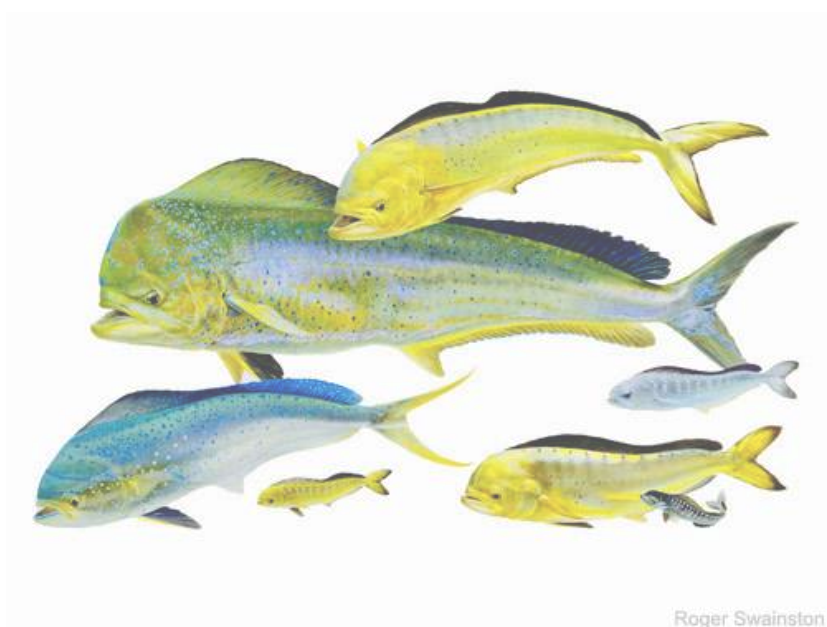




UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

CLÁUDIO ANTÔNIO DE MOURA PEREIRA

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA DO DOURADO (*CORYPHAENA  
HIPPURUS*: PERCIFORMES, CORYPHAENIDAE) DA COSTA BRASILEIRA E AS  
IMPLICAÇÕES NA CONSERVAÇÃO DE UM RECURSO PESQUEIRO NO MUNDO**



Recife  
2022

CLÁUDIO ANTÔNIO DE MOURA PEREIRA

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA DO DOURADO (*CORYPHAENA  
HIPPURUS*: PERCIFORMES, CORYPHAENIDAE) DA COSTA BRASILEIRA E AS  
IMPLICAÇÕES NA CONSERVAÇÃO DE UM RECURSO PESQUEIRO NO MUNDO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como pré-requisito obrigatório para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

**Orientadora:** Profa. Dra. Mônica Lúcia Adam

Recife

2022

Catálogo na Fonte:  
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB4/1788

Pereira, Cláudio Antônio de Moura

Diversidade e estrutura genética do dourado (*Coryphaena Hippurus*: Perciformes, Coryphaenidae) da costa brasileira e as implicações na conservação de um recurso pesqueiro no mundo / Cláudio Antônio de Moura Pereira. – 2022.

63 f. : il.

Orientadora: Profa. Dra. Mônica Lúcia Adam.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Recife, 2022.

Inclui referências.

1. Peixes. 2. Ictiologia. 3. Genética animal. I. Adam, Mônica Lúcia (orientadora). II. Título.

597

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2022-257

CLÁUDIO ANTÔNIO DE MOURA PEREIRA

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA DO DOURADO (*CORYPHAENA HIPPURUS*: PERCIFORMES, CORYPHAENIDAE) DA COSTA BRASILEIRA E AS IMPLICAÇÕES NA CONSERVAÇÃO DE UM RECURSO PESQUEIRO NO MUNDO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como pré-requisito obrigatório para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Aprovado em: 23 / 02 / 22

**BANCA EXAMINADORA**

---

Profa. Dra. Mônica Lúcia Adam  
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE (Orientadora)

---

Profa. Dra. Rosângela Paula Teixeira Lessa  
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

---

Profa. Dra. Joana Isabel Espirito Santo Robalo (Examinadora Externa)  
Instituto Universitário de Ciência Psicológicas, Sociais e da Vida - ISPA

---

Profa. Dra. Silvia Helena Sofia (Examinadora Externa)  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Prof. Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto (Suplente)  
Universidade de São Paulo - USP

---

Prof. Dr. João Lucas Leão Feitosa (Suplente)  
Universidade Federal de Pernambuco

À minha mãe, dona Betânia  
e a minha irmã Letícia  
(*in memoriam*), dedico.

## AGRADECIMENTOS

Confesso que antes mesmo de escrever este trabalho eu já imaginava a quantidade de pessoas que eu precisaria agradecer. Na minha visão, qualquer trabalho científico é feito por muitas mãos. Independente da área, abordagem, finalidade, qualquer coisa. O ponto “xis” é que quando lemos um trabalho, esquecemos que por trás daquele texto, daquele nome, existe uma pessoa com uma história. Aqui, faço questão de agradecer à todos que em algum grau tenham feito parte dela.

Primeiramente agradeço aos meus pais. **Dona Betânia** (minha querida mãe), obrigado por ter feito tudo que fez por mim. Por ter feito tanto. Não tenho palavras para agradecer. Infelizmente eu não a tenho mais aqui comigo para acompanhar mais uma vitória do seu “Netinho”, mas tenha certeza que absolutamente tudo que eu sou e que eu venha a ser um dia é fruto da sua dedicação e amor por mim. Te amo de coração e meio. Pra além de quando eu respirar. **Seu Moises** (meu querido pai), perdi as contas de quantas vezes o vi sair antes do sol nascer para acabar seus estudos, estudos estes que o senhor não teve a oportunidade de finalizar antes porque sua vida era trabalho, trabalho e mais trabalho. Prometo para o senhor que todo esse esforço não foi em vão. Tenha certeza de uma coisa: se eu um dia for metade do homem que o senhor é, pode ter certeza que vou me sentir realizado em absoluto. Te amo de coração e meio.

Minha irmã **Thais**, desde que mainha se foi você me sustentou como se fosse seu filho. Que responsabilidade hein? Mas isso você tirou de letra, é só ver como minha sobrinha **Letícia** é a coisa mais linda desse mundo (depois de Marina, claro). Obrigado por toda a força e todo apoio. Te amo de coração e meio. Obrigado também a ti **Gustavo**, por cuidar tão bem da minha irmã e de lelê. Você é O CARA meu amigo.

Minha irmã **Letícia**... infelizmente você não vai conseguir ver mais essa vitória do seu irmão “cabeção”, mas isso tudo aqui também é para você meu amor. Não te tenho mais aqui, mas saiba que estou vivendo nosso sonho... Lembro como você queria ser bióloga e como isso era forte na nossa vida. Vida essa que não permitiu que você realizasse esse sonho, mas pode deixar que vou me dedicar em dobro para que todas as minhas conquistas sejam sempre NOSSAS. Te amo de coração e meio.

Minha querida vó... Dona **Luzia**. A pessoa mais sábia entre todas que conheci. A senhora era a prova viva que conhecimento não está e NUNCA estará atrelado a títulos acadêmicos, estudos, ou coisa do tipo. Obrigado por todos os ensinamentos. Infelizmente a senhora não está mais conosco, mas o seu legado perdurará para sempre. Te amo de coração e meio.

**Marina...** meu amor, minha mulher, minha neguinha, tudo pra mim. Obrigado por toda ajuda e por ser a pessoa que você sempre foi pra mim. Desde que começamos a namorar eu tinha certeza que você seria a mulher da minha vida. Curioso foi termos nos conhecido justamente numa formatura de biologia... é, a vida tem dessas. Pode ter certeza que nos próximos agradecimentos que irei escrever você já será minha esposa (não tô brincando, hein? Hahaha te amo!).

Obrigado também a **FAMÍLIA LAGEA**! Todos vocês que me ajudam e me ajudaram tanto na minha caminhada até aqui. Tive a **SORTE** de fazer parte desse grupo que hoje posso chamar de família sem medo de errar (como diria meu pai). Faço questão de escrever o nome de todos vocês: **Clara, Marina, Demétrios, Anderson, Camila, Giovanna, Paulo, Tainah, Rodolfo, Rodrigo, Mônica...** amo todos vocês. Um agradecimento específico a **Marina e a Clara** por terem me ensinado tanto. Em especial, gostaria de agradecer a profa. Mônica e ao prof. Rodrigo por terem apostado em mim. Vocês são o meu espelho profissional e não tenho palavras para retribuir todo o ganho profissional e pessoal que tive com vocês. Ah sim, o **Gabriel** também tem que estar aqui hein? Pois tenho certeza que um dos pilares que hoje sustenta vocês dois é o amor por ele e o amor dele por vocês. Amo vocês, meus orientadores de vida.

Obrigado a todos os meus amigos. Todas as resenhas, todas os aperreios, todos os aprendizados... **Guilherme, Renan, Letícia, Bruna e Daniel**, amigos que o PPGBA me trouxe e que vou levar para vida toda. Precisamos marcar aquela pitú com coca-cola assim que essa pandemia acabar! Em busca da redenção SEMPRE!

Gostaria de agradecer a todos os financiadores que permitiram que essa pesquisa fosse feita. A FACEPE (Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco), CNPQ e CAPES. Sem o aporte financeiro que foi me dado nada disso seria possível).

Gostaria de agradecer a todos aqueles que contribuíram direta e indiretamente para coleta do material que utilizei. Professor Píndaro, Professor Paulo, ao colega Rodrigo, obrigado a todos

vocês pela gentileza. Podem ter certeza que em breve este trabalho estará disponível para o mundo!

Gostaria de agradecer a todos os professores e professoras do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal por todo aprendizado compartilhado e pela oportunidade de aprender com tantas referências.

Gostaria de agradecer aos membros da minha banca que aceitaram prontamente o convite para avaliar meu trabalho.

## RESUMO

Além do fluxo gênico, a composição genética (em termos de diversidade e estrutura) de populações de peixes marinhos podem ser influenciadas também pela pesca, cujas reduções populacionais podem intensificar processos como endogamia, deriva genética, e perda de plasticidade fenotípica pela diminuição do potencial evolutivo. *Coryphaena hippurus* (dourado) é uma espécie de peixe que possui características biológicas interessantes como o fato de ser excelente migradora, e ser predadora de topo. A espécie tem ainda importância econômica, figurando como um importante recurso pesqueiro a nível mundial. Nos últimos 60 anos, os índices de pesca global têm reportado um aumento de sete ordens de magnitude na captura de dourados, indo de 25 mil toneladas anuais no primeiro reporte a 255 mil toneladas no mais recente feito no ano de 2014. Nos últimos 10 anos diversos pesquisadores ao longo do mundo têm buscado elevar o conhecimento quanto à diversidade e estrutura genética deste importante recurso pesqueiro utilizando geralmente o marcador molecular mitocondrial NADH1 (Nad Desidrogenase Sub-unidade 1). Apesar de figurar como um importante recurso pesqueiro a nível global, não há um panorama sobre a diversidade (potencial evolutivo) e estrutura genética de *Coryphaena hippurus* na costa brasileira. Além disso, é desconhecido o papel histórico de conexão do estoque brasileiro frente aos estoques genéticos de outras já bem conhecidas bacias oceânicas mundo afora. De maneira geral, nossos resultados revelaram valores de diversidade genética variando de moderados a altos, sugerindo que a espécie não reflete os possíveis efeitos deletérios causados pela atividade pesqueira, possivelmente atenuados pela sua fisiologia. Além disso, as variações na temperatura da água e nível do mar durante o Pleistoceno parecem ter tido papel de destaque na distribuição e conectividade das populações de dourados em toda a sua amplitude geográfica. Ademais, nossos dados apontam para a presença de uma população panmítica de *C. hippurus* em toda a costa brasileira, e que esta representa um estoque único e geneticamente distinto de outras populações da espécie situadas na porção superior do Oceano Atlântico, Pacífico e Mediterrâneo, sendo este último o mais divergente. Perante um cenário de aumento da exploração do referente recurso, tais informações poderão ser utilizadas como norteadoras de programas de exploração sustentável a nível nacional e mundial deste importante recurso.

**Keywords:** Mahi-Mahi. Conservation. Genetic diversity. Molecular markers.

## ABSTRACT

In addition to gene flow, the genetic composition (in terms of diversity and structure) of marine fish populations can also be influenced by fishing, whose population reductions can intensify processes such as inbreeding, genetic drift, and loss of phenotypic plasticity due to the decrease of evolutionary potential. *Coryphaena hippurus* is a species of fish that has interesting biological characteristics such as the fact that it is an excellent migrator and a top predator. The species still has economic importance, appearing as an important fishing resource worldwide. In the last 60 years, global fishing indexes have reported an increase of seven orders of magnitude in the capture of dourado, from 25 thousand tons per year in the first report to 255 thousand tons in the most recent one in 2014. In the last 10 years Several researchers around the world have sought to increase knowledge about the diversity and genetic structure of this important fishery resource, generally using the mitochondrial molecular marker NADH1 (Nad Dehydrogenase Sub-unit 1). Despite being an important fishing resource at a global level, there is no overview of the diversity (evolutionary potential) and genetic structure of *Coryphaena hippurus* on the Brazilian coast. In addition, the historical role of connexion the Brazilian stock to the genetic stocks of other well-known ocean basins around the world is unknown. In general, our results revealed values of genetic diversity ranging from moderate to highs, suggesting that the species does not reflect the possible deleterious effects caused by fishing activity, possibly attenuated by its physiology. Furthermore, variations in water temperature and sea level during the Pleistocene seem to have played an important role in the distribution and connectivity of dourado populations throughout their geographic range. Furthermore, our data point to the presence of a panmictic population of *C. hippurus* throughout the Brazilian coast, and that this represents a unique and genetically distinct stock from other populations of the species located in the upper portion of the Atlantic, Pacific and Mediterranean Oceans, being the latter the most divergent. Faced with a scenario of increased exploitation of the referred resource, such information can be used as guidelines for sustainable exploration programs at national and global level of this important resource.

**Palavras-chave:** Dourado. Conservação. Diversidade Genética. Marcadores Moleculares.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Espécies ameaçadas/em perigo exibem, em média, níveis significativamente mais baixos de repertório genético quando comparadas àquelas não ameaçadas. Da esquerda para direita: mamíferos, pássaros, répteis, anfíbios, peixes, todos os grupos combinados.  $H_e$  = Heterozigosidade esperada;  $\alpha$  = locus microsatélites. Os números em cada coluna indicam o número de espécies dentro de cada grupo que foram utilizadas na comparação. \*  $p < 0,05$ ; \*\*\*  $p < 0,01$ . Fonte: Li et al. (2016), traduzido.....24
- Figura 2 – Quinto e sexto Relatórios Nacionais mencionando espécies (eixo y) em quatro contextos (relacionados a diversidade genética), sendo: ameaça, seu status, mudança ou ação. Fonte: Hoban et al. (2021), traduzido.....25
- Figura 3 – Tempo necessário para uma diferenciação populacional de 0,002 ( $m$ =porcentagem de indivíduos trocados a cada geração). Em populações grandes são necessários milhares de gerações para alcançar este nível de  $F_{st}$  mesmo sob isolamento completo (onde  $m=0$ ). Fonte: Hauser e Carvalho (2008), traduzido.....27
- Figura 4 – Na ausência de fluxo genético através de duas porções do Oceano Atlântico, mutações irão se acumular entre populações da Europa e América do Norte, sendo possível inferir monofilia recíproca entre estas, o que permite interpretar sua independência (entre si). Fonte: Grosberg e Cunningham (2001), editado e traduzido.....28
- Figura 5 – Diagrama ilustrando a influência de vários fatores nos níveis de diferenciação genética (com base no  $F_{st}$ ) em populações em desequilíbrio. Setas cinzas indicam fatores que reduzem a diferenciação existente, setas pretas designam aqueles que podem promover diferenciação. A gestão pesqueira está voltada a reconhecer a conectividade ou independência dos estoques. Neste diagrama os efeitos seletivos não são considerados.....30
- Figura 6 – Exemplares de *Coryphaena hippurus*, o dourado-do-mar, com destaque para a variação morfológica entre indivíduo macho e fêmea. Fonte: Google imagens, adaptado.....32

Figura 7 – Distribuição global de *C. hippurus*. As cores dentro da faixa de distribuição da espécie indicam seu grau de adequação aquele ambiente, o que pode ser interpretado como a probabilidade de ocorrência naquela localidade. A variação da probabilidade de ocorrência da espécie pode ser observada na legenda à esquerda, onde a menor probabilidade é ilustrada em amarelo e a maior pela cor vinho. Fonte:

[https://www.aquamaps.org/receive.php?type\\_of\\_map=regular#](https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular#).....33

Figura 8 – Índices globais de captura de *C. hippurus*. A variação de países quanto a captura da espécie é representada pelos diferentes tons de azul presente na imagem. O maior índice de captura global para a espécie foi documentado no ano de 2014, com mais de 220 mil toneladas capturadas. Fonte: seararoundus (2021).....36

Figura 9 – Sítios amostrais de *C. hippurus* para os Oceanos Atlântico (Brasil e Mundo), Pacífico e Mar Mediterrâneo. Em destaque os pontos representativos da costa brasileira. As setas na cor cinza indicam as principais correntes oceânicas presentes na costa do Brasil, indicando também a insurgência de Cabo Frio – RJ.....38

Figura 10 – Gráfico do Bayesian Skyline Plot *C. hippurus* com base no marcador mitocondrial NADH1 para populações de *C. hippurus* da costa brasileira. Os eixos x e y representam as variações de tamanho populacional efetivo e de tempo (em milhões de anos), na devida ordem. A linha central do gráfico indica os valores médios posteriores para o tamanho efetivo da amostra (Log Ne), já os limites superior e inferior representados em azul claro denotam o intervalo de densidade posterior de 95%.....43

Figura 11 – Redes haplotípicas obtidas através do software PopArt com base no método TCS Network demonstrando as relações entre os haplótipos mitocondriais (A) e alelos (B) para os marcadores NADH1 e Íntron S7, respectivamente. O tamanho dos círculos é proporcional a frequência do haplótipo/alelo e cada localização está atrelada a uma cor descrita na legenda das figuras.....44

Figura 12 – Rede haplotípica indicando as relações entre os representantes de *C. hippurus* distribuídos na costa brasileira (ALTBR), Atlântico Mundo (ATLM), Mar Mediterrâneo (MED), e Oceânico Pacífico (PAC). Cada círculo corresponde a um haplótipo e o seu tamanho é proporcional a sua frequência. A origem geográfica de cada grupo de amostras está atrelada a uma cor conforme descrito na legenda.....45

Figura 13 – Rede haplotípica indicando as relações entre os haplótipos de *C. hippurus* distribuídos na costa brasileira (ALTBR), Atlântico Mundo (ATLM), Mar Mediterrâneo (MED), e Oceânico Pacífico (PAC). Cada círculo corresponde a um haplótipo e o seu diâmetro é proporcional a sua frequência. A origem geográfica de cada grupo de amostras está atrelada a uma cor conforme descrito na legenda.....46

Figura 14 – Estruturação bayesiana observada entre as populações de *Coryphaena hippurus* distribuídas nos sítios amostrais Rio Grande do Norte – RN (RN) e Laje de Santos – SP (LJSP) com os dados de NADH1 (K = 2; A) e com aqueles do íntron S7 (K = 4; B). Os valores de K correspondem à quantidade de perfis geneticamente distintos obtidos.....47

Figura 15 – Estimativa de fluxo gênico entre a população brasileira (ATLBR) de *C. hippurus* e as populações do Oceano Pacífico (PAC), porção superior do Oceano Atlântico Norte (ATLM) e Mar Mediterrâneo (MED). Os valores na figura correspondem a estimativa de migração de fêmeas por geração (Nm).....49

