wikelski, M. and Trillmich, F. (1997). Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: an island comparison. *Evolution*, 51, 922-936. doi: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb03673.x.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela suplementar 1: Conjunto de dados originais. Nome das espécies insulares e sua(s) respectiva(s) ilha(s) de ocorrência, seu comprimento, em centímetros (cm), massa, em gramas (g), comprimento da asa, em milímetros (mm), comprimento do tarso, em milímetros (mm), comprimento da cauda, em milímetros (mm) e comprimento do cúlmen, em milímetros (mm).cúlmen

Espécies insulares	Espécies ancestrais	Distribuição	Comprimento (cm)	Massa (g)	Asa (mm)	Tarso	Cauda (mm)	Cúlmen (mm)
<i>Amazona agilis</i>		Jamaica	25	178	167,4	20,2	81,7	24,1
<i>Amazona collaria</i>		Jamaica	28,5	260	183,7	20,7	95,8	25,9
<i>Amazona leucocephala</i>	<i>A. albifrons</i>	Cuba/Bahamas/Ilhas Cayman	32	242,3	192,3	21,9	106,5	24,6
<i>Amazona ventralis</i>		Haiti/República Dominicana	28	250	186,7	21,2	99,6	26,3
<i>Amazona vittata</i>		Porto Rico	29	275	187,4	22,4	97,4	28
<i>Amazona guildingii</i>	<i>A. brasiliensis</i>	São Vicente e Granadinas	40	646	266,1	28,8	158,3	35,4
<i>Amazona arausiaca</i>	<i>A. oratrix</i>	Dominica	40,5	620	248,4	26,7	138,2	31,2
<i>Amazona versicolor</i>		Santa Lucia	43	676	272,9	28,3	167,2	33,8

Tabela suplementar 2: Valores da razão de Si para as nove espécies de *Amazona* insulares. Razão ilha/continente para os caracteres de tamanho corporal comprimento corporal (cm), massa corporal (g), tamanho da asa (mm), tamanho do tarso (mm), tamanho da cauda (mm) e tamanho do cúlmen (mm).

Espécie insular	Si-comprimento	Si-massa	Si-asa	Si-tarso	Si-cauda	Si-cúlmen
<i>A. agilis</i>	0,962	0,864	0,935	0,995	0,905	0,949
<i>A. arausiaca</i>	1,157	1,401	1,090	1,015	1,188	0,948
<i>A. collaria</i>	1,096	1,262	1,026	1,020	1,061	1,020
<i>A. ventralis</i>	1,077	1,214	1,042	1,044	1,103	1,035
<i>A. versicolor</i>	1,229	1,528	1,197	1,076	1,438	1,027
<i>A. leucocephala</i>	1,231	1,176	1,074	1,079	1,179	0,969
<i>A. vittata</i>	1,115	1,335	1,046	1,103	1,079	1,102
<i>A. guildingii</i>	1,143	1,502	1,260	1,121	1,466	1,221

Material Suplementar 3 – Script para Análise Comparativa (PGLS)

```
library(ape)
library(phytools)
library(picante)
library(geiger)
library(nlme)
library(phylobase)
library(adephylo)

phy <- read.tree("amazona_filogenia.nwk")
plot(phy)

#TRAITS
traits <- read.table("dados_amazona2.txt",h=T,row.names=1)
spp.isl <- row.names(traits)

species.stay <- spp.isl
phy.I <- drop.tip(phy,phy$tip.label[-match(species.stay,phy$tip.label)])
plot(phy.I)
phy.I$tip.label
```

```
#write.tree(new.tree,"amazona_island.nwk")

#IR MUDANDO PARA OS 6 ATRIBUTOS
head(traits)
#1 2
#3 4
#4 5
#5 6
#7 8
#9 10
traits <- read.table("dados_amazona2.txt",h=T,row.names=1)
spp.isl <- row.names(traits)

S <- as.matrix(traits[,9]/traits[,10])
T <- as.matrix(log(traits[,10]))
rownames(S) <- row.names(traits)
rownames(T) <- row.names(traits)

summary(lm(S~T))
plot(T,S,xlabel="Massa (ancestral)",ylab="Si",cex=1,pch=16)
```

#Mapping

```
phy_S <-phylo4d(phy.I,S) #body size and brain size
```

```
table.phylo4d(phy_S, show.tip.label = T, show.node.label = F, center=FALSE, ratio.tree = 0.75, box = FALSE, cex.symbol = 1, cex.label = 0.8)
```

```
Sn <-as.vector(S)
```

```
names(Sn) <-phy.I$tip.label
```

```
contMap(phy.I,Sn)
```

#Signal original

```
phylosig(phy.I,S,method="lambda",test=T) #likelihood test for lambda=0
```

```
phylosig(phy.I,T,method="lambda",test=T) #likelihood test for lambda=0
```

