

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade como
alpondras para peixes recifais**

Thiony Emanuel Simon

Vitória, ES
Setembro, 2014

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade como alpondras para peixes recifais

Thiony Emanuel Simon

Orientador: Dr. Jean-Christophe Joyeux

Co-orientadora: Dra. Simoni Santos da Silva

Tese 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 Doutor em Biologia Animal.

Vitória, ES

Setembro, 2014

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

S596c Simon, Thiony Emanuel, 1985-
Montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade como alpondras para peixes
recifais / Thiony Emanuel Simon. – 2014.
126 f. : il.

Orientador: Jean-Christophe Joyeux.
Coorientador: Simoni Santos da Silva.
Tese (Doutorado em Biologia Animal) – Universidade Federal do Espírito
Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.

1. Relevo submarino. 2. Topografia submarina. 3. Montanhas. 4.
Filogeografia. 5. Biogeografia. 6. Peixe marinho – Conservação. 7. Fluxo gênico. I.
Joyeux, Jean Christophe. II. Santos, Simoni. III. Universidade Federal do Espírito
Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. I. Título.

CDU: 57



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
MESTRADO E DOUTORADO EM BIOLOGIA ANIMAL

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: "Cadeia Vitória-Trindade: um trampolim para peixes recifais"

AUTOR: **THIONY EMANUEL SIMON**

ORIENTADOR: Prof. Dr. JEAN-CHRISTOPHE JOYEUX

Aprovada como parte das exigências para obtenção do título de DOUTOR EM BIOLOGIA ANIMAL, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL, pela comissão examinadora:

Dr. JEAN-CHRISTOPHE JOYEUX
Orientador

Dr. YURI LUIZ REIS LEITE
Membro Interno

Dr^a LEONORA PIRES COSTA
Membro Interno

Dr. ANTONIO MATEO SOLÉ-CAVA
Membro Externo

Dr. RODRIGO LEÃO DE MOURA
Membro Externo

DATA DA REALIZAÇÃO: Vitória, 09 de setembro de 2014.

Dedico esse trabalho a memória de Edward F. Knight, que, ao relatar sua passagem por Trindade em 1880, descreve um ambiente marinho prístino, repleto de predadores, muito diferente do cenário atual. Suas palavras devem servir de estímulo para que pessoas sensatas reflitam sobre os impactos da presença humana nessa ilha remota e se comprometam com sua recuperação.

AGRADECIMENTOS

A realização desse trabalho só foi possível devido ao envolvimento de inúmeras pessoas, órgãos e apoiadores. Receio que minha péssima memória impeça que eu cite todos os que colaboraram, direta ou indiretamente, para que eu pudesse concretizar essa importante etapa da minha formação científica. Aos que não forem lembrados, desde já peço desculpas pela falha e espero um dia agradecê-los pessoalmente.

Em primeiro lugar, eu agradeço ao meu orientador, Dr. Jean-Christophe Joyeux, por todos os ensinamentos e confiança depositados ao longo de nossa parceria, que já dura 10 anos. Espero levar comigo o aprendizado (incluindo o “Dicionário Feliz de Português”, elaborado a partir dos frequentes neologismos criados por ele) e os bons momentos vividos em seu laboratório. Também não posso deixar de dar os devidos créditos a ele por ter tido a brilhante ideia de testar a hipótese que deu origem a essa tese.

Agradeço à Dra. Simoni Santos da Universidade Federal do Pará (UFPA), por ter aceitado me orientar na execução das análises genéticas. Sua participação nesse projeto foi um ato de coragem, visto que o problema era complexo, que os recursos financeiros eram limitados e que eu não sabia absolutamente nada de genética antes de iniciar o doutorado.

Meus amigos e parceiros Raphael M. Macieira, Hudson T. Pinheiro, Caio R. Pimentel e João Luiz Gasparini, junto comigo, o Jean e a Simoni, foram os responsáveis por transformar a ideia inicial em um projeto viável. Nessa etapa, vários pesquisadores de diversas instituições tiveram participação relevante, mas infelizmente não é possível citar todos aqui. Meus sinceros agradecimentos a todos vocês!

Não posso deixar de agradecer a grande contribuição trazida pela *Red de Genética para la Conservación* (ReGeneC). Essa rede, formada por pesquisadores de diversos países, oferece um curso anual cujo objetivo é difundir o uso das ferramentas moleculares para resolver problemas de conservação na América Latina. Foi no curso de 2010 que eu tive o primeiro contato aprofundado com aspectos práticos e teóricos da genética e pude contemplar a miríade de possibilidades de usos em questões evolutivas, ecológicas e de conservação. Também foi uma excelente oportunidade de discutir as hipóteses que tínhamos em mãos e adequar o desenho amostral do trabalho para que este pudesse ser executado de forma eficiente. Eu gostaria de agradecer especialmente a Dra. Marisol Aguilera, por seu compromisso com os objetivos e a continuidade da rede, e a María A. Oliveira-Miranda (minha querida Tina), Dr. Antonio M. Solé-Cava, Dr. Marco Méndez, Dr. Elie Poulin e Dr. Cristiano Lazoski por suas contribuições diretas para o projeto durante o curso.

Agradeço também a todos os demais integrantes da rede, os quais mantêm vivo o compromisso de lutarmos pela conservação da natureza.

A execução do projeto foi possível através de financiamentos obtidos junto ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 470725/2009-5 e 557043/2009-3), concedidos ao Dr. Jean-Christophe Joyeux, e à Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza (0938_20121), concedido a mim através da Associação Ambiental Voz da Natureza. O projeto também foi integrado à rede SISBIOTA-Mar (CNPq 563276/2010-0; FAPESC 6308/2011-8), coordenada pelo Dr. Sergio R. Floeter, sendo beneficiado pelas ricas discussões durante as reuniões anuais.

A logística dos mergulhos foi eficientemente organizada por meu instrutor de mergulho e amigo Michael S. Netto (Rebreather Clube do Brasil), a quem serei eternamente grato, e contou com o apoio das empresas Innerspace Systems (*rebreather* Megalodon), Liquivision (computador de mergulho X1) e Atrasorb (absorvedor de CO₂ utilizado nos *rebreathers*).

O trabalho de bancada foi realizado no Laboratório de Genética e Biologia Molecular da UFPA (*campus* Bragança), com a gentil anuência da Dra. Iracilda Sampaio, e no Núcleo de Genética Aplicada à Conservação da Biodiversidade (UFES), com a permissão do Dr. Yuri Leite. Muito obrigado a todos os professores e alunos de ambos os laboratórios pelo ótimo ambiente de trabalho e por todo o aprendizado.

Grande parte do trabalho de bancada me foi ensinado pacientemente por Yrlene S. S. Ferreira, com a ajuda de Cintia O. Carvalho e Julya C. M. Santos. Sou muito grato a elas pelos ensinamentos, ajuda e amizade. Além disso, os responsáveis pelos laboratórios onde executei as análises genéticas, Jeferson Carneiro e Luciana A. Watanabe (UFPA) e Juliana F. Justino (UFES), também contribuíram significativamente para meu aprendizado e para a execução do trabalho, através das muitas dicas e discussões.

Os marcadores microssatélites de uma das espécies utilizadas foram desenvolvidos durante a disciplina “Microssatélites para Estudos Genéticos de Eucariotos”, ofertada pelas professoras Dra. Anete P. Souza e Dr. Maria I. Zucchi na Universidade Estadual de Campinas em 2013. A elas e aos monitores da disciplina guardo imensa gratidão pela oportunidade.

Vários amigos e parceiros ajudaram nas coletas do material biológico, principalmente Lucas B. C. Xavier, Hudson T. Pinheiro, Raphael M. Macieira, Jean-Christophe Joyeux, Caio R. Pinheiro, Eric F. Mazzei, Daniel Filgueiras e Leandro B. Rabelo. Parte das amostras de Abrolhos foram coletadas durante um monitoramento do desembarque pesqueiro em Caravelas, Bahia, e gentilmente cedidas por Marília Previero e Dr. Rodrigo L. Moura.

Agradeço também aos amigos Adam R. Bessa, João Bráullio L. Sales e Ana Carolina Loss, além dos professores Dr. Marcelo Valinoto e Dr. Giacomo Bernardi pela ajuda na realização de muitas análises e pelas discussões sobre métodos e teorias.

Meus amigos Raphael M. Macieira e Hudson T. Pinheiro fizeram uma revisão rigorosa da versão preliminar dessa tese, contribuindo de forma inestimável para o resultado final.

O Dr. Benjamin C. Victor providenciou dados inéditos sobre a duração larval pelágica das espécies analisadas no presente trabalho.

Além dos já citados, gostaria de agradecer aos colegas do Ictiolab Helder C. Guabiroba, Larissa J. Benevides, Gabriel Costa, Bianca C. Cruz, Maik da Hora, Luana B. Stocco, Ryan C. Andrades e Lucas M. Alves pelo ótimo ambiente de trabalho e por todos os momentos de descontração e “criatividade”.

Minha amiga Laura Quarentei fez uma excelente revisão do texto. (Acho que eu consegui estragar parte do trabalho dela na versão final!) Obrigado pela ajuda e amizade!

As considerações feitas pelos membros da banca contribuíram para melhorar consideravelmente a qualidade final dessa tese.

Agradeço aos professores do PPGBAN, em especial ao Dr. Yuri Leite, Dra. Leonora Pires, Dr. Albert Ditchfield, Dr. Alexandre Aguiar, Dr. Marcelo Tavares e Dr. Sergio Lucena, pela grande contribuição para minha formação como cientista.

Agradeço a minha mãe e as minhas irmãs e cunhados por todo o carinho e respeito, principalmente a Kamyille e ao Marco Antônio, que me acompanharam de perto durante todos esses anos. Também agradeço a Dani e as minhas princesas Gab-Isa, das quais reconhecerei eternamente o amor, amizade, carinho e compreensão dedicados a mim. A presença de todos vocês na minha vida foi, é e sempre será extremamente importante (mesmo que as vezes eu não saiba muito bem como expressar).

Eu devo agradecimentos muito especiais a minha grande amiga Ana Maria, que sem dúvida é uma das pessoas mais importantes para mim. Nossas diferenças e semelhanças conduziram inúmeras discussões ao longo dos 10 anos de convivência e me tornaram uma pessoa muito mais sábia. Muito obrigado pela amizade e apoio incondicional.

Por fim, gostaria de agradecer a Louise pela sua inesperada e bem vinda aparição na minha vida nessa reta final. Seus e-mails diários de incentivo e carinho foram essenciais para que eu conseguisse superar o estresse e cansaço durante as longas jornadas de trabalho. Thank you so much!

“Há muita coisa que a ciência não compreende, muitos mistérios que ainda devem ser resolvidos. Num Universo com dezenas de bilhões de anos-luz de extensão e uns 10 ou 15 bilhões de anos de idade, talvez seja assim para sempre. [...] Quando reconhecemos nosso lugar na imensidão de anos-luz e no transcorrer das eras, quando compreendemos a complexidade, a beleza e a sutileza da vida, então o sentimento sublime, misto de júbilo e humildade, é certamente espiritual.”

Carl Sagan

RESUMO

A Ilha da Trindade e o Arquipélago Martin Vaz, localizados a cerca de 1.200 km da costa central do Brasil, constituem os ambientes recifais mais isolados da província biogeográfica brasileira. Essas ilhas abrigam uma riqueza comparativamente elevada de espécies de peixes recifais e sua composição é muito similar à da margem ocidental do Oceano Atlântico. Esse padrão tem sido atribuído à presença de uma série linear de montes submarinos, os quais, juntamente com as ilhas, compõem a Cadeia Vitória-Trindade. Hipoteticamente, os montes seriam utilizados como alpodras, permitindo que espécies de baixa capacidade de dispersão colonizassem ambientes adjacentes, sucessivamente, até alcançarem as ilhas, localizadas no extremo oriental da cordilheira. No presente trabalho, essa hipótese é avaliada utilizando uma abordagem filogeográfica comparativa. Duas espécies de peixes recifais foram selecionadas para representarem cenários distintos de fluxo gênico ao longo da cordilheira. Marcadores moleculares do DNA mitocondrial (sequências parciais do gene Citocromo B e da Região Controle) e do DNA nuclear (8–12 *loci* de microssatélites) foram combinados para investigar (1) a distribuição das linhagens genéticas, (2) a estruturação populacional, (3) a história demográfica e (4) o fluxo gênico histórico e contemporâneo. Na espécie selecionada para representar um cenário de elevada capacidade de dispersão, *Cephalopholis fulva*, foram observados pouca estrutura populacional, ausência de isolamento por distância e ampla distribuição dos haplótipos. Por outro lado, na espécie que representa um cenário de capacidade dispersiva limitada, *Stegastes pictus*, as ilhas estão isoladas das demais populações durante a maior parte do tempo e, ao longo de toda a cordilheira, foi detectado que existe isolamento por distância. Aparentemente, as ilhas ficam conectadas com o Columbia, o monte submarino mais próximo, apenas durante os máximos glaciais. Esse monte também pode ter exportado linhagens genéticas para as demais populações em períodos de nível do mar abaixo do atual, funcionando como uma alpodra essencial para conectar as ilhas à costa. Durante os máximos glaciais, quando o nível do mar chegou a descer 130 m, a plataforma continental e os topos dos montes submarinos ficaram emersos, reduzindo a área recifal disponível e, conseqüentemente, o tamanho das populações. Em ambas as espécies, foi detectado que o fluxo gênico histórico ocorre de acordo com o modelo de alpodras, onde a dispersão larval é restrita às, ou predominante entre, populações adjacentes. Na escala ecológica, a população de *S. pictus* de Trindade é mantida por auto-recrutamento. Este cenário indica que os montes submarinos são essenciais para que muitas espécies consigam colonizar Trindade, o que corrobora a hipótese biogeográfica. A biodiversidade da Cadeia Vitória-Trindade tem sido seriamente ameaçada pela pesca comercial e recreativa e por atividades de mineração. Como a continuidade dos bens e serviços ecossistêmicos dependem da manutenção do fluxo gênico mediado pelos montes submarinos em alguns casos e pela conservação *in situ* em outros, é recomendado que sejam tomadas medidas urgentes de gestão do uso dessa região.

Palavras-chave: cordilheira; filogeografia; biogeografia de ilhas; fluxo gênico; conservação.

ABSTRACT

Seamounts of the Vitória-Trindade Chain as stepping-stones for reef fishes: Trindade Island and the Martin Vaz Archipelago, located about 1,200 km from the central coast of Brazil, constitute the most isolated reef environments of the Brazilian biogeographic province. These islands harbor a reef fish fauna comparatively rich, and their composition are similar to that found at the western margin of the Atlantic Ocean. This pattern has been attributed to the presence of a linear series of seamounts, which, together with the islands, comprise the Vitória-Trindade Chain. Hypothetically, the seamounts would be used as stepping-stones, allowing species with low dispersal ability to colonize adjacent environments, successively, until they reach the islands, located at the eastern end of the ridge. In the present work, this hypothesis is evaluated through a comparative phylogeographic approach. Two species of reef fish were selected to represent different scenarios of gene flow along the ridge. Molecular markers of the mitochondrial DNA (partial sequences of the Cytochrome B gene and of the Control Region) and of the nuclear DNA (8–12 microsatellite *loci*) were combined to investigate (1) the distribution of the genetic lineages, (2) the population structure, (3) the demographic history and (4) the historical and contemporary gene flow. The species selected to represent a scenario of high-dispersion, *Cephalopholis fulva*, showed low population structure, absence of isolation by distance and haplotypes widely distributed. On the other hand, for the species selected to represent a scenario of limited dispersive ability, *Stegastes pictus*, the islands are isolated from other populations most of the time, and throughout the ridge it was found to show a pattern of isolation by distance. Apparently, the islands were connected with Columbia, the closest seamount, only during glacial maxima. This seamount also appears to have exported genetic lineages to other populations during low sea level periods, functioning as an essential stepping-stone to connect the islands to the coast. During glacial maxima, when the sea level reached 130 m below present level, the continental shelf and the seamount summits emerged, reducing the reef area available and hence the size of some populations. In both species, it was found that historical gene flow occurs according to the stepping-stone model, where larval dispersal is limited to, or predominantly between, adjacent populations. At ecological times, the Trindade's population of *S. pictus* is maintained by self-recruitment. This scenario shows that seamounts are essential for many species to colonize Trindade, which corroborates the biogeographical hypothesis. The biodiversity of the Vitória-Trindade Chain has been seriously threatened by commercial and recreational fisheries and mining. As the continuity of ecosystem goods and services depend upon the maintenance of gene flow mediated by seamounts in some cases and by *in situ* conservation in others, it is recommended that urgent measures to manage the use of this region be taken.

Keywords: ridge; phylogeography; island biogeography; gene flow; conservation.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	12
Peixes recifais: conceito, ecologia e biogeografia	12
Edifícios vulcânicos como alpodras no ambiente marinho.....	15
Uso de marcadores moleculares em estudos evolutivos e ecológicos.....	16
Peixes recifais da Ilha da Trindade.....	18
OBJETIVOS	23
MATERIAL E MÉTODOS	24
Área de estudo.....	24
Descrição das espécies-modelo	28
Procedimento de campo	30
Extração do DNA e amplificação dos marcadores moleculares	33
Preparação dos bancos de dados	35
Diversidade genética	36
Genealogia dos haplótipos mitocondriais	37
Análises populacionais	38
RESULTADOS.....	43
Diversidade genética	43
Genealogia dos haplótipos mitocondriais	47
História demográfica das populações	53
Estrutura populacional	58
Fluxo gênico	62
DISCUSSÃO	65
Padrões de distribuição da diversidade genética	66
História evolutiva das populações	68
História demográfica das populações	75
Estrutura populacional	79
Padrões de migração.....	81
De padrões filogeográficos a padrões biogeográficos	87
Implicações para a conservação	90
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	96
APÊNDICE I.....	115
APÊNDICE II.....	118
APÊNDICE III.....	123

INTRODUÇÃO

Peixes recifais: conceito, ecologia e biogeografia

Os peixes recifais frequentemente são vistos como um grupo distinto e facilmente caracterizável, porém, sua definição tem sido um assunto controverso na literatura científica (e.g., Sale, 1980b; Bellwood, 1996, 1998; Robertson, 1998; Bellwood & Wainwright, 2002). Devido à ausência de caracteres taxonômicos e ecológicos diagnósticos (Bellwood & Wainwright, 2002), conceitos abrangentes como “grupo que inclui qualquer espécie que vive em ambientes rasos (<100 m), tropicais ou subtropicais, bentônico ou bentopelágico, consistentemente associado com substratos rígidos de coral, alga ou rocha ou que ocupe substratos arenosos adjacentes” têm sido empregados para definir esses organismos (Floeter *et al.*, 2008). No presente trabalho esta definição será adotada, porém restringida aos peixes ósseos, os quais incluem quase todas as espécies que vivem nos ambientes recifais (Bellwood & Wainwright, 2002).

Com exceção das espécies pelágicas que podem cruzar grandes extensões de mar aberto (e.g., Daly-Engel *et al.*, 2012), os peixes recifais são relativamente sedentários quando adultos (Sale, 1980a). No entanto, todas as espécies desse grupo possuem um estágio larval, o qual exibe uma fase de dispersão pelágica na maioria delas (Robertson, 1973; Leis, 1991; Victor, 1991; Bernardi, 2011). Essa fase dispersiva é essencial para a colonização de novos habitats e para a manutenção das populações, uma vez que os adultos vivem em um ambiente fragmentado e imprevisível (Sale, 1978, 1980a; Barlow, 1981; Doherty *et al.*, 1985; Leis & McCormick, 2002).