## LISTA DE TABELAS

|                                                                                                                                                                                                                                                                                    |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabela 1 – Espécies ameaçadas adjacentes aquelas não ameaçadas mais relacionadas (de acordo com os dados disponíveis). Valores baseados na variação genética de microssatélites, sendo: (A) número médio de alelos por loco e (H) heterozigosidade para os locos polimórficos..... | 23 |
| Tabela 2 – Parâmetros de diversidade genética e testes de neutralidade para <i>Coryphaena hippurus</i> nos Oceanos Atlântico (Costa Brasileira e Mundo) Pacífico e Mar Mediterrâneo com base no marcador mitocondrial NADH1 (ND1).....                                             | 41 |
| Tabela 3 – Parâmetros de diversidade genética e testes de neutralidade para populações de <i>Coryphaena hippurus</i> da costa brasileira com base no marcador nuclear Íntron S7 da Proteína Ribossomal (S7).....                                                                   | 42 |
| Tabela 4 – Análise da variância molecular (AMOVA) para populações da costa brasileira e mundo afora de <i>Coryphaena hippurus</i> ( $p < 0.05$ ).....                                                                                                                              | 47 |
| Tabela 5 – Valores de diferenciação genético-evolutiva ( $\Phi_{st}$ ) par a par de <i>Coryphaena hippurus</i> para o marcador mitocondrial NADH1 ( $p < 0.05$ ).....                                                                                                              | 48 |
| Tabela 6 – Valores de diferenciação genético-evolutiva ( $\Phi_{st}$ ) par a par de <i>Coryphaena hippurus</i> para o marcador mitocondrial NADH1 entre populações dos Oceanos Atlântico (ALTBR e ATLM), Pacífico e Mar Mediterrâneo.....                                          | 49 |

## SUMÁRIO

|          |                                                                                 |           |
|----------|---------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1</b> | <b>INTRODUÇÃO.....</b>                                                          | <b>17</b> |
| 1.1      | OBJETIVOS.....                                                                  | 20        |
| 1.1.1    | Objetivo geral.....                                                             | 20        |
| 1.1.2    | Objetivos específicos.....                                                      | 20        |
| <b>2</b> | <b>REFERENCIAL TEÓRICO.....</b>                                                 | <b>21</b> |
| 2.1      | DIVERSIDADE GENÉTICA, A MATÉRIA PRIMA DA SELEÇÃO NATURAL.....                   | 21        |
| 2.2      | CONECTIVIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA NO AMBIENTE MARINHO.....                     | 26        |
| 2.3      | OBJETO DE ESTUDO: O DOURADO DO MAR ( <i>Coryphaena hippurus</i> ).....          | 32        |
| <b>3</b> | <b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>                                                  | <b>37</b> |
| 3.1      | OBTENÇÃO DAS AMOSTRAS.....                                                      | 37        |
| 3.2      | OBTENÇÃO DAS SEQUÊNCIAS.....                                                    | 38        |
| 3.3      | ANÁLISE DE DADOS.....                                                           | 39        |
| <b>4</b> | <b>RESULTADOS .....</b>                                                         | <b>41</b> |
| <b>5</b> | <b>DISCUSSÃO.....</b>                                                           | <b>50</b> |
| 5.1      | DIVERSIDADE GENÉTICA E HISTÓRIA DEMOGRÁFICA DE <i>Coryphaena hippurus</i> ..... | 50        |
| 5.2      | ESTRUTURA GENÉTICA GLOBAL DE <i>C. hippurus</i> .....                           | 52        |
| <b>6</b> | <b>CONCLUSÃO.....</b>                                                           | <b>56</b> |
|          | <b>REFERÊNCIAS .....</b>                                                        | <b>57</b> |

## 1 INTRODUÇÃO

Apesar de fluido, o ecossistema marinho pode ser heterogêneo e descrito como uma composição complexa de mosaicos contendo regiões distintas em tamanho e isolamento (Riginos e Liggins, 2013; D'Aloia et al. 2020). A ausência de barreiras visíveis neste ambiente sustentou por anos a hipótese de que populações marinhas eram geneticamente homogêneas e com fluxo genético irrestrito (Hauser e Carvalho, 2008). Porém, as mais diversas abordagens genético-populacionais evidenciaram que uma parcela considerável de organismos marinhos se encontra subdividida em unidades restritas (Morrison e Sandin, 2011). A resposta genética de populações marinhas pode ser influenciada por variados fatores, como por exemplo temperatura (García-De León et al. 2018), fisiologia da espécie (Díaz-Jaimes et al. 2010; Mattos, Seixas, Paiva 2018), barreiras vicariantes (Wee et al. 2017) e correntes oceânicas (Silva et al. 2018), dentre outros.

De maneira geral, os recursos voltados a conservação da biodiversidade se mostram historicamente escassos (Ferraro e Pattanayak, 2006), fazendo com que planos de exploração sustentável necessitem ser sumariamente assertivos. Em tempo, abordagens genético-populacionais têm se mostrado importantes no subsidio de tais planos e por conseguinte, na sua efetividade. A estrutura genética das espécies, ou seja, a distribuição da variação genética dentro e entre suas populações, são informações de suma importância e denotam como abordagens voltadas a esclarecer o panorama genético-evolutivo das espécies podem subsidiar a assertividade de ações conservacionistas diversas (Laikre, Palm, Ryman 2005). Por exemplo, Peres et al. (2020) observaram alta variação genética e ausência de estruturação em populações de *Callinectes danae* (siri-azul) ao longo de toda a costa brasileira, indicando que a espécie possui um único estoque genético distribuído ao longo da costa do país. Em contraste, Domingues et al. (2018) recuperaram sinais de duas linhagens matrilineares de *Carcharhinus signatus* (tubarão noturno) com diversidade genética reduzida e que provavelmente divergiram durante o Pleistoceno, argumentando assim a necessidade em considerar duas unidades de manejo distintas para a espécie no Oceano Atlântico Ocidental. Estes exemplos demonstram como abordagens genético-populacionais podem subsidiar a exploração sustentável e (quando necessário) a recuperação de estoques potencialmente esgotados pela atividade pesqueira, garantindo também a perpetuação de suas linhagens genéticas.

*Coryphaena hippurus*, conhecido popularmente como dourado-do-mar, é uma espécie de peixe pertencente à Família Coryphaenidae (Gibbs e Collete, 1959). Altamente migratória e cosmopolita de águas tropicais e subtropicais, geralmente presente em águas não mais frias que 20°C (Flores, Ortega-García, Klett-Traulsen, 2008, Dallagnolo e Andrade 2008). Predadora de topo, a espécie possui importante função ecológica e se destaca na organização e estrutura dos ecossistemas no qual está inserida, controlando outros grupos através da predação (Dallagnolo e Andrade, 2008). Economicamente, o dourado-do-mar figura como um recurso pesqueiro global capturado e comercializado em variadas escalas mundo afora (Pauly e Zeller, 2015). Os índices de pesca mais recentes para a espécie têm mostrado que sua captura global aumentou pelo menos sete ordens nos últimos anos (Pauly e Zeller, 2015). Isso pode ser problemático considerando que espécies superexploradas tendem a apresentar perda de potencial evolutivo em consequência da redução do seu repertório genético (Allendorf, Berry, Ryman, 2014). Com isso, processos como endogamia, deriva genética e perda de plasticidade fenotípica podem ser intensificados, contribuindo para a redução da resiliência adaptativa (Frankham et al., 2002; Allendorf et al., 2014; Pinsky e Palumbi, 2014).

No nível mundial, diversos estudos têm buscado elucidar os padrões genético-populacionais de *C. hippurus* (Sacco et al. 2017; Maggio et al., 2019) usando principalmente o marcador mitocondrial NADH1 (ND1). Díaz-Jaimes et al. (2010) observaram altos índices de estruturação genética da população mediterrânica de *C. hippurus* em relação às demais bacias oceânicas mundo afora, acompanhada de uma baixa variação genética destas últimas. Além disso, os autores observaram uma sutil diferenciação entre as populações distribuídas nas bacias do Indo-Pacífico e Atlântico Oriental. Tal cenário de maior homogeneidade genética entre bacias do que o contrário corroborou a hipótese sobre a dispersão recente entre tais bacias oceânicas. Mais recentemente, outras duas abordagens reiteraram o padrão de alta distinção genética dos dourados mediterrânicos, sendo tal distinção atribuída às reduções de temperatura durante os períodos de glaciação pleistocênica (Sacco et al. 2017; Maggio et al. 2019), já que dourados são altamente migratórios por zonas térmicas não menores que, 20°C. Assim, Maggio et al. (2019) indicaram a presença de três unidades de manejo para *C. hippurus* localizadas no Oceano Atlântico Oriental e Ocidental, e Mar Mediterrâneo. Por outro lado, Merten et al. (2015) em uma escala geográfica mais reduzida, não identificaram a presença de estrutura genética entre populações de dourados de Porto Rico (costa norte e sul). Comparando estas populações com aquelas do Atlântico Centro-Oeste (escala geográfica mais ampla), foi também

identificado um sutil sinal de estrutura genética que acabou não se sustentando entre as demais comparações naquela porção do Oceano Atlântico.

A delimitação dos possíveis estoques de dourados que transitam na costa do Brasil é limitada e carente de informações. Esta realidade inviabiliza o estabelecimento de planos de exploração sustentável para a espécie (Laikre, Palm, Ryman, 2005; Reiss et al. 2009). Até o presente momento, apenas dois estudos buscaram delimitar possíveis estoques de dourados na costa brasileira, ambos baseados na variação morfológica de otólitos. Duarte-neto et al. (2008) argumentam a existência de pelo menos dois estoques da espécie na costa brasileira nos Estados do Rio Grande do Norte e Maranhão, sendo o padrão das correntes oceânicas na região os delimitadores dos estoques. Mais recentemente, Almeida et al. (2020) caracterizaram a presença de um estoque misto de *C. hippurus* envolvendo as áreas dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo. Tal achado foi corroborado por estudos genéticos na comentada região, onde a hipótese de dois morfotipos (dourado e palombeta) foi rejeitada tendo sido identificada a presença de um estoque misto da espécie.

Variações morfológicas em populações de peixes podem ser resultado da plasticidade do seu fenótipo e não necessariamente representarem desconexões genéticas (Schneider et al. 2014; Kelley et al. 2017; Bilandzija et al, 2020). A lembrar que o conceito de população/estoque se refere especificamente a um conjunto de indivíduos intercruzantes no tempo e no espaço (Hedrick 2000; Waples and Gaggioti 2006; Cadrin et al. 2014b). Assim, a evidência que atualmente delimita estes dois possíveis estoques foi ainda pouco explorada e necessita ser testada por dados de outra natureza.

Apesar da importância global da espécie em termos ecológicos e econômicos inclusive no Brasil, o patamar (resiliência adaptativa) e a amplitude geográfica (estrutura populacional) da variação genética de *Coryphaena hippurus* na costa brasileira é desconhecido e representa uma lacuna de conhecimento que necessita ser preenchida. Então, o presente estudo visou revelar o panorama genético-populacional de *C. hippurus* na costa do Brasil através de um marcador mitocondrial e outro nuclear (genética mitonuclear), investigando também a conexão das populações brasileiras frente a outros estoques genéticos da espécie já amostrados mundo afora. Este estudo, ainda, objetiva trazer a iluminação dos dados genéticos sobre a gestão local e global deste importante recurso pesqueiro.

## 1.1 OBJETIVOS

### 1.1.1 Objetivo geral

O presente estudo objetivou revelar a diversidade e estrutura genética de *Coryphaena hippurus* na costa brasileira e esta em relação aos estoques genéticos de dourado de outras bacias oceânicas, por meio do uso de marcadores moleculares mitonucleares.

### 1.1.2 Objetivos específicos

- a. Revelar a diversidade genética de *Coryphaena hippurus* na costa brasileira a partir de um marcador molecular mitocondrial, e compará-la com aquela observada de populações de outras bacias oceânicas;
- b. Revelar a estrutura genético-populacional (quantidade de estoques) de *Coryphaena hippurus* da costa brasileira a partir de um marcador molecular mitocondrial, e compará-la com aquela observada de populações de outras bacias oceânicas;
- c. Revelar a diversidade genética de *Coryphaena hippurus* da costa brasileira, a partir de um marcador molecular nuclear;
- d. Revelar a estrutura genético-populacional (quantidade de estoques) de *Coryphaena hippurus* da costa brasileira, a partir de um marcador molecular nuclear;
- e. Mensurar o fluxo gênico entre o estoque genético brasileiro e aqueles de outras regiões oceânicas amostradas perante um marcador molecular mitocondrial;
- f. Conhecer a história demográfica da espécie na costa brasileira e esta perante os estoques de outras bacias oceânicas perante em um marcador molecular mitocondrial;
- g. Conhecer a história demográfica da espécie na costa brasileira perante um marcador molecular nuclear.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 DIVERSIDADE GENÉTICA, A MATÉRIA PRIMA DA EVOLUÇÃO

Naturalmente, os representantes de uma espécie não são geneticamente iguais e apresentam variações entre si, exceto casos de gemelaridade univitelínica. Tais variações formam o que se chama de polimorfismo, que de maneira mais simplista se traduz como a diversidade genética de uma espécie, também chamada de repertório genético. Desde o século XX, estudos pioneiros lançaram luz sobre a extensão da variação genética em populações naturais e foram capazes de demonstrar que muitas espécies apresentavam riqueza considerável quanto a sua variação genética (Ellegren e Galtier, 2016).

O papel da diversidade genética nas mais variadas áreas como reprodução, serviços ecossistêmicos, potencial adaptativo intrapopulacional, conservação, dentre outras, tem sido objeto de estudo para pesquisadores evolucionistas (Hughes et al. 2008), principalmente considerando sua importância também na capacidade de resiliência da biodiversidade frente a ambientes cada vez mais desafiadores (Frankham, 2002; Sgrò, Lowe, Hoffmann, 2011). Maiores níveis de variação genética suavizam os efeitos deletérios de forças como endogamia, deriva genética e perda de potencial evolutivo (Frankham, 2005; Sgrò, Lowe, Hoffmann, 2011; Hoban et al. 2021), contribuindo diretamente para a estabilidade adaptativa das espécies em seus habitats (Hughes et al. 2008). Em outras palavras, a diversidade genética pode ser considerada a matéria prima da seleção natural, subsidiando a capacidade adaptativa das espécies.

Deleções e inserções, substituições, genes e setores genéticos duplicados, dentre outras alterações estão diretamente ligadas às mudanças evolutivas propriamente ditas, porém, a maioria da diversidade não afeta o fenótipo, mas sim características que não estão sob pressão seletiva. Assim sendo, apenas uma parte da diversidade genética presente nas populações atuará de fato em conferir capacidade adaptativa (Le Rouzic e Carlborg, 2008), o que torna tal componente ainda mais importante, visto que no cenário atual populações selvagens têm apresentado globalmente redução no seu repertório genético (Leigh et al. 2019).

Sob a ótica conservacionista, quantificar a magnitude da diversidade genética é de suma importância para um planejamento adequado de conservação, já que a variação genética é o componente biológico mais importante a ser preservado (Moritz 2002). Erroneamente, muitos programas de recuperação e conservação de espécies tendem a se concentrar no aumento

puramente quantitativo dos contingentes das populações e acabam por negligenciar a manter ou enriquecer a diversidade genética das populações (Jamieson et al. 2008). Mesmo quantitativamente grandes, populações naturais podem perder variação como consequência de um tamanho populacional efetivo ( $N_e$ ) baixo, se tornando assim mais susceptíveis a ação de forças evolutivas. À medida que o  $N_e$  diminui, a deriva genética, por exemplo, reduz o polimorfismo, o que potencializa a fixação de alelos deletérios e afeta diretamente a capacidade de perpetuação destas populações (Hare et al. 2011; Domingues, Hilsdorf, Cadig, 2018). Em tempo, sabendo que forças como mutação, seleção natural e deriva genética influenciam e modificam a composição genética das populações biológicas, não considerar tais processos em ações de conservação pode comprometer fortemente sua eficácia e consequentemente a manutenção da biodiversidade (Milot, Béchet, Maris, 2020). Jamieson et al. (2008) comentam que informações genéticas para o manejo populacional não devem ser colocadas como prioritárias frente a outras abordagens, mas que são um componente fundamental em estratégias de curto e longo prazo e devem ser mais bem aproveitadas.

Como exemplo, Ottewell et al. (2014) avaliaram através de *loci* microssatélites de populações (e suas proles) translocadas de uma espécie de mamífero tida como ameaçada. Uma grande população-fonte de *Isoodon auratus* (bandicoot dourado) localizada na costa noroeste da Austrália Ocidental teve grupos de machos e fêmeas introduzidos em outras três localidades da costa australiana, a Ilha Hermite ( $n = 165$ ), Ilha Doole ( $n = 92$ ) e a reserva de conservação de Lorna Glen ( $n = 160$ ). Dois anos após a translocação, os pesquisadores não encontraram sinais de perda de diversidade genética significativa, tampouco aumento de endogamia entre os indivíduos nascidos na natureza frente às populações fundadoras inseridas. Porém, foi observada uma redução de aproximadamente dez vezes no tamanho efetivo populacional entre os fundadores e aquelas nascidas na natureza. De qualquer forma, os resultados indicaram conjuntamente o sucesso na reintrodução destas populações, mas alertaram os pesquisadores para a importância da manutenção de grandes populações de base para a prevenção de fenômenos como erosão genética e perda de potencial evolutivo a longo prazo.

Muitos fatores podem levar à redução da diversidade genética, com destaque para a fragmentação de habitat (Schlaepfer et al. 2018; Lino et al. 2019), mudanças climáticas (Carvalho et al. 2019) e reduções populacionais abruptas (Pinsky e Palumbi, 2014). A perda de repertório genético pode variar de acordo com as características fisiológicas das espécies, onde esta última pode agir atenuando possíveis problemáticas. Ou seja, organismos podem ser mais

ou menos suscetíveis aos fatores que levam a redução da diversidade genética (Lino et al. 2019). Frankham et al. (2002) indicavam há quase 20 anos antes deste ano como populações ameaçadas já enfrentavam cenários ainda piores por já apresentarem diversidade genética reduzida geralmente resultantes de ações humano-mediadas (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies ameaçadas adjacentes aquelas não ameaçadas mais relacionadas (de acordo com os dados disponíveis). Valores baseados na variação genética de microsatélites, sendo: (A) número médio de alelos por loco e (H) heterozigiosidade para os locos polimórficos.

| Espécies ameaçadas | A   | H    | Não ameaçadas    | A   | H    |
|--------------------|-----|------|------------------|-----|------|
| Rinoceronte preto  | 4,2 | 0,69 | Bufalo Africano  | 8,6 | 0,73 |
| Lobo da Etiópia    | 2,4 | 0,21 | Coiote           | 5,9 | 0,68 |
| Falcão peregrino   | 4,1 | 0,48 | Falcão menor     | 5,4 | 0,70 |
| Dragão-de-Komodo   | 4,0 | 0,31 | Jacaré Americano | 8,3 | 0,67 |
| Gueopardo          | 3,4 | 0,39 | Leão Africano    | 4,3 | 0,66 |

Frankham et al. (2002), modificado, traduzido.

Mais recentemente, DeWoody et al. (2021) reiteraram através de uma volumosa revisão bibliográfica a íntima relação da diversidade genética com a aptidão evolutiva das espécies. Ao responder diretamente a tentativa de alguns autores em afirmar que a importância do repertório genético para o potencial adaptativo das espécies era de alguma forma superestimada, os autores identificaram passo a passo as contradições presentes nesta afirmação. Similarmente ao destaque feito por Frankham et al. (2002), os autores recuperaram de maneira ainda mais robusta que espécies ameaçadas apresentem valores médios de diversidade genética inferiores àquelas fora de perigo em uma figura produzida por Li et al. (2016) (Figura 1).

