

Universidade Federal do Espírito Santo

Centro de Ciências Humanas

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal)

**Biogeografia de haplogrupos do gênero *Metachirus*
(Didelphidae): Filogenética, distribuição geográfica e
sistemática molecular**

Angélica Aparecida Simões Bolzan

2021

Universidade Federal do Espírito Santo

Centro de Ciências Humanas

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal)

**Biogeografia de haplogrupos do gênero *Metachirus*
(Didelphidae): Filogenética, distribuição geográfica e
sistemática molecular**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.

Angélica Aparecida Simões Bolzan

Orientadora: Leonora Pires Costa

Agradecimentos

Gostaria de agradecer à Universidade Federal do Espírito Santo ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, por toda a estrutura fornecida e pela formação de alto nível que ambas me proporcionaram ao longo da minha formação científica. Bem como agradecer aos docentes que fizeram parte dessa formação. À agência de fomento CAPES, pela bolsa concedida, sem a qual todo o processo não seria possível.

Gostaria de agradecer, também, aos meus familiares e amigos, pelo suporte e paciência ao longo desses meses de trabalho, que por vezes foi cansativo e estressante, e graças ao apoio dessas pessoas é possível, hoje, obter os resultados que apresento a seguir. Em especial a minha mãe e pai pela criação e oportunidades, e aos meus amigos de laboratório e de vida, que sempre compartilham suas experiências e momentos. Principalmente ao meu namorado, companheiro e amigo, Pedro por tudo.

Em especial agradeço à minha orientadora, professora Leonora Pires Costa, por acreditar no meu potencial, por vezes mais do que eu mesma. Aos meus amigos Lara, Victor, Joana, Elisandra, João, Tarcio, Gabriela, Bruno e muitos outros, que ativamente contribuíram para a construção desta dissertação.

Obrigada, imensamente, a todos, amigos e familiares.

“Não tenha medo de começar de novo,
desta vez, você não está começando do zero,
está começando da experiência.”

SUMÁRIO

Lista de tabelas e Figuras	6
Resumo	8
Abstract	9
Introdução	10
Metodologia.....	17
Caracterização molecular	17
Análises de ecologia espacial e Biogeográficas	18
Resultados	22
Caracterização molecular	22
Análises de ecologia espacial e Biogeográficas	25
Discussão.....	32
Filogenética e sistemática molecular	32
Distribuição geográfica	34
Biogeografia.....	36
Taxonomia do gênero <i>Metachirus</i>	38
Conclusão	40
Referências	42
Anexos	46

Lista de Tabelas e Figuras

Tabela 1 – Valores de Distância P entre haplogrupos.....	23
Tabela 2 – Valores de Fst, calculados por AMOVA, entre haplogrupos.....	23
Tabela 3 – Valores de sobreposição de nicho entre haplogrupos.....	30
Tabela A1 (Anexo 1) – Tabela descritiva dos haplótipos da amostra e sequências por haplogrupo.....	46
Tabela A2 (Anexo 1) – Tabela descritiva contendo número de espécies por método de delimitação.....	46
Tabela A3 (Anexo 1) – Valores de validação externa dos modelos de nichos e <i>Threshold</i> (10%).....	46
Tabela A4 (Anexo 2) – Tabela com valores de similaridade de nicho por grupo par a par.....	47
Tabela A5 (Anexo 2) – Tabela das variáveis climáticas do WorldClim.....	47
Tabela A6 (Anexo 5) – Tabela com identificação das sequências.....	50
Figura 1 – Distribuição aproximada para cada haplogrupo, por Costa (2003).....	12
Figura 2 – Distribuição aproximada para as subespécies, por Gardner e Dagosto (2008).....	13
Figura 3 – Distribuição aproximada para os haplogrupos, por Voss (2019).....	13
Figura 4 – Árvore de Inferência Bayesiana do gênero <i>Metachirus</i>	22
Figura 5 – Rede de haplótipos do gênero <i>Metachirus</i>	24
Figura 6 – Compilação da delimitação de espécies putativas.....	25
Figura 7 – Mapa de registros do gênero <i>Metachirus</i>	26
Figura 8 – Mapa das distribuições previstas e registros por nicho.....	27
Figura 9 – Modelos preditivos dos nichos por haplogrupo e sua adequação de alta para baixa.....	28
Figura 10 – Gráficos dos testes de isolamento por ambiente e por distância.....	29
Figura 11 – Árvore datada, do gene Citocromo B, para o gênero <i>Metachirus</i>	30

Figura 12 – PCA's dos nichos utilizados e adequação por haplogrupo.....	31
Figura A1 (Anexo 3) – Áreas de endemismo, por Morrone (2014).....	48
Figura A2 (Anexo 3) – Domínios da Amazônia, por Cracraft (1997).....	48
Figura A3 (Anexo 3) – Mapa da delimitação dos haplogrupos, definida por modelagem de nicho preditivo.....	48
Figura A4 (Anexo 4) – Mapa da delimitação dos haplogrupos, definida por polígono convexo comum dos pontos extremos.....	49
Figura A5 (Anexo 4) – Mapa com localidades das sequências.....	49