Os peixes recifais exibem dois tipos básicos de desova, a pelágica, onde os gametas são liberados diretamente na coluna d'água, e a demersal, onde os ovos ficam aderidos ao substrato (Thresher, 1991), recebendo níveis variados de cuidado parental até o momento da eclosão (Barlow, 1981; Gross & Sargent, 1985)¹. Outra característica presente em algumas espécies, a qual pode facilitar a colonização de novas áreas e aumentar a conectividade genética entre populações geograficamente distantes, é a capacidade de

¹ Algumas exceções incluem as famílias Opistognathidae e Apogonidae, nas quais os machos guardam os ovos na boca até o momento de eclosão, e as famílias Balistidae, Monacanthidae, Ostraciidae e Tetraodontidae, onde os ovos são depositados em substratos arenosos, mas não há cuidado parental.

utilizar objetos flutuantes como abrigo após a metamorfose da larva ainda no ambiente pelágico (“*rafting*”), o que provavelmente reduz o risco de predação (Jokiel, 1990; Luiz *et al.*, 2012).

A duração do estágio larval pelágico dos peixes recifais pode variar entre cerca de 8 e 120 dias (Victor, 1986; Wellington & Victor, 1989; Victor, 1991), sugerindo que o potencial de dispersão varia consideravelmente entre as espécies. Dessa forma, o tempo que a larva passa no ambiente pelágico tem sido utilizado como indicador do potencial de dispersão das espécies. No entanto, apesar de ainda ser um assunto em debate, diversos trabalhos têm demonstrado que existe pouca ou nenhuma correlação entre a duração do estágio larval pelágico e a área de distribuição das espécies (Victor & Wellington, 2000; Lester *et al.*, 2007; Luiz *et al.*, 2012; Mora *et al.*, 2012) ou entre essa e a estrutura genética das populações (Bay *et al.*, 2006; Bradbury *et al.*, 2008; Weersing & Toonen, 2009; Riginos *et al.*, 2011).

A dimensão da dispersão larval tem importantes implicações para a persistência e resiliência das populações em ambientes recifais, bem como para o sucesso das medidas de proteção desse ecossistema (Swearer *et al.*, 2002; Palumbi, 2003; Treml *et al.*, 2008; Botsford *et al.*, 2009; Sale *et al.*, 2010). Até recentemente, estimativas diretas do deslocamento das larvas desde seu local de origem até seu destino final eram escassas. No entanto, várias técnicas foram desenvolvidas nas últimas décadas e houve um aumento considerável no esforço para avaliar a dispersão larval em organismos recifais (Jones *et al.*, 2009). Os principais métodos utilizados incluem análise da composição microquímica de otólitos (Swearer *et al.*, 1999), marcação em massa de larvas (Jones *et al.*, 1999; Jones *et al.*, 2005; Almany *et al.*, 2007), análises genéticas de parentesco e de atribuição de origem (Jones *et al.*, 2005; Planes *et al.*, 2009; Saenz-Agudelo *et al.*, 2009, 2011) e modelagem matemática da dispersão larval através das correntes marinhas (Cowen *et al.*, 2006; Werner *et al.*, 2007; Treml *et al.*, 2008).

O potencial dispersivo das larvas e a escassez de barreiras biogeográficas no ambiente marinho sustentavam a ideia de que as populações de peixes recifais são conectadas na escala demográfica, ou seja, compartilham o mesmo *pool* de larvas (Leis, 1991; Sale, 1991; Caley *et al.*, 1996; Roberts, 1997). Porém, essa visão foi desafiada após ser observado que populações locais de peixes recifais podem ser mantidas através de auto-recrutamento, quando as larvas ficam retidas na população natal ao invés de dispersarem (Jones *et al.*, 1999; Swearer *et al.*, 1999), o que foi corroborado em diversos trabalhos subsequentes (e.g.,

Cowen *et al.*, 2000; Taylor & Hellberg, 2003; Cowen *et al.*, 2003; Paris & Cowen, 2004; Jones *et al.*, 2005; Almany *et al.*, 2007; Saenz-Agudelo *et al.*, 2009).

Apesar de seu pequeno tamanho, as larvas de muitos peixes recifais não são transportadas como partículas passivas (i.e., plâncton) durante todo o período dispersivo; elas podem influenciar seu deslocamento, seja por natação ativa contra o fluxo (Leis *et al.*, 1996; Stobutzki, 1998; Fisher *et al.*, 2000; Leis & Carson-Ewart, 2002; Leis & Carson-Ewart, 2003; Fisher, 2005; Genin *et al.*, 2005) ou por deslocamento vertical (Paris & Cowen, 2004; Huebert *et al.*, 2010). Uma vez que as larvas de muitas espécies podem identificar a localização de um habitat apropriado para recrutamento através de sinais visuais, químicos e mecânicos (Stobutzki & Bellwood, 1998; Atema *et al.*, 2002; Kingsford *et al.*, 2002; Lecchini *et al.*, 2005a; Lecchini *et al.*, 2005b; Wright *et al.*, 2005; Gerlach *et al.*, 2007; Munday *et al.*, 2009; Simpson *et al.*, 2010), o desenvolvimento ontogenético da habilidade de influenciar seu deslocamento tem importantes implicações para a conectividade entre as populações (Sponaugle & Cowen, 1996; Armsworth, 2000; Fisher *et al.*, 2000; Paris & Cowen, 2004; Cowen *et al.*, 2006; Leis, 2007).

A descoberta da magnitude da retenção larval em peixes recifais foi particularmente importante para explicar a persistência, nas escalas evolutiva e ecológica, de espécies endêmicas de ilhas oceânicas isoladas (Robertson, 2001). Essa mudança de paradigma levou a um intenso debate a respeito da dimensão em que as populações de peixes recifais são abertas (i.e., dependem do aporte de larvas de outras populações para manter a estabilidade demográfica) ou fechadas (i.e., autossustentáveis) (Cowen *et al.*, 2000; Mora & Sale, 2002; Swearer *et al.*, 2002; Eble *et al.*, 2011). Considerando que os peixes recifais exibem uma enorme diversidade de histórias de vida e variam consideravelmente em seu potencial de dispersão, cada população estará representada dentro de um contínuo que vai desde completamente aberta até completamente fechada, o que depende também do seu isolamento geográfico e da presença de correntes marinhas que possam promover a dispersão (Cowen & Sponaugle, 2009).

Edifícios vulcânicos como alpondras no ambiente marinho

A dispersão através de alpondras² tem um papel central na teoria de biogeografia de ilhas de MacArthur & Wilson (1967), a qual prediz que o número de espécies presentes em ilhas [ou qualquer habitat fragmentado] é diretamente proporcional ao seu tamanho e inversamente proporcional ao seu isolamento, em função do equilíbrio existente entre as taxas de colonização e extinção. Estudos empíricos demonstraram que a diversidade de peixes recifais nos ambientes insulares do Caribe é consideravelmente maior nas ilhas com maior área recifal e diminui de acordo com o isolamento dessas, corroborando a teoria de biogeografia de ilhas para esse grupo (Sandin *et al.*, 2008). Gilpin (1980) estendeu a teoria proposta por MacArthur e Wilson para avaliar a importância de ilhas intermediárias para a colonização de ilhas mais distantes, concluindo que uma cadeia linear de alpondras aumenta a taxa de colonização mais do que uma única alpondra central com a mesma área total.

Além das ilhas oceânicas, que são formadas por edifícios vulcânicos ou fragmentos continentais emersos, estima-se que existem aproximadamente 25 mil montes submarinos distribuídos nas bacias oceânicas, dos quais cerca de oito mil se estendem por mais de 1 km acima do assoalho marinho (Kim & Wessel, 2011). Os montes submarinos, definidos como vulcões submersos, extintos ou ativos, com altura superior a 100 m, coletivamente ocupam uma área do tamanho da Europa (Wessel *et al.*, 2010; Kvile *et al.*, 2014), sendo considerados como um bioma distinto dos demais ambientes marinhos (Etnoyer *et al.*, 2010). Assim como as ilhas, os montes submarinos representam habitats fragmentados em meio ao oceano profundo, podendo facilitar a dispersão de espécies ao longo de extensas áreas oceânicas (Hubbs, 1959; Wilson & Kaufmann, 1987).

Até o momento, poucos estudos testaram diretamente a atuação de montes submarinos arranjados linearmente (i.e., cordilheiras) como alpondras para a dispersão de espécies a partir de áreas que podem atuar como fonte de propágulos (Rowden *et al.*, 2010; Hart & Pearson, 2011). Um dos fatores limitantes para a realização de estudos empíricos é a

² Tradução literária para o termo em inglês *stepping-stones*, que designa uma passagem feita de pedras para permitir uma pessoa de cruzar, passo-a-passo, um riacho ou lago. Esse termo é utilizado em biogeografia para descrever o processo de colonização de habitats fragmentados, onde a espécie pode passar de um fragmento apenas para outro adjacente. Em genética de populações, esse termo representa um modelo de estrutura populacional onde o fluxo gênico é restrito às populações adjacentes.

escassez de dados adequados, uma vez que apenas 0,4–4 % dos montes submarinos foram diretamente amostrados para propósitos científicos (Kvile *et al.*, 2014). Recentemente, Cho & Shank (2010) encontraram evidências de dispersão por alpondras em cadeias de montes submarinos, sendo detectado isolamento por distância em duas espécies de ofiuroides ao longo de cordilheiras submarinas no Atlântico Norte, com fluxo gênico histórico unidirecional. Na Cadeia Vitória-Trindade, O'Hara *et al.* (2010) observaram que a distância da costa é um dos principais previsores da composição das assembleias de invertebrados e algas e que, para algas, existe um gradiente de substituição de espécies (diversidade beta) a partir da plataforma continental.

Segundo a teoria de biogeografia de ilhas, a taxa de colonização de uma ilha diminui à medida que o número de espécies residentes aumenta, uma vez que algumas espécies possuem maior capacidade de dispersão que outras e tendem a ser os primeiros colonizadores (MacArthur & Wilson, 1963). Isso implica que quanto maior for a capacidade de dispersão de uma espécie, maior será a taxa de migração e, conseqüentemente, a conectividade genética entre as populações insulares. Dessa forma, a dispersão entre ambientes fragmentados também pode ser analisada a nível intraespecífico. Dois modelos básicos de conectividade entre populações foram propostos: o modelo de “ilhas” de Wright (1943) e o modelo de “alpondras” de Kimura (1953). No modelo de ilhas, a população total é assumida por estar dividida em populações locais (i.e., subpopulações) ocupando habitats discretos. Dentro de cada subpopulação, os indivíduos se reproduzem ao acaso, exceto por uma certa proporção de imigrantes vindo aleatoriamente de outras subpopulações. Já no modelo de alpondras, o qual assume a presença de isolamento por distância, as migrações não são aleatórias e ocorrem somente entre populações adjacentes.

Uso de marcadores moleculares em estudos evolutivos e ecológicos

A origem da elevada diversidade de peixes observada nos ambientes recifais tem sido investigada há várias décadas com base em registros fósseis, na distribuição atual das espécies e nas relações filogenéticas entre elas (Bellwood & Wainwright, 2002). No entanto,

com o surgimento da filogeografia³ (Avice *et al.*, 1987; Avice, 1998), padrões intraespecíficos com maior resolução espacial e temporal, têm ajudado a solucionar debates antigos – como, por exemplo, se os *hotspots* de biodiversidade marinha são centros de especiação, acumulação ou sobreposição de espécies (Rocha *et al.*, 2008; Bowen *et al.*, 2013; Bowen *et al.*, 2014) – e a reavaliar os limites entre as províncias biogeográficas marinhas (Barber *et al.*, 2000; Briggs & Bowen, 2012).

No contexto filogeográfico, o DNA mitocondrial (mtDNA) tem sido o marcador molecular mais utilizado em estudos com animais (Avice, 1998; Beheregaray, 2008). O grande interesse por essa molécula está associado a características como genoma compacto, fácil amplificação dos marcadores, elevada taxa de mutação, herança clonal (todo o genoma é transferido como um único *locus*, sem recombinação) e uniparental (geralmente materna), além de ser seletivamente neutro e ter taxa evolutiva constante (Avice *et al.*, 1987). No entanto, muitos exemplos de herança não-clonal (heteroplasmia e recombinação), desvio da neutralidade e variação na taxa de evolução no mtDNA têm sido observados (Ballard & Whitlock, 2004; Antunes & Ramos, 2005; Hurst & Jiggins, 2005; Meiklejohn *et al.*, 2007; Galtier *et al.*, 2009).

Os marcadores moleculares do DNA nuclear (nDNA) diferem dos marcadores do mtDNA em seu modo de transmissão entre as gerações, taxa de mutação, presença de recombinação, tamanho efetivo populacional, número de cópias por célula e nível de ploidia (Freeland *et al.*, 2011). Essas características intrínsecas de cada genoma fazem com que as informações das histórias evolutivas das espécies e das populações sejam, de certa forma, diferentes quanto à resolução espacial e temporal e, algumas vezes, discordantes (e.g., Eytan & Hellberg, 2010; Haney *et al.*, 2010; Sequeira *et al.*, 2011; DiBattista *et al.*, 2012; Teske *et al.*, 2014). Dessa forma, o uso simultâneo de marcadores de diferentes genomas é essencial para avaliar se os padrões observados representam, de fato, a história evolutiva da espécie e/ou população, considerando-se as propriedades inerentes a cada um.

Entre os marcadores moleculares do nDNA, um dos mais utilizados atualmente em estudos populacionais são os microssatélites, também conhecidos como sequências simples

³ Disciplina que estuda os princípios e processos, principalmente históricos, responsáveis pela distribuição atual das linhagens genéticas dentro das espécies ou entre espécies próximas.

repetidas ou repetições curtas em *tandem* (Guichoux *et al.*, 2011). Esses marcadores são constituídos por repetições que variam de dois a seis nucleotídeos, cuja mutação é causada, principalmente, pelo mau pareamento das fitas de DNA durante sua duplicação (Goldstein & Schlötterer, 1999). Essas mutações podem levar ao aumento ou à diminuição do número de repetições e, conseqüentemente, do tamanho dos alelos. Os microssatélites têm sido utilizados para responder a questões ecológicas e evolutivas relacionadas à origem de indivíduos, ao número de populações, ao tamanho populacional efetivo, à história demográfica e ao fluxo gênico (Selkoe & Toonen, 2006). A eficiência dos microssatélites para resolver esses problemas está relacionada ao elevado polimorfismo presente em populações naturais, por serem codominantes e por estarem amplamente distribuídos ao longo do genoma, sendo que vários *loci* independentes podem ser eficientemente combinados durante o processo de genotipagem (Goldstein & Schlötterer, 1999).

Peixes recifais da Ilha da Trindade

A Ilha da Trindade e o Arquipélago Martin Vaz, localizados a cerca de 1.200 km da costa central do Brasil, constituem os ambientes recifais mais isolados da província biogeográfica brasileira. Apesar dos primeiros levantamentos da ictiofauna de Trindade terem sido realizados no início do século 20 (Murray, 1902; Nichols & Murphy, 1914; Miranda-Ribeiro, 1919), somente a partir de 1995, com o uso de mergulho livre e autônomo, foi possível realizar o primeiro inventário abrangente das espécies de peixes recifais encontradas nessa ilha (Gasparini & Floeter, 2001), o que permitiu incluí-la em comparações biogeográficas. Uma das primeiras conclusões a respeito da biogeografia de peixes recifais de Trindade foi que a riqueza de espécies é comparativamente elevada, apesar de seu isolamento geográfico, e que sua composição é muito similar à da margem ocidental do Oceano Atlântico (Floeter & Gasparini, 2000). Esse padrão tem sido atribuído à presença de uma série linear de montes submarinos, os quais, juntamente com as ilhas de Trindade e Martin Vaz, compõem a Cadeia Vitória-Trindade.

Pelo menos 10 montes da Cadeia Vitória-Trindade, separados um do outro por distâncias relativamente curtas (~30–190 km), alcançam profundidades relativamente rasas (~50–80 m), podendo suportar populações de peixes recifais. Hipoteticamente, os montes atuam

como alpondras, permitindo que espécies com baixa capacidade de dispersão colonizassem ambientes adjacentes, sucessivamente, até alcançarem as ilhas que estão localizadas no extremo oriental da cordilheira (Floeter & Gasparini, 2000; Gasparini & Floeter, 2001; Rocha & Rosa, 2001; Joyeux *et al.*, 2001; Rocha, 2003). Estudos realizados com outros grupos taxonômicos, como ofiuroides (Guille & Albuquerque, 1990), gastrópodes (Leal & Bouchet, 1991), poliquetas (Paiva, 2006) e algas (O'Hara *et al.*, 2010), também sugerem que a dispersão ao longo da Cadeia Vitória-Trindade ocorre principalmente entre ambientes adjacentes.

A presença de um número elevado de espécies com baixa capacidade de dispersão em Trindade (Gasparini & Floeter, 2001; Pinheiro *et al.*, 2009; Pereira-Filho *et al.*, 2011a; Simon *et al.*, 2013b), representa uma forte evidência de que os montes submarinos da cordilheira facilitam a colonização dessa ilha. Se esses montes são utilizados como alpondras pela fauna recifal de forma contínua na escala evolutiva, é esperado que haja, além da elevada riqueza de espécies, um nível de endemismo relativamente baixo em Trindade e Martin Vaz. Isso aconteceria porque, após a colonização das ilhas, a presença de fluxo gênico com as demais populações dificultaria a ocorrência de especiação alopátrica (Rocha & Bowen, 2008). Esse padrão foi argumentado por Floeter *et al.* (2008), dado que Trindade apresentava um nível intermediário de endemismo, quando comparada a outras ilhas oceânicas do Atlântico. No entanto, pesquisas recentes demonstraram que, apesar de Trindade abrigar um número ainda maior de espécies do que o reportado anteriormente, seu nível de endemismo (9,6 %) é similar ao observado no Arquipélago de São Pedro e São Paulo (9,3 %), o qual não está associado a nenhuma cadeia de montes submarinos e possui praticamente a mesma distância do continente (Simon *et al.*, 2013b). Dessa forma, a eficiência dos montes submarinos em permitir a chegada de migrantes em Trindade parece ser descontínua na escala evolutiva e, provavelmente, varia entre as espécies de acordo com sua história de vida.

Analisando aspectos ecológicos da comunidade de peixes presente nas poças-de-maré de Trindade, Macieira *et al.* (2014) observaram que 48 % do número total de indivíduos nesse ambiente são representados por quatro espécies endêmicas de Trindade e Martin Vaz. Visto que essas espécies estão restritas à zona entre-marés ou a profundidades inferiores a 20 m, a eficiência dos montes submarinos enquanto alpondras deve oscilar entre períodos glaciais

e interglaciais (Macieira *et al.*, 2014), o que já havia sido sugerido anteriormente, tanto para peixes (Gasparini & Floeter, 2001; Simon *et al.*, 2013b) quanto para invertebrados (Guille & Albuquerque, 1990). Aparentemente, espécies com baixa capacidade de dispersão e restritas a ambientes rasos colonizaram os montes submarinos durante os máximos glaciais pleistocênicos, quando o nível do mar chegou a descer 130 m em relação ao atual (Lambeck *et al.*, 2002), expondo diversos montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade.

Muitas populações que se estabeleceram nos edifícios vulcânicos emersos da Cadeia Vitória-Trindade durante os máximos glaciais provavelmente foram extintas com a subida do nível do mar, interrompendo o fluxo gênico entre as ilhas e o continente e permitindo a ocorrência de especiação alopátrica (Simon *et al.*, 2013b; Macieira *et al.*, 2014). No entanto, nos últimos 800 mil anos, o nível do mar variou drasticamente em ciclos de aproximadamente 100 mil anos, além de variações menores com ciclos mais curtos (~23 e ~41 mil anos) durante os períodos interglaciais (Lambeck *et al.*, 2002; Elderfield *et al.*, 2012). Essas oscilações ofereceram diversas oportunidades para que linhagens que evoluíram isoladamente durante os períodos interglaciais entrassem em contato. Nesse caso, o fluxo gênico intermitente dificultaria a ocorrência de especiação alopátrica, indicando que processos de especiação ecológica e/ou parapátrica podem ter sido importantes (Rocha & Bowen, 2008).