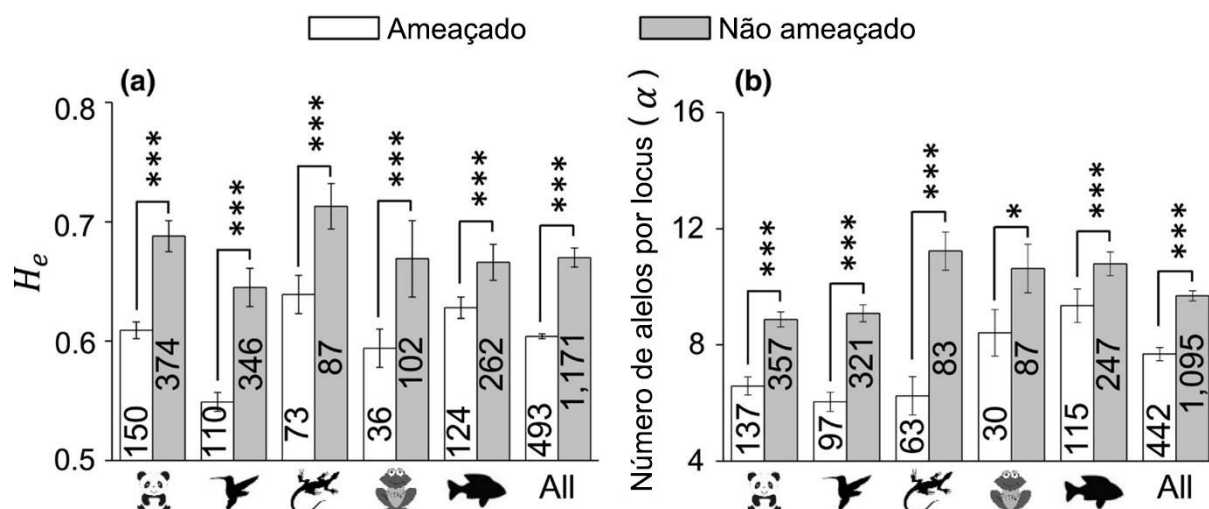


Figura 1 – Espécies ameaçadas/em perigo exibem, em média, níveis significativamente mais baixos de repertório genético quando comparadas àquelas não ameaçadas. Da esquerda para direita: mamíferos, pássaros, répteis, anfíbios, peixes, todos os grupos combinados.  $H_e$  = Heterozigosidade esperada;  $\alpha$  = locus microssatélites. Os números em cada coluna indicam o número de espécies dentro de cada grupo que foram utilizadas na comparação. \*  $p < 0,05$ ; \*\*\*  $p < 0,01$ . Fonte: Li et al. (2016), traduzido.

Contraditoriamente, o monitoramento e desenvolvimento de estratégias que visem conservar ou potencializar a diversidade genética é negligenciado na maioria dos países (Leigh et al. 2019; Hoban et al. 2021). Frankham et al. (2010) observaram através de levantamentos bibliográficos que as evidências associadas aos riscos do esgotamento da diversidade genética foram levantadas inicialmente há mais de cinco décadas e se acumulam cada vez mais. Foi observado também que mesmo que a maioria dos países reconheçam e entendam que o monitoramento genético é importante e deva ser realizado, apenas um quinto destes (21%) estabelecem de forma clara o desenvolvimento de meios para tal.

Em uma avaliação mais recente, Hoban et al. (2021) constataram que o panorama ainda não é diferente daquele visto há mais de uma década. Os autores destacam que a menção da diversidade genética relacionada a quatro seções (ameaça, status, mudança e ação) (Figura 2) são principalmente voltadas a espécies domesticadas e com retorno econômico rápido, principalmente nas sessões “status” e “ação”. Entre o quinto e sexto relatório da Convenção sobre Diversidade Biológica (CDB), é possível notar também uma redução dos índices em destaque para espécies em perigo, ao passo de que os animais de fazenda e espécies cultivadas apresentaram apenas um leve decréscimo. Mais de 80% dos países exibem consciência quanto a diversidade genética e o seu papel imprescindível, porém, menos da metade destes a mencionaram em espécie não agrícolas.

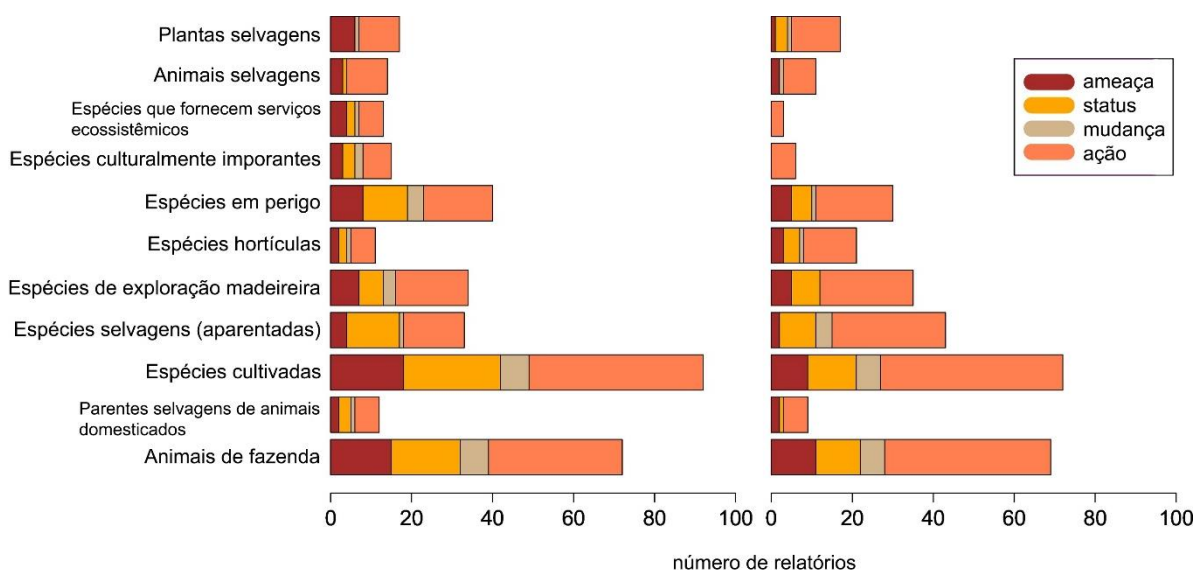


Figura 2 – Quinto e sexto Relatórios Nacionais da CDB mencionando espécies (eixo y) em quatro contextos (relacionados a diversidade genética), sendo: ameaça, seu status, mudança ou ação. Fonte: Hoban et al. (2021), traduzido.

No ambiente marinho a situação não parece ser diferente. Para o caso dos elasmobrânquios, por exemplo, muitas populações estão sofrendo declínios abruptos relacionados principalmente a pesca não regulamentada e ao aumento da pesca legal (Domingues et al. 2018). Em uma análise recente, Domingues, Hilsdorf, Cadig (2018) observaram que nos últimos 20 anos pouquíssimos trabalhos descrevem a diversidade genética em tubarões e raias, com apenas 10% das espécies investigadas em termos de história demográfica, estrutura e diversidade genética. Inclusive, um consórcio global (GSRI) criado recentemente para a conservação de tubarões e raias não leva em consideração a fundamental importância da diversidade genética para o estabelecimento de planos de manejo. Similarmente, a IUCN (União Internacional para a Conservação da Natureza) considera a diversidade genética como um dos critérios a ser preservado, mas grande parte (salvo raras exceções) das classificações ignoram tal critério nas suas classificações.

A diversidade genética é um componente imprescindível que vem sendo perigosamente negligenciado. Resolver o problema da utilização de dados genéticos, principalmente os de diversidade, requer tempo e cooperação. Uma das principais recomendações é o aumento da conscientização sobre o papel da diversidade genética e como a sua conservação pode trazer benefícios para a perpetuação de populações selvagens e domesticadas, ainda que o foco atual seja, na maioria das vezes, espécies domesticadas e de retorno econômico rápido (Hoban et al.

2021). Quanto maior for o volume de informações disponíveis, maior será a possibilidade de comparações que forneçam orientações ao monitoramento. Tais esforços e estratégias se mostram urgentes e necessários, e sem a presença de indicadores significativos e confiáveis para este componente crítico da biodiversidade o potencial adaptativo de espécies selvagens e domesticadas continuará sofrendo erosão (Laikre et al. 2010).

## 2.2 CONECTIVIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA NO AMBIENTE MARINHO

Pesquisas pioneiras visando identificar padrões de estrutura genética surgiram entre as décadas de 1930 e 1950, com base na premissa de que os indivíduos de uma população podem representar um conjunto de unidades geneticamente semelhantes e com cruzamento livre a depender do nível de fluxo genético entre estas (Grosberg e Cuningham, 2001; Slatkin, 2017). Porém, naquela época a fonte de informação disponível (Aloenzimas e variantes) não oferecia um panorama confiável para inferir padrões de estruturação. Isso se devia principalmente por consequência da não existência de uma forma óbvia de interpretação entre os padrões de migração proteicos em um gel eletroforético e o quão divergentes se mostravam as sequências subjacentes de DNA. Somente na década de 80 foi possível reconstruir o panorama da relação ancestral/descendente entre genes de maneira confiável por meio dos métodos diretos e indiretos de detecção de sequências nucleotídicas. A partir daí foi possível interpretar de forma mais clara a distribuição geográfica de alelos e haplótipos, o fluxo genético entre populações, variações no seu tamanho efetivo histórico, grau de subdivisão geográfica, identificação de espécies crípticas, dentre outros elementos (Grosberg e Cunningham, 2001).

Na década de 90, a resposta geneticamente homogênea obtida em diferentes estudos com populações marinhas coincidiu com o que se pensava a respeito da biodiversidade neste ambiente: populações potencialmente conectadas em um ecossistema livre de barreiras que promovessem estruturação genética. Padrão também favorecido pelos hipotéticos grandes tamanhos populacionais destas espécies (Ward, Woodward, Skibinski, 1994; Hauser e Carvalho, 2008). De fato, tal associação não está totalmente incorreta e realmente grandes tamanhos populacionais implicam em dificuldades na captação de sinais de diferenciação genética (Díaz-Jaimes et al. 2010) (Figura 3). Todavia, o equívoco se concentrava em generalizar um padrão de homogeneidade para todos os organismos comuns ao ambiente marinho. Abordagens subsequentes contestaram tal generalização, identificando estruturação genética em populações marinhas mesmo em escalas geográficas limitadas (Hauser e Carvalho, 2008), cenário largamente corroborado pela literatura.

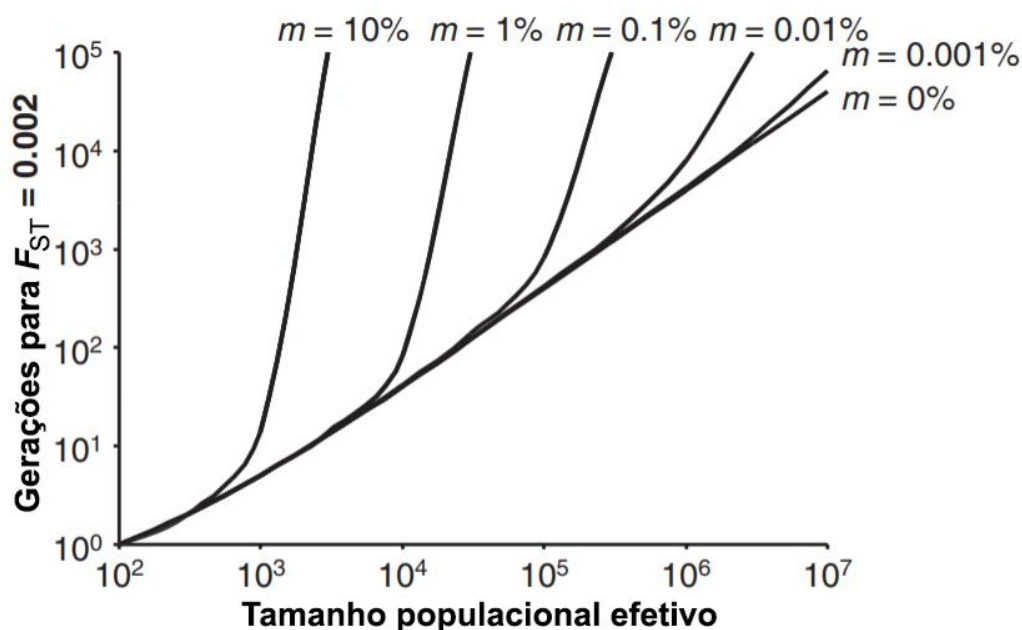


Figura 3 – Tempo necessário para uma diferenciação populacional de 0,002 ( $m$ =porcentagem de indivíduos trocados a cada geração). Em populações grandes são necessários milhares de gerações para alcançar este nível de  $F_{ST}$  mesmo sob isolamento completo (onde  $m=0$ ). Fonte: Hauser e Carvalho (2008), traduzido.

Boa parte dos organismos marinhos (pelágicos ou bentônicos) estão distribuídos irregularmente e consistem em populações coesas em maior ou menor grau. Diferentemente da finalidade ecológica, por exemplo, que busca caracterizar a estrutura geográfica em termos de movimentação individual dentro e entre populações, abordagens evolucionistas buscam identificar a variação genética dentro e entre populações. Compreender a estrutura genética de uma espécie fornece seu contexto evolutivo e torna possível interpretar as interações destas com o ambiente no qual está inserida. Ainda, permite o entendimento das relações históricas e contemporâneas que culminaram no retrato evolutivo resgatado através de abordagens com este fim (Palumbi, 2020; Grosberg e Cunningham, 2001).

O estabelecimento da estrutura populacional se segmenta em duas frentes, sua estrutura demográfica, que se traduz nos processos associados ao nascimento, morte e dispersão; e a sua estrutura genética, que enfatiza processos genéticos como seleção, recombinação e mutação (Slatkin, 2017), sendo também de suma importância o entendimento da variação genética da espécie que está sendo estudada juntamente com seus diferentes genótipos em diferentes indivíduos (Slatkin, 1987; 2017). Em meio a outros componentes, o fluxo gênico é considerado um dos principais fatores para o entendimento da estrutura genético-populacional de uma espécie. Este determinará até que ponto uma população de uma espécie é uma unidade evolutiva independente. Havendo fluxo genético entre populações locais, o conjunto de populações evoluirá uniformemente, em um cenário de fluxo restrito tais populações evoluirão quase que independentemente (Slatkin, 2017), como ilustrado na Figura 4.



Figura 4 – Na ausência de fluxo genético através de duas porções do Oceano Atlântico, mutações irão se acumular entre populações da Europa e América do Norte, sendo possível inferir monofilia recíproca entre estas, o que permite interpretar sua independência (entre si). Fonte: Grosberg e Cunningham (2001), editado e traduzido.

Slatkin (2017) comenta que a quantidade de fluxo gênico necessário para resguardar populações de uma espécie de uma evolução independente está diretamente relacionada a ação de outras importantes forças. Por exemplo, o modelo de ilhas indica que caso o  $Nm$  ( $N$ = número efetivo da população,  $m$ = taxa de migrantes por geração) seja maior que 1, o fluxo gênico superará os efeitos da deriva e impedirá diferenciação local. Para um  $Nm$  inferior a 1, a deriva genética atuará quase que independentemente em cada população. É importante ressaltar que

caso os efeitos de seleção favoreçam o mesmo alelo em populações distintas a diferenciação geralmente é freada de forma independente ao fluxo gênico. Este último pode impedir a diferenciação em alguns loci (de seleção fraca ou neutros) mas não em locais onde a seleção é mais vigorosa. O equilíbrio das frequências é atingido mais rapidamente em loci sob alta seleção do que aqueles neutros ou fracamente selecionados.

Os avanços na biologia molecular culminaram na criação de variadas abordagens voltadas a identificação de padrões genéticos em populações naturais. Um dos métodos globalmente mais utilizado para detectar sinais de estruturação genética é o cálculo do  $F_{ST}$ , uma abordagem estatística introduzida primeiramente no ano de 1943 por Sewall Wright (Meirmans e Hedrick, 2011). Inicialmente, utilização do  $F_{ST}$  permeava coeficientes de consanguinidade, correlação definida por gametas relacionados. Com o avanço da biologia molecular e o surgimento de outros marcadores genéticos tal índice foi adaptado e começou a ser amplamente utilizado (Meirmans e Hedrick, 2011). Por exemplo, Excoffier, Smouse e Quattro (1992) descreveram um método para o estudo da variação molecular dentro de uma espécie através da Análise de Variância Molecular (AMOVA), designada como  $\phi$  ( $\Phi_{ST}$ ), indicando a correlação da variação haplotípica em diferentes níveis.

Na prática, fatores variados podem influenciar a resposta genética de populações marinhas e promover subdivisões entre estas, como por exemplo a temperatura (García-De León, 2018; Li et al. 2019), características fisiológicas do próprio táxon (Díaz-Jaimes et al. 2010; Mattos, Seixas, Paiva, 2018; Domingues et al. 2018; Pinhal et al. 2020), e correntes oceânicas (Silva et al. 2018; Mattos, Seixas, Paiva, 2018). Um diagrama proposto por Hauser e Carvalho (2008) retrata de maneira ilustrativa como diversos fatores podem influenciar diferentemente na promoção e redução da estrutura genética de populações marinhas (Figura 5).

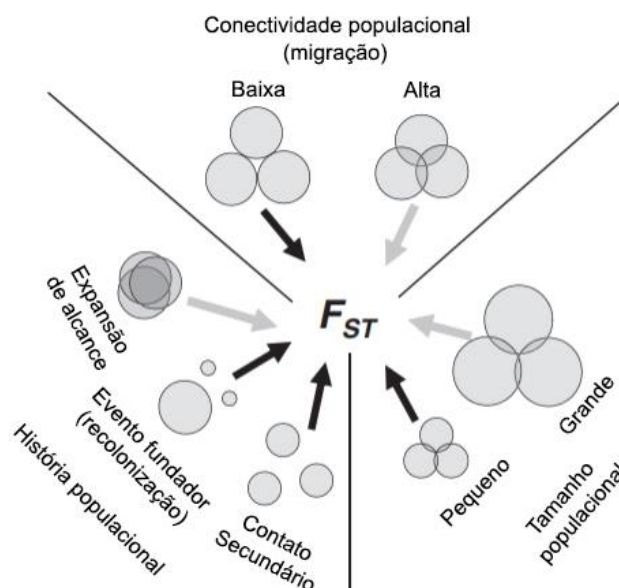


Figura 5 – Diagrama ilustrando a influência de vários fatores nos níveis de diferenciação genética (com base no  $F_{ST}$ ) em populações em desequilíbrio. Setas cinzas indicam fatores que reduzem a diferenciação existente, setas pretas designam aqueles que podem promover diferenciação. A gestão pesqueira está voltada a reconhecer a conectividade ou independência dos estoques. Neste diagrama os efeitos seletivos não são considerados.