Resumo

O gênero *Metachirus*, atualmente composto por duas espécies (*M. myosuroides* e *M. nudicaudatus*) e com ampla distribuição pela América do Sul e parte da América Central, se destaca entre os Didelphidae como um dos grupos com demandas prioritárias de elucidação das relações filogenéticas entre seus componentes, tendo sido alvo de estudos taxonômicos, filogenéticos e morfológicos pontuais, mas ainda sem consenso atual sobre sua sistemática. Este trabalho buscou utilizar uma abordagem integrativa, combinando o uso de modelagem de nicho, análises de estatística espacial e filogenéticas a partir de dados secundários, de forma a contribuir na compreensão da sistemática molecular e distribuição dos grupos da tribo Metachirini. Como resultado encontramos sete haplogrupos que ocorrem de forma alopátrica, sendo que cinco destes podem corresponder a entidades taxonômicas já descritas e os demais a entidades taxonômicas ainda não formalmente reconhecidas. Análises de sobreposição de nicho, distância P, Fst, datação molecular, análises ecológicas e de haplótipos indicam a ocorrência de um processo evolutivo, associado aos grandes rios da Amazônia e aos biomas brasileiros, tendo como principal hipótese de manutenção da diversidade genética a existência de barreiras biogeográficas. Também foi observada uma correlação entre áreas de endemismo da Amazônia e a estruturação populacional observada nos haplogrupos estudados. Tendo em vista os resultados alcançados propõe-se a retomada de subespécies para este grupo, desde que esta classificação representaria de forma mais abrangente a diversidade genética do grupo e corroboraria a conservação tanto de seus componentes como de suas áreas de ocorrência.

Palavras-chave: *Metachirus*, Modelagem de nicho, Sistemática e Biogeografia.

Abstract

The genus *Metachirus*, currently composed of two species (*M. myosuros* and *M. nudicaudatus*) and with wide distribution throughout South America and part of Central America, stands out among the Didelphidae as one of the groups with priority demands for elucidation of phylogenetic relationships among its components, having been the target of taxonomic, phylogenetic, and morphological studies, but still without current consensus on its systematics. This study used an integrative approach, combining the use of niche modeling, spatial statistics and phylogenetic analyses from secondary data, in order to contribute to the understanding of molecular systematics and distribution of Metachirini tribe groups. As a result, we found seven haplogroups that occur allopatrically, five of which may correspond to taxonomic entities already described and the others to taxonomic entities not yet formally recognized. Analyses of niche overlap, P distance, Fst, molecular dating, ecological analyses and haplotypes indicate the occurrence of an evolutionary process, associated with the large rivers of the Amazon and the Brazilian biomes, having as main hypothesis of maintenance of genetic diversity the existence of biogeographic barriers. A correlation was also observed between areas of Amazonia endemism and the population structure observed in the haplogroups studied. In view of the results achieved, it is proposed the resumption of subspecies for this group, since this classification would more comprehensively represent the genetic diversity of the group and corroborate the conservation of both its components and its areas of occurrence.

Keywords: *Metachirus*, Species Distribution Models, Systematics and Biogeography.

I. Introdução

Partindo do ponto de vista genético, uma população é definida como o conjunto de organismos que compartilha um pool gênico (Pinto, 1995), sendo um reservatório de variabilidade genética que surge principalmente por mutação. A variedade é redistribuída por recombinação, onde o efeito desses processos é acumulado ao longo das gerações o que, por sua vez, se reflete na frequência dos alelos na população. Eventualmente, processos que afetam as frequências alélicas e genotípicas podem levar a especiação (Hartl e Clark, 2010), uma vez que a variação genética distribuída pelo espaço-tempo é atribuída a fatores múltiplos (e.g. topografia, clima, fluxo gênico) (Avise, 2000; Avise, 2009).

Em populações naturais a variabilidade é explicada por adaptação ao nicho e os recursos disponíveis no habitat. De acordo com a disponibilidade de habitats, os componentes destas populações passarão por pressões seletivas diferentes, levando a variação fenotípica e, conseqüentemente múltiplos picos de adaptação podem ocorrer, entretanto, este processo de diversificação ecológica nem sempre leva a isolamento reprodutivo ou divergência fenotípica óbvia, podendo ser inibido principalmente pelo fluxo gênico (Endo e Watanabe, 2020).

A deriva gênica e a seleção natural afetam diretamente a variabilidade genética, sendo que esses eventos são contrabalanceados pelo fluxo gênico, que promove a homogeneidade entre populações. O fluxo gênico pode ser restringido por barreiras (e.g. físicas, etológicas, ecológicas) que irão acentuar a variabilidade gênica pelo efeito da endogamia e deriva, levando a processos de especiação (Serrote *et al.*, 2016). O ambiente exerce influência direta e indireta sobre a diversidade genética, desde as barreiras físicas ao efeito da pressão de seleção sobre adaptações ao microhabitat, que ocorrem nas populações (Mayr, 1977). Comumente, análises moleculares com marcadores mitocondriais são utilizadas para compreender a estrutura das populações e a dinâmica entre elas (Baker *et al.*, 1998; Avise, 2000), desde que os resultados destes eventos de surgimento e manutenção de variação genética podem ser observados em populações naturais.

A fim de se compreender melhor a história evolutiva e biogeográfica da tribo Metachirini Reig, Kirsch e Marshall, 1985, diversos autores têm realizado análises morfológicas (e.g. Silva, 2005; Vieira 2006) e genéticas (e.g. Costa, 2003; Voss, 2019), assim como novos arranjos taxonômicos têm sido propostos (Gardner e