Apesar das fortes evidências biogeográficas da atuação dos montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade como alpondras para a colonização das ilhas por peixes recifais, o que foi sugerido há mais de uma década, a deficiência de dados para os montes não permitiu que essa hipótese fosse testada até recentemente. Informações a respeito da ictiofauna recifal dos montes estavam restritas aos resultados do cruzeiro MD-55, realizado em parceria entre o *Muséum National d'Histoire Naturelle* de Paris e a Universidade Santa Úrsula do Rio de Janeiro (Séret & Andreato, 1992; Andreato & Séret, 1995), e do Programa de Avaliação Sustentável de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva Brasileira (REVIZEE) (Martins *et al.*, 2005b, 2007). Na expedição MD-55 foram registradas somente 32 espécies em profundidades inferiores a 100 m, sendo que a maioria foi capturada em apenas um dos seis montes explorados (Andreato & Séret, 1995). As amostragens no âmbito do REVIZEE foram realizadas utilizando métodos seletivos de pesca (espinhel de fundo) e somente 34 espécies

de peixes recifais foram capturadas em profundidades entre 50 e 100 m em toda a costa central do Brasil (Martins *et al.*, 2007).

Entre 2009 e 2011, três expedições foram realizadas na Cadeia Vitória-Trindade, nas quais foram utilizados mergulho autônomo e veículos operados remotamente para elaborar um inventário das espécies de peixes através de filmagens, coletas e observações em profundidade fólicas (17–40 m) e mesofólicas (40–120 m)⁴. Essas explorações permitiram, pela primeira vez, avaliar a distribuição dos peixes recifais ao longo dessa cordilheira (Mazzei, 2013). Apesar de não ter sido encontrado um padrão de diminuição da riqueza da costa em direção às ilhas, foi detectada correlação entre a substituição de espécies e a distância geográfica, o que sugere que a dispersão ao longo da cordilheira ocorre principalmente entre populações adjacentes. No entanto, as maiores taxas de substituição de espécies foram observadas entre a plataforma continental e os montes submarinos e entre estes e as ilhas, demonstrando que diferenças ecológicas entre os ambientes podem ser mais importantes do que a distância geográfica para a estruturação da comunidade. Outra descoberta a partir desses levantamentos foi que seis das 11 espécies consideradas endêmicas das ilhas⁵ também estão presentes nos montes submarinos.

A hipótese de que os montes submarinos são importantes para a colonização das ilhas da Cadeia Vitória-Trindade tem fortes implicações para o entendimento dos eventos biogeográficos que deram origem a fauna recifal no Oceano Atlântico (ver Floeter *et al.*, 2008) e para o direcionamento das estratégias de conservação necessárias para garantir a manutenção dos processos evolutivos e ecológicos. Além dos impactos antrópicos causados pela pesca comercial (Pinheiro *et al.*, 2010b) e recreativa⁶, frequentemente são observados

⁴ Inclui a expedição que subsidiou o presente trabalho, coordenada pelo Prof. Jean-Christophe Joyeux (Universidade Federal do Espírito Santo), além de outras duas realizadas sob coordenação do Prof. Gilberto M. Amado-Filho (Jardim Botânico do Rio de Janeiro) e do Prof. Rodrigo L. Moura (Universidade Federal do Rio de Janeiro).

⁵ Uma espécie não-descrita do gênero *Opistognathus*, considerada endêmica de Trindade em Simon *et al.* (2013b), foi coletada posteriormente no Arquipélago de Fernando de Noronha por Hudson T. Pinheiro (CIUFES 2394).

⁶ Dois trabalhos estão sendo preparados sobre o impacto da pesca recreativa (linha e anzol e caça submarina) realizada pelo contingente da Marinha do Brasil que ocupa a Ilha da Trindade. Em um deles (H. T. Pinheiro e J.-C. Joyeux. The role of recreational fishermen in the remotion of target reef species: an analysis of catch and selection in recreational hook-and-line and spear fisheries in coastal and oceanic rocky reefs in tropical Brazil), a proporção das espécies capturadas é comparada com a abundância relativa delas no ambiente, para avaliar se a preferência dos pescadores por determinadas espécies (principalmente predadores de topo) pode estar

eventos de mortandade de peixes recifais em massa na Ilha da Trindade (Pinheiro *et al.*, 2010a; obs. pess.). Isto indica que a chegada regular de imigrantes oriundos dos montes submarinos pode ser importante para a resiliência das populações insulares. No entanto, a integridade dos ecossistemas presentes nos topos dos montes submarinos está sendo ameaçada não só pela pesca comercial (Martins *et al.*, 2007), como também pela exploração de algas calcárias para sua utilização como fertilizantes agrícolas (Vasconcelos, 2012), sendo urgente a adoção de medidas de manejo e conservação dessa região.

No presente trabalho, a distribuição das linhagens genéticas, a estruturação populacional, a história demográfica e o fluxo gênico histórico e contemporâneo foram investigados em duas espécies de peixes recifais ao longo da Cadeia Vitória-Trindade, utilizando marcadores moleculares do mtDNA (sequências parciais do gene Citocromo B e da Região Controle) e do nDNA (8–12 *loci* de microssatélites). As espécies selecionadas possuem histórias de vida contrastantes, as quais implicam em diferentes potenciais de dispersão. Modelos coalescentes de fluxo gênico são comparados para testar a hipótese de que em espécies com “baixa” capacidade de dispersão a conectividade é restrita a populações adjacentes (modelo de alpodras), enquanto espécies com “elevada” capacidade de dispersão conseguem manter o fluxo gênico entre populações geograficamente distantes, sem necessariamente utilizar populações intermediárias (modelo de ilhas). As diferenças observadas entre as espécies são discutidas com base nos processos climáticos e oceanográficos, históricos e contemporâneos, que possivelmente afetaram ou afetam as populações na plataforma continental, nos montes submarinos e nas ilhas oceânicas. Os resultados são utilizados para compreender os padrões biogeográficos observados na Cadeia Vitória-Trindade e para direcionar as estratégias de conservação que devem ser adotadas na região.

alterando a estrutura da comunidade. No segundo trabalho (H. C. Guabiroba Jr. A pesca recreativa na Ilha da Trindade. Trabalho de Conclusão de Curso. Departamento de Oceanografia, Universidade Federal do Espírito Santo), a captura por unidade de esforço e abundância relativa das espécies alvo são comparadas entre áreas ao redor de Trindade onde a atividade é mais e menos intensa, com o objetivo de determinar o impacto da pesca sobre a estrutura da comunidade.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Investigar a importância dos montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade para a origem e manutenção dos processos evolutivos e ecológicos observados em peixes recifais na Ilha da Trindade e no Arquipélago Martin Vaz, utilizando marcadores moleculares dos genomas mitocondrial e nuclear.

Objetivos específicos

- Avaliar a distribuição geográfica da diversidade genética de duas espécies de peixes recifais com diferentes histórias de vida ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e inferir os prováveis processos e eventos que deram origem aos padrões observados;
- Avaliar a influência das oscilações climáticas pleistocênicas na história demográfica e evolutiva das populações;
- Analisar os padrões de estruturação populacional dessas espécies e investigar a presença de possíveis barreiras ao fluxo gênico entre as populações;
- Identificar o modelo de fluxo gênico histórico que melhor se adequa aos dados empíricos e quais populações são importantes para a manutenção da conectividade ao longo da Cadeia Vitória-Trindade;
- Avaliar a taxa de auto-recrutamento das populações da Ilha da Trindade e identificar a origem dos imigrantes.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A Cadeia Vitória-Trindade (Figura 1) é constituída por uma série linear de edifícios vulcânicos presentes na margem oeste do Oceano Atlântico. Essa cordilheira se inicia no sopé continental, em frente ao estado do Espírito Santo, e se estende perpendicularmente à costa ao longo de 1.000 km, entre os paralelos 20°S e 21°S. A formação da Cadeia Vitória-Trindade teve início há cerca de 43,5 milhões de anos (Ma) (Ferrari & Riccomini, 1999) e ocorreu no sentido oeste-leste, à medida que uma zona de fratura na placa tectônica Sul-Americana passava sobre um *hotspot* ou pluma mantélica, enquanto a África e a América do Sul se separavam (Morgan, 1983; Gibson *et al.*, 1995; Gibson *et al.*, 1997; Almeida, 2006). Em seu extremo leste, estão localizadas a Ilha da Trindade e o Arquipélago Martin Vaz, os quais representam a porção mais jovem e, atualmente, os únicos pontos emersos da cordilheira. A Cadeia Vitória-Trindade é constituída por cerca de 30 edifícios vulcânicos, 17 dos quais se estendem por mais de 2.500 m acima do assoalho oceânico. A frequência de edifícios vulcânicos e a elevação do sopé destes são mais expressivas na porção mais antiga da cadeia, indicando que o magmatismo e o tectonismo foram mais intensos no período inicial de formação da cordilheira. Com base em sua morfologia, foi proposto recentemente que o Monte Submarino Vitória e o Banco Besnard, as formações mais próximas da plataforma continental, poderiam ser fragmentos da crosta continental desintegrados durante o processo de rifteamento que separou a América do Sul e a África e não o resultado direto do extravasamento de magma através da zona de fratura (Motoki *et al.*, 2012).

Datações diretas realizadas em duas amostras de rochas vulcânicas obtidas no Monte Submarino Jaseur, que ocupa uma posição central entre os montes da cadeia, indicam que esse edifício vulcânico foi formado há cerca de 30 Ma (Skolotnev *et al.*, 2011). Com base na idade do Arquipélago dos Abrolhos e na taxa de espalhamento do assoalho oceânico, a idade do Monte Submarino Columbia, o último edifício vulcânico antes das ilhas, foi estimada em cerca de 10 Ma (Fodor & Hanan, 2000). Em Trindade, a atividade magmática teve início por volta de 3,4 Ma atrás, ainda no Plioceno, e se estendeu até o Holoceno (Ferrari & Riccomini, 1999), enquanto Martin Vaz, o último edifício vulcânico da cordilheira, foi formado no Pleistoceno Médio, há aproximadamente 0,73 Ma (Cordani, 1970).

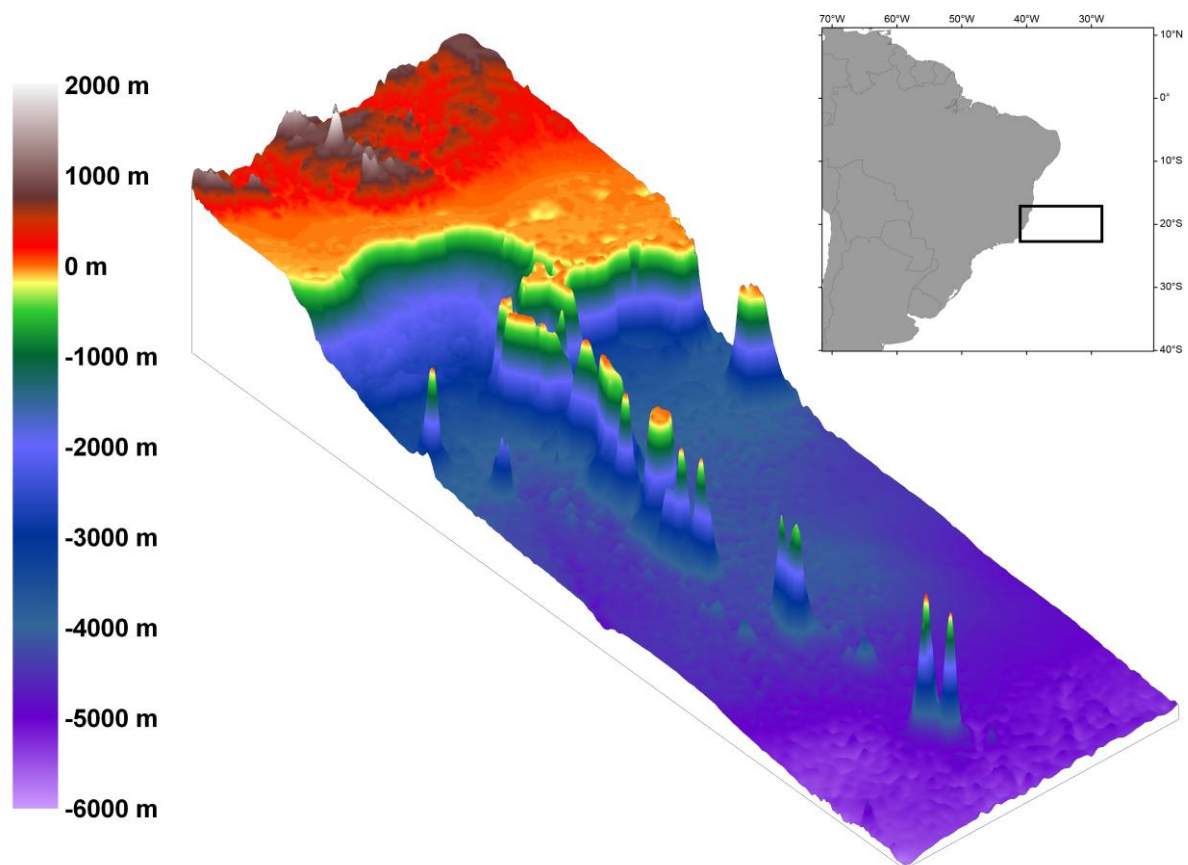


Figura 1: Perfil topográfico da Cadeia Vitória-Trindade⁷. Os dois edifícios vulcânicos mais afastados da costa, Ilha da Trindade e Arquipélago Martin Vaz, representam os únicos pontos emersos da cordilheira atualmente. A localização dessa cordilheira na costa do Brasil é indicada no retângulo em detalhe.

A porção mais costeira da Cadeia Vitória-Trindade é banhada pela Corrente do Brasil, a qual é originada pela bifurcação do ramo sul da Corrente Sul Equatorial, entre os paralelos 14°S e 16°S (Stramma & England, 1999; Rodrigues *et al.*, 2007). Essa corrente de superfície, que possui aproximadamente 200 m de espessura na região, flui para sul ao longo da quebra de plataforma e, ao passar pela cadeia, é subdividida em três ramos, confinados entre a plataforma continental e os montes submarinos mais próximos da costa, os quais se reorganizam a aproximadamente 23°S em um fluxo bem definido (Evans *et al.*, 1983; Evans & Signorini, 1985) (Figura 2). Nos edifícios vulcânicos mais afastados da costa não existem

⁷ Confeccionado a partir de dados de altimetria por satélite extraídos do Global Predicted Bathymetry v17.1 (Smith & Sandwell, 1997). David T. Sandwell, Walter H. F. Smith, and Joseph J. Becker. The Regents of the University of California. All Rights Reserved.

correntes superficiais definidas (Peterson & Stramma, 1991; Stramma & England, 1999), sendo que a circulação pode ser influenciada por correntes de curta duração dirigidas pelo vento, ondas internas e correntes de maré residuais.

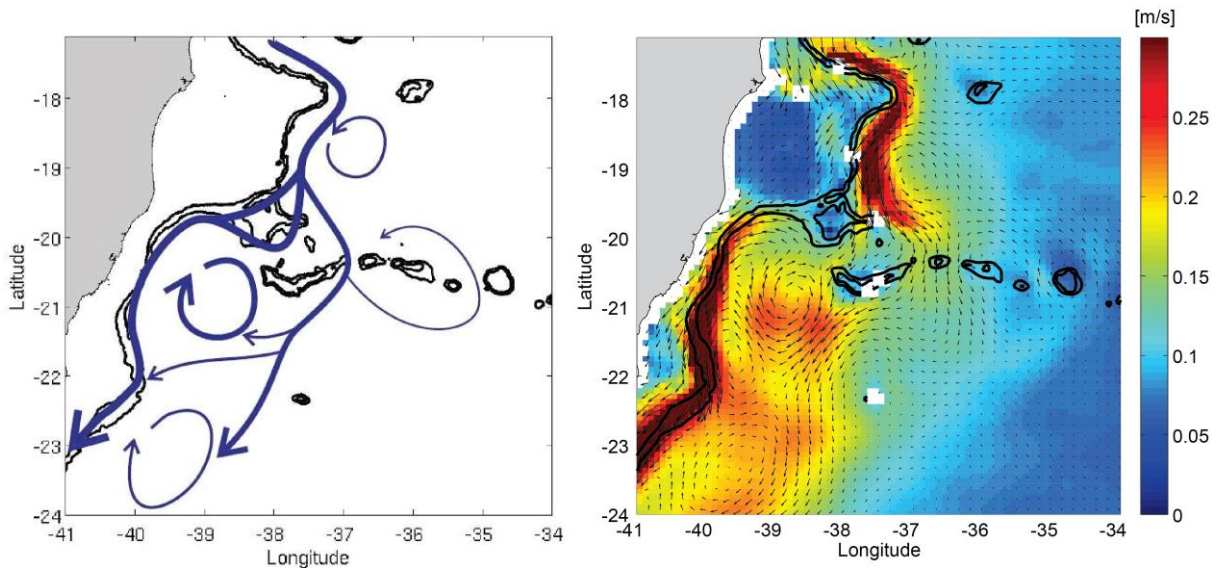


Figura 2: Padrão de circulação da Corrente do Brasil na região da Cadeia Vitória-Trindade. Um esquema da circulação média é representado à esquerda. A velocidade média da corrente, obtida a partir de 5 anos de simulação numérica (2004 a 2009), é mostrada à direita. Reproduzido de Pimentel (2012) com autorização da autora.

A interação da Corrente do Brasil com a complexa topografia da região entre a Plataforma dos Abrolhos e a Cadeia Vitória-Trindade leva à formação de meandros ciclônicos e anticiclônicos que podem dar origem, entre outros, ao chamado Vórtice de Vitória (Schmid *et al.*, 1995). Esse vórtice é responsável pelo bombeamento de massas d'água ricas em nutrientes do talude para a plataforma continental, contribuindo para um aumento local da produtividade primária (Campos *et al.*, 1995; Gaeta *et al.*, 1999). Após formado, o Vórtice de Vitória pode permanecer estacionário por cerca de dois meses no embaiamento presente ao sul de Abrolhos, sendo absorvido pela Corrente do Brasil, ou se deslocar para norte e atravessar a Cadeia Vitória-Trindade (Schmid *et al.*, 1995; Campos, 2006; Arruda *et al.*, 2013).

Apesar da Corrente do Brasil estar restrita à porção costeira da cordilheira, a presença de vórtices ao norte e ao sul torna a circulação superficial nessa região bastante complexa

(Schmid *et al.*, 1995; Campos, 2006; Soutelino *et al.*, 2011; Soutelino *et al.*, 2013; Arruda *et al.*, 2013). Com base em modelagem numérica e na análise das trajetórias de boias de deriva, Pimentel (2012) descreveu sete diferentes padrões de escoamento da Corrente do Brasil ao passar pela Cadeia Vitória-Trindade, mostrando que a circulação nessa região é bastante variável no tempo e no espaço. A presença de boias de deriva sendo deslocadas ao longo da cordilheira (Pimentel, 2012) indica que a dispersão passiva de propágulos entre os montes submarinos é possível.