Elucidar padrões de estruturação é de suma importância para interpretações e aplicações evolutivas, conservacionistas, forenses e de melhoramento genético (Meirmans e Hedrick, 2011). A genética da pesca tem sido direcionada principalmente a delimitação de unidades de manejo para a sua correta gestão, impedindo assim o esgotamento de estoques de espécies pressionadas por esta atividade e fazendo com que sua captura seja feita de maneira sustentável (Reiss et al. 2009). Desde o século passado estudos pioneiros já indicavam que a pesca deveria ser gerenciada em algum nível subespecífico (Hauser e Carvalho, 2008). A utilização de dados genéticos no manejo pesqueiro permite identificar o quão divergentes são as populações de uma espécie de interesse, indicando se o manejo deverá ser feito de maneira uniforme ou disjunta. Se algum nível significativo e reprodutível de diferenciação genética for observado é possível tratar tais populações como demograficamente independentes (Bentzen, 1998; Reiss et al. 2009), exigindo assim medidas particulares com base em tal variação.

Por exemplo, Gomes, Sampaio, Schneider (2012) com base na região controle (D-loop, mtDNA) investigaram padrões filogeográficos de populações do pargo *Lutjanus purpureus*, distribuídas na costa brasileira. Após avaliar 239 espécimes, os autores detectaram a existência de uma única população panmítica da espécie na costa do Brasil. Além disso, não foram encontrados indícios de diferenciação genética na comparação entre as duas espécies de pargo

comparadas entre si. Dada a similaridade morfológica destas, foi possível inferir a existência de uma única espécie de pargo vermelho distribuída no Oceano Atlântico Ocidental.

Já uma abordagem com 88 sequências da região controle (D-loop) da espécie “quase ameaçada” *Galeocerdo Cuvier* Péron & Lesueur, 1822 (tubarão-tigre) feita por Andrade et al. (2021) reforçou a distinção global da espécie entre duas linhagens, uma delas presente no Indo-Pacífico e a outra no Oceano Atlântico Norte, ao passo que não foram identificados sinais de diferenciação entre populações da espécie da Ilha de Fernando de Noronha e costa brasileira. Além das informações práticas voltadas ao manejo global dos tubarões-tigre, este estudo chancelou a segura translocação de espécimes vivos de praias onde ocorrem acidentes (ataques) com a espécie para áreas oceânicas mais distantes (costa brasileira x Ilha de Fernando de Noronha), reduzindo a chance de ataques sem trazer consequências deletérias para a espécie. Este exemplo demonstra como abordagens voltadas a identificação de padrões de estruturação genética podem ser extrapoladas para as mais diversas aplicações.

Em meio a outros na literatura, estes dois exemplos comentados acima demonstram como abordagens que visam identificar padrões de estruturação genética são úteis e de altíssima importância prática. Em termos conservacionistas, à medida que o tempo passa, a biodiversidade marinha enfrenta problemáticas cada vez maiores que ameaçam sua resiliência e perpetuação, como a pesca não sustentável e o aquecimento global (Pinsky e Palumbi, 2014; Geffroy e Wedekind, 2020). Em vistas a um cenário onde recursos destinados a conservação da biodiversidade são geralmente burocráticos, baixos e cada vez mais escassos (James, 1999; Ferraro e Pattanayak, 2006), a assertividade de planos conservacionistas passa a ser tão importante quanto os padrões que o norteiam, elevando ainda mais a importância de pesquisas relacionadas a esta temática.

### 2.3 OBJETO DE ESTUDO: O DOURADO DO MAR (*Coryphaena hippurus*)

*Coryphaena hippurus*, conhecido como dourado-do-mar ou simplesmente dourado, é uma espécie de peixe originalmente descrita em 1758, por Linnaeus. *Coryphaena* é o único gênero da Família Coryphaenidae, sendo este composto por apenas duas espécies, o próprio dourado e o seu grupo irmão, *Coryphaena equiselis* (Palko, Beardsley, Richards, 1982). Dourados são peixes alongados com pequenas escamas ciclóides que quando ainda vivos possuem cor marcante variando em tons de dourado, azul e verde metálico, apresentando também pequenas manchas ao longo do corpo. A espécie apresenta dimorfismo sexual e os machos possuem, por característica, uma proeminente crista óssea situada na região da cabeça chamada comumente de “cabeça de touro” (Figura 6) (Palko, Beardsley, Richards, 1982; Oxenford, 1999; Lasso e Zapata, 1999).

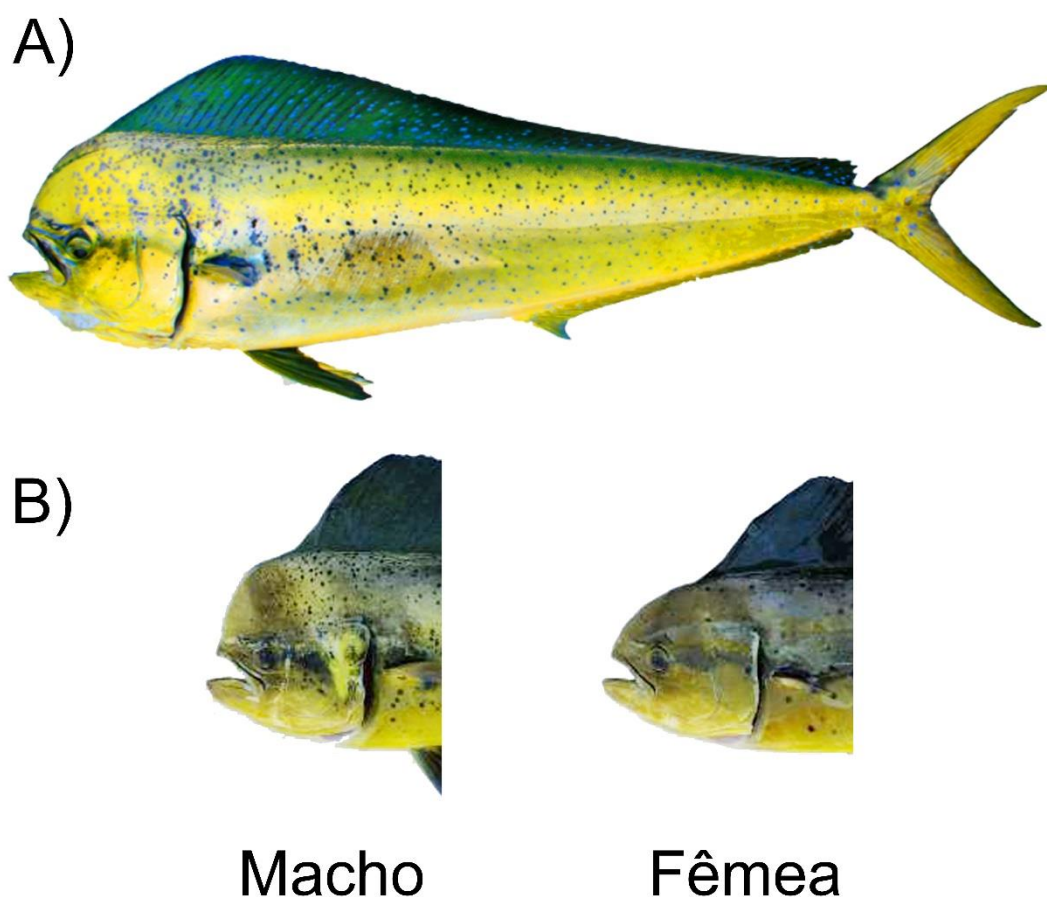


Figura 6 – Exemplos de *Coryphaena hippurus*, o dourado-do-mar, com destaque para a variação morfológica entre indivíduo macho e fêmea. Fonte: *Google imagens*, adaptado.

*C. hippuris* é uma espécie epipelágica de águas tropicais e subtropicais geralmente não mais frias que 20°C. Além disso, a espécie possui altíssima capacidade migratória e distribuição global (Figura 7) (Palko, Beardsley, Richards, 1982; Oxenford, 1999; Díaz-Jaimes et al. 2010). Ecologicamente importante, dourados são predadores de topo e competem por recursos diretamente com outras espécies pelágicas como por exemplo a albacora (*Thunnus alalunga*). Porém, o efeito da competição na espécie é atenuado tendo em vista o seu hábito alimentar altamente variável e oportunista (Palko, Beardsley, Richards, 1982), sendo capaz de se alimentar de uma grande variedade de organismos, desde invertebrados marinhos até peixes teleósteos pelágicos (Jeong et al. 2017; Assana et al. 2020).

Varela, Lucas-Pilozo, González-Duarte (2016) avaliaram a dieta e os hábitos alimentares de 320 espécimes de *C. hippurus* na costa do Oceano Pacífico (Equador). Os autores comentam que o grupo predominante na dieta foram os peixes, representando 95% do índice alimentar; seguido por cefalópodes (4,13%) e crustáceos (0,48%). Ao todo, os autores observaram que estes espécimes se alimentaram de pelo menos 17 diferentes presas. Além disso, os autores observaram mudanças temporais na composição da dieta, indicando que *C. hippurus* é uma espécie capaz de consumir uma grande variedade de organismos. O padrão de dieta não seletiva foi também observado para dourados em outras porções oceânicas, como no Mar Mediterrâneo (Massutí et al. 1998), Oceano Atlântico (Tripp-Valdez et al. 2010), e Oceano Índico (Saroj et al. 2018).

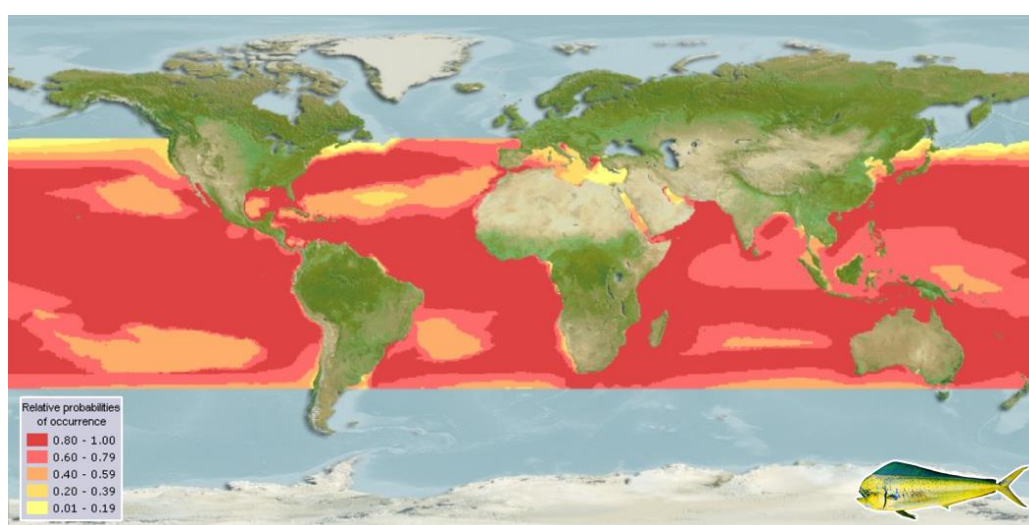


Figura 7 – Distribuição global de *C. hippurus*. As cores dentro da faixa de distribuição da espécie indicam seu grau de adequação aquele ambiente, o que pode ser interpretado como a probabilidade de ocorrência naquela localidade. A variação da probabilidade de ocorrência da espécie pode ser observada na legenda à esquerda, onde a menor probabilidade é ilustrada em amarelo e a maior pela cor vinho. Fonte: [https://www.aquamaps.org/receive.php?type\\_of\\_map=regular#](https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular#)

*Coryphaena hippurus* possui fecundação externa e que acontece durante todo o ano, além de uma alta produção de ovos, sendo estimado um quantitativo entre 100 e 200 mil ovos por fêmea (entre 3 e 5 kg) a cada evento reprodutivo (Palko, Beardsley, Richards, 1982; Perrichon et al. 2019). Existem evidências de que o desempenho reprodutivo máximo da espécie ocorre geralmente entre as estações mais quentes como o verão-outono, padrão concordante com os períodos em que a temperatura da superfície do mar é maior (28-30°C). Além disso, a proporção sexual na espécie é geralmente 1:1 (Castro et al. 1998; Zúñiga-Flores et al. 2011; Schlenker et al., 2021). Dourados possuem rápido desenvolvimento, com destaque para fatores como iniciação alimentar, capacidade natatória e maturidade sexual, que surgem respectivamente apenas 104 horas, 80 horas e 80-90 dias após a fecundação. A espécie possui expectativa de vida média de 2 anos (máximo de 5 anos), tempo relativamente curto em comparação a outras espécies pelágicas de peixe (Beardsley, 1967; Palko, Beardsley, Richards, 1982; Perrichon et al. 2019).

Perrichon et al. (2019) comentam que *C. hippurus* vem sendo utilizada nas mais variadas abordagens, com destaque para estudos envolvendo o impacto de poluentes. Por exemplo, Mager et al. (2014) observaram a influência da exposição de embriões, larvas e juvenis a amostras de petróleo cru do derramamento de óleo em *Deepwater Horizon* ocorrido em 2010. Os autores constataram uma redução significativa na capacidade natatória dos indivíduos testados, juntamente a outros déficits fisiológicos atribuídos aos hidrocarbonetos aromáticos policíclicos (HPA's) presentes no petróleo cru. Apesar do tamanho relativamente grande do indivíduo adulto (geralmente entre 1 e 2 metros), as características biológicas da espécie a fazem uma forte candidata a estudos experimentais por possuir desenvolvimento semelhante ao de outros organismos modelos, como o zebrafish (*Danio rerio*).

Atualmente existem tecnologias voltadas a domesticação da espécie permitindo sua criação em grande escala, ainda que os dados de produção ainda não tenham sido mensurados (Kraul, 1991; Stieglitz, Benetti, Grosell, 2018; Perrichon et al. 2019). *C. hippurus* retém papel de destaque na pesca recreativa em toda a sua distribuição, sendo inclusive considerada uma escolha viável em termos de aquicultura comercial. Ademais, a espécie se destaca como um recurso pesqueiro globalmente apreciado (Oxenford, 1999). Na primeira estimativa, foram contabilizadas aproximadamente 32 mil toneladas pescadas no ano de 1953, já mais recentemente foram estimadas 255.000t capturadas no ano de 2015, representando um aumento

de pelo menos sete ordens de magnitude na pesca global da espécie (Figura 8). A crescente captura de dourados refletiu diretamente no seu valor econômico global que no ano de 2015 representou aproximadamente 10 bilhões de dólares (seaaroundus, 2021). Dentre os mais de 20 países que consomem o pescado, o Peru figura como o maior consumidor com aproximadamente 79 mil toneladas/ano (seaaroundus, 2021).

Elucidar padrões genético-populacionais de *C. hippurus* contribui diretamente para sua correta gestão pesqueira. A garantia de coleta sustentável de um recurso está diretamente relacionada a detecção de seus possíveis diferentes estoques, sendo esta a unidade biológica fundamental neste tipo de abordagem. Até o presente momento trabalhos variados buscaram contribuir na gestão pesqueira de *C. hippurus* por meio de abordagens genético-populacionais geralmente lançando mão do marcador NADH1 (ND1). Díaz-Jaimes et al. (2010) avaliou a conectividade e a demografia histórica da espécie em populações situadas nos Oceanos Atlântico, Pacífico, Índico e Mar Mediterrâneo. Com base no ND1 os autores observaram divergência interoceânica estatisticamente significativa para três filogrupos situados no Índico-Pacífico, Atlântico Oriental e Mar Mediterrâneo com este último retendo a maior divergência genética ( $\Phi_{ST}$  médio: 53%). Porém, as demais análises não apresentaram sinais claros de diferenciação genética entre as populações do Indo-Pacífico e do Atlântico. Neste caso, os autores argumentam que a falta de divergência interoceânica observada concorda com o padrão visto para outras espécies com comportamento similar ao dos dourados, como atum (*Thunnus alalunga*) e o espadarte (*Xiphias gladius*), o que reforça a hipótese de dispersão facilitada entre as bacias como resultado da distribuição contínua dos dourados.

Em uma escala geográfica mais reduzida, outras abordagens genético-populacionais para a espécie geralmente encontraram homogeneidade genética entre populações avaliadas no Pacífico Central (Díaz-Jaimes et al. 2006), Golfo da Califórnia (5 loci microssatélite) (Tripp-Valdez et al. 2010), Atlântico Ocidental (Merten et al. 2015), Mar Mediterrâneo [(SNP's) Maroso et al. 2016; Sacco et al. 2017]. Mais recentemente, Maggio et al. (2019) observaram sinais sutis, mas estatisticamente significativos de estruturação genética entre populações de *C. hippurus*. Com base no marcador ND1, os autores delimitaram três unidades de manejo pesqueiro para a espécie representadas por populações do Atlântico Ocidental, Oriental, e Mar Mediterrâneo.

Mesmo com uma quantidade razoável de informações disponíveis para a gestão pesqueira dos dourados, a delimitação dos possíveis estoques da espécie na costa brasileira é

limitada. Atualmente, apenas duas abordagens buscaram recortar os possíveis estoques da espécie na costa do Brasil (Duarte-neto et al. 2008; Almeida et al. 2020), sendo observada heterogeneidade somente entre populações do Rio Grande do Norte – RN e Maranhão – MA em comparações baseadas na variação morfológica de otólitos (Duarte-neto et al. 2008). O panorama genético-populacional e a conexão das populações da costa brasileira frente a outros estoques genéticos já identificados mundo afora para a espécie representa uma lacuna de conhecimento que necessita ser preenchida, o que contribuirá diretamente para a gestão global e nacional deste importante recurso.

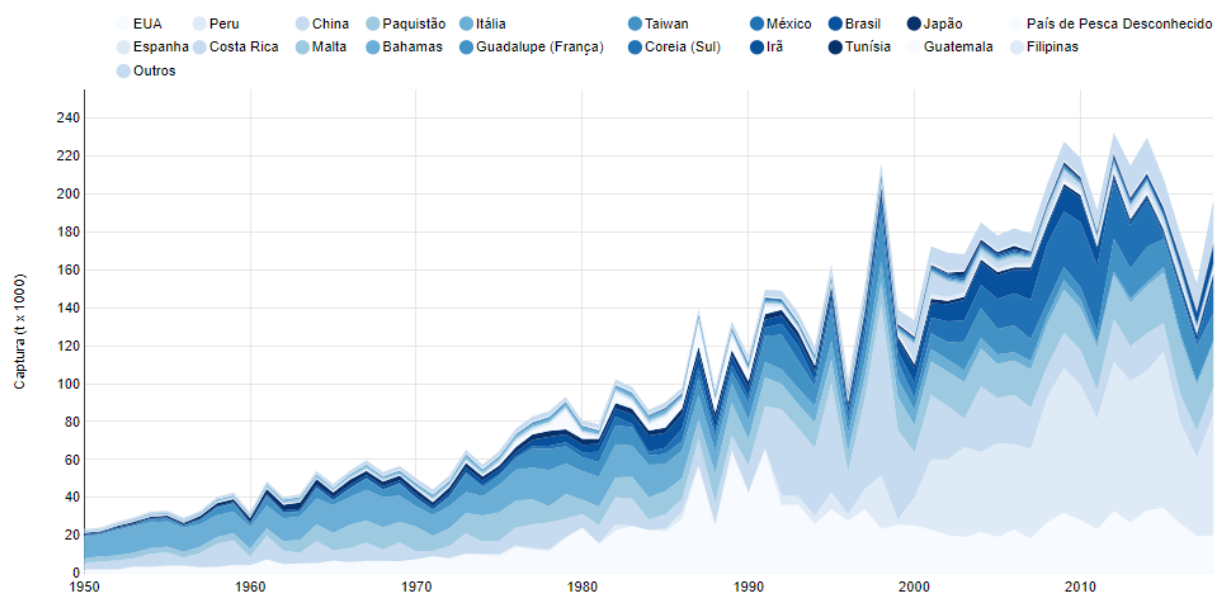


Figura 8 – Índices globais de captura de *C. hippurus*. A variação de países quanto a captura da espécie é representada pelos diferentes tons de azul presente na imagem. O maior índice de captura global para a espécie foi documentado no ano de 2014, com mais de 220 mil toneladas capturadas. Fonte: searounds (2021).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 OBTENÇÃO DAS AMOSTRAS

Para a costa brasileira, foram obtidas 100 amostras de tecido de *Coryphaena hippurus* oriundas de nove localidades distribuídas em cinco estados, sendo: São Paulo (Ilha do Bom Abrigo,  $n = 4$  e Laje de Santos,  $n = 22$ ); Espírito Santo (Espírito Santo,  $n = 14$ ); Rio Grande do Norte (Rio Grande do Norte,  $n = 22$ ); Bahia (Porto Seguro,  $n = 9$  e Ilhéus,  $n = 6$ ) e Pernambuco (Porto de Galinhas,  $n = 4$ , Fernando de Noronha,  $n = 13$  e Arquipélago São Pedro e São Paulo,  $n = 3$ ). As amostras teciduais foram coletadas em algumas zonas de desembarque da espécie ao longo da costa brasileira e se encontram representadas graficamente na Figura 1. A composição desta amostragem pretendeu representar o contingente de indivíduos que transita na costa brasileira e, portanto, aquele que representa a unidade explorável de *C. hippurus* na região.