#PGLS

```
res.ols <-as.matrix(lm(S~T)$residuals)
```

```
summary(lm(S~T))
```

```
AIC(lm(S~T))
```

```
rownames(res.ols) <-row.names(traits)
```

```
phylosig(phy.I,res.ols,method="lambda",test=T) #likelihood test for lambda=0
```

```
pgls.isl <-phyl.resid(phy.I,T,S,method="lambda")
```

```
pgls.isl$beta
```

```
pgls.isl$lambda
```

```
res.pglsl <-pgls.isl$resid
```

```
1 - var(res.pglsl)/var(S) #pseudo-R2
```

```
#PGLS Sig. NLME
```

```
lambda.isl <-pgls.isl$lambda
```

```
lambda.isl <-ifelse(lambda.isl > 1,1,lambda.isl)
```

```
traits <-as.data.frame(cbind(S,T))
```

```
colnames(traits) <-c("S", "T")
```

```
pgls2 <-gls(S ~ T, correlation = corPagel(lambda.isl,phy = phy.I,fixed=T),data = traits, method = "ML")
```

```
summary(pglsl2)
```

```
lambda.isl
```

```
#PGLS with Kappa
```

```
phy.punct <-rescale(phy.I,model="kappa",0)
```

```
plot(phy.punct)
```

```
#PGLS with lambda01
```

```
phy.lambda01 <-rescale(phy.I,model="lambd",0.1)
```

```
plot(phy.lambda01)
```

```
#PGLS with lambda1
```

```
phy.orig <-rescale(phy.I,model="lambd",1)
```

```
plot(phy.orig)
```

```
pgls3 <-gls(S ~ T, correlation = corPagel(1,phy = phy.punct,fixed=T),data = traits, method = "ML")
```

```
summary(pgls3)
```

```
1 - var(pgls3$residuals)/var(S) #pseudo-R2
```

```
#Colapsing the albifrons transition
```

```
plot(phy.I, show.tip.label = T)
```

```
nodelabels()
```

```
tiplabels()
```

```
phy.I$edge
```

```
phy.col <-phy.I
```

```
phy.col$edge.length[7] <- 0.001
```

```
phy.col$edge.length[8] <- 0.001
```

```
phy.col$edge.length[12] <- 0.1
```

```
phy.col$edge.length[11] <- 0.1
```

```
phy.col$edge.length[10] <- 0.1
```

```
phy.col$edge.length[9] <- 0.1
```

```
plot(phy.col, show.tip.label = T)
```

```
pgls4 <- gls(S ~ T, correlation = corPagel(1, phy = phy.col, fixed=T), data = traits, method = "ML")
```

```
summary(pgl4)
```

```
1 - var(pgl4$residuals)/var(S) #pseudo-R2
```

Material Suplementar 4 – Script para modelos de genética quantitativa

```
#Incerteza
```

```
nsim <-50000
```

```
b_out <-matrix(0,nsim,15)
```

```
Fcrit <-qf(0.975, 1, 1000000, lower.tail = TRUE, log.p = FALSE)
```

```
for(i in 1:nsim){
```

```
  #DATA
```

```
  #guildingii x brasiliensis (tamanho da asa(mm))
```

```
  anc <- 211
```

```
  deriv <-266
```

```
  cv <-0.04 #coeficiente de variação
```

```
  mass1 <- rnorm(1,anc,0.04*anc)
```

```
  mass2 <-rnorm(1,deriv,0.04*deriv)
```

```
  mass1 <-ifelse(mass1 <= mass2, mass2+(0.04*mass2),mass1)
```

```
  u1 <-log(mass1)
```

```
u2 <-log(mass2)

#uniform distribution...

h2w <-runif(1,0.37,0.53) #herdabilidade dentro da pop.

sdw <-runif(1,0.05,0.10)

Area <-389 #area da ilha

Density.min <-2.5

Density.max <-9.9

minN <-Density.min*Area*0.25 #Ratio Ne/N = 0.25 # pop. efetiva minima

maxN <-Density.max*Area*0.25 #Ratio Ne/N = 0.25 # pop. efetiva maxima

Ne <-runif(1,minN,maxN)

tgen <-15 #tempo de geração

gen <-round(runif(1,90000,100000)) #número de gerações

#RATES

lomolino <- mass2/mass1 #escala natural

Hald <-(deltaU/sdw)/gen #quantos Haldanes
```

```
#MODELOS

#Turelli

dif <- (u1-u2)^2

F1 <- dif / (((sdw^2)*h2w*gen)/(Ne))

P1 <- df(F1,1,100000)

nse1 <- ifelse(F1 > Fcrit,1,0)

#Lande

deltaU <- u1-u2 # dif. em escala log

b <- sqrt(-2*log(sqrt(2*pi) * ((deltaU)/(sdw*h2w*gen))))

mort <- 1-pnorm(b)

#gradientes de seleção

E_shift <- h2w * sdw * gen * exp(-0.5*(b^2))/(sqrt(2*pi))

R1 <- E_shift/gen # equal to (sdw * exp(-0.5*(b^2))/(sqrt(2*pi)) *h2w)

S1 <- (sdw) * exp(-0.5*(b^2))/(sqrt(2*pi))

grad <- -S1/(sdw^2)
```

```
grad.sd <- grad*sdw
grad.u <- grad * u1
#OUTPUT
b_out[i,1] <-h2w
b_out[i,2] <-sdw
b_out[i,3] <-Ne
b_out[i,4] <-anc
b_out[i,5] <-gen
b_out[i,6] <-Hald
b_out[i,7] <-F1
b_out[i,8] <-P1
b_out[i,9] <-nsl
b_out[i,10] <-b
b_out[i,11] <-mort
b_out[i,12] <-S1
```

```
b_out[i,13] <-grad
b_out[i,14] <-grad.u
b_out[i,15] <-lomolino
}

write.table(b_out,"Output_GenQuant_asa.txt")

#MODELOS

#Turelli (neutral evolution)

sum(ifelse(b_out[,9]==1,1,0))/nsim #frequência de seleção natural s

hist(b_out[,7],nclass=200)

median(b_out[,7])

quantile(b_out[,7],p=c(0.025,0.975))

#Lande CH (intensity of natural selection)

hist(b_out[,10],nclass=200) #Z
```

```
median(b_out[,10])
```

```
quantile(b_out[,10],p=c(0.025,0.975))
```

```
hist(b_out[,11],nclass=100,col="gray",xlab="Selection intensity (b)",ylab="Simulations",main="")
```

```
median(b_out[,11])
```