Os topos aplainados da maioria dos montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade encontram-se, atualmente, em torno de 50 m de profundidade. O principal habitat observado na cordilheira é composto por bancos de rodolitos que cobrem grande parte dos topos dos montes (Pereira-Filho *et al.*, 2011b) e da plataforma de Trindade e Martin Vaz (Pereira-Filho *et al.*, 2011a). Esse ambiente também é amplamente distribuído na região costeira adjacente (Plataforma dos Abrolhos e costa centro-sul do Espírito Santo), representando um dos maiores depósitos de carbonato de cálcio do mundo (Amado-Filho *et al.*, 2007; Villas-Boas *et al.*, 2009; Dias & Villaça, 2012; Amado-Filho *et al.*, 2012). Recentemente foram descobertas estruturas recifais complexas, compostas por algas calcárias incrustantes, corais escleractíneos e hidrocorais, no Monte Submarino Vitória e no Banco Davis, as quais atingem pelo menos 35 e 17 m da superfície, respectivamente (Pinheiro *et al.*, no prelo-a), e suportam as únicas populações de espécie de peixes recifais restritas a ambientes rasos ao longo de toda a parte submersa da cordilheira (Pinheiro *et al.*, no prelo-b). Abaixo da camada superficial viva de algas calcárias (rodolitos e estruturas recifais), a plataforma carbonática dos topos dos montes submarinos pode chegar a 300 m de espessura (Skolotnev *et al.*, 2010).

As localidades de coleta constituem habitats fragmentados, sendo que os edifícios vulcânicos estão separados por profundidades entre 2.000 m e 5.000 m e as localidades na plataforma continental estão mais de 300 km distantes uma da outra e separadas por uma larga área de sedimentos inconsolidados em profundidades inferiores a 50 m, depositados pela pluma do Rio Doce (Bourguignon, 2013). Como o fluxo gênico em peixes recifais entre as localidades ocorre através da dispersão de larvas, o termo população ao longo do trabalho será utilizado como significado de “grupo de organismos da mesma espécie que ocupam determinado espaço em determinado tempo”. Ou seja, a menos que especificado, o

termo população fará referência aos indivíduos de determinada localidade de amostragem, independente da existência de fluxo gênico entre elas (uma revisão sobre conceitos de população pode ser vista em Waples & Gaggiotti, 2006).

Descrição das espécies-modelo

Antes da expedição realizada nos montes submarinos, as informações sobre sua ictiofauna eram incipientes e obtidas através de métodos seletivos de amostragem (Séret & Andreatta, 1992; Andreatta & Séret, 1995; Martins *et al.*, 2005b, 2007). Dessa forma, a escolha das espécies para a realização do presente trabalho foi realizada *in situ*, após ser verificado quais estavam presentes e eram abundantes no primeiro monte visitado, considerando o conhecimento prévio sobre a ictiofauna da plataforma continental e de Trindade.

Duas espécies de peixes recifais, *Cephalopholis fulva* (Linnaeus, 1758) (Perciformes: Epinephelidae) e *Stegastes pictus* (Castelnau, 1855) (Perciformes: Pomacentridae), foram selecionadas como modelos para representar diferentes cenários de conectividade ao longo da Cadeia Vitória-Trindade. As duas espécies possuem ampla distribuição batimétrica, sendo que *C. fulva* foi registrada em profundidades de até 150 m (Heemstra & Randall, 1993; Freitas *et al.*, 2011), e *S. pictus*, registrada anteriormente em profundidades de até 70 m (Rocha *et al.*, 2000; Feitoza *et al.*, 2005), foi encontrada a 84 m no Monte Submarino Columbia no presente estudo.

As duas espécies diferem em várias características que podem influenciar seu potencial de dispersão. Enquanto *C. fulva* ocorre em todo o Atlântico Oeste (Heemstra & Randall, 1993) e possui tamanho corporal máximo de 43 cm (Araújo & Martins, 2006), *S. pictus* é endêmico da província brasileira (apenas um indivíduo foi registrado fora dessa província, no extremo sudeste do Caribe; Rocha, 2002) e possui tamanho corporal máximo de 10 cm (obs. pess.). Essas duas características – maior distribuição latitudinal e maior tamanho corporal – estão associadas a uma larga tolerância ambiental e foram identificadas como importantes atributos para prever o potencial de espécies de peixes recifais de cruzarem as duas barreiras biogeográficas presentes no Oceano Atlântico, a Barreira Meso-Atlântica, caracterizada pela larga faixa de oceano aberto que separa a América do Sul e a África, e a Pluma Amazonas/Orinoco, caracterizada pela intensa descarga de água doce e sedimentos

na costa nordeste da América do Sul (Luiz *et al.*, 2012). Espécies de maior tamanho corporal, por crescerem mais rápido quando jovens (Buesa, 1987; Legendre & Albaret, 1991), também estão menos suscetíveis à predação após o recrutamento (Sogard, 1997), o que pode influenciar a capacidade de colonização de novas áreas e, conseqüentemente, a área de distribuição de peixes recifais (Luiz *et al.*, 2013).

As duas espécies ainda possuem diferenças marcantes em seu modo de reprodução. *Cephalopholis fulva* é um hermafrodita protogínico (Smith, 1965) que possui desovas múltiplas ao longo do ano (Freitas *et al.*, 2011). Os machos são territoriais e mantêm haréns, desovando periodicamente com cada uma das fêmeas, as quais possuem fecundidade média de 165.000 óvulos (Thompson & Munro, 1978). Nessa espécie, os gametas são liberados na coluna d'água (desova pelágica), onde ocorre a fecundação externa. Por outro lado, pouco se sabe a respeito da biologia reprodutiva de *S. pictus*. Com base nas características comuns do gênero (Allen, 1991) e em estudos com *Stegastes partitus* (Poey, 1868) (e.g., Robertson *et al.*, 1988; Knapp & Kovach, 1991; Knapp, 1993), sua provável espécie-irmã⁸, além de observações pessoais, é possível inferir que *S. pictus* se reproduz em par, as fêmeas colocam os óvulos aderidos ao substrato (desova demersal) e os machos os fecundam, sendo responsáveis por defender o ninho até o momento da eclosão dos ovos (Figura 3). A reprodução ocorre ao longo de todo o ano, com ciclo circalunar, e cada fêmea pode depositar cerca de 10.000 óvulos por evento reprodutivo⁹.

A duração da fase larval pelágica em *C. fulva* é de cerca de 40 dias e em *S. pictus* é de cerca de 30 dias¹⁰. Além disso, em *C. fulva* a dispersão através das correntes marinhas pode iniciar logo após a fecundação, ainda como ovo, enquanto em *S. pictus* a dispersão ocorre somente após a eclosão. Essa diferença tem importantes implicações para o potencial de dispersão da espécie, pois o desenvolvimento precoce da habilidade da larva de influenciar seu posicionamento na coluna d'água durante a fase pelágica pode facilitar a retenção desta na população natal (Sponaugle & Cowen, 1996; Paris & Cowen, 2004; Cowen *et al.*, 2006).

⁸ Pelo menos um indivíduo de cada população foi sequenciado para o marcador Citocromo Oxidase C subunidade I (COI) e uma análise filogenética foi realizada com todas as sequências de *Stegastes* desse marcador disponíveis no GenBank, indicando que *S. partitus* é a espécie mais próxima.

⁹ Esse número foi estimado a partir da foto de um ninho de *S. pictus* (Figura 3). No entanto, como em *S. partitus*, é possível que cada ninho possua a postura de diferentes fêmeas.

¹⁰ Comunicação pessoal de Benjamin C. Victor (dados não-publicados).

Com base nas diferenças expostas acima, *C. fulva* foi selecionada para representar um cenário relativo de “elevada” capacidade de dispersão enquanto *S. pictus* foi selecionada para representar um cenário relativo de “baixa” capacidade de dispersão.



Figura 3: Macho de *Stegastes pictus* guardando um ninho (ambos em destaque) com aproximadamente 10.000 ovos. Foto tirada na Ilha Escalvada (Guarapari, Espírito Santo) por J.-C. Joyeux.

Procedimento de campo

Os topos da maioria dos montes da Cadeia Vitória-Trindade possuem profundidades médias entre 50 m e 80 m. Portanto, para a realização das amostragens do presente trabalho, foi necessário o uso de mergulho técnico, utilizando misturas gasosas (Trimix e Nitrox) e equipamentos de circuito aberto e fechado (*rebreathers*) (ver discussão sobre a importância do uso de técnicas avançadas de mergulho para acessar a biodiversidade recifal em profundidades mesofóticas em Pyle, 2000).

As espécies selecionadas foram amostradas em nove localidades (Tabela 1; Figura 4), incluindo cinco montes submarinos (Monte Submarino Vitória, Banco Jaseur Leste ¹¹, Banco Davis, Banco Dogaressa e Monte Submarino Columbia; todos serão referidos apenas por “montes” a seguir) e duas ilhas (Ilha da Trindade e Arquipélago Martin Vaz) da Cadeia Vitória-Trindade. Para avaliar a possível fonte de propágulos para a cordilheira, também foram amostradas duas áreas na plataforma continental adjacentes à cordilheira, uma imediatamente ao norte (Plataforma dos Abrolhos) e outra imediatamente ao sul (costa centro-sul do estado do Espírito Santo).

Tabela 1: Resumo das principais características das localidades de amostragem (área total, distância da plataforma continental e isolamento do ambiente recifal mais próximo, medidos a partir da isóbata de 120 m, e profundidade de amostragem) e número de indivíduos adultos de cada espécie (*Cephalopholis fulva* e *Stegastes pictus*) coletados em cada local.

Localidade	Área (km ²)	Distância da plataforma (km)	Isolamento (km)	Profundidade (m)	N <i>C. fulva</i>	N <i>S. pictus</i>
Plataforma dos Abrolhos	–	–	–	10–100	30	26
Espírito Santo	–	–	–	5–70	27	39
Monte Vitória	1184	120	50	45–55	37	31
Monte Jaseur Leste	99	300	40	55	10	30
Monte Davis	1002	350	45	18–50	28	22
Monte Dogaressa	80,5	480	100	65	6	10
Monte Columbia	36,5	660	175	84	2	2
Ilha da Trindade	85	910	50	5–40	46	40
Arquipélago Martin Vaz	24	960	50	10–30	27	14

As amostragens nos montes foram realizadas em abril de 2011, durante uma expedição de 18 dias de duração¹². As coletas nas ilhas foram realizadas no âmbito do Programa de Pesquisas Científicas na Ilha da Trindade (PROTRINDADE), gerenciado pela Secretaria da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar (SECIRM) e com apoio logístico da

¹¹ Foram adotados os nomes oficiais dos montes segundo o *GEBCO – Sub-Committee on Undersea Feature Names* (disponível em http://www.gebco.net/data_and_products/undersea_feature_names/). O Banco Jaseur Leste é a única exceção, pois está listado como Banco Columbia. O nome oficial não foi utilizado para evitar confusão com outro monte de mesmo nome (Monte Submarino Columbia).

¹² Um vídeo sobre a expedição realizada na Cadeia Vitória-Trindade pelo Laboratório de Ictiologia da Universidade Federal do Espírito Santo está disponível em <https://www.youtube.com/watch?v=OFopli2ZLOM>.

Marinha do Brasil. Em Trindade, as coletas foram realizadas entre julho e agosto de 2011 e em Martin Vaz em janeiro de 2012. Na costa, as coletas foram realizadas em diversas expedições entre 2010 e 2013. Nessas amostragens foram capturados indivíduos adultos e subadultos (esses serão referidos apenas como adultos em seguida) de cada espécie. Posteriormente, foram realizadas duas expedições à Trindade para a coleta de recrutas (indivíduos recém assentados no ambiente recifal, após o final da fase larval pelágica), sendo uma entre janeiro e fevereiro e outra entre julho e agosto de 2012. As coletas foram realizadas principalmente através de mergulho autônomo, utilizando puçás e arbaletes, em profundidades entre 5 e 84 m. Imediatamente após a coleta, os peixes foram anestesiados com dose letal de quinaldina (Ross & Ross, 2008) e preservados em álcool etílico 92,8 %. Parte das amostras de *C. fulva* dos montes submarinos foi obtida através de pesca com anzol durante a expedição e as amostras dessa espécie de Abrolhos foram adquiridas de barcos de pesca que operam no sul desta região.

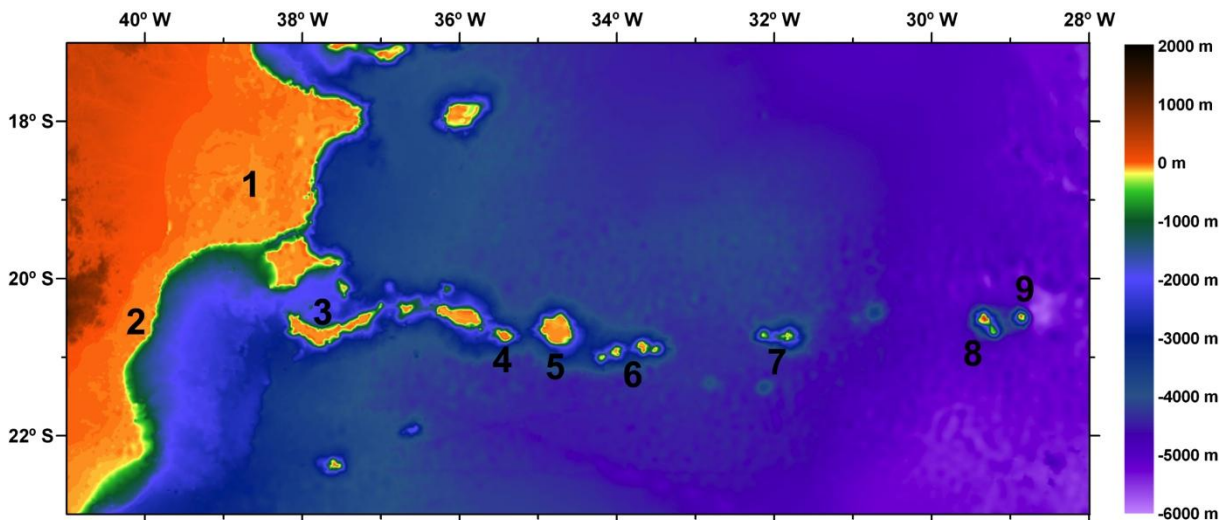


Figura 4: Localização das áreas de amostragem. (1) Plataforma dos Abrolhos, (2) costa centro-sul do estado do Espírito Santo, (3) monte Vitória, (4) monte Jaseur Leste, (5) monte Davis, (6) monte Dogaressa, (7) monte Columbia, (8) Ilha da Trindade e (9) Arquipélago Martin Vaz.

No total, mais de 200 indivíduos adultos de cada espécie foram coletados (Tabela 1). O número de indivíduos amostrados de cada espécie em cada população variou entre dois e 46, com uma média de 24. As populações com menor número de amostras, para ambas as espécies, foram os montes Dogaressa e Columbia, devido a dificuldade técnica associada à

realização de mergulhos em profundidades elevadas (os ambientes mais rasos encontrados nesses locais se encontram a 65 m e 84 m, respectivamente) e em locais remotos (esses montes estão localizados a ~600 km e ~800 km da costa, respectivamente). Também foram obtidas poucas amostras de *C. fulva* no monte Jaseur Leste (n = 10) e de *S. pictus* no Arquipélago Martin Vaz (n = 14) devido a limitações logísticas. Além dos indivíduos adultos, foram capturados cerca de 170 recrutas de *C. fulva* e 140 de *S. pictus* em Trindade.

Extração do DNA e amplificação dos marcadores moleculares

O DNA total dos indivíduos capturados foi extraído utilizando o kit *Wizard Genomic Purification* (Promega Corp., Madison, WI, USA), seguindo o protocolo do fabricante. Para verificar a qualidade do DNA, os extratos foram corados com *GelRed* (Biotium, Hayward, CA, USA), submetidos a eletroforese em gel de agarose 1 % e visualizados sob luz ultravioleta. A quantificação do DNA foi realizada por comparação com o marcador de peso molecular *Low DNA Mass Ladder* (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA).

No presente trabalho foram utilizados marcadores moleculares do mtDNA [sequências parciais do gene Citocromo B (CitB) e da Região Controle (RC)] e do nDNA (12 *loci* de microssatélites). O gene CitB codifica uma proteína que participa da cadeia de transporte de elétrons e a RC, apesar de não ser codificante, está envolvida no início da replicação do mtDNA. Esses marcadores foram selecionados por apresentarem elevado polimorfismo e por fornecerem evidências independentes (mtDNA vs. nDNA) sobre a história evolutiva das populações.

Os marcadores mitocondriais foram sequenciados somente nos indivíduos adultos. Para o CitB, foram utilizados os iniciadores FishCytB e TrucCytB (Sevilla *et al.*, 2007) e para a RC foram utilizados os iniciadores A (Lee *et al.*, 1995) e H1 (Santa Brígida *et al.*, 2007). As reações de PCR foram realizadas utilizando 10-100 ng de DNA, 1,25 µl de tampão (10X PCR *buffer*), 2,5 pmoles de cada dNTP, 25 pmoles de MgCl₂, 2,5 pmoles de cada iniciador e 0,5 unidade de *Taq polimerase* (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA), em um volume total de 12,5 µl. O perfil térmico das reações de PCR consistiu em um período inicial de desnaturação a 94 °C por 5 min, seguido por 35 ciclos de desnaturação a 94 °C por 30 s, hibridização a uma temperatura específica (60 °C e 51 °C para o CitB, 52 °C e 55 °C para a RC, *C. fulva* e *S. pictus*,

respectivamente) por 1 min e extensão a 72 °C por 2 min, com um período final de extensão a 72 °C por 7 min. Os produtos de PCR foram corados com *GelRed*, submetidos a eletroforese em gel de agarose 1 % e visualizados sob luz ultravioleta. As amostras que amplificaram foram purificadas com *ExoSAP-IT* (USB, Cleveland, OH, USA) e sequenciadas usando o kit *BigDye Terminator v3.1* (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA), através de eletroforese capilar no sequenciador automático *3500 Genetic Analyzer* (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Inicialmente, os fragmentos foram sequenciados somente no sentido direto. No entanto, as sequências que apresentaram picos ambíguos foram re-sequenciadas no sentido direto e/ou sequenciadas no sentido reverso.

Tanto os indivíduos adultos quanto os recrutas foram genotipados com os marcadores microssatélites, sendo utilizados 12 *loci* em cada espécie. Em *C. fulva*, foram utilizados os marcadores Cfu21, Cfu23, Cfu52, Cfu57, RH_CA_002, RH_CA_004 (di-nucleotídeos), Cfu69, Cfu70 (tri-nucleotídeos), Cfu72, Cfu75, Cfu92 e RH_GATA_034 (tetra-nucleotídeos). Esses marcadores foram desenvolvidos especificamente para essa espécie (iniciais Cfu) ou desenvolvidos para *Epinephelus guttatus* (Linnaeus, 1758) (RH) e caracterizados em *C. fulva* por Renshaw *et al.* (2010). Para *S. pictus*, oito marcadores desenvolvidos especificamente para esse trabalho (Spi03, Spi29, Spi43, Spi45, Spi49, Spi50, Spi53 e Spi60; todos di-nucleotídeos) e quatro desenvolvidos para *S. partitus* [SpGGA7 (Thiessen & Heath, 2007), SpAAC33, SpAAC42 (tri-nucleotídeos) e SpGATA40 (tetra-nucleotídeo) (Williams *et al.*, 2003)] e caracterizados em *S. pictus* foram selecionados (Apêndice I).