Globalmente, A composição do banco de dados global para a espécie contou com sequências disponíveis no *Genbank*, um banco de dados público hospedado no NCBI (National Center for Biotechnology Information) e sequências obtidas em contato direto com colaboradores. Ao todo, o banco de dados global totalizou 696 sequências distribuídas no Oceano Atlântico ( $n = 386$ , Merten et al. (2015)), Mar Mediterrâneo ( $n = 190$ , Sacco et al. (2017)), e Oceano Pacífico ( $n = 120$ ). Estes dados do Oceano Pacífico foram gentilmente cedidos pelo pesquisador Píndaro Díaz-Jaimes, professor adjunto da Universidade Nacional Autônoma do México (Figura 9).

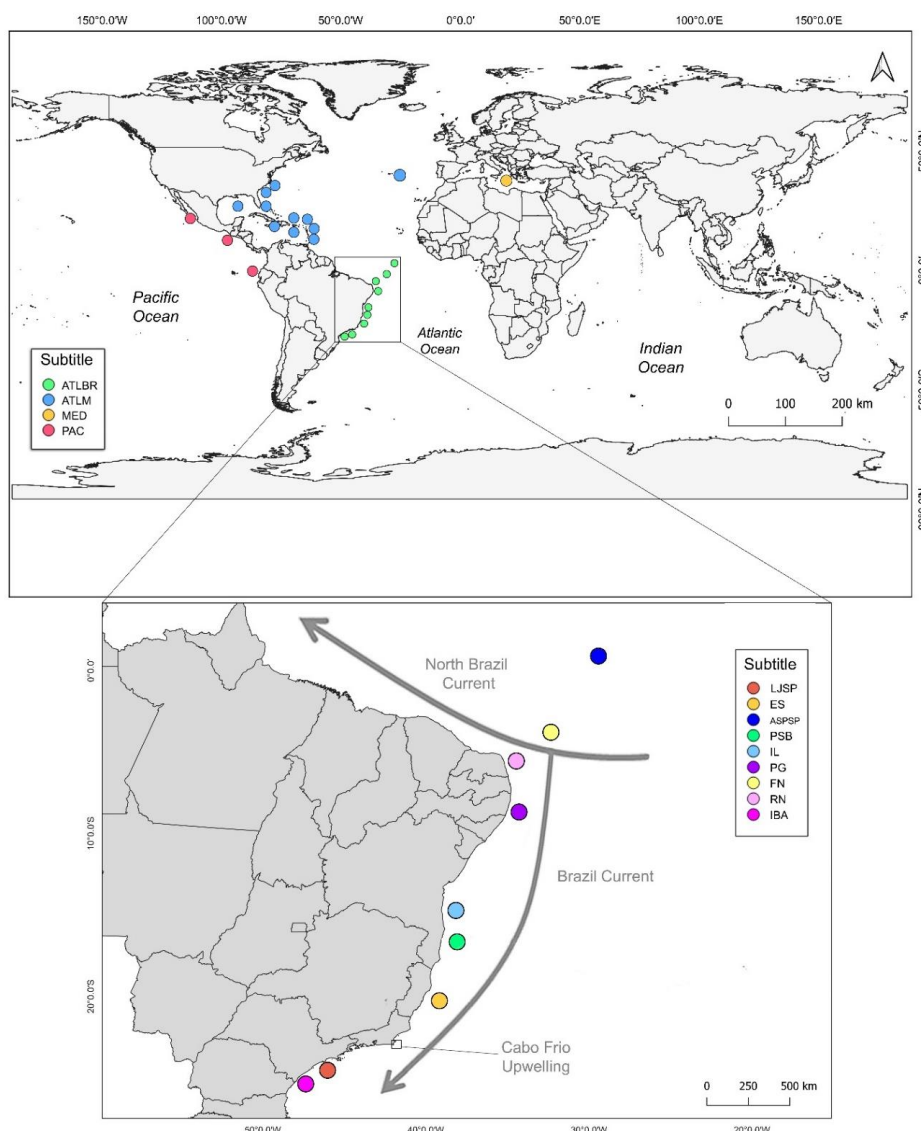


Figura 9 – Sítios amostrais de *C. hippurus* para os Oceanos Atlântico (Brasil e Mundo), Pacífico e Mar Mediterrâneo. Em destaque os pontos representativos da costa brasileira. As setas na cor cinza indicam as principais correntes oceânicas presentes na costa do Brasil, indicando também a insurgência de Cabo Frio – RJ (Tavares et al. 2010).

### 3.2 OBTENÇÃO DE SEQUÊNCIAS

A obtenção do DNA genômico total foi feita com o uso do Kit de extração DNeasy Blood & Tissue (QIAGEN®) com base no protocolo determinado pelo fabricante. O DNA genômico mitocondrial (mtDNA) e nuclear (nuDNA) foi amplificado seguindo adaptações dos protocolos estabelecidos por Díaz-Jaimes et al. (2006) e Chow e Hazama, (1998), respectivamente. O sucesso das etapas de extração do DNA e dos PCRs dos loci acessados (NADH1 e íntron da proteína S7) foi constatado através de géis de agarose com concentração

de 1% e 1,8%, respectivamente. Todas as reações foram produzidas em volume final de 25 µl. Para o material mitocondrial foram utilizados os seguintes volumes: 12,5 µl de 2X Taq Pol Master Mix (Cellco®), 0,5 µl de Cloreto de Magnésio (MgCl<sub>2</sub>, Cellco®), 1 µl de cada primer (10 mM), 5 µl de DNA (40 ng/µl) e 5 µl de UltraPure™ Water (ThermoFisher®), com o programa de PCR seguindo: 35 ciclos de 1 minuto a 95°C para desnaturação, 1 minuto a 58°C para anelamento e extensão final a 65°C por 3 minutos. Já para o material nuclear, os volumes foram: 12,5 µl de 2X Taq Pol Master Mix (Cellco®), 0,5 µl de Cloreto de Magnésio (MgCl<sub>2</sub>, Cellco®), 0,75 µl de cada primer (10 mM), 2 µl de DNA (40 ng/µl) e 8,5 µl de UltraPure™ Water (ThermoFisher®), com o programa de PCR seguindo: 35 ciclos de 94°C por 30 segundos para desnaturação, 60°C por 1 minuto para anelamento e extensão a 72°C por 1 minuto. Após a obtenção dos fragmentos, estes foram purificados usando o complexo enzimático NucleoSAP (Cellco®), seguindo o protocolo oferecido pelo fabricante. Depois de purificados os fragmentos foram sequenciados em fita única, usando um sequenciador automático ABI 3500-Applied Biosystems, com base na técnica de sequenciamento automático por capilaridade.

### 3.3 ANÁLISE DE DADOS

Todas as sequências obtidas foram editadas e alinhadas utilizando o software Bioedit Sequence Alignment Editor v.7.0 (Hall, 1999), sendo também inspecionadas visualmente. As sequências do íntron S7 (marcador nuclear) foram submetidas ao software Phase v2.1.1 (Stephens et al., 2001) implementado no DNAsp v.6 (Rozas et al., 2017) para resolver a fase gamética dos heterozigotos, tendo sido removidos das análises os eventuais alelos com probabilidade menor de 70%.

Os índices de diversidade genética foram acessados a partir do número de sítios polimórficos (S) número de haplótipos (mtDNA) e alelos (nuDNA) (H), diversidade haplotípica (mtDNA) e alélica (nuDNA) (h) e diversidade nucleotídica ( $\pi$ ). A elucidação das relações entre os haplótipos mitocondriais e alelos nucleares foi obtida pelas redes de relacionamento genético através do software PopART 1.7.2 utilizando o método TCS network (Clement et al., 2002).

A história demográfica da espécie foi acessada local e globalmente através de testes de neutralidade baseados em dois índices,  $F_s$  de Fu (Fu, 1997) e  $D$  de Tajima (Tajima, 1989) por meio do software DNAsp v.6 (Rozas et al., 2017). Ainda, foi testado o desvio do tamanho populacional efetivo histórico por meio da abordagem bayesiana do Skyline plot (BSP) implementada no software BEAST v.2.4.7 (Bouckaert et al., 2014). Na análise, foi utilizada a

amostragem brasileira para o marcador NADH1 (mtDNA), com taxa mutacional de 0,76% por sítio por milhão de anos, conforme proposto por Díaz-Jaimes et al. (2010). O modelo evolutivo mais adequado para o conjunto de dados foi acessado no software JmodelTest v.2.1.7 (Darriba et al. 2012) utilizando a correção BIC (Bayesian Information Criterion), tendo sido selecionado o modelo TN93.

O fluxo gênico e tamanho efetivo populacional histórico entre a população brasileira da espécie (ATLBR) e os demais estoques genéticos amostrados mundo afora (ATLM, PAC e MED) foi mensurado por meio do software Migrate v3.6.11 (Beerli, 2006). Nesta análise foram testados quatro cenários possíveis para todas as comparações, sendo: (a) fluxo genético irrestrito e bidirecional; (b) fluxo genético unidirecional  $A \rightarrow B$ ; (c) fluxo unidirecional no sentido contrário  $B \rightarrow A$ ; (d) ausência de fluxo. O melhor modelo para cada conjunto de dados foi elencado pelo teste Bayes Factor implementado no Software R (Rouder et al. 2009). A estimativa do número de migrantes por geração ( $N_m$ ) foi produzida considerando a equação:  $N_m = M_{i-j} \times \Theta_j$ , sendo “i” a população fonte e “j” a receptora (Machado et al. 2021).

Para investigar a estrutura genético-evolutiva de *C. hippurus* foram realizadas AMOVAs (Análise da Variância Molecular) baseadas no  $\Phi_{st}$  (índice de diferenciação genético-evolutivo) através do software Arlequin v.3.5.2 (Excoffier, Laval, Schneider, 2005). Foram conduzidos testes globais (quando todas as amostras são atribuídas a uma única população) e par-a-par (comparações entre locais). As comparações locais foram feitas somente entre regiões numericamente similares, a fim de evitar uma possível detecção de diferenciações genéticas resultantes da heterogeneidade do número de amostras entre os sítios amostrais. Comparações realizadas: Laje de Santos – SP x Rio Grande do Norte – RN; NE (Nordeste: Fernando de Noronha, Rio Grande do Norte, Arquipélago São Pedro e São Paulo, Ilhéus, Ilha do Bom Abrigo) x LE (Ilha do Bom Abrigo, Espírito Santo, Laje de Santos).

Ainda, a estrutura genética foi inspecionada por inferência Bayesiana usando o software BAPS 6 (Bayesian Analysis of Population Structure; Corander et al., 2006) nas seguintes variações: Toda a amostragem de mtDNA e nuDNA; Laje de Santos – SP x Rio Grande do Norte – RN. As comparações locais nesta análise seguiram o mesmo princípio aplicado para as AMOVAs. Inicialmente foi conduzida uma análise de mistura (*Mixture analysis*) na opção *Clustering with linked loci*, seguida da opção *Admixture based on mixture clustering* com 10000 interações no total.

#### 4 RESULTADOS

Foram produzidas 100 sequências de 714 pb (pares de base) para o marcador mitocondrial ND1, ao passo de que foram gerados 180 (90 sequências) estados alélicos de 329 pb cada para o marcador nuclear Íntron S7. O banco de dados global de ND1 de *C. hippurus* contou com 798 sequências de 704 pb após tratamento. Nas amostras da costa brasileira foram recuperados 38 haplótipos ( $S = 43$ ) para o marcador mitocondrial e 24 alelos ( $S = 16$ ) para o nuclear. Os valores médios de diversidade haplotípica ( $H_d$ , alélica para o nuDNA) e nucleotídica ( $\pi$ ) foram 0,871 e 0,00418 para o ND1 e 0,616 e 0,00279 para o Íntron S7, respectivamente (Tabelas 1 e 2). Ainda, a amostragem global da espécie apresentou valores médios de 0,9196 e 0,00610 para diversidade haplotípica ( $H_d$ ) e nucleotídica ( $\pi$ ), respectivamente, além de 132 sítios polimórficos (Tabela 2).

Não foram detectados desvios estatisticamente significativos para os testes de neutralidade em todas as localidades da costa brasileira bem como na distribuição global da espécie, com exceção das amostras de Ilhéus – BA e Porto de Galinhas – PE que apresentaram valores positivos, mas somente este último foi estatisticamente significativo para o teste D de Tajima (Tabelas 2 e 3). A análise do Bayesian Skyline Plot (BSP) recuperou uma expansão populacional recente para as populações brasileiras de *C. hippurus* estimada entre 100.000 e 200.000 anos atrás (Figura 10).

Tabela 2 – Parâmetros de diversidade genética e testes de neutralidade para *Coryphaena hippurus* nos Oceanos Atlântico (Costa Brasileira e Mundo) Pacífico e Mar Mediterrâneo, com base no marcador mitocondrial NADH1.

| Bacia/Localidade                             | N   | H  | $H_d$ | S  | $\pi$   | Tajimas' D | Fu's $F_s$ |
|----------------------------------------------|-----|----|-------|----|---------|------------|------------|
| ATLÂNTICO<br>BRASIL (Total)                  | 100 | 38 | 0,871 | 43 | 0,00418 | -2,24465   | -34,339    |
| Laje de Santos – SP                          | 22  | 14 | 0,900 | 21 | 0,00511 | -1,72471   | -7,352     |
| Espírito Santo – ES                          | 14  | 12 | 0,967 | 20 | 0,00543 | -1,72599   | -7,218     |
| Arquipélago São<br>Pedro e São Paulo –<br>PE | 3   | 2  | -     | -  | -       | -          | -          |
| Porto Seguro – BA                            | 12  | 8  | 0,924 | 11 | 0,00397 | -1,11470   | -4,960     |

|                          |     |     |        |     |         |          |          |
|--------------------------|-----|-----|--------|-----|---------|----------|----------|
| Ilhéus – BA              | 6   | 6   | 1      | 6   | 0,00315 | -0,93169 | -4,087   |
| Porto de Galinhas – PE   | 4   | 4   | 1      | 7   | 0,00503 | -0,81734 | -1,012   |
| Fernando de Noronha – PE | 13  | 10  | 0,949  | 12  | 0,00354 | -1,72362 | -6,169   |
| Rio Grande do Norte – RN | 22  | 15  | 0,922  | 21  | 0,00458 | -1,80888 | -9,449   |
| Ilha do Bom Abrigo – SP  | 4   | 4   | 1      | 9   | 0,00698 | -0,49151 | -0,615   |
| ATLÂNTICO MUNDO (Total)  | 386 | 127 | 0,9345 | 132 | 0,00583 | -2,44374 | -192,368 |
| PACÍFICO                 | 120 | 58  | 0,919  | 64  | 0,00544 | -2,19545 | -33,846  |
| MEDITERRÂNEO             | 190 | 15  | 0,760  | 20  | 0,00270 | -1,23550 | -3,627   |
| TOTAL                    | 796 | 152 | 0,9196 | 131 | 0,00610 | -2,35946 | -210,368 |

N: Número de sequências, H: número de haplótipos, Hd: diversidade haplotípica, S: sítios polimórficos,  $\pi$ : diversidade nucleotídica.

Tabela 3 – Parâmetros de diversidade genética e testes de neutralidade para populações de *Coryphaena hippurus* da costa brasileira com base no marcador nuclear Íntron S7 da Proteína Ribossomal (S7).

| Bacia/Localidade         | N  | H  | Hd    | S  | $\pi$   | Tajimas' D | Fu's Fs |
|--------------------------|----|----|-------|----|---------|------------|---------|
| ATLÂNTICO BRASIL (Total) | 90 | 24 | 0,616 | 16 | 0,00279 | -1,81740   | -25,861 |
| Laje de Santos – SP      | 19 | 10 | 0,623 | 7  | 0,00296 | -1,41188   | -6,331  |
| Espírito Santo – ES      | 15 | 11 | 0,674 | 10 | 0,00331 | -1,95533   | -8,040  |
| Porto Seguro – BA        | 11 | 7  | 0,636 | 4  | 0,00270 | -0,53704   | -3,793  |
| Ilhéus – BA              | 4  | 3  | 0,679 | 2  | 0,00234 | 0,24178    | -1,146  |

|                          |    |   |       |   |         |          |        |
|--------------------------|----|---|-------|---|---------|----------|--------|
| Porto de Galinhas – PE   | 4  | 2 | 0,536 | 1 | 0,00163 | 1,16650  | 0,866  |
| Fernando de Noronha – PE | 13 | 8 | 0,575 | 8 | 0,00253 | -2,08160 | -5,164 |
| Rio Grande do Norte – RN | 18 | 8 | 0,670 | 6 | 0,00295 | -1,20537 | -3,722 |
| Ilha do Bom Abrigo – SP  | 6  | 3 | 0,455 | 3 | 0,00152 | -1,62929 | -2,124 |

N: número de sequências, H: número de alelos, Hd: diversidade alélica, S: sítios polimórficos,  $\pi$ : diversidade nucleotídica.

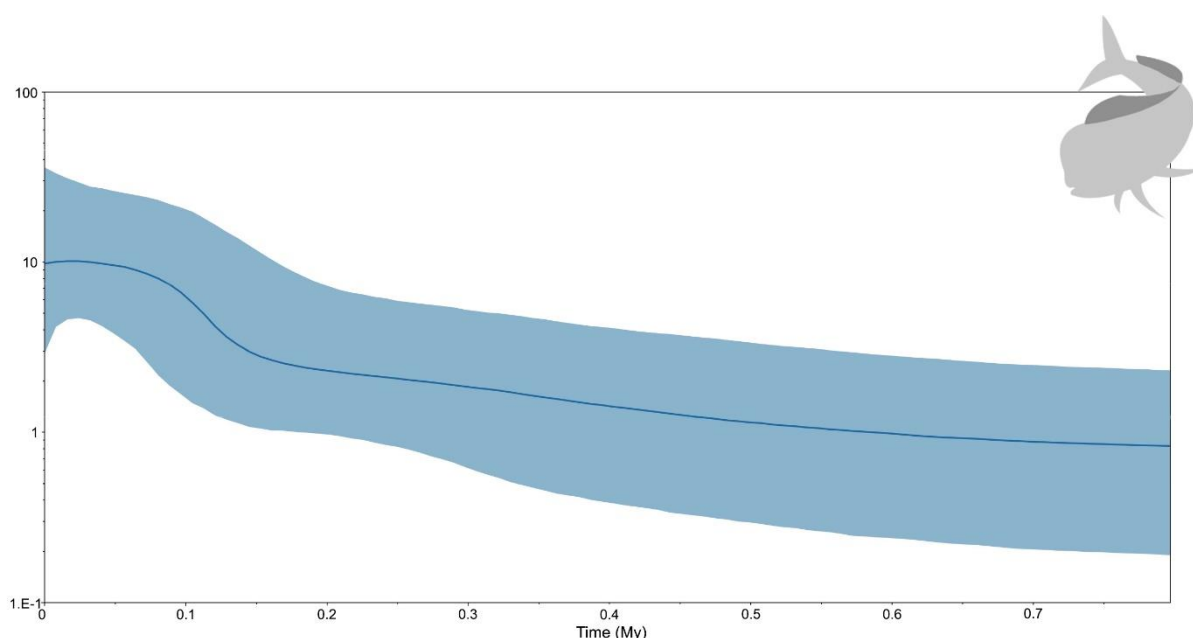


Figura 10 – Gráfico da oscilação histórica do tamanho populacional efetivo (BSP) de *C. hippurus* com base no marcador mitocondrial NADH1 da costa brasileira. Os eixos x e y representam as variações de tamanho populacional efetivo e de tempo (em milhões de anos), na devida ordem. A linha central do gráfico indica os valores médios posteriores para o tamanho efetivo da amostra (Log  $N_e$ ). Os limites superior e inferior representados em azul claro denotam o desvio padrão para uma probabilidade posterior de 95%.