As reações de PCR para os microssatélites foram realizadas utilizando 1-10 ng de DNA, 1 µl de tampão (10X PCR *buffer*), 2 pmoles de cada dNTP, 10-20 pmoles de MgCl₂, 2 pmoles de cada iniciador e 0,5 unidade de *Taq polimerase*, em um volume total de 10 µl. Os perfis térmicos consistiram em um período inicial de desnaturação a 95 °C por 4 min, seguido por 35 ciclos de desnaturação a 95 °C por 1 min, hibridização a uma temperatura específica (48-60 °C para *C. fulva* e 60 °C para *S. pictus*) por 30 s e extensão a 72 °C por 1 min, com um período final de extensão a 72 °C por 20 min. Os iniciadores *forward* foram marcados com as fluorescências 6-FAM, VIC, NED ou PET (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Para cada espécie, os produtos de PCR marcados com fluorescências distintas foram agrupados, adicionados ao padrão de peso molecular *GeneScan 600 LIZ* (Applied Biosystems, Foster City,

CA, USA) e os tamanho dos fragmentos amplificados foram determinados através de eletroforese capilar no sequenciador automático *3500 Genetic Analyser*.

Preparação dos bancos de dados

Os cromatogramas das sequências dos marcadores mitocondriais foram analisados visualmente no programa Geneious 6 (Kearse *et al.*, 2012) e as sequências foram alinhadas nesse mesmo software usando o algoritmo MAFFT (Kato & Standley, 2013). Após o alinhamento e a remoção das porções terminais das sequências com baixa qualidade, os bancos de dados do CitB tiveram tamanhos de 784 e 654 pares de base (pb) (*C. fulva* e *S. pictus*, respectivamente) e os bancos de dados da RC tiveram tamanhos de 851 e 843 pb.

Os alelos dos marcadores microssatélites foram identificados manualmente no programa GeneMapper (Applied Biosystems). Como alguns marcadores apresentaram padrão de migração dos fragmentos diferente do esperado pelo tamanho da repetição, não foi possível arredondar o tamanho exato dos fragmentos para o número inteiro mais próximo. O desvio no padrão esperado de migração dos fragmentos pode ser ocasionado pela composição das sequências (Rosenblum *et al.*, 1997) ou pela fluorescência utilizada para marcação dos iniciadores (Wenz *et al.*, 1998). Para corrigir esse desvio e tornar o processo de classificação (*scoring*) mais preciso, os dados brutos dos tamanhos dos fragmentos foram importados no programa TANDEM (Matschiner & Salzburger, 2009), onde os tamanhos dos alelos foram transformados utilizando uma função potência antes de ser realizado o arredondamento. Os painéis de referência gerados no TANDEM foram importados no GeneMapper e os dados foram reanalisados utilizando uma rotina automática. Em seguida, cada genótipo foi inspecionado visualmente duas vezes, de forma a certificar que os alelos foram identificados corretamente.

Os dados de cada microssatélite foram analisados no programa MICRO-CHECKER (van Oosterhout *et al.*, 2004), onde foi verificada a presença de erros de genotipagem causados por alelos nulos (falha na amplificação de um ou mais alelos durante a PCR devido à presença de mutações na região de hibridização dos iniciadores), dominância de alelos curtos (quando fragmentos grandes não amplificam com a mesma eficiência que os pequenos e não são identificados) e *stuttering* (mutações *in vitro* causadas pelo

escorregamento da polimerase durante a PCR, gerando falsos alelos que diferem do alelo verdadeiro por múltiplos da unidade de repetição). O programa foi rodado com 1.000 simulações de Monte Carlo, utilizando um intervalo de confiança de 95 %. Os dados da população do Columbia não foram analisados devido ao pequeno número de amostras ($n = 2$). Para *C. fulva*, apenas para o *locus* Cfu72 foi detectada possível presença de alelos nulos, mas somente na população de Martin Vaz. Dessa forma, todos os 12 *loci* foram utilizados nas análises seguintes. Em *S. pictus*, o *locus* Spi29 apresentou alelos que diferiam em apenas uma base ao longo de toda a faixa de variação do marcador, possivelmente devido à presença de inserções ou deleções dentro do microsatélite ou na região flanqueadora, e foi descartado de todas as análises. Outros três *loci* (SpAAC33, SpGATA40 e Spi53) apresentaram possível presença de alelos nulos em várias populações (sete, oito e quatro populações das oito avaliadas, respectivamente) e foram removidos das análises seguintes.

Os *loci* mantidos após a etapa anterior foram avaliados quanto ao Equilíbrio de Hardy–Weinberg (EHW) e Desequilíbrio de Ligação (DL) no programa Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010), considerando um nível de significância de 0,05. Para o teste de EHW foram percorridos 1.000.000 passos na Cadeia de Markov, dos quais 100.000 foram registrados. Para o teste de DL foram realizadas 10.000 permutações. Ambas as análises foram feitas para cada população individualmente. Com exceção do *locus* Spi49 (*S. pictus*), que apresentou desvio no EHW em três populações, nenhum *loci* apresentou desvio no EHW ou DL com outro *locus* em mais de duas populações. Dessa forma, todos os *loci* foram utilizados nas análises seguintes.

Diversidade genética

Para os marcadores mitocondriais, o número total de haplótipos, a diversidade haplotípica e a diversidade nucleotídica, analisados no programa DnaSP v5 (Librado & Rozas, 2009), além do número de haplótipos privados (observados em apenas uma população), foram utilizados como indicativos da diversidade genética das populações. Para os marcadores microsatélites, o número de alelos, o número efetivo de alelos, o número de alelos privados, o índice de informação de Shannon, a heterozigosidade observada e a heterozigosidade esperada foram utilizados como indicativos da diversidade genética das

populações. Essas análises foram realizadas no programa GenAEx 6.5 (Peakall & Smouse, 2012).

Genealogia dos haplótipos mitocondriais

As relações filogenéticas entre os haplótipos dos marcadores mitocondriais foram reconstruídas utilizando o método de máxima verossimilhança, através do programa PhyML 3.1 (Guindon & Gascuel, 2003; Guindon *et al.*, 2010). O modelo de evolução que melhor se adequa a cada banco de dados foi selecionado através do programa jModelTest 2 (Darriba *et al.*, 2012), utilizando o critério de informação de Akaike. A topologia da árvore filogenética de máxima verossimilhança foi utilizada para reconstruir as relações genealógicas entre os haplótipos, através do método de Salzburger *et al.* (2011), implementado no programa Haploviewer¹³.

As estimativas do tempo de divergência, a partir do ancestral comum mais recente, entre os haplogrupos observados nas genealogias dos haplótipos mitocondriais foram realizadas utilizando uma abordagem bayesiana coalescente implementada no programa Beast v1.7 (Drummond *et al.*, 2012). Para o CitB foi utilizado um relógio molecular estrito com taxa de mutação de 2 % por milhão de anos, o qual é o valor médio assumido para peixes (Bowen *et al.*, 2001; Bowen *et al.*, 2006b; Bowen *et al.*, 2006a; Lessios, 2008; Reece *et al.*, 2010; Gaither *et al.*, 2011). Para a RC, as idades dos eventos cladogênicos observados no CitB foram utilizadas para calcular a taxa de mutação desse marcador, assumindo herança clonal e relógio molecular estrito, e para estimar a idade dos demais eventos cladogênicos. As simulações foram rodadas por 100.000.000 gerações, com amostragem a cada 1.000 gerações, sendo que 10 % foram descartadas como *burn-in*. A convergência das probabilidades posteriores foi checada no programa Tracer v1.5 (Rambaut & Drummond, 2009).

¹³ © Gregory B. Ewing. Disponível em <http://www.cibiv.at/~%20greg/haploviewer>.

Análises populacionais

Em todas as análises populacionais, foram incluídas apenas as populações com número de indivíduos amostrados superior a 20. Dessa forma, as populações de *C. fulva* dos montes Jaseur Leste, Dogaressa e Columbia e de *S. pictus* de Abrolhos (somente para os marcadores mitocondriais), dos montes Dogaressa e Columbia e de Martin Vaz não foram utilizadas. A correção de Bonferroni para comparações múltiplas foi aplicada em todas as análises, onde a significância ($\alpha = 0,05$) foi dividida pelo número de testes dentro da análise.

História demográfica das populações

A história demográfica de cada população e de cada haplogrupo observado nas genealogias dos marcadores mitocondriais foi inferida a partir da análise da distribuição do número de sítios nucleotídicos polimórficos entre pares de indivíduos presentes dentro da amostra (distribuição *mismatch*). Populações que passaram por expansão demográfica recente apresentam distribuição *mismatch* em forma de onda (curva suave e unimodal), onde a posição da moda representa o tempo decorrido desde a expansão, enquanto populações em equilíbrio apresentam distribuição *mismatch* irregular ou multimodal (Rogers & Harpending, 1992).

As distribuições *mismatch* observadas foram comparadas com as simuladas para modelos de expansão demográfica pura (Schneider & Excoffier, 1999) e de expansão espacial (Excoffier, 2004). A soma dos desvios quadrados entre os valores observados e simulados (SDQ; Schneider & Excoffier, 1999) e o índice de *raggedness* (Ragged; Harpending, 1994) foram utilizados para testar a hipótese nula de expansão populacional recente. As significâncias dos testes de expansão populacional foram calculadas utilizando o método de *bootstrap* paramétrico de Schneider & Excoffier (1999), através de 10.000 replicações.

O parâmetro τ (estimativa do tempo decorrido desde a expansão, em unidades mutacionais) e seu intervalo de confiança (95 %) foram calculados através do método generalizado não-linear dos quadrados mínimos (Schneider & Excoffier, 1999). Essas análises foram realizadas no programa Arlequin 3.5. A fórmula $\tau = 2\mu t$, onde τ é o tempo em unidades mutacionais, μ é a taxa de mutação por nucleotídeo por geração e t é o tempo em número de gerações (Rogers & Harpending, 1992), foi utilizada para calcular a idade do evento de expansão. O

tempo de geração (idade em que metade dos indivíduos já se reproduziu pela primeira vez) de *C. fulva* é estimado em dois anos (Araújo & Martins, 2006; Freitas *et al.*, 2011) e o de *S. pictus* é estimado em um ano (Wilson & Meekan, 2002). As mesmas taxas de mutação utilizadas para calcular a idade dos eventos cladogênicos foram utilizadas para calcular a idade dos eventos de expansão.

Os testes de neutralidade seletiva D de Tajima (1989) e F_s de Fu (1997) foram utilizados para verificar se os marcadores moleculares desviam do modelo de evolução neutra (Kimura, 1968). Esses testes assumem que a população é panmítica e tem história demográfica estável, que não há recombinação e que as mutações são seletivamente neutras. Resultados negativos e significativos de D e F_s podem indicar presença de seleção purificadora, efeito carona, seleção *background* ou expansão populacional recente. Por outro lado, resultados positivos e significativos podem indicar presença de seleção balanceadora, subdivisão populacional ou gargalo populacional recente. As significâncias dos testes de neutralidade foram calculadas através de 10.000 simulações, utilizando um algoritmo de coalescência adaptado de Hudson (1990) e implementado no programa Arlequin 3.5.

Estrutura populacional

A diferenciação genética par-a-par foi avaliada a partir do índice de fixação (F_{ST}) (Wright, 1951) e o particionamento hierárquico da diversidade genética (entre grupos de populações, entre populações dentro dos grupos e entre indivíduos dentro das populações) foi avaliado através da análise da variância molecular (AMOVA; Excoffier *et al.*, 1992), utilizando tanto os marcadores mitocondriais quanto os microssatélites (somente indivíduos adultos). Na AMOVA foram testados diferentes cenários, onde as populações foram reunidas em três ou dois grupos. No primeiro cenário as populações foram agrupadas em plataforma continental, montes e ilhas. No segundo cenário foi testado o particionamento da diversidade em dois grupos, um contendo as populações da plataforma continental e o outro as populações dos montes e das ilhas. Nos demais cenários, os montes foram agrupados sequencialmente com as populações da plataforma continental, começando pelo mais próximo (Vitória), enquanto os demais foram mantidos com as populações das ilhas. Dessa forma, no último cenário as populações da plataforma continental e dos montes

foram mantidas em um grupo e as populações das ilhas em outro. Tanto os testes de estruturação par-a-par quanto as análises de variância foram realizados no programa Arlequin 3.5, onde a significância foi testada através de 10.000 permutações.

Análises de correlação entre matrizes de distância genética e distância geográfica, realizadas através do teste de Mantel implementado no programa *Isolation By Distance Web Service* v3.23 (Jensen et al., 2005), foram utilizadas para avaliar a presença de isolamento por distância entre as populações, onde a significância foi testada através de 10.000 permutações. Os índices de fixação par-a-par (F_{ST}) obtidos para cada marcador foram utilizados como medidas de distância genética entre as populações e a distância geográfica entre os pontos de amostragem foi calculada considerando-se a curvatura do globo terrestre. Valores negativos de F_{ST} foram considerados como igual a zero.

Os dados dos marcadores microssatélites de todos os indivíduos genotipados foram utilizados para inferir a estrutura genética das populações sem levar em consideração a informação do local de coleta. Para isso foi utilizada a análise de agrupamento implementada no programa Structure 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000), onde foi selecionado o modelo de ancestralidade “sem mistura” (*no admixture*) com frequências alélicas correlacionadas entre as populações. Foram realizadas 10 corridas para cada valor de K (número de grupos), o qual variou de um a cinco. Cada corrida consistiu em 1.100.000 passos na Cadeia de Markov, sendo que os 100.000 primeiros passos foram descartados como *burn-in*. A definição do número de grupos mais provável foi realizada utilizando o método de Evanno *et al.* (2005), implementado no programa Structure Harvester (Earl & vonHoldt, 2012). Nessa análise, os recrutas coletados em Trindade em dois períodos distintos (verão e inverno de 2012) foram inseridos para tentar atribuir sua origem (residentes ou migrantes) e avaliar o fluxo gênico na escala ecológica.

Fluxo gênico

O fluxo gênico entre as populações amostradas ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente foi analisado no programa Migrate (Beerli & Felsenstein, 2001; Beerli, 2006). Essa análise foi utilizada para avaliar como ocorre a dispersão larval e identificar as populações que contribuem significativamente para a manutenção da conectividade entre

as ilhas e o continente. Seis modelos coalescentes de fluxo gênico histórico foram comparados através de inferência bayesiana, seguindo o protocolo de Beerli & Palczewski (2010). Os modelos testados foram baseados em dois modelos básicos de fluxo gênico entre populações (ou subpopulações), o modelo de ilhas de Wright (1943) e o modelo de alpondras de Kimura (1953).

No primeiro modelo (“ilhas”), foi permitido que houvesse fluxo gênico bidirecional entre todas as populações. No segundo modelo (“alpondras bidimensional”), foi permitido que houvesse fluxo gênico bidirecional entre todas as populações adjacentes (Figura 5A). Nesse caso, como as populações de Abrolhos, do Espírito Santo e do monte Vitória estão distribuídas de forma triangular, foi permitido que houvesse migração entre todas elas. A partir do monte Vitória, as populações estão distribuídas de forma linear e cada população pôde receber e enviar migrantes apenas com a população anterior e a população seguinte. No terceiro modelo (“alpondras unidimensional”), o modelo anterior foi modificado de forma a impedir o fluxo gênico entre as populações de Abrolhos e do monte Vitória, uma vez que a Corrente do Brasil apresenta um fluxo bem definido entre essas populações e pode representar uma importante barreira à dispersão de larvas (Figura 5B). No quarto modelo (“sumidouro”), o modelo anterior foi modificado de forma a permitir apenas fluxo gênico unidirecional entre as populações adjacentes (Figura 5C); nesse modelo, a população de Abrolhos atuaria apenas como fonte de propágulos e as ilhas como sumidouro. No quinto modelo (“alpondras/barreira”), o modelo “alpondras unidimensional” foi modificado, impedindo o fluxo gênico entre as ilhas e as demais populações (Figura 5D). No sexto e último modelo (“panmixia”), todas as populações foram agrupadas, considerando que cada indivíduo da população total pode se acasalar com qualquer outro indivíduo, aleatoriamente, ao longo das gerações.

As distribuições *a priori* dos parâmetros a serem estimados pelo programa (tamanho efetivo populacional e taxa de migração) foram otimizadas para o modelo mais complexo (com fluxo gênico entre todas as populações), de forma a aproximar a convergência das probabilidades posteriores, e utilizadas em todos os modelos. Os modelos foram rodados utilizando quatro cadeias longas, com temperaturas de 1, 1,5, 3 e 1.000.000. Em cada corrida, 500.000 valores foram amostrados e 10.000 deles foram descartados como *burn-in*. A probabilidade marginal de cada modelo foi obtida usando o método de integração termodinâmica, com

aproximação pela curva de Bézier (Beerli & Palczewski, 2010). Nesse método, as distribuições *a priori* dos parâmetros estimados não influencia o ordenamento e a escolha do melhor modelo. As diferenças para-a-par do logaritmo natural das probabilidades marginais de cada modelo foram utilizadas para obter os fatores de Bayes e os modelos foram ranqueados conforme sugerido em Kass & Raftery (1995).

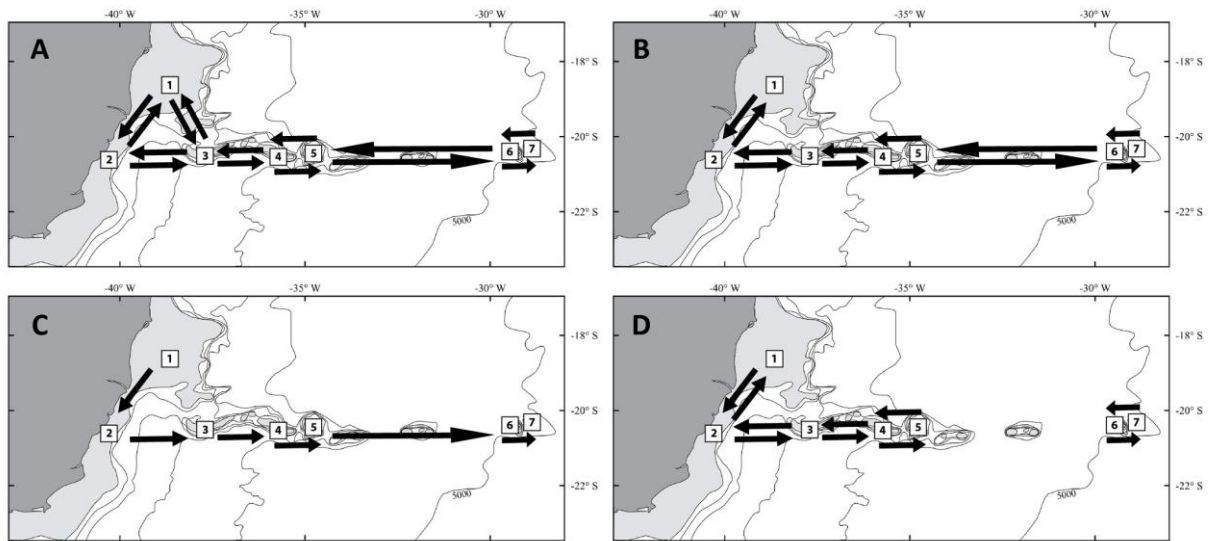


Figura 5: Modelos de fluxo gênico testados no programa Migrate: (A) modelo “alondras bidimensional”; (B) modelo “alondras unidimensional”; (C) modelo “sumidouro”; e (D) modelo “alondras/barreira”. No modelo “ilhas”, não mostrado na figura, foi permitido fluxo gênico entre todas as populações. (1) Plataforma dos Abrolhos, (2) costa centro-sul do estado do Espírito Santo, (3) monte Vitória, (4) monte Jaseur Leste, (5) monte Davis, (6) Ilha da Trindade e (7) Arquipélago Martin Vaz. A população do monte Jaseur Leste de *Cephalopholis fulva* e a população de Martin Vaz de *Stegastes pictus* não foram incluídas devido ao pequeno número de amostras ($n < 20$).