A rede haplotípica produzida para o marcador ND1 recuperou um total de 38 haplótipos que se distribuíram em dois haplogrupos principais com uma sutil diferença entre os haplogrupos. Foi observado que o haplótipo 2 é o mais bem distribuídos em todas as localidades acessadas e que não ocorre no Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPS). Já o haplótipo 3 foi o segundo mais frequente e o único que ocorre no ASPSP (Figura 11, A). Diante dos dados

do íntron S7, foram recuperados 24 alelos no total, representando apenas um haplogrupo onde o alelo 2 se apresentou como o mais frequente (Figura 11, B).

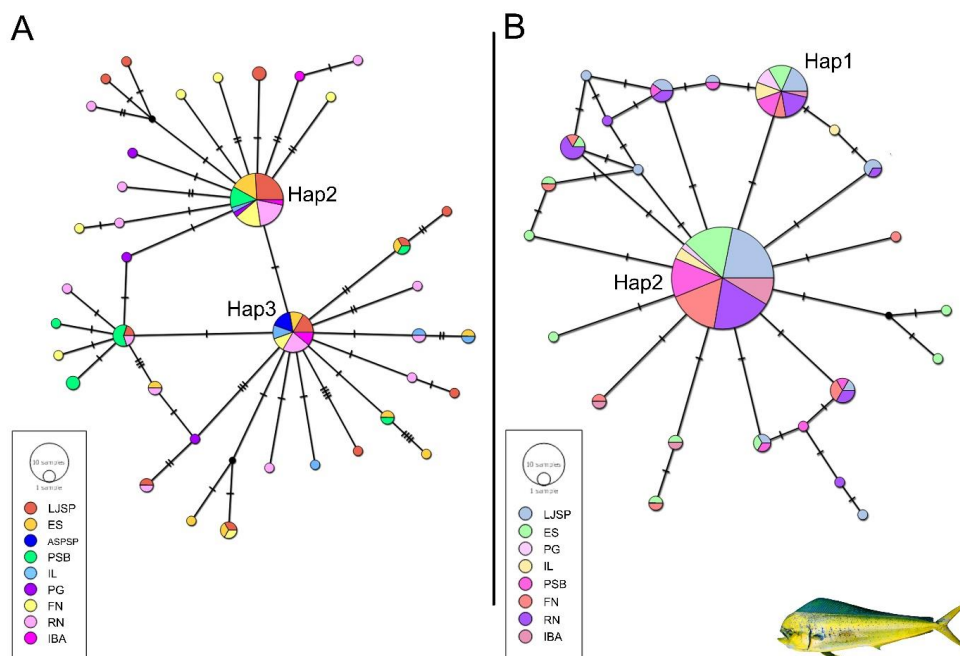


Figura 11 – Redes haplotípicas demonstrando as relações entre os haplótipos mitocondriais (A) e alelos (B), para os marcadores NADH1 e Íntron S7, obtidos da amostra de *C. hippurus* da costa brasileira, respectivamente. O diâmetro dos círculos é proporcional a frequência do haplótipo/alelo e cada localização geográfica está indicada com uma cor diferente.

A rede haplotípica global perante os dados de NDH1 apresentou um total de 152 haplótipos distribuídos em três haplogrupos principais. Os dois primeiros se mostraram similarmente generalistas e constituídos principalmente pelos haplótipos presentes nos Oceanos Atlântico (costa brasileira e Mundo) e Pacífico, ao passo de que o terceiro abrigou todos os haplótipos exclusivamente mediterrânicos e se mostrou compartilhado com as demais localidades amostradas, com destaque aos haplótipos recuperados no Oceano Atlântico (Mundo) (Figura 12).

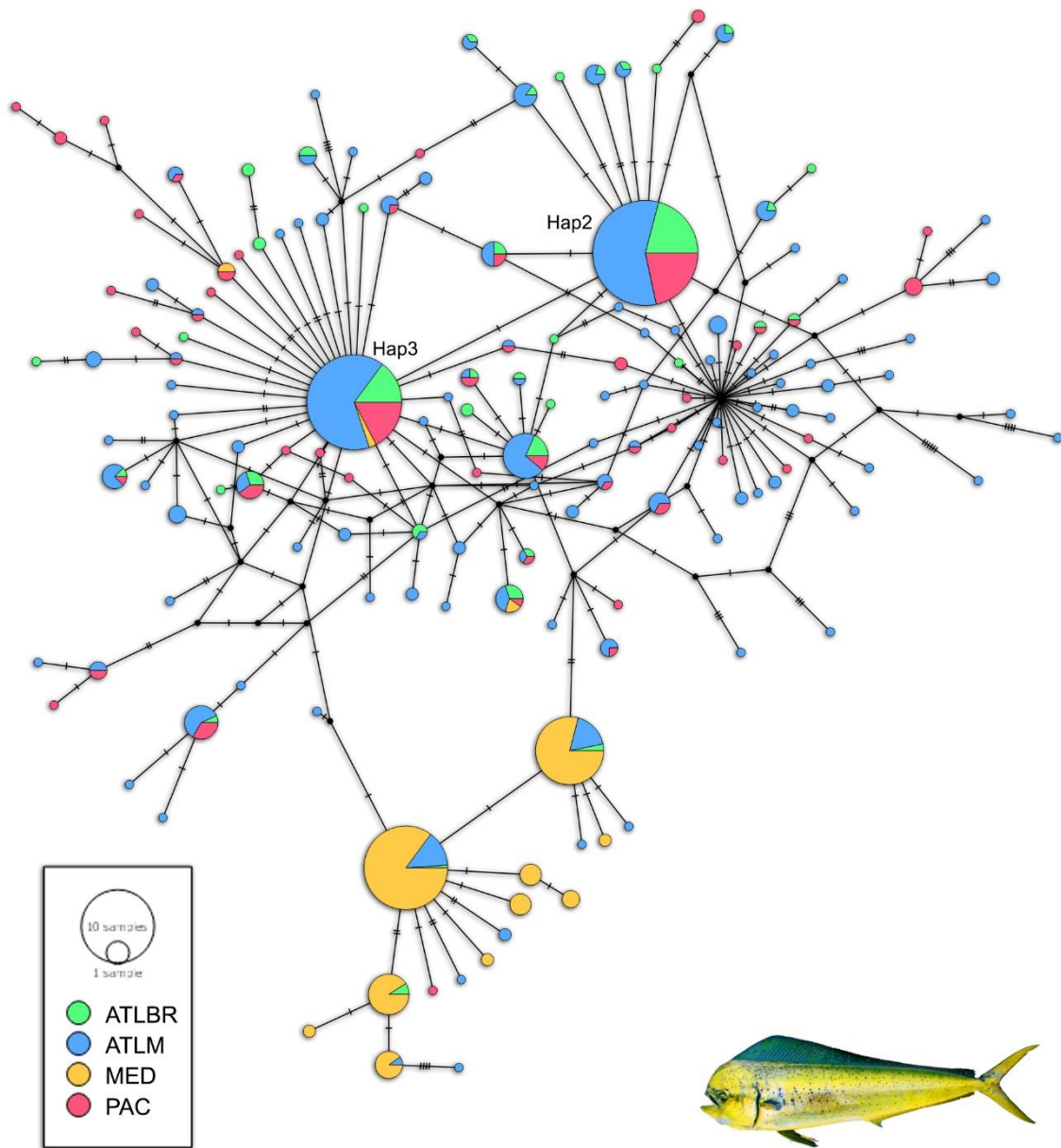


Figura 12 – Rede haplotípica indicando as relações entre os haplótipos de *C. hippurus* distribuídos na costa brasileira (ATLBR), Atlântico Mundo (ATLM), Mar Mediterrâneo (MED), e Oceânico Pacífico (PAC). Cada círculo corresponde a um haplótipo e o seu diâmetro é proporcional a sua frequência. A origem geográfica de cada grupo de amostras está atrelada a uma cor conforme descrito na legenda.

A análise de estruturação bayesiana (BAPS) identificou três perfis genéticos ( $K = 3$ ) diante do conjunto de dados do marcador NDH1. Em detalhes, a análise mostrou a presença de dois perfis genéticos (azul e verde) mais amplamente distribuídos, com exceção de Fernando de Noronha (FN), Porto de Galinhas (PG) e Ilhéus (IL). Também foi recuperado um perfil genético exclusivo da população de Laje de Santos (LJSP) (vermelho; Figura 13.A). Em relação aos dados do íntron S7 (Figura 13.B), a análise indicou a presença de quatro perfis genéticos ( $K = 4$ ), com contribuição majoritária pelos perfis vermelha e verde. Em detalhes, o perfil genético representado pela cor amarela se mostrou atribuído somente às populações de LJSP (Laje de Santos), PSB (Porto Seguro) e RN (Rio Grande do Norte), além daquele representado na cor azul presente apenas na população do ES (Espírito Santo).

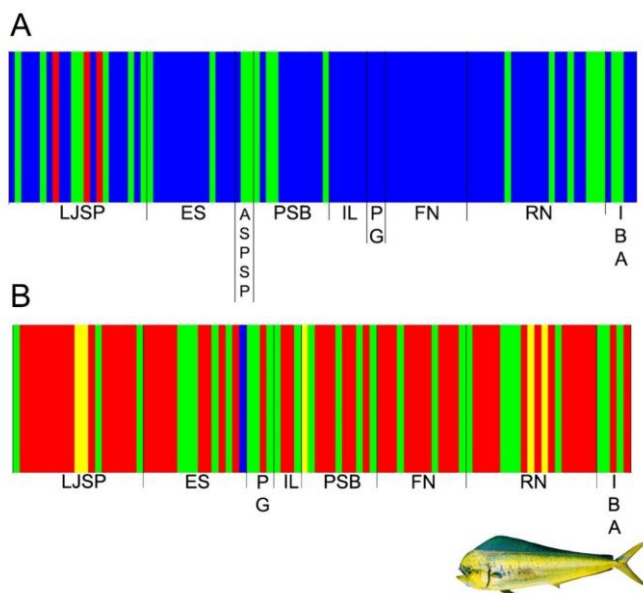


Figura 13 – Estruturação bayesiana observada entre as populações de *Coryphaena hippurus* distribuídas na costa brasileira com os dados de NDH1 ( $K=3$ ; A), e com aqueles do íntron S7 ( $K=4$ ; B). Os valores de  $K$  correspondem à quantidade de perfis geneticamente distintos obtidos.

A análise de estruturação bayesiana (BAPS) quando conduzida somente entre as populações de Laje de Santos (LJSP) e Rio Grande do Norte (RN) denotaram a presença de dois perfis genéticos pelos dados de NDH1. Em detalhes, um destes perfis é exclusivo da população de LJSP ( $K = 2$ ; Figura 14.A). Diante dos dados do íntron S7 foram recuperados três perfis genéticos com distribuição equivalente entre as populações ( $K = 3$ ; Figura 14.B)

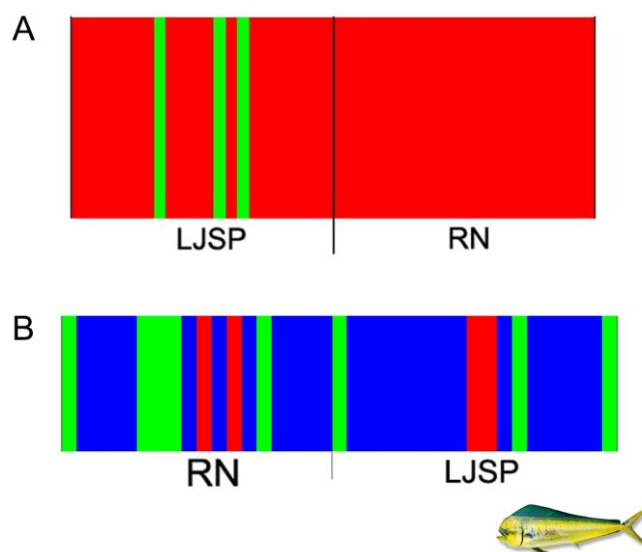


Figura 14 – Estruturação bayesiana observada entre as populações de *Coryphaena hippurus* distribuídas nos sítios amostrais Rio Grande do Norte – RN (RN) e Laje de Santos – SP (LJSP) com os dados de NADH1 (K = 2; A) e com aqueles do íntron S7 (K = 4; B). Os valores de K correspondem à quantidade de perfis geneticamente distintos obtidos.

Ambas as AMOVAs globais denotaram que o maior percentual de variação genética se encontra dentro das populações com valores de  $\phi_{ST}$  baixos e não significativos. Quando considerada a amostra mediterrânea a análise mostrou que 30.26% de variação está entre as populações, resultando em um  $\phi_{ST}$  de 0.30 [Tabela 4, (c)].

Tabela 4 – Análise da variância molecular (AMOVA) obtida com ambos os marcadores para populações *Coryphaena hippurus* da costa brasileira e mundo afora de ( $p < 0.05$ ).

|                               | Brasil  |         | Mundo    |         |
|-------------------------------|---------|---------|----------|---------|
| Fonte da variação (%)         | (a)     | (b)     | (c)      | (d)     |
| Entre as populações           | 0.24    | 0.94    | 30.29    | 0.75    |
| Dentro das populações         | 99.76   | 99.06   | 69.71    | 99.25   |
| Índice de fixação $\phi_{ST}$ | 0.00240 | 0.00942 | 0.30291* | 0.00746 |

(a) mtDNA, ND1; (b) nuDNA, ÍntronS7; (c) considerando a amostra mediterrânea na análise; (d) não considerando a amostra mediterrânea na análise. \*valores estatisticamente significativos.

As AMOVAs par-a-par entre as populações de Laje de Santos e Rio Grande do Norte e entre as regiões Sudeste e Nordeste não recuperaram sinais de diferenciação genética em nenhum dos casos tanto para o marcador mitocondrial quanto nuclear (Tabela 5).

Tabela 5 – Valores de diferenciação genético-evolutiva ( $\Phi_{st}$ ) par a par obtidos para a amostragem de *Coryphaena hippurus* da costa brasileira ( $p < 0.05$ ).

| Localidades/regiões | mtDNA (NADH1) |    | nuDNA (Íntron S7) |          |
|---------------------|---------------|----|-------------------|----------|
|                     | LJSP          | RN | LJSP              | RN       |
| LJSP                | -             |    | LJSP              | -        |
| RN                  | 0.01788       | -  | RN                | 0.00759  |
|                     |               |    |                   |          |
|                     | SE            | NE | SE                | NE       |
|                     |               |    |                   |          |
| LE                  | -             |    | LE                | -        |
| NE                  | 0.00434       | -  | NE                | -0.00459 |

Localidades: LJSP= Laje de Santos; RN= Rio Grande do Norte, SE= Sudeste; NE= Nordeste.

Na comparação global diante dos dados de NADH1, foram detectados desvios estatisticamente significativos nas comparações entre a população brasileira de *C. hippurus* e os grupos PAC (Oceano Pacífico), ATLM (Atlântico Mundo) e MED (Mar Mediterrâneo). Em detalhes, apesar de estatisticamente significativos, os desvios estatísticos observados entre a amostragem do Brasil e aquelas do resto do oceano Atlântico e do Oceano Pacífico foram muito baixos. Já a comparação entre Brasil e Mediterrâneo revelou um desvio estatístico bem alto ( $\Phi_{ST} = 0,53$ ), assim como aquele observado entre o restante do Atlântico e o Mediterrâneo ( $\Phi_{ST} = 0,43$ ) (Tabela 6).

Tabela 6 – Valores de diferenciação genético-evolutiva ( $\Phi_{ST}$ ) par a par de *Coryphaena hippurus* para o marcador mitocondrial NADH1 entre populações dos Oceanos Atlântico (ATLBR e ATLM), Pacífico e Mar Mediterrâneo.

| Localidade | ATLBR    | ATLM     | MED      | PAC    |
|------------|----------|----------|----------|--------|
| ATLBR      | 0.0000   |          |          |        |
| ATLM       | 0.01124* | 0.0000   |          |        |
| MED        | 0.53762* | 0.43976* | 0.0000   |        |
| PAC        | 0.01408* | 0.00269  | 0.53470* | 0.0000 |

Atlântico Brasil (ATLBR); Atlântico Mundo (ATLM); Mar Mediterrâneo (MED); Oceano Pacífico (PAC).

\*valores estatisticamente significativos.

A análise do Migrate revelou a presença de fluxo gênico histórico assimétrico entre os *C. hippurus* do Brasil e as populações do ATLM e PAC, indicando que o trânsito de indivíduos da população brasileira em direção às populações do ATLM é pelo menos cinco vezes maior do que no sentido contrário. Com relação as populações do Pacífico (PAC) a proporção é inversa, indicando que a população brasileira recebe pelo menos quatro vezes mais indivíduos do que doa para comentada bacia. Além disso, a análise recuperou que entre a população brasileira e a amostragem do Mar Mediterrâneo (MED) o fluxo é unidirecional no sentido Brasil → Mediterrâneo (Figura 15).

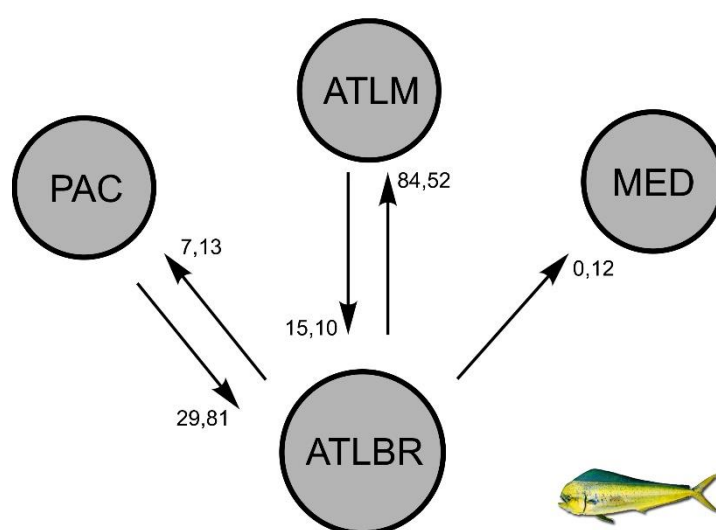


Figura 15 – Estimativa de fluxo gênico entre a população brasileira (ATLBR) de *C. hippurus* e as populações do Oceano Pacífico (PAC), porção superior do Oceano Atlântico Norte (ATLM) e Mar Mediterrâneo (MED). Os valores na figura correspondem a estimativa de migração de fêmeas por geração (Nm).