RESULTADOS

Diversidade genética

Marcadores mitocondriais

Para o CitB foram obtidas 205 sequências para *C. fulva* e 193 para *S. pictus* e para a RC foram obtidas 204 sequências para *C. fulva* e 196 para *S. pictus* (Tabela 2). O número médio de indivíduos analisados por população para o CitB foi de 23 (2–42; mínimo- máximo) em *C. fulva* e 21 (2–35) em *S. pictus* e para a RC foi de 23 (2–42) em *C. fulva* e 22 (2–40) em *S. pictus*. Os índices de diversidade calculados para as populações dos montes Dogaressa e Columbia em ambas as espécies e para o monte Jaseur Leste em *C. fulva* são apresentados na Tabela 2 mas não serão comparados com as demais populações, devido ao pequeno número de amostras ($n \leq 10$).

Em *C. fulva* foram observados 49 sítios polimórficos no CitB, com uma taxa de transição/transversão igual a 5,8. Apenas quatro mutações são não-sinônimas e cada uma destas definem um haplótipo observado em um indivíduo. Na RC de *C. fulva* foram observados 189 sítios polimórficos, com uma taxa de transição/transversão igual a 6,6. Já em *S. pictus*, foram observados apenas 19 sítios polimórficos no CitB, todos sendo transições. Apenas uma mutação é não-sinônima, a qual define um haplótipo observado em um indivíduo. Na RC de *S. pictus* foram observados 119 sítios polimórficos, com uma taxa de transição/transversão igual a 17,9.

Em geral, a diversidade haplotípica para o marcador CitB foi elevada em *C. fulva* e baixa em *S. pictus* ($H_d = 0,86$ e $0,40$, respectivamente; Tabela 2). A população de *C. fulva* de Abrolhos apresentou diversidade haplotípica nesse marcador ($H_d = 0,76$) menor do que as demais populações ($H_d = 0,87$ – $0,90$), com somente oito haplótipos observados em 30 indivíduos. Em *S. pictus* foi observado apenas um haplótipo na população de Abrolhos em 17 indivíduos analisados. Entre as demais populações desta espécie, a do monte Vitória apresentou baixa diversidade haplotípica ($H_d = 0,06$) e as de Trindade ($H_d = 0,59$) e Martin Vaz ($H_d = 0,51$) apresentaram elevada diversidade haplotípica, comparativamente.

Para a RC, a diversidade haplotípica foi similar entre *C. fulva* e *S. pictus* ($H_d = 1$ e $0,97$, respectivamente; Tabela 2). Ao contrário do observado no CitB, a diversidade haplotípica foi similar entre todas as populações de *C. fulva*. Em *S. pictus* a diversidade haplotípica no

monte Vitória (Hd = 0,90) e no monte Davis (Hd = 0,93) foi menor do que nas demais populações (Hd = 0,96–0,99). Em *C. fulva*, praticamente cada indivíduo apresentou um haplótipo distinto (196 haplótipos em 204 indivíduos) para a RC, mas em *S. pictus* alguns haplótipos são compartilhados entre indivíduos da mesma e de diferentes populações (137 haplótipos em 196 indivíduos; Tabela 2).

Tabela 2: Diversidade genética observada em dois marcadores mitocondriais (Citocromo B e Região Controle) nas populações de *Cephalopholis fulva* e *Stegastes pictus* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. Os índices totais para cada espécie e marcador, agrupando todas as populações, são apresentados ao final. N = número de indivíduos analisados; H = número total de haplótipos; Hp = número de haplótipos privados; Hd = diversidade haplotípica; Pi = diversidade nucleotídica.

		<i>Cephalopholis fulva</i>					<i>Stegastes pictus</i>				
		N	H	Hp	Hd	Pi	N	H	Hp	Hd	Pi
Citocromo B	Abrolhos	30	8	1	0,756	0,0014	17	1	0	0	0
	Espírito Santo	27	16	7	0,912	0,0024	34	6	4	0,276	0,0004
	Vitória	33	17	11	0,877	0,0023	31	2	1	0,065	0,0001
	Jaseur Leste	10	7	2	0,911	0,0022	30	3	2	0,131	0,0002
	Davis	28	14	6	0,870	0,0021	21	4	1	0,271	0,0004
	Dogaressa	6	4	0	0,867	0,0015	10	3	1	0,378	0,0006
	Columbia	2	2	1	1,000	0,0013	2	2	0	1,000	0,0076
	Trindade	42	20	10	0,901	0,0025	35	6	3	0,595	0,0027
	Martin Vaz	27	13	5	0,892	0,0022	13	2	0	0,513	0,0031
	Total	205	56	–	0,859	0,0021	193	17	–	0,403	0,0021
Região Controle	Abrolhos	30	30	29	1,000	0,0141	13	11	6	0,962	0,0037
	Espírito Santo	27	27	24	1,000	0,0127	34	28	20	0,963	0,0045
	Vitória	32	32	31	1,000	0,0151	31	22	18	0,903	0,0037
	Jaseur Leste	10	10	10	1,000	0,0155	30	27	23	0,986	0,0052
	Davis	28	28	26	1,000	0,0140	22	17	11	0,935	0,0039
	Dogaressa	6	6	5	1,000	0,0173	10	8	3	0,933	0,0030
	Columbia	2	2	0	1,000	0,0118	2	2	1	1,000	0,0203
	Trindade	42	41	37	0,999	0,0144	40	31	26	0,979	0,0125
	Martin Vaz	27	26	26	0,997	0,0140	14	13	9	0,989	0,0153
	Total	204	196	–	1,000	0,0142	196	137	–	0,970	0,0103

Em *C. fulva*, dos oito haplótipos de CitB observados em Abrolhos, seis são compartilhados com a população do Espírito Santo e com as populações da cordilheira e um haplótipo é compartilhado somente com a cordilheira (Figura 6). Na população do Espírito Santo, dos 16

haplótipos observados, três ocorrem na cordilheira e estão ausentes em Abrolhos (Figura 6). Para a RC, a população de *C. fulva* de Abrolhos compartilha um haplótipo com a cordilheira e a população do Espírito Santo compartilha três, mas essas duas populações da plataforma continental não compartilham nenhum haplótipo (Figura 7). Em *S. pictus*, apenas um haplótipo foi observado para o CitB na população de Abrolhos, o qual está presente em todas as populações amostradas (Figura 8). No Espírito Santo, seis haplótipos foram observados para esse marcador, sendo que apenas um, além do compartilhado com Abrolhos, está presente na cordilheira (Figura 8). Para a RC, dos 12 haplótipos presentes em Abrolhos, quatro foram observados no Espírito Santo e três na cordilheira, incluindo um que não está presente no Espírito Santo (Figura 9). Dos 30 haplótipos encontrados no Espírito Santo, quatro são compartilhados com a cordilheira e não estão presentes em Abrolhos (Figura 9).

Para ambos os marcadores a diversidade nucleotídica (Pi) geral foi similar entre as duas espécies (Tabela 2), sendo que em *C. fulva* os valores foram similares entre todas as populações. No entanto, em *S. pictus*, os valores relativamente elevados foram suportados principalmente pelas populações de Trindade e Martin Vaz, as quais apresentaram diversidade nucleotídica superior às demais populações.

Marcadores microssatélites

Para os marcadores microssatélites foram genotipados 213 indivíduos adultos de *C. fulva* e 209 de *S. pictus* (Tabela 3). O número médio por *locus* de indivíduos analisados para cada população foi de 24 (2–46; máximo-mínimo) em *C. fulva* e 23 (2–40) em *S. pictus*. Os índices de diversidade calculados para as populações dos montes Dogaressa e Columbia em ambas as espécies, para o monte Jaseur Leste em *C. fulva* e para Martin Vaz em *S. pictus* são apresentados na Tabela 3 mas não serão comparados com as demais populações, devido ao pequeno número de amostras ($n \leq 10$).

Tabela 3: Diversidade genética observada em marcadores microsatélites [média (mínimo-máximo) por *locus*] nas populações de *Cephalopholis fulva* (12 *loci*) e *Stegastes pictus* (8 *loci*) ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. N = número de indivíduos analisados; Na = número de alelos observados; Ne = número efetivo de alelos; Np = número de alelos privados; I = índice de Shannon; Ho = heterozigiosidade observada; He = heterozigiosidade esperada.

	N	Na	Ne	Np	I	Ho	He	
<i>Cephalopholis fulva</i>	Abrolhos	30 (29-30)	11 (5-23)	6,1 (1,5-17,3)	0,167 (0-1)	1,84 (0,70-2,97)	0,766 (0,367-0,933)	0,743 (0,322-0,942)
	Espírito Santo	27 (26-27)	11 (6-20)	6,0 (1,9-13,8)	0,417 (0-2)	1,87 (0,98-2,81)	0,786 (0,556-0,963)	0,764 (0,475-0,927)
	Vitória	37 (34-37)	13 (5-32)	6,8 (2,3-21,9)	0,833 (0-3)	1,92 (1,07-3,26)	0,761 (0,541-0,973)	0,769 (0,566-0,954)
	Jaseur Leste	10 (10-10)	8 (3-17)	5,9 (1,7-15,4)	0,083 (0-1)	1,76 (0,83-2,79)	0,808 (0,500-1,000)	0,753 (0,415-0,935)
	Davis	28 (27-28)	11 (6-26)	6,1 (2,1-19,4)	0,583 (0-2)	1,88 (1,15-3,10)	0,758 (0,536-0,964)	0,767 (0,513-0,948)
	Dogaressa	6 (6-6)	6 (3-11)	4,3 (1,7-10,3)	0	1,48 (0,84-2,37)	0,806 (0,500-1,000)	0,707 (0,417-0,903)
	Columbia	2 (2-2)	3 (2-4)	2,7 (1,6-4,0)	0	0,98 (0,56-1,39)	0,792 (0,500-1,000)	0,583 (0,375-0,750)
	Trindade	46 (45-46)	13 (6-27)	6,4 (1,8-17,3)	0,333 (0-1)	1,92 (0,93-3,04)	0,763 (0,457-0,978)	0,765 (0,444-0,942)
	Martin Vaz	26 (21-27)	11 (5-25)	6,6 (1,7-18,0)	0,417 (0-1)	1,92 (0,85-3,04)	0,777 (0,444-1,000)	0,770 (0,423-0,944)
	Total	211 (205-213)	17 (9-35)	7,0 (1,9-22,0)	–	2,01 (1,00-3,25)	0,771 (0,502-0,962)	0,774 (0,472-0,954)
<i>Stegastes pictus</i>	Abrolhos	26 (25-26)	8 (4-12)	4,1 (1,8-7,6)	0,125 (0-1)	1,53 (0,78-2,18)	0,689 (0,346-0,885)	0,696 (0,439-0,869)
	Espírito Santo	39 (39-39)	9 (5-15)	4,4 (1,8-8,5)	0,375 (0-2)	1,62 (0,84-2,35)	0,699 (0,359-0,923)	0,709 (0,443-0,882)
	Vitória	29 (29-30)	9 (5-15)	4,4 (1,9-8,1)	0,750 (0-3)	1,59 (0,91-2,32)	0,719 (0,517-0,967)	0,710 (0,487-0,876)
	Jaseur Leste	30 (29-30)	8 (3-14)	4,5 (1,9-9,6)	0,250 (0-1)	1,57 (0,85-2,39)	0,699 (0,433-0,933)	0,713 (0,474-0,896)
	Davis	22 (21-22)	8 (4-14)	4,3 (1,9-10,0)	0,250 (0-2)	1,54 (0,86-2,45)	0,674 (0,318-0,909)	0,699 (0,462-0,900)
	Dogaressa	10 (10-10)	5 (2-7)	3,8 (1,3-5,7)	0	1,37 (0,42-1,82)	0,713 (0,300-1,000)	0,677 (0,255-0,825)
	Columbia	2 (2-2)	3 (1-4)	2,7 (1,0-4,0)	0	0,92 (0,00-1,39)	0,750 (0,000-1,000)	0,531 (0,000-0,750)
	Trindade	40 (40-40)	8 (5-16)	4,4 (1,8-9,1)	0,125 (0-1)	1,57 (0,89-2,39)	0,706 (0,475-0,825)	0,708 (0,433-0,890)
	Martin Vaz	10 (10-10)	6 (3-9)	3,9 (1,7-6,7)	0	1,49 (0,69-2,04)	0,700 (0,500-0,900)	0,696 (0,395-0,850)
	Total	208 (206-209)	13 (5-21)	4,7 (1,9-10,0)	–	1,67 (0,89-2,51)	0,701 (0,428-0,851)	0,718 (0,463-0,900)

Em todos os índices de diversidade genética utilizados para os microssatélites, com exceção do número de alelos privados, foram observados valores mais elevados em *C. fulva* do que em *S. pictus* (Tabela 3). Para *C. fulva* e *S. pictus*, respectivamente, o número médio de alelos por *locus* foi de 17 e 13; o número efetivo de alelos foi de 7,0 e 4,7, o que corresponde a menos de 50 % do número total de alelos; o índice de informação de Shannon foi de 2,01 e 1,67; a heterozigosidade observada foi de 0,77 e 0,70; e a heterozigosidade esperada foi de 0,77 e 0,72. Para ambas as espécies, as diferenças em todos os índices de diversidade genética, exceto número de alelos privados (coeficiente de variação, CV = 0,50 para *C. fulva* e 0,75 para *S. pictus*), foram pequenas entre as populações (CV = 0,01–0,07 para *C. fulva* e 0,01–0,08 para *S. pictus*).

Os números mínimo e máximo de alelos privados por *locus* foram idênticos entre as espécies dentro de cada população, apesar de terem sido utilizados quantidades diferentes de marcadores. No entanto, nas populações de Trindade e do Davis o número médio foi maior em *C. fulva* (Tabela 3). Em ambas as espécies, o número médio de alelos privados foi maior na população do monte Vitória. Em *C. fulva* o menor valor médio de alelos privados foi observado em Abrolhos e em *S. pictus* tanto Abrolhos quanto Trindade apresentaram número médio de alelos privados menor do que as demais populações. Diferenças elevadas foram observadas entre os *loci* para todos os índices de diversidade, em função da grande variabilidade em seu polimorfismo (Tabela 3; Apêndice II).

Genealogia dos haplótipos mitocondriais

Não foi observado nenhum indício de estruturação populacional nas genealogias dos haplótipos mitocondriais de *C. fulva*, indicando que existe fluxo gênico, pelo menos na escala evolutiva, entre todas as populações amostradas ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. Para o CitB (Figura 6), foi observado que os haplótipos com maior frequência estão presentes em todas as populações exceto a do Columbia, onde apenas dois espécimes foram amostrados. Todos os ramos da genealogia da RC contêm haplótipos presentes em praticamente todas as populações, sugerindo que as populações compartilham a mesma história evolutiva (Figura 7).

A genealogia do CitB de *S. pictus* está dividida em dois haplogrupos (Figura 8). O haplogrupo I, presente em todas as populações amostradas, inclui o haplótipo ancestral (inferido por sua posição central na genealogia, maior distribuição geográfica, elevada frequência nas populações e maior número de haplótipos derivados; Posada & Crandall, 2001) e 11 haplótipos que diferem deste por apenas uma mutação. O haplogrupo II é composto por um haplótipo central, de maior frequência, e quatro haplótipos que diferem deste por apenas uma mutação. O haplogrupo II está presente somente nas ilhas e no monte Columbia e difere do haplótipo ancestral por quatro mutações fixadas, as quais estão ausentes no haplogrupo I.

Para o cálculo do tempo de divergência a partir do ancestral comum mais recente em *S. pictus*, a árvore filogenética do CitB foi enraizada utilizando as espécies *Stegastes pelicierei* Allen & Emery, 1985 (GenBank JF458268) e *Stegastes flavilatus* (Gill, 1862) (GenBank JQ729314) como grupos externos¹⁴. Os resultados confirmam que o haplogrupo I é o mais basal e indicam que o tempo de divergência a partir do ancestral comum mais recente para o haplogrupo II é de 149 mil anos (intervalo de confiança 95 %: 49–261 mil anos).

A genealogia da RC em *S. pictus* mostra um cenário mais complexo do que para o CitB, tendo sido observados três haplogrupos (Figura 9). O haplogrupo I está presente nas populações desde a costa até o monte Dogaressa e ausente, portanto, nas populações do monte Columbia e das ilhas. O haplogrupo II está presente em todas as populações amostradas, desde a costa até as ilhas, e o haplogrupo III foi observado somente no monte Columbia e nas ilhas. Todos os indivíduos que possuem os haplótipos de CitB pertencentes ao haplogrupo I estão incluídos nos haplogrupos I e II da RC e os indivíduos que possuem os haplótipos de CitB pertencentes ao haplogrupo II estão incluídos no haplogrupo III da RC. A maioria dos indivíduos que fazem parte do haplogrupo I de CitB estão incluídos no haplogrupo I da RC, o qual contém o haplótipo ancestral (inferido por sua posição central na genealogia, maior distribuição geográfica e maior número de haplótipos derivados), o que indica que o haplogrupo I da RC é o mais basal.

¹⁴ Essas espécies apresentaram maior similaridade com *S. pictus* entre todas as sequências de Citocromo B disponíveis no GenBank.

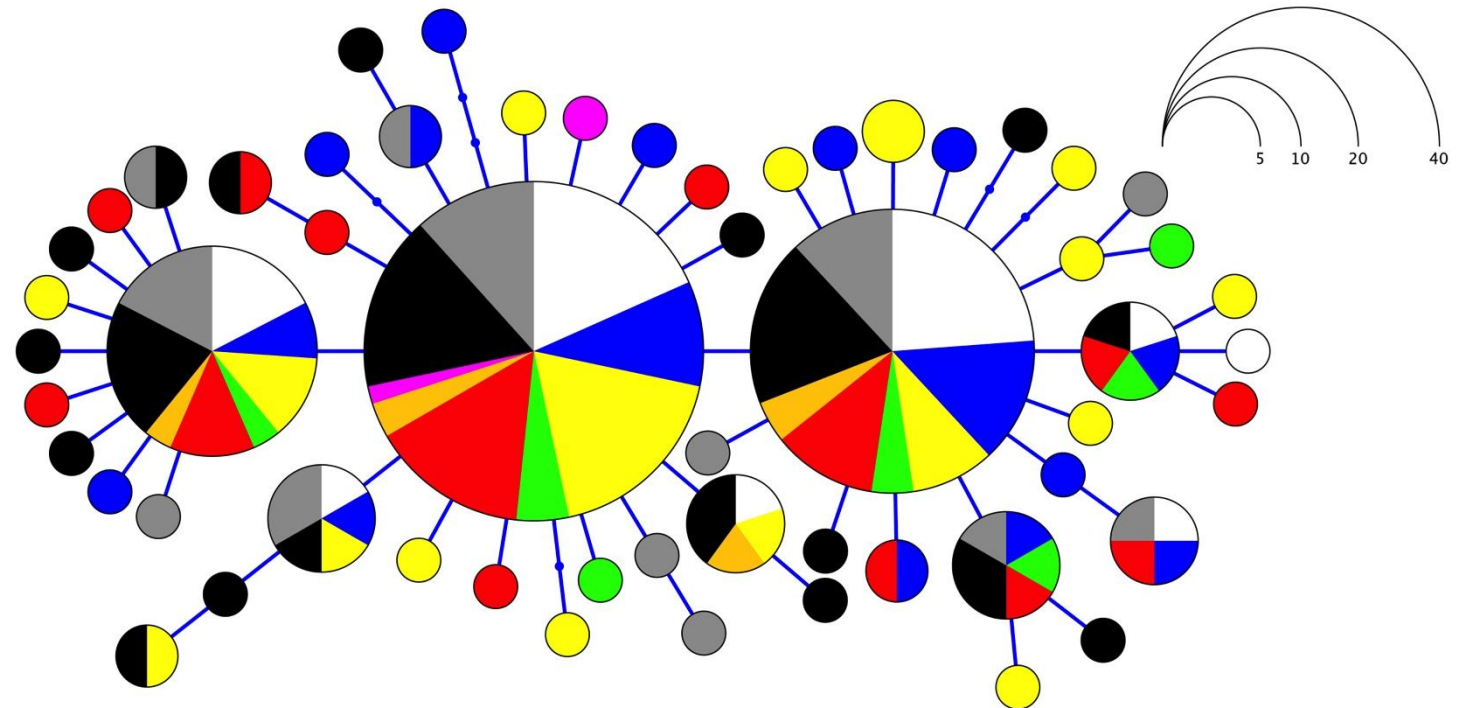
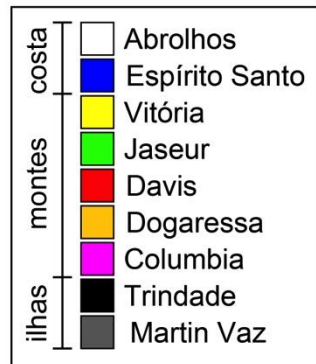


Figura 6: Genealogia dos haplótipos de Citocromo B de *Cephalopholis fulva* amostrados ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. Cada círculo representa um haplótipo distinto, o diâmetro representa sua frequência (escala não-linear) e as cores indicam as populações onde foi observado. A linha que conecta dois haplótipos representa uma mutação e cada ponto sobre a linha representa uma mutação adicional.