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 DIVERSIDADE GENÉTICA E HISTÓRIA DEMOGRÁFICA DE *Coryphaena hippurus*

Sob a ótica de ambos os marcadores, nossas análises recuperaram valores de diversidade genética de moderados a altos nas populações de *Coryphaena hippurus* distribuídas em nove localidades da costa brasileira, sendo os maiores índices para a variação do marcador mitocondrial ND1 (Tabelas 2 e 3). A alta diversidade genética observada demonstra um panorama similar ao de outras populações da espécie oriundas das porções ocidental e oriental do Oceano Atlântico (Díaz-Jaimes et al. 2010; Sacco et al. 2017; Maggio et al. 2019), Oceano Pacífico (Díaz-Jaimes et al. 2006, Rocha-Olivares et al. 2006; Tripp-Valdez et al. 2015) e Índico (Díaz-Jaimes et al. 2010), indicando que a espécie apresenta um patamar satisfatório em termos de potencial evolutivo ao longo da sua distribuição global, em vistas a relação direta da diversidade genética com a capacidade adaptativa das espécies (Hoffman, Sgro, Kristensen, 2017).

Globalmente, a pesca de dourados tem aumentado em sete ordens de magnitude, tendo a captura na costa brasileira alcançado um pico de 19 mil toneladas/ano em 2009 (Pauly e Zeller, 2015). Incremento nas capturas podem afetar o tamanho populacional efetivo ( $N_e$ ) das populações das espécies. As reduções populacionais causadas pela pesca podem levar, portanto, à perda de potencial evolutivo pela redução do repertório genético. Tem sido observado que a riqueza alélica em espécies largamente exploradas é 12% menor do que a observada em grupos não explorados (Pinsky e Palumbi, 2014; DeWoody et al., 2021). Assim, diversidade genética e potencial evolutivo exibem uma correlação positiva, sendo também críticos na garantia da capacidade adaptativa dos organismos (Hoffman, Sgro, Kristensen, 2017). Isto posto, os altos níveis de diversidade genética recuperados para *C. hippurus* mesmo em um cenário de aumento da sua captura sugerem a resiliência da espécie diante da realidade da exploração. A combinação de algumas características da espécie, como rápido desenvolvimento em termos da iniciação alimentar predatória, capacidade natatória e maturidade sexual, associados ao grau de diversidade genética observado neste atual estudo podem sustentar a hipótese sobre a capacidade adaptativa de *C. hippurus*. Portanto, é plausível inferir que estes atributos biológicos podem estar atenuando os possíveis efeitos deletérios causados pela exploração pesqueira e conferindo à espécie o seu patamar de resiliência.

Padrões de diversidade genética podem servir como base para designar histórias populacionais (Grant e Bowen, 1998; Wilkins e Wakeley, 2002). Os representantes da população brasileira de *C. hippurus* apresentaram baixos valores de diversidade nucleotídica (Tabela 1), onde o nível mais alto observado (Ilha do Bom Abrigo – SP;  $\pi = 0,007$ ) se mostrou inferior àquele observado, por exemplo, para dourados oriundos da porção superior do Oceano Atlântico Ocidental (Ilha de Barbados;  $\pi = 0,034$ ) (Maggio et al. 2019). Segundo Maggio et al. (2019) altos valores de diversidade nucleotídica são esperados em populações com longas histórias contínuas, um cenário ajustado à acúmulo de diversidade por mutação. Portanto, comparativamente, os baixos valores sobre a diversidade nucleotídica observados aqui na população brasileira de *C. hippurus* permite sugerir duas hipóteses competidoras: (a) uma possível descontinuidade histórica das populações levando a uma fratura histórica da diversidade original ou (b) possível efeito fundador, refletindo no comentado patamar de diversidade nucleotídica observado para população brasileira da espécie. Tal consideração é reforçada pelos resultados dos testes de neutralidade D de Tajima e Fs de Fu obtidos que, no geral mostraram valores estatisticamente não significativos (Tabelas 2 e 3) pelos dados mitonucleares. Testes de neutralidade cujos valores são negativos e estatisticamente significativos, indicam o acúmulo de muita variação recente e não neutra (Fu, 1997, Silva et al. 2018).

Por outro lado, os resultados obtidos também mostraram altas variabilidades haplotípica e alélica em *C. hippurus*, acompanhadas de uma baixa variação nucleotídica, como acima comentado, em ambas as populações: a brasileira e aquela mais global (Tabelas 2 e 3). Este padrão vem sendo associado a um histórico de expansão populacional recente posterior a um período de baixo tamanho populacional efetivo, como já detectado em diversas espécies marinhas mundo afora (Sadeghi et al. 2021; Seo et al. 2021; Kasim et al. 2020; Lazic et al. 2020). Waelbroeck et al. (2002) comentaram a ocorrência de flutuações climáticas abruptas ao longo dos períodos glaciais e interglaciais que levaram a uma redução de pelo menos 110 metros no nível do mar durante o Pleistoceno. Por conseguinte, a continuidade dos habitats e tamanhos populacionais efetivos de espécies marinhas costeiras foram diretamente afetados, tendo sido relatados eventos de gargalos populacionais durante estes períodos (Ludt e Rocha, 2015). O formato de estrela recuperado nas redes haplotípicas (Figura 3 e 4) juntamente aos valores médios negativos e estatisticamente não significativos dos testes de neutralidade Fs de Fu (Tabelas 2 e 3) sinalizam uma expansão geográfica recente (Silva et al. 2018) das populações de *C. hippurus*.

Díaz-Jaimes et al. (2010) observaram a ocorrência histórica de flutuações significativas no tamanho das populações de fêmeas de *C. hippurus* e que estas se deram conjuntamente aos eventos glaciais no final do Pleistoceno. Cronologicamente, ocorreram expansões em 164, 134 e 120 mil anos em populações da espécie no Golfo do México, Caribe e Senegal, respectivamente. Aqui, a análise do Bayesian Skyline Plot indicou um aumento do tamanho populacional efetivo da matrilinearidade de *C. hippurus* entre 130 e 150 mil anos atrás, indicando que a irradiação da população brasileira de dourados acompanhou cronologicamente a de outras populações da espécie em diferentes porções do Oceano Atlântico. Portanto, as evidências aqui acumuladas apoiam a hipótese de que possivelmente as flutuações de temperatura e nível do mar historicamente recentes, tenham favorecido gargalos populacionais em *C. hippurus* seguidos de expansão recente ao longo de toda a sua distribuição.

## 5.2 ESTRUTURA GENÉTICA GLOBAL DE *C. hippurus*

De maneira recíproca, nossas análises não recuperaram indícios de quebra filogeográfica nas populações de *C. hippurus* da costa brasileira, sugerindo uma condição de panmixia em toda a sua distribuição, tendo em vista a amplitude amostral do Nordeste ao Sudeste do Brasil. Geralmente, espécies altamente migratórias não retêm características que favoreçam a estruturação genética das suas populações (Díaz-Jaimes et al. 2010, Williams et al, 2016). Porém, é sabido que a costa brasileira sofre influência de variados fatores como zonas de insurgências, correntes oceânicas, massas d'água, variações de temperatura e zonas de confluência (Tessler et al. 2006; Figueiredo, Amaral, Santos, 2020), tendo sido recuperados sinais de diferenciação genética mesmo em espécies com capacidade migratória pronunciada como é o caso do cação-frango (Mendonça et al. 2011), os tubarões-seda (Pinhal et al. 2020) e o tubarão tigre (Andrade et al. 2021). Portanto, a análise comparativa aqui estabelecida sugere que a heterogeneidade ambiental presente na costa do Brasil parece não influenciar divisões das populações de dourados na costa do país. Além disso, as eventuais imposições seletivas, como as heterogeneidades física, geográfica e geológica dos ambientes marinhos costeiros parecem que vêm sendo superadas pela alta capacidade migratória da espécie.

A homogeneidade genética em populações de peixes pode ser carregada por variados fatores, dentre estes, o movimento dos indivíduos juvenis/adultos e o PLD (duração de larva pelágica). Por exemplo, Silva et al. (2018) atribuíram a homogeneidade genética observada em populações do pargo *Lutjanus sinagrys* ao longo período de PLD da espécie, de aproximadamente 30 dias. Perrichon et al. (2019) observaram que apenas 41 horas após a

fecundação, *Coryphaena hippurus* já apresenta espasmos natatórios que evoluem a uma capacidade de nado limitada apenas 51 horas após a fecundação. Pouco mais de três dias (80h) após a fertilização o movimento das nadadeiras peitorais começa, e apenas 104h depois já pode ser observada uma livre capacidade natatória destes indivíduos. Assim, se justifica sugerir que a homogeneidade genética recuperada reciprocamente para as populações de *C. hippurus* está muito mais relacionada a movimentação dos indivíduos adultos e juvenis da espécie, e não ao efeito de correntes oceânicas nas suas larvas pelágicas.

A unidade biológica principal na gestão e avaliação da pesca é o estoque pesqueiro (Reiss et al. 2009; Cadrin 2020). Até o presente momento apenas dois estudos buscaram delimitar os possíveis estoques de *C. hippurus* na costa do Brasil e ambos utilizaram da variação morfológica de otólitos (Duarte-Neto et al. 2008; Andrade et al. 2020). A condição de panmixia aqui observada nas populações de dourados da costa brasileira sob a ótica de dois marcadores genéticos distintos, concorda com o panorama observado por Andrade et al. (2020), que não detectaram diferenças entre populações da espécie nos Estados do Rio de Janeiro e São Paulo. Porém, em uma avaliação mais antiga, Duarte-Neto et al. (2008) hipotetizaram dois estoques distintos da espécie entre populações do Maranhão e Rio Grande do Norte. Aparentemente, a temperatura da água parece ser o fator crítico a propiciar diferenciações entre populações de *C. hippurus*, em vistas que a espécie não apresenta comportamento filopátrico (Diaz-Jaimes et al. 2010) e tampouco parece ser influenciada por correntes oceânicas devido ao seu curto PLD (Perrichon et al. 2019). Santos et al. (2017) observaram que nos últimos 180 mil anos (último e penúltimo máximos glaciais) a variação da temperatura na costa brasileira esteve mais próxima dos 28°C, temperatura que se encontra dentro da amplitude térmica sugerida como biologicamente ótima para a espécie (Krau, 1999; Furukawa et al. 2014; Perrichon et al. 2017). Somada a sua alta capacidade migratória, este panorama possivelmente potencializou a dispersão e interconexão das populações de dourados ao longo da costa do Brasil, resultando no padrão de panmixia observado.

Apesar de ser uma metodologia eficiente na designação de estoques pesqueiros, variações de otólitos representam diferenciações morfológicas. Estas, por sua vez, podem ser resultado da plasticidade do fenótipo de uma espécie e não necessariamente retratam diferenciações no seu componente genético (Kelley et al. 2017; Bilandzija et al. 2020; Cortinhas et al. 2022). Dito isto, a diferença anteriormente observada entre as populações do Rio Grande do Norte e Maranhão parecem ser mais bem explicadas como resultado da plasticidade

fenotípica da espécie, em vistas a falta de evidências de que no limite geográfico entre os dois estados avaliados algum fator em específico tenha propiciado a diferenciação observada entre as populações ali distribuídas.

Maggio et al. (2019) recuperaram evidências de duas unidades populacionais geneticamente discretas de *C. hippurus* na porção superior do Oceano Atlântico, uma na região Ocidental, concordando com os achados de Merten et al. (2015), e uma outra na região Oriental da comentada bacia. Além disso, o sinal genético recuperado foi também suportado por dados de marcação, abundância, crescimento e comportamento migratório anteriormente caracterizados (Oxenford, 1999; Maggio et al. 2019). Por conta da indisponibilidade dos conjuntos de sequências utilizados por Maggio et al. (2019) não foi possível testar este panorama por completo. Porém, nossos dados indicaram divergências genéticas entre a população brasileira de *C. hippurus* e as da porção superior do Oceano Atlântico Ocidental (ATLM, dados de Merten et al. 2015; Diaz-Jaimes et al. 2010), sugerindo a presença de um novo estoque geneticamente discreto de *C. hippurus* representado pela população brasileira da espécie, embasando a ideia de três unidades geneticamente discretas de dourados no Oceano Atlântico. Tal consideração é inclusive reforçada pelas estimativas de migração histórica entre tais bacias oceânicas (Figura 15). Esse resultado revelou que o número de indivíduos intercambiados da população brasileira (matrilineagem) para a porção superior do Oceano Atlântico Ocidental é pelo menos cinco vezes maior do que na direção contrária. Achados de Santos et al. (2017) indicam a presença de águas mais próximas dos 20°C exatamente no limiar geográfico do estoque de *C. hippurus* classificado por Maggio et al. (2019). Possivelmente, tal variação pode estar influenciando no intercâmbio de indivíduos entre as regiões e resultando na sutil diferenciação genética recuperada.

Conjuntamente, as populações mediterrânicas de *C. hippurus* exibem forte diferenciação genética quando comparadas a quaisquer outras situadas fora desta região (Diaz-Jaimes et al. 2010; Sacco et al. 2017; Maggio et al. 2019). Esta profunda diferenciação genética da população mediterrânica já foi testada por métodos moleculares de delimitação de espécies. Estes métodos falharam em detectar uma espécie nova de dourados naquela bacia oceânica, sugerindo uma unidade de manejo distinta para questões de exploração pesqueira (Pereira 2019). Este cenário foi também observado para variadas espécies pelágicas como o atum e o espadarte naquela região (Bremer et al. 2005). Diante dos atuais resultados, incluindo o repertório genético do Brasil, o panorama de profunda diferenciação genética dos dourados

mediterrânicos se mostrou mutuamente recuperado pelas AMOVAS global e par-a-par aqui obtidas (Tabela 4 e 5). Além disso, a maior diferenciação genética se apresentou exatamente na comparação com o estoque brasileiro da espécie (Tabela 5). Diaz-Jaimes et al. (2010) argumentou que a arquitetura molecular e a diversidade genética reduzida dos dourados mediterrânicos indicam isolamento genético resultante de reduções populacionais e eventos vicariantes. Estas populações foram severamente afetadas pelas recorrentes diminuições no nível do mar, tendo sido separadas do Oceano Atlântico Oriental no Estreito de Gibraltar em sucessivas ocasiões.

O fluxo gênico figura como um dos fatores importantes que podem determinar a estrutura de populações, pois determinará até que ponto as populações de uma espécie são uma unidade evolutiva independente (Slatkin, 2017). A estimativa de fluxo genético histórico entre as populações mediterrânicas e brasileiras de dourados indicou uma movimentação unidirecional e muito baixa de espécimes (matrilinhagem; Figura 15) partindo da costa brasileira em direção a província mediterrânica. Além disso, estimativas indiretas indicam que a migração de indivíduos foi geralmente muito menor entre populações do Atlântico e Mediterrâneo do que aquela observada dentro da própria bacia. Dessa forma, é possível argumentar que provavelmente a diferenciação genética pronunciada retida nos dourados mediterrânicos também em relação a população brasileira, pode ser o resultado da influência dos fatores interferentes no fluxo gênico entre estas populações, conforme mencionado por Diaz-Jaimes et al. (2010).

## 6 CONCLUSÃO

Nossos resultados indicam que mesmo em um cenário de aumento da captura global de dourados a espécie apresenta níveis de diversidade genética que não parecem refletir seu panorama de captura. Ainda, variações de temperatura e do nível do mar durante o Pleistoceno parecem ter tido papel de destaque na distribuição e interconexão das populações da espécie ao longo da sua distribuição, efeito possivelmente potencializado pela sua limitação fisiológica em termos de temperatura. Nossos resultados fornecem ainda evidências de uma única população panmítica de *C. hippurus* que se distribui ao longo da costa brasileira, figurando também como uma população geneticamente distinta daquelas situadas na porção superior do Oceano Atlântico Ocidental, Oceano Pacífico e Mar Mediterrâneo. Tais informações poderão servir como norteadoras em futuros planos de gestão pesqueira deste importante recurso.

## REFERÊNCIAS

ALLENDORF, Fred W.; BERRY, Oliver; RYMAN, Nils. So long to genetic diversity, and thanks for all the fish. **Molecular ecology**, v. 23, n. 1, p. 23-25, 2014.

ALMEIDA, Paulo RC et al. Variações na forma do otólito sagitta de *Coryphaena hippurus* (Actinopterygii: Coryphaenidae) em uma área de ressurgência na costa sudoeste do Oceano Atlântico. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 110, 2020.

ANDRADE, Flávia RS et al. Population genetics reveals global and regional history of the apex predator *Galeocerdo cuvier* (carcharhiniformes) with comments on mitigating shark attacks in north-eastern brazil. **Marine Ecology**, v. 42, n. 2, p. e12640, 2021.

ASSANA, K. et al. Length-weight relationship, feeding traits and nutritional value of mahi mahi (*Coryphaena hippurus*) in the south-eastern Arabian Sea. **Journal of Environmental Biology**, v. 41, p. 776-781, 2020.

AVISE, John C.; NEIGEL, Joseph E.; ARNOLD, Jonathan. Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. **Journal of Molecular Evolution**, v. 20, n. 2, p. 99-105, 1984.

BEARDSLEY JR, Grant L. Age, growth, and reproduction of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the Straits of Florida. **Copeia**, p. 441-451, 1967.

BEERLI, Peter., and J. Felsenstein, 2001 Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 98: 4563-4568.

BEERLI, Peter. Comparison of Bayesian and maximum-likelihood inference of population genetic parameters. **Bioinformatics**, v. 22, n. 3, p. 341-345, 2006.

BENTZEN, Paul. Buscar evidências da estrutura de estoque local usando métodos de genética molecular. **As implicações dos estoques de pesca localizados**, 1998.

BILANDŽIJA, Helena et al. Phenotypic plasticity as a mechanism of cave colonization and adaptation. **Elife**, v. 9, p. e51830, 2020.

BOUCKAERT, Remco et al. BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. **PLoS computational biology**, v. 10, n. 4, p. e1003537, 2014.

BREMER, Jaime R. Alvarado et al. Comparative phylogeography of Atlantic bluefin tuna and swordfish: the combined effects of vicariance, secondary contact, introgression, and population expansion on the regional phylogenies of two highly migratory pelagic fishes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 36, n. 1, p. 169-187, 2005.

BRIGGS, John C. Global biodiversity: extinctions and originations. **Research and Reviews in BioSciences**, v. 8, n. 11, p. 414-421, 2014.

CARVALHO, Sílvia Benoliel et al. Genes on the edge: A framework to detect genetic diversity imperiled by climate change. **Global Change Biology**, v. 25, n. 12, p. 4034-4047, 2019.

CASTRO, J. J. et al. Growth and reproduction of the dolphinfish (*Coryphaena equiselis* and *Coryphaena hippurus*) in the Canary Islands, Central-East Atlantic (preliminary results). **Scientia Marina**, 1998, vol. 63, núm. 3-4, p. 317-325, 1998.

CHOW, Seinen et al. Universal PCR primers for S7 ribosomal protein gene introns in fish. **Molecular ecology**, v. 7, n. 9, p. 1255-1256, 1998.

CLEMENT, Mark et al. TCS: estimating gene genealogies. In: **Parallel and Distributed Processing Symposium, International**. IEEE Computer Society, 2002. p. 0184-0184.

CORANDER, J. et al. BAPS: Bayesian analysis of population structure, Manual v. 4.1. **Department of Mathematics and statistics, University of Helsinki**, 2006.

CORTINHAS, Maria Cristina Da Silva et al. Defining deep-sea fishery stocks through multiple methods: The case of the red crab *Chaceon notialis* Manning & Holthuis, 1989 (Crustacea, Decapoda, Geryonidae) in the Southwestern Atlantic. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, v. 179, p. 103659, 2022.

D'ALOIA, Cassidy C. et al. Unraveling hierarchical genetic structure in a marine metapopulation: A comparison of three high-throughput genotyping approaches. **Molecular Ecology**, v. 29, n. 12, p. 2189-2203, 2020.

DALLAGNOLO, Rodrigo; ANDRADE, Humber Agrelli. Observações a respeito da pescaria sazonal de dourado (*Coryphaena hippurus*) com espinhel-de-superfície no sul do Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 34, n. 2, p. 331-335, 2018.

DARRIBA, Diego et al. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature methods**, v. 9, n. 8, p. 772-772, 2012.

DÍAZ-JAIMES, P. et al. Global phylogeography of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*): the influence of large effective population size and recent dispersal on the divergence of a marine pelagic cosmopolitan species. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 57, n. 3, p. 1209-1218, 2010.

DOMINGUES, Rodrigo R. et al. Effects of the Pleistocene on the mitochondrial population genetic structure and demographic history of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in the western Atlantic Ocean. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 28, n. 1, p. 213-227, 2018.

DOMINGUES, Rodrigo Rodrigues; HILSDORF, Alexandre Wagner Silva; GADIG, Otto Bismarck Fazzano. The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. **Conservation Genetics**, v. 19, n. 3, p. 501-525, 2018.

DOYLE, Jacqueline M. et al. Mammalian genetic diversity as a function of habitat, body size, trophic class, and conservation status. **Journal of Mammalogy**, v. 96, n. 3, p. 564-572, 2015.

DUARTE-NETO, Paulo et al. The use of sagittal otoliths in discriminating stocks of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) off northeastern Brazil using multishape descriptors. **ICES Journal of Marine Science**, v. 65, n. 7, p. 1144-1152, 2008.

ELLEGREN, Hans; GALTIER, Nicolas. Determinants of genetic diversity. **Nature Reviews Genetics**, v. 17, n. 7, p. 422-433, 2016.

EXCOFFIER, Laurent; LAVAL, Guillaume; SCHNEIDER, Stefan. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. **Evolutionary bioinformatics**, v. 1, p. 117693430500100003, 2005.

EXCOFFIER, Laurent; SMOUSE, Peter E.; QUATTRO, Joseph M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. **Genetics**, v. 131, n. 2, p. 479-491, 1992.

FERRARO, Paul J.; PATTANAYAK, Subhrendu K. Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity conservation investments. **PLoS biology**, v. 4, n. 4, p. e105, 2006.

FIGUEIREDO, Giovanna Corrêa; DO AMARAL, Karina Bohrer; DE OLIVEIRA SANTOS, Marcos César. Cetaceans along the southeastern Brazilian coast: occurrence, distribution and niche inference at local scale. **PeerJ**, v. 8, p. e10000, 2020.

FLORES, Marcela S. Zúñiga; ORTEGA-GARCÍA, Sofía; KLETT-TRAULSEN, Alexander. Interannual and seasonal variation of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) catch rates in the southern Gulf of California, Mexico. **Fisheries Research**, v. 94, n. 1, p. 13-17, 2008.

FRANKHAM, Richard et al. **Introduction to conservation genetics**. Cambridge university press, 2002.

FRANKHAM, Richard. Genetics and extinction. **Biological conservation**, v. 126, n. 2, p. 131-140, 2005.

FU, Yun-Xin. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. **Genetics**, v. 147, n. 2, p. 915-925, 1997.

FURUKAWA, Seishiro et al. Vertical movements of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) and dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) relative to the thermocline in the northern East China Sea. **Fisheries Research**, v. 149, p. 86-91, 2014.

FUTUYMA, Douglas J. Reflections on reflections: ecology and evolutionary biology. **Journal of the History of Biology**, p. 303-312, 1986.

G. Guillot, F. Santos and A. Estoup. Analysing georeferenced population genetics data with Geneland: a new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. **Bioinformatics**, 24(11):1406-1407, 2008.

G. Guillot, Mortier, F., Estoup, A. Geneland: A program for landscape genetics. **Molecular Ecology Notes**, 5, 712-715, 2005.

GARCÍA-DE LEÓN, Francisco Javier et al. Role of oceanography in shaping the genetic structure in the North Pacific hake *Merluccius productus*. **PloS one**, v. 13, n. 3, p. e0194646, 2018.

GEFFROY, Benjamin; WEDEKIND, Claus. Efeitos do aquecimento global nas proporções sexuais em peixes. **Journal of Fish Biology**, v. 97, n. 3, pág. 596-606, 2020.

GIBBS JR, Robert H.; COLLETTE, Bruce B. On the identification, distribution, and biology of the dolphins, *Coryphaena hippurus* and *C. equiselis*. **Bulletin of Marine Science**, v. 9, n. 2, p. 117-152, 1959.

GOMES, Grazielle; SAMPAIO, Iracilda; SCHNEIDER, Horacio. Population Structure of *Lutjanus purpureus* (Lutjanidae-Perciformes) on the Brazilian coast: further existence evidence of a single species of red snapper in the western Atlantic. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 84, p. 979-999, 2012.

GRANT, W. A. S.; BOWEN, Brian W. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. **Journal of heredity**, v. 89, n. 5, p. 415-426, 1998.

GROSBERG, Rick; CUNNINGHAM, C. W. Genetic structure in the sea. **Marine community ecology**, p. 61-84, 2001.

GUILLOT, Gilles; MORTIER, Frédéric; ESTOUP, Arnaud. GENELAND: a computer package for landscape genetics. **Molecular ecology notes**, v. 5, n. 3, p. 712-715, 2005.

HALL, Tom. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In: **Nucleic Acids Symp. Ser.** 1999. p. 95-98.

HARE, Matthew P. et al. Understanding and estimating effective population size for practical application in marine species management. **Conservation Biology**, v. 25, n. 3, p. 438-449, 2011.

HAUSER, Lorenz; CARVALHO, Gary R. Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. **Fish and Fisheries**, v. 9, n. 4, p. 333-362, 2008.

HOBAN, Sean et al. Genetic diversity is considered important but interpreted narrowly in country reports to the Convention on Biological Diversity: Current actions and indicators are insufficient. **Biological Conservation**, v. 261, p. 109233, 2021.

HOFFMANN, Ary A.; SGRÒ, Carla M.; KRISTENSEN, Torsten N. Revisiting adaptive potential, population size, and conservation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 32, n. 7, p. 506-517, 2017.

HUGHES, A. Randall et al. Ecological consequences of genetic diversity. **Ecology letters**, v. 11, n. 6, p. 609-623, 2008.

HUTCHINGS, Jeffrey A. Collapse and recovery of marine fishes. **Nature**, v. 406, n. 6798, p. 882, 2000.

JAMES, Alexander N.; GASTON, Kevin J.; BALMFORD, Andrew. Balancing the Earth's accounts. **Nature**, v. 401, n. 6751, p. 323-324, 1999.

JAMIESON, Ian G. et al. Managing genetic diversity in threatened populations: a New Zealand perspective. **New Zealand journal of ecology**, p. 130-137, 2008.

JEONG, Jae Mook et al. Feeding habits of dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the South Sea of Korea. **Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 50, n. 5, p. 541-546, 2017.

KEARSE, Matthew et al. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, v. 28, n. 12, p. 1647-1649, 2012.

KELLEY, Jennifer L. et al. Morphological plasticity in a native freshwater fish from semiarid Australia in response to variable water flows. **Ecology and evolution**, v. 7, n. 16, p. 6595-6605, 2017.

KRAUL, Syd. "Hatchery methods for the mahimahi, *Coryphaena hippurus* at Waikiki Aquarium." *CRC handbook of mariculture* 2 (1991): 227-241.

KRAUL, Syd. Seasonal abundance of the dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in Hawaii and the tropical Pacific Ocean. **Scientia Marina**, v. 63, n. 3-4, p. 261-266, 1999.

LAIKRE, Linda et al. Neglect of genetic diversity in implementation of the convention on biological diversity. **Conservation Biology**, v. 24, n. 1, p. 86-88, 2010.

LAIKRE, Linda; PALM, Stefan; RYMAN, Nils. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management. **AMBIO: A Journal of the Human Environment**, v. 34, n. 2, p. 111-119, 2005.

LASSO, Jairo; ZAPATA, Luis. Fisheries and biology of *Coryphaena hippurus* (Pisces: Coryphaenidae) in the Pacific coast of Colombia and Panama. **Scientia Marina**, v. 63, n. 3-4, p. 387-399, 1999.

LE ROUZIC, Arnaud; CARLBORG, Örjan. Evolutionary potential of hidden genetic variation. **Trends in ecology & evolution**, v. 23, n. 1, p. 33-37, 2008.

LEFFLER, Ellen M. et al. Revisiting an old riddle: what determines genetic diversity levels within species?. 2012.

LEHNERT, Sarah J. et al. Fine-scale temperature-associated genetic structure between inshore and offshore populations of sea scallop (*Placopecten magellanicus*). **Heredity**, v. 122, n. 1, p. 69-80, 2019.

LEIGH, Deborah M. et al. Estimated six per cent loss of genetic variation in wild populations since the industrial revolution. **Evolutionary Applications**, v. 12, n. 8, p. 1505-1512, 2019.

LI, Haipeng et al. Large numbers of vertebrates began rapid population decline in the late 19th century. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 49, p. 14079-14084, 2016.

LI, Yu-Long et al. Population genomic signatures of genetic structure and environmental selection in the catadromous roughskin sculpin *Trachidermus fasciatus*. **Genome biology and evolution**, v. 11, n. 7, p. 1751-1764, 2019.

LINO, Ana et al. A meta-analysis of the effects of habitat loss and fragmentation on genetic diversity in mammals. **Mammalian Biology**, v. 94, n. 1, p. 69-76, 2019.

LUDT, William B.; ROCHA, Luiz A. Shifting seas: The impacts of Pleistocene sea-level fluctuations on the evolution of tropical marine taxa. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 1, p. 25-38, 2015.

MACHADO, Carolina B. et al. Damming shapes genetic patterns and may affect the persistence of freshwater fish populations. **Freshwater Biology**, 2021.

MAGER, Edward M. et al. Acute embryonic or juvenile exposure to Deepwater Horizon crude oil impairs the swimming performance of mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*). **Environmental science & technology**, v. 48, n. 12, p. 7053-7061, 2014.

MAGGIO, Teresa et al. Historical separation and present-day structure of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) populations in the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. **ICES Journal of Marine Science**, 2019.

MAROSO, Francesco et al. RAD SNP markers as a tool for conservation of dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the Mediterranean Sea: Identification of subtle genetic structure and assessment of populations sex-ratios. **Marine genomics**, v. 28, p. 57-62, 2016.

MASSUTÍ, Enric et al. Diet and feeding of dolphin (*Coryphaena hippurus*) in western Mediterranean waters. **Bulletin of Marine Science**, v. 63, n. 2, p. 329-341, 1998.

MATTOS, Gustavo; SEIXAS, Victor Corrêa; PAIVA, Paulo C. Comparative phylogeography and genetic connectivity of two crustacean species with contrasting life histories on South Atlantic sandy beaches. **Hydrobiologia**, v. 826, n. 1, p. 319-330, 2019.

MEIRMANS, Patrick G.; HEDRICK, Philip W. Assessing population structure: FST and related measures. **Molecular ecology resources**, v. 11, n. 1, p. 5-18, 2011.

MENDONÇA, Fernando F. et al. Phylogeography and genetic population structure of Caribbean sharpnose shark *Rhizoprionodon porosus*. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 21, n. 4, p. 799-814, 2011.

MERTEN, Wessley B. et al. Genetic structure and dispersal capabilities of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western central Atlantic. **Fishery Bulletin**, v. 113, n. 4, 2015.

MILOT, Emmanuel; BÉCHET, Arnaud; MARIS, Virginie. The dimensions of evolutionary potential in biological conservation. **Evolutionary Applications**, v. 13, n. 6, p. 1363-1379, 2020.

MORRISON, Rachel A.; SANDIN, Stuart A. Biogeography and population connectivity of coral reef fishes. **Changing diversity in changing environment**, p. 299-322, 2011.

OTTEWELL, Kym et al. Evaluating success of translocations in maintaining genetic diversity in a threatened mammal. **Biological Conservation**, v. 171, p. 209-219, 2014.

OXENFORD, Hazel A. Biology of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western central Atlantic: a review. **Scientia Marina**, v. 63, n. 3-4, p. 277-301, 1999.

PALKO, Barbara Jayne; BEARDSLEY, Grant L.; RICHARDS, William Joseph. Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. 1982.

PALUMBI, Stephen R. Using genetics as an indirect estimator of larval dispersal. In: **Ecology of marine invertebrate larvae**. CRC Press, 2020. p. 369-387.

PAULY D. and ZELLER D. (Editors), 2015. Sea Around Us Concepts, Design and Data (seararoundus.org).

PERRICHON, Prescilla et al. Mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) life development: morphological, physiological, behavioral and molecular phenotypes. **Developmental Dynamics**, v. 248, n. 5, p. 337-350, 2019.

PÍNDARO, Díaz-Jaimes et al. Spatial and temporal mitochondrial DNA genetic homogeneity of dolphinfish populations (*Coryphaena hippurus*) in the eastern central Pacific. **Fisheries Research**, v. 80, n. 2-3, p. 333-338, 2006.

PINHAL, Danillo et al. Restricted connectivity and population genetic fragility in a globally endangered Hammerhead Shark. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 30, p. 501-517, 2020.

PINSKY, Malin L.; PALUMBI, Stephen R. Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 1, p. 29-39, 2014.

PINSKY, Malin L.; PALUMBI, Stephen R. Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. **Molecular ecology**, v. 23, n. 1, p. 29-39, 2014.

RAMBAUT, Andrew. TRACER v1. 5. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>, 2009.

REISS, Henning et al. Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. **Fish and Fisheries**, v. 10, n. 4, p. 361-395, 2009.

RIGINOS, Cynthia; LIGGINS, Libby. Seascape genetics: populations, individuals, and genes marooned and adrift. **Geography compass**, v. 7, n. 3, p. 197-216, 2013.

ROCHA-OLIVARES, A. et al. Mitochondrial variability of dolphinfish *Coryphaena hippurus* populations in the Pacific Ocean. **Ciencias Marinas**, v. 32, n. 3, p. 569-578, 2006.

ROGERS, Alan R.; HARPENDING, Henry. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. **Molecular biology and evolution**, v. 9, n. 3, p. 552-569, 1992.

ROUDER, Jeffrey N. et al. Bayesian t tests for accepting and rejecting the null hypothesis. **Psychonomic bulletin & review**, v. 16, n. 2, p. 225-237, 2009.

ROZAS, Julio et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. **Molecular biology and evolution**, v. 34, n. 12, p. 3299-3302, 2017.

SACCO, Francesco et al. The Mediterranean Sea hosts endemic haplotypes and a distinct population of the dolphinfish *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758 (Perciformes, Coryphaenidae). **Fisheries research**, v. 186, p. 151-158, 2017.

SANTOS, Thiago P. et al. Prolonged warming of the Brazil Current precedes deglaciations. **Earth and Planetary Science Letters**, v. 463, p. 1-12, 2017.

SAROJ, Jyoti et al. Reproductive biology and feeding habits of the common dolphinfish *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) off Saurashtra coast, India. **Indian Journal of Fisheries**, v. 65, n. 4, p. 44-49, 2018.

SCHLAEPFER, Daniel R. et al. Genetic effects of anthropogenic habitat fragmentation on remnant animal and plant populations: a meta-analysis. **Ecosphere**, v. 9, n. 10, p. e02488, 2018.

SCHLENKER, Lela S. et al. Remote Predictions of Mahi-Mahi (*Coryphaena hippurus*) Spawning in the Open Ocean Using Summarized Accelerometry Data. **Frontiers in Marine Science**, v. 8, p. 131, 2021.

SCHNEIDER, Ralf F. et al. Regulatory gene networks that shape the development of adaptive phenotypic plasticity in a cichlid fish. **Molecular ecology**, v. 23, n. 18, p. 4511-4526, 2014.

SGRÒ, Carla M.; LOWE, Andrew J.; HOFFMANN, Ary A. Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. **Evolutionary applications**, v. 4, n. 2, p. 326-337, 2011.

SILVA, Danilo et al. Genetic differentiation in populations of lane snapper (*Lutjanus synagris*—Lutjanidae) from Western Atlantic as revealed by multilocus analysis. **Fisheries research**, v. 198, p. 138-149, 2018.

SLATKIN, Montgomery. 1. Gene Flow and Population Structure. In: **Ecological genetics**. Princeton University Press, 2017. p. 1-17.

SLATKIN, Montgomery. Gene flow and the geographic structure of natural populations. **Science**, v. 236, n. 4803, p. 787-792, 1987.

STEPHENS, Algorithm Matthew et al. Documentation for PHASE, version 2.1. 2004.

STEPHENS, Matthew; SMITH, Nicholas J.; DONNELLY, Peter. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. **The American Journal of Human Genetics**, v. 68, n. 4, p. 978-989, 2001.

STIEGLITZ, John D., Daniel D. BENETTI, and Martin GROSELL. "Nutritional physiology of mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*): Postprandial metabolic response to different diets and

metabolic impacts on swim performance." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 215 (2018): 28-34.

TAJIMA, Fumio. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, v. 123, n. 3, p. 585-595, 1989.

TAVARES, Mauricio et al. Biogeography of common dolphins (genus *Delphinus*) in the Southwestern Atlantic Ocean. *Mammal Review*, v. 40, n. 1, p. 40-64, 2010.

TESSLER, M. G. et al. Sedimentation rates and contamination levels by heavy metals at the shallow sedimentary columns from Santos Estuary and Bay, SP, Brazil. *J. coastal Res.*, v. SI39, p. 713-717, 2006.

TRIPP-VALDEZ, Arturo; GALVÁN-MAGAÑA, Felipe; ORTEGA-GARCÍA, Sofía. Feeding habits of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, v. 26, n. 4, p. 578-582, 2010.

TRIPP-VALDEZ, Miguel A. et al. Population genetic structure of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the Gulf of California, using microsatellite loci. *Fisheries Research*, v. 105, n. 3, p. 172-177, 2010.

VARELA, José Luis; LUCAS-PILOZO, Cristhian Ronald; GONZÁLEZ-DUARTE, Manuel María. Diet of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the Pacific coast of Ecuador. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 97, n. 1, p. 207-213, 2017.

WAELEBROECK, Claire et al. Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary science reviews*, v. 21, n. 1-3, p. 295-305, 2002.

WARD, R. D.; WOODWARD, M.; SKIBINSKI, D. O. F. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *Journal of fish biology*, v. 44, n. 2, p. 213-232, 1994.

WEE, Alison KS et al. Vicariance and oceanic barriers drive contemporary genetic structure of widespread mangrove species *Sonneratia alba* J. Sm in the Indo-West Pacific. *Forests*, v. 8, n. 12, p. 483, 2017.

WILKINS, Jon F.; WAKELEY, John. The coalescent in a continuous, finite, linear population. *Genetics*, v. 161, n. 2, p. 873-888, 2002.

WILLIAMS, Samuel M. et al. Spatial genetic subdivision among populations of the highly migratory black marlin *Istiompax indica* within the central Indo-Pacific. *Marine and Freshwater Research*, v. 67, n. 8, p. 1205-1214, 2015.

ZÚÑIGA-FLORES, Marcela S. et al. Reproductive dynamics of the common dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the southern Gulf of California. *Marine Biology Research*, v. 7, n. 7, p. 677-689, 2011.