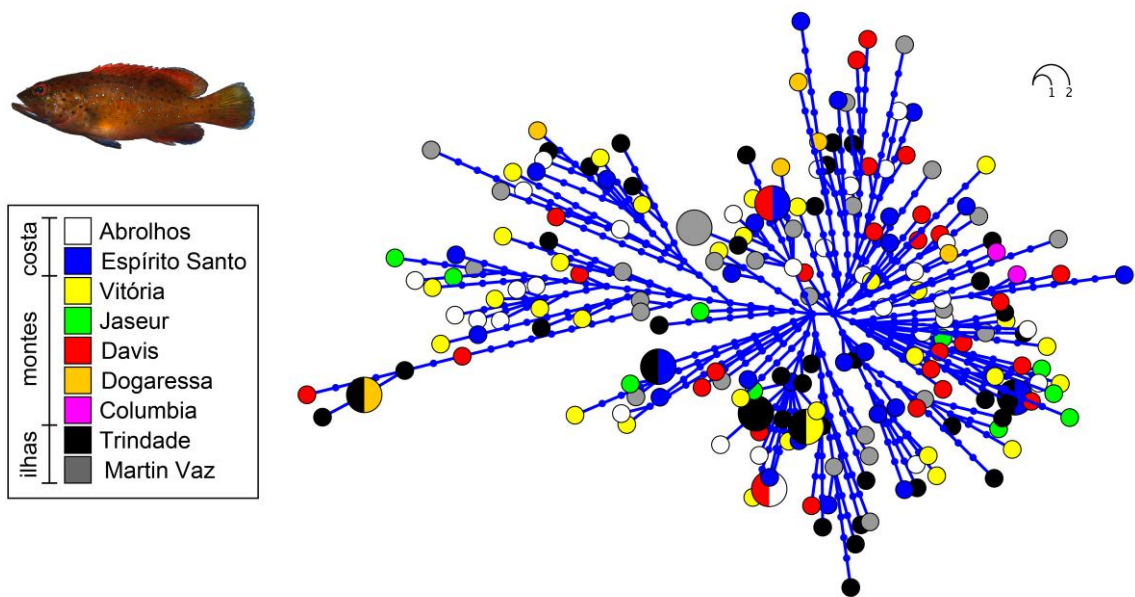


Figura 7: Genealogia dos haplótipos da Região Controle de *Cephalopholis fulva* amostrados ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. Cada círculo representa um haplótipo distinto, o diâmetro representa sua frequência (escala não-linear) e as cores indicam as populações onde foi observado. A linha que conecta dois haplótipos representa uma mutação e cada ponto sobre a linha representa uma mutação adicional.

Os haplogrupos II e III da RC de *S. pictus* compartilham três mutações que os separam do haplogrupo I. Outra mutação, constituída por um *indel* que aparece em várias posições diferentes na genealogia do haplogrupo II, está fixada apenas no haplogrupo III. Das três mutações compartilhadas pelos haplogrupos II e III, uma não está presente nos três haplótipos do haplogrupo II mais próximos do haplogrupo I (um encontrado no monte Davis, outro encontrado no monte Dogaressa e outro encontrado em Trindade e Martin Vaz); outra não está presente em um haplótipo terminal do haplogrupo II (encontrado no monte Vitória); e outra não está presente em dois haplótipos do haplogrupo II (encontrados em Martin Vaz) e em um haplótipo do haplogrupo III (encontrado em Trindade).

O haplogrupo III está separado dos haplogrupos I e II por 13 mutações. No entanto, apenas duas mutações estão presentes em todos os haplótipos do haplogrupo III e em nenhum haplótipo dos haplogrupos I e II. Cinco mutações presentes em todos os haplótipos do haplogrupo III estão presentes em alguns indivíduos (de um a três) do haplogrupo II, uma mutação está presente em um indivíduo do haplogrupo I e em dois do haplogrupo II e uma mutação está presente em um indivíduo do haplogrupo I. No haplogrupo III, uma mutação

não está presente no ramo mais próximo ao haplogrupo II, e três mutações apresentam o estado ancestral em alguns haplótipos terminais.

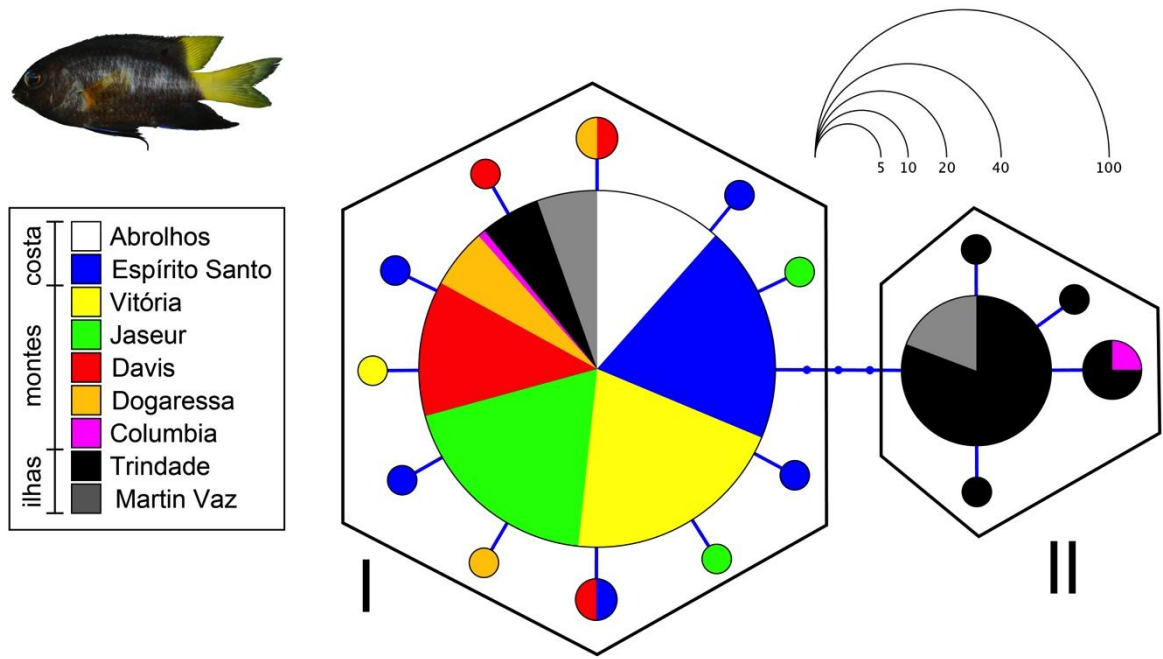


Figura 8: Genealogia dos haplótipos de Citocromo B de *Stegastes pictus* amostrados ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. Cada círculo representa um haplótipo distinto, o diâmetro representa sua frequência (escala não-linear) e as cores indicam as populações onde foi observado. A linha que conecta dois haplótipos representa uma mutação e cada ponto sobre a linha representa uma mutação adicional. A genealogia está dividida em dois haplogrupos.

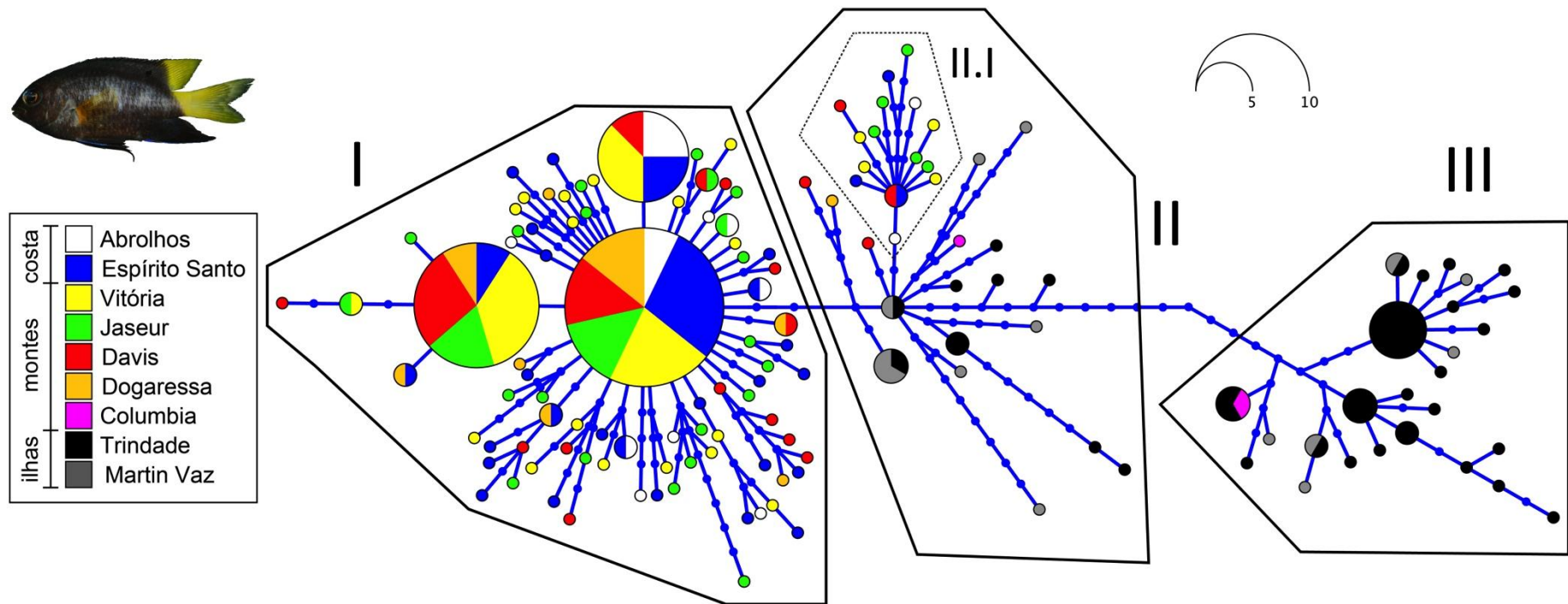


Figura 9: Genealogia dos haplótipos da Região Controle de *Stegastes pictus* amostrados ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. Cada círculo representa um haplótipo distinto, o diâmetro representa sua frequência (escala não-linear) e as cores indicam as populações onde foi observado. A linha que conecta dois haplótipos representa uma mutação e cada ponto sobre a linha representa uma mutação adicional. A genealogia está dividida em três haplogrupos. O polígono pontilhado (II.I) dentro do haplogrupo II indica uma linhagem presente nos montes submarinos (exceto no Dogaressa e no Columbia) e na plataforma continental.

O tempo médio de divergência a partir do ancestral comum mais recente do haplogrupo II do CitB, estimado por ter ocorrido há 149 mil anos, foi utilizado para calibrar a taxa de mutação da RC (10,8 % por milhão de anos), uma vez que esse evento cladogênico também separa o haplogrupo III dos haplogrupos I e II desse marcador. Nessa análise, a árvore filogenética foi enraizada pelo haplótipo ancestral. Os resultados indicam que os haplogrupos II e III da RC compartilham um ancestral comum mais recente que surgiu há 262 mil anos (intervalo de confiança 95 %: 90–450 mil anos). Dentro do haplogrupo II, existe uma linhagem (II.I; Figura 9) que está presente nos montes submarinos (exceto no Dogaressa e no Columbia) e na plataforma continental, cuja origem foi estimada por ter ocorrido há 119 mil anos (intervalo de confiança 95 %: 36–215 anos). Além dessa linhagem, outros quatro haplótipos presentes nos montes Davis, Dogaressa e Columbia estão presentes no haplogrupo II. Os demais haplótipos desse haplogrupo foram observados em Trindade e Martin Vaz.

História demográfica das populações

As distribuições *mismatch* de todas as populações de *C. fulva* e do conjunto total de dados (visto que a genealogia não apresenta haplogrupos diferenciados), tanto para o CitB quanto para a RC do mtDNA, possuem curvas suaves e unimodais, típicas de populações que passaram por expansão demográfica recente (Apêndice III). Para a RC, as populações do Espírito Santo e de Martin Vaz, assim como o conjunto total de dados, se adequam melhor ao modelo de expansão espacial do que ao modelo de expansão demográfica pura. Para as demais populações e para todos os conjuntos de dados do CitB, as curvas das frequências das diferenças par-a-par se adequam tanto ao modelo de expansão demográfica pura quanto ao modelo de expansão espacial.

Os testes SDQ e Ragged para cada população e para o conjunto total de dados de *C. fulva* indicam que a hipótese nula de expansão recente não pode ser rejeitada em ambos modelos e marcadores (Tabela 4). Os resultados dos testes de neutralidade seletiva F_s de F_u foram negativos e significativos para todos os conjuntos de dados de *C. fulva*, exceto para o CitB na população de Abrolhos (Tabela 5). No entanto, o teste D de Tajima não rejeitou a hipótese

nula de neutralidade seletiva para o CitB nas populações de Abrolhos, Davis, Trindade e Martin Vaz e para a RC a hipótese nula só não foi rejeitada para o conjunto total de dados.

Em seu conjunto, as análises da distribuição *mismatch*, os testes SDQ e Ragged e os testes de neutralidade indicam que todas as populações de *C. fulva* na Cadeia Vitória-Trindade passaram por expansão demográfica pura e/ou espacial no passado recente. Como não foi observado nenhum evento cladogênico em *C. fulva* que permitisse calcular a taxa de mutação da RC a partir dos dados empíricos, foi utilizada a taxa de 9,7 % por milhão de anos (Lessios, 2008), calculada a partir do tempo de divergência entre *Rypticus bicolor* Valenciennes, 1846 e *Rypticus saponaceus* (Bloch & Schneider, 1801), espécies-irmãs separadas pelo fechamento final do Istmo do Panamá e que pertencem a mesma família que *C. fulva*. As estimativas da idade do evento de expansão de cada população a partir das análises de distribuição *mismatch* foram praticamente idênticas em ambos os modelos, tendo ocorrido entre 20 e 33 mil anos atrás para o CitB (28 mil anos para o conjunto total de dados) e entre 30 e 42 mil anos atrás para a RC (34 mil anos para o conjunto total de dados) (Tabela 4).

Em *S. pictus*, as distribuições *mismatch* observadas para o CitB estão de acordo com o esperado tanto para populações que passaram por expansão demográfica pura quanto espacial, exceto para a população de Trindade, que apresentou duas modas (Apêndice III). Essa população possui haplótipos dos dois haplogrupos observados na genealogia desse marcador e, portanto, a moda de maior diferença par-a-par representa as comparações entre os indivíduos que estão em haplogrupos distintos e não o resultado de um passado demográfico estável. Nas análises realizadas para os haplogrupos foi possível observar que ambos possuem o padrão esperado de populações que passaram por expansão (Apêndice III). Para a RC foi observado que todas as populações apresentam indivíduos com haplótipos pertencentes a dois dos três haplogrupos observados na genealogia do marcador. Não obstante, as populações de todos os montes e a população de Trindade apresentaram distribuição *mismatch* bimodal e a população do Espírito Santo apresentou distribuição aproximadamente unimodal, porém com uma longa cauda em direção às classes de maiores diferenças par-a-par. Como resultado, as distribuições observadas das diferenças par-a-par não se adequam bem aos valores simulados para uma população que passou por expansão.

Tabela 4: Resultados das análises da distribuição *mismatch* para os modelos de expansão demográfica pura e de expansão espacial realizadas em dois marcadores mitocondriais (Citocromo B e Região Controle) nas populações de *Cephalopholis fulva* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. T = idade do evento de expansão em milhares de anos (I.C. = intervalo de confiança); SDQ = soma dos desvios quadrados; Ragged = índice *raggedness*; p = probabilidade do teste.

		T (95 % I.C.)	SDQ	p	Ragged	p
Expansão demográfica pura						
Citocromo B	Abrolhos	19,96 (4,15–34,20)	0,013	0,184	0,128	0,087
	Espírito Santo	31,14 (17,19–46,75)	0,008	0,258	0,090	0,137
	Vitória	30,71 (18,88–44,83)	0,003	0,496	0,063	0,319
	Davis	28,24 (13,30–42,97)	0,007	0,340	0,085	0,182
	Trindade	32,86 (19,93–45,93)	0,004	0,326	0,065	0,202
	Martin Vaz	29,46 (15,42–46,89)	0,009	0,238	0,093	0,146
	Total	28,27 (23,79–34,20)	0,004	0,036	0,072	0,014
Região Controle	Abrolhos	37,26 (26,01–47,98)	0,004	0,478	0,007	0,761
	Espírito Santo	29,90 (23,42–34,89)	0,008	0,136	0,005	0,963
	Vitória	41,48 (30,46–47,55)	0,002	0,581	0,008	0,443
	Davis	32,89 (26,44–41,90)	0,002	0,628	0,008	0,575
	Trindade	37,38 (27,87–47,58)	0,001	0,960	0,003	0,949
	Martin Vaz	33,38 (25,36–38,28)	0,007	0,127	0,010	0,407
	Total	33,89 (27,64–36,26)	0,007	0,014	0,003	0,992
Expansão espacial						
Citocromo B	Abrolhos	19,96 (6,31–31,71)	0,013	0,100	0,128	0,091
	Espírito Santo	31,12 (13,25–44,64)	0,008	0,203	0,090	0,135
	Vitória	30,64 (13,15–43,05)	0,003	0,409	0,063	0,307
	Davis	28,24 (11,58–40,35)	0,007	0,274	0,085	0,205
	Trindade	32,83 (15,43–43,38)	0,004	0,220	0,065	0,195
	Martin Vaz	29,43 (11,19–42,41)	0,009	0,176	0,093	0,142
	Total	28,25 (17,86–32,53)	0,004	0,009	0,072	0,009
Região Controle	Abrolhos	33,58 (26,34–43,82)	0,004	0,206	0,007	0,621
	Espírito Santo	29,90 (22,56–39,24)	0,002	0,757	0,005	0,938
	Vitória	39,86 (30,82–47,18)	0,002	0,506	0,008	0,424
	Davis	32,91 (25,10–41,44)	0,002	0,526	0,008	0,534
	Trindade	35,22 (28,15–44,82)	0,001	0,792	0,003	0,921
	Martin Vaz	33,52 (25,65–42,52)	0,004	0,415	0,010	0,446
	Total	33,91 (29,10–41,02)	0	0,207	0,002	0,800

Tabela 5: Resultados dos testes de neutralidade seletiva D de Tajima e Fs de Fu realizados em dois marcadores mitocondriais (Citocromo B e Região Controle) nas populações de *Cephalopholis fulva* e *Stegastes pictus* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente.

	Citocromo B				Região Controle			
	D	p	Fs	p	D	p	Fs	p
<i>Cephalopholis fulva</i>								
Abrolhos	-0,71	0,290	-3,41	0,009	-1,47	0,046	-21,73	0*
Espírito Santo	-1,88	0,007*	-13,51	0*	-1,57	0,036	-19,68	0*
Vitória	-2,08	0,003*	-14,10	0*	-1,70	0,032	-22,78	0*
Davis	-1,52	0,030	-10,43	0*	-1,54	0,044	-19,38	0*
Trindade	-1,82	0,015	-16,92	0*	-1,39	0,053	-24,43	0*
Martin Vaz	-1,07	0,143	-8,55	0*	-1,44	0,065	-14,73	0*
Total	-2,36	0*	-27,69	0*	-1,97	0,002*	-23,98	0,001*
<i>Stegastes pictus</i>								
Espírito Santo	-2,01	0,002*	-5,79	0*	-2,32	0*	-25,59	0*
Vitória	-1,14	0,125	-1,24	0,053	-2,12	0,005*	-19,24	0*
Jaseur Leste	-1,51	0,031	-2,35	0,004*	-2,05	0,011	-25,30	0*
Davis	-1,73	0,029	-2,82	0,001*	-2,01	0,004*	-14,02	0*
Trindade	-0,24	0,466	0,27	0,608	-0,57	0,330	-13,10	0,001*
HG-I	-2,25	0*	-21,50	0*	-2,69	0*	-26,27	0*
HG-II	-1,48	0,050	-3,03	0*	-1,66	0,030	-24,75	0*
HG-III	–	–	–	–	-1,23	0,100	-14,53	0*

* Estatisticamente significativa após a aplicação da correção de Bonferroni.

– Para o CitB em *S. pictus* foi observado apenas dois haplogrupos.

No entanto, quando a análise é realizada para os haplogrupos, as distribuições *mismatch* observadas se aproximam dos valores simulados para os modelos de expansão demográfica pura e espacial, principalmente nos haplogrupos I e II (Apêndice III).

Em *S. pictus*, o teste SDQ rejeitou a hipótese nula de expansão demográfica pura somente para o CitB na população de Trindade (Tabela 6). No modelo de expansão espacial, tanto o teste SDQ quanto o teste Ragged não rejeitaram a hipótese nula em nenhuma população ou haplogrupo (Tabela 6). O teste D de Tajima rejeitou a hipótese nula de evolução neutra para todos os conjuntos de dados de *S. pictus*, exceto para a população do Espírito Santo e para o haplogrupo I e o teste Fs rejeitou a hipótese nula apenas para a população de Trindade. Para a RC, o teste D de Tajima rejeitou a hipótese nula de evolução neutra para as populações do Jaseur Leste e de Trindade e para os haplogrupos II e III e o teste Fs não rejeitou a hipótese

Tabela 6: Resultados das análises da distribuição *mismatch* para os modelos de expansão demográfica pura e de expansão espacial realizadas em dois marcadores mitocondriais (Citocromo B e Região Controle) nas populações de *Stegastes pictus* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. T = idade do evento de expansão em milhares de anos (I.C. = intervalo de confiança); SDQ = soma dos desvios quadrados; Ragged = índice *raggedness*; p = probabilidade do teste.

		T (95 % I.C.)	SDQ	p	Ragged	p
Expansão demográfica pura						
Citocromo B	Espírito Santo	114,68 (14,26–133,79)	0,005	0,419	0,275	0,578
	Vitória	114,68 (12,77–114,68)	0	0,207	0,763	0,862
	Jaseur Leste	114,68 (16,44–114,68)	0	0,345	0,564	0,716
	Davis	114,68 (9,10–114,68)	0,005	0,456	0,281	0,568
	Trindade	0 (0–19,72)	0,485	0*	0,201	0,991
	HG-I	114,68 (13,72–133,79)	<0,001	0,377	0,502	0,658
	HG-II	18,35 (1,64–37,46)	0,004	0,395	0,180	0,409
Região Controle	Espírito Santo	16,05 (10,28–20,94)	0,034	0,012	0,016	0,972
	Vitória	10,30 (3,43–39,43)	0,006	0,465	0,025	0,521
	Jaseur Leste	10,84 (6,22–15,60)	0,111	0,004	0,033	0,792
	Davis	10,99 (3,03–46,83)	0,004	0,740	0,016	0,835
	Trindade	21,32 (1,54–148,09)	0,007	0,606	0,005	0,959
	HG-I	17,94 (15,01–20,72)	0,002	0,157	0,033	0,123
	HG-II	31,77 (17,48–66,15)	0,002	0,798	0,006	0,933
	HG-III	40,37 (20,54–57,35)	0,006	0,546	0,012	0,732
Expansão espacial						
Citocromo B	Espírito Santo	12,69 (2,56–44,95)	0,001	0,373	0,275	0,564
	Vitória	6,84 (0–30,01)	0	0,178	0,763	0,832
	Jaseur Leste	3,71 (0–65,10)	0	0,375	0,564	0,693
	Davis	12,46 (1,91–54,93)	0,001	0,471	0,281	0,610
	Trindade	154,20 (3,82–3356,77)	0,056	0,191	0,201	0,541
	HG-I	4,28 (2,06–30,62)	<0,001	0,325	0,502	0,720
	HG-II	17,62 (3,94–48,01)	0,004	0,154	0,180	0,429
Região Controle	Espírito Santo	16,00 (8,60–31,35)	0,002	0,569	0,016	0,678
	Vitória	10,26 (3,93–28,78)	0,006	0,430	0,025	0,507
	Jaseur Leste	10,83 (3,79–45,59)	0,022	0,105	0,033	0,187
	Davis	11,00 (3,29–35,44)	0,004	0,708	0,016	0,865
	Trindade	16,72 (5,40–142,23)	0,008	0,720	0,005	0,981
	HG-I	17,94 (11,90–20,31)	0,002	0,104	0,033	0,110
	HG-II	28,27 (16,51–49,87)	0,002	0,632	0,006	0,915
	HG-III	33,06 (19,95–49,16)	0,011	0,199	0,012	0,841

* Estatisticamente significativa após a aplicação da correção de Bonferroni.

nula em nenhum caso (Tabela 5). Considerando que a população de Trindade para o CitB e todas as populações para a RC possuem haplótipos de haplogrupos distintos, os resultados das análises de *mismatch* e dos testes de neutralidade por população são inconclusivos, dado que a premissa de panmixia não é respeitada.

Em seu conjunto, as análises da distribuição *mismatch*, os testes SDQ e Ragged e os testes de neutralidade apresentam evidências de expansão demográfica pura e/ou espacial recente apenas para os haplogrupos. As estimativas da idade do evento de expansão a partir das análises de distribuição *mismatch* para o CitB foram de 115 mil anos no modelo de expansão demográfica e 4 mil anos no modelo de expansão espacial, para o haplogrupo I, e de aproximadamente 18 mil anos sob ambos os modelos para o haplogrupo II. Para a RC, a idade do evento de expansão para o haplogrupo I foi similar em ambos os modelos, em torno de 18 mil anos. Para os haplogrupos II e III, as estimativas foram maiores no modelo de expansão demográfica (32 e 40 mil anos, respectivamente), do que no modelo de expansão espacial (18 e 28 mil anos, respectivamente) (Tabela 6).

Estrutura populacional

Em *C. fulva*, nenhum teste de F_{ST} par-a-par realizado com os marcadores mitocondriais ou com os microssatélites apresentou valor significativo (Tabela 7). As análises de variância molecular, tanto para os marcadores mitocondriais quanto para os microssatélites, mostram que praticamente 100 % da variação genética é encontrada dentro das populações e não entre os grupos ou entre as populações dentro dos grupos (Tabela 8). Os testes de Mantel também não detectaram presença de isolamento por distância em nenhum marcador (CitB: $R^2 = 0,139$, $p = 0,132$; RC: $R^2 = 0,221$, $p = 0,064$; microssatélites: $R^2 = 0,029$, $p = 0,259$).

Em *S. pictus*, os testes par-a-par com os marcadores mitocondriais mostraram que a população de Trindade difere de todas as demais populações (Tabela 9), com índices elevados de estruturação. No entanto, as análises realizadas com os marcadores microssatélites mostram que a população de Trindade difere apenas das populações do Espírito Santo e do monte Vitória (Tabela 9), com baixos índices de estruturação, comparados aos marcadores mitocondriais. Dentre os cenários testados por AMOVA com os marcadores mitocondriais (Tabela 10), o que apresentou o melhor particionamento da

diversidade genética foi o de dois grupos, um englobando as populações do Espírito Santo e de todos os montes e o outro contendo apenas a população de Trindade, tanto para o CitB ($\Phi_{CT} = 0,81$) quanto para a RC ($\Phi_{CT} = 0,60$). Porém, em ambos casos, os testes de estruturação não foram significativos. As análises realizadas com os marcadores microssatélites mostram que praticamente 100 % da variação genética é encontrada dentro das populações e não entre os grupos ou entre as populações dentro dos grupos (Tabela 10). Os testes de Mantel revelaram que há correlação significativa entre distância genética e distância geográfica para a RC ($R^2 = 0,606$, $p = 0,036$) e para os microssatélites ($R^2 = 0,456$, $p = 0,022$), mas não para o CitB ($R^2 = 0,598$, $p = 0,058$).

Tabela 7: Índices de estruturação (F_{ST}) par-a-par para os marcadores mitocondriais e para os marcadores microssatélites (12 *loci*) entre populações de *Cephalopholis fulva* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente.

Citocromo B	Abrolhos	Espírito Santo	Vitória	Davis	Trindade	Martin Vaz
Abrolhos	0					
Espírito Santo	-0,0195	0				
Vitória	-0,0161	-0,0057	0			
Davis	-0,0135	-0,0053	-0,0170	0		
Trindade	-0,0040	0,0046	-0,0135	-0,0149	0	
Martin Vaz	-0,0017	-0,0008	-0,0102	-0,0102	-0,0135	0
Região Controle	Abrolhos	Espírito Santo	Vitória	Davis	Trindade	Martin Vaz
Abrolhos	0					
Espírito Santo	-0,0007	0				
Vitória	-0,0073	-0,0009	0			
Davis	-0,0104	-0,0054	-0,0020	0		
Trindade	0,0090	-0,0030	0,0045	-0,0013	0	
Martin Vaz	0,0015	-0,0035	0,0064	-0,0068	-0,0026	0
Microssatélites	Abrolhos	Espírito Santo	Vitória	Davis	Trindade	Martin Vaz
Abrolhos	0					
Espírito Santo	-0,0021	0				
Vitória	0,0070	-0,0005	0			
Davis	0,0006	-0,0040	-0,0031	0		
Trindade	0,0019	-0,0008	0,0013	-0,0029	0	
Martin Vaz	0,0058	0,0012	0,0042	0,0012	0,0006	0

Tabela 8: Análise de variância molecular (AMOVA) das populações de *Cephalopholis fulva* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente realizada com marcadores mitocondriais (Citocromo B e Região Controle) e microssatélites (12 *loci*). Para cada agrupamento, a porcentagem da variação entre grupos, entre populações do mesmo grupo e entre indivíduos da mesma população, assim como os respectivos índices de fixação e suas probabilidades são indicados. % = porcentagem de variação contida dentro de cada nível hierárquico; ϕ_{CT} , ϕ_{SC} e ϕ_{ST} = índices de fixação; p = probabilidade.

	Entre grupos			Entre populações dentro dos grupos			Dentro das populações		
	%	ϕ_{CT}	p	%	ϕ_{SC}	p	%	ϕ_{ST}	p
Citocromo B									
(AB+ES) (VI+DA) (TR+MV)	0,88	0,009	0,069	-1,64	-0,017	0,996	100,76	-0,008	0,928
(AB+ES) (VI+DA+TR+MV)	0,99	0,010	0,064	-1,44	-0,015	0,996	100,45	-0,004	0,920
(AB+ES+VI) (DA+TR+MV)	0,63	0,006	0,099	-1,32	-0,013	0,986	100,68	-0,007	0,927
(AB+ES+VI+DA) (TR+MV)	0,68	0,007	0,133	-1,32	-0,013	0,977	100,63	-0,006	0,926
(AB+ES+VI+DA+TR+MV)	-	-	-	-0,94	-	-	100,94	-0,009	0,925
Região Controle									
(AB+ES) (VI+DA) (TR+MV)	0,13	0,001	0,466	-0,19	-0,002	0,628	100,07	-0,001	0,572
(AB+ES) (VI+DA+TR+MV)	-0,19	-0,002	0,807	0,01	<0,001	0,475	100,19	-0,002	0,574
(AB+ES+VI) (DA+TR+MV)	0,38	0,004	0,198	-0,32	-0,003	0,778	99,94	0,579	0,579
(AB+ES+VI+DA) (TR+MV)	0,56	0,006	0,135	-0,41	-0,004	0,839	99,85	0,002	0,573
(AB+ES+VI+DA+TR+MV)	-	-	-	-0,09	-	-	100,09	-0,001	0,574
Microssatélites									
(AB+ES) (VI+DA) (TR+MV)	0,41	0,004	0,066	-0,50	-0,005	1	100,10	-0,001	0,928
(AB+ES) (VI+DA+TR+MV)	0,31	0,003	0,067	-0,33	-0,003	0,996	100,02	-0,001	0,926
(AB+ES+VI) (DA+TR+MV)	0,07	0,001	0,403	-0,22	-0,002	0,950	100,15	-0,001	0,927
(AB+ES+VI+DA) (TR+MV)	0,15	0,001	0,205	-0,26	-0,003	0,977	100,11	-0,001	0,928
(AB+ES+VI+DA+TR+MV)	-	-	-	-0,18	-	-	100,18	-0,002	0,930

AB = Abrolhos, ES = Espírito Santo, VI = Vitória, DA = Davis, TR = Trindade e MV = Martin Vaz.

As análises de agrupamento realizadas com os marcadores microssatélites no programa Structure não puderam diferenciar as populações sem utilizar a informação dos locais de coleta durante o processo de inferência. Embora o método de Evanno *et al.* (2005) indique $k = 2$ como o número mais provável de grupos, todas as populações apresentaram probabilidades similares de pertencer a um ou outro grupo. Dessa forma, as análises foram repetidas utilizando os locais de coleta como informação inicial nos modelos. Para ambas as espécies, o número de grupos mais provável foi identificado como sendo igual a dois. No entanto, para *C. fulva* todas as populações apresentaram probabilidade $\geq 0,69$ de pertencer ao mesmo grupo (Figura 10). Em *S. pictus*, as populações do Dogoressa, do Columbia e de

Trindade (incluindo todos os recrutados) apresentaram probabilidades $\geq 0,80$ de pertencerem ao mesmo grupo, com a população de Martin Vaz apresentando maior probabilidade ($p = 0,60$) de pertencer ao mesmo grupo que Trindade, e as populações do Vitória ($p = 0,85$) e do Davis ($p = 0,64$) apresentando maior probabilidade de pertencerem ao outro grupo. As demais populações (Abrolhos, Espírito Santo e Jaseur Leste) apresentaram a mesma probabilidade ($0,50 < p < 0,60$) de pertencer a qualquer um dos grupos (Figura 10). Esses resultados discordam parcialmente dos obtidos através da genealogia dos marcadores mitocondriais, onde a população do Dogaressa está agrupada junto com as populações da costa e dos montes presentes entre elas, enquanto Martin Vaz se agrupa com as populações de Trindade e do monte Columbia.

Tabela 9: Índices de estruturação (F_{ST}) par-a-par para os marcadores mitocondriais e para os marcadores microssatélites (8 loci) entre populações de *Stegastes pictus* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente.

Citocromo B	Abrolhos	Espírito Santo	Vitória	Jaseur Leste	Davis	Trindade
Abrolhos						
Espírito Santo		0				
Vitória		-0,0018	0			
Jaseur Leste		-0,0015	0,0004	0		
Davis		-0,0100	0,0112	0,0057	0	
Trindade		0,6923*	0,7070*	0,6973*	0,6565*	0
Região Controle	Abrolhos	Espírito Santo	Vitória	Jaseur Leste	Davis	Trindade
Abrolhos						
Espírito Santo		0				
Vitória		-0,0018	0			
Jaseur Leste		0,0035	-0,0114	0		
Davis		-0,0002	-0,0076	-0,0114	0	
Trindade		0,5290*	0,5417*	0,5082*	0,5124*	0
Microssatélites	Abrolhos	Espírito Santo	Vitória	Jaseur Leste	Davis	Trindade
Abrolhos	0					
Espírito Santo	0,0013	0				
Vitória	0,0033	0,0018	0			
Jaseur Leste	-0,0007	0,0008	0,0002	0		
Davis	0,0055	0,0015	-0,0049	-0,0067	0	
Trindade	0,0009	0,0110*	0,0090*	0,0052	0,0026	0

* Estatisticamente significativa após a aplicação da correção de Bonferroni.

Tabela 10: Análise de variância molecular (AMOVA) das populações de *Stegastes pictus* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente realizada com marcadores mitocondriais (Citocromo B e Região Controle) e microssatélites (8 loci). Para cada agrupamento, a porcentagem da variação entre grupos, entre populações do mesmo grupo e entre indivíduos da mesma população, assim como os respectivos índices de fixação e suas probabilidades são indicados. % = porcentagem de variação contida dentro de cada nível hierárquico; ϕ_{CT} , ϕ_{SC} e ϕ_{ST} = índices de fixação; p = probabilidade.

	Entre grupos			Entre as populações dentro dos grupos			Dentro das populações		
	%	ϕ_{CT}	p	%	ϕ_{SC}	p	%	ϕ_{ST}	p
Citocromo B									
(ES) (VI+JA+DA) (TR)	72,19	0,720	0,403	-0,74	-0,027	0,106	28,55	0,714	0
(ES) (VI+JA+DA+TR)	-50,00	-0,500	0,598	105,62	0,704	0	44,38	0,556	0
(ES+VI) (JA+DA+TR)	-4,98	-0,050	0,495	69,66	0,664	0	35,32	0,647	0
(ES+VI+JA) (DA+TR)	33,51	0,335	0,101	36,62	0,551	0	29,87	0,701	0
(ES+VI+JA+DA) (TR)	81,34	0,813	0,205	-0,45	-0,024	0,493	19,10	0,809	0
(ES+VI+JA+DA+TR)	-	-	-	65,34	-	-	34,66	0,653	0
Região Controle									
(ES) (VI+JA+DA) (TR)	48,35	0,483	0,404	-0,89	-0,017	0,834	52,53	0,475	0
(ES) (VI+JA+DA+TR)	-26,81	-0,268	0,800	58,54	0,462	0	68,26	0,317	0
(ES+VI) (JA+DA+TR)	-0,68	-0,007	0,504	41,34	0,411	0	59,34	0,407	0
(ES+VI+JA) (DA+TR)	21,98	0,220	0,102	24,00	0,308	0	54,02	0,460	0
(ES+VI+JA+DA) (TR)	59,71	0,597	0,198	-0,48	-0,012	0,634	40,77	0,592	0
(ES+VI+JA+DA+TR)	-	-	-	40,81	-	-	59,19	0,408	0
Microssatélites									
(AB+ES) (VI+JA+DA) (TR)	0,60	0,006	0,030	-0,21	-0,002	0,803	99,61	0,004	0,134
(AB+ES) (VI+JA+DA+TR)	0,18	0,002	0,266	0,16	0,002	0,269	99,66	0,003	0,125
(AB+ES+VI) (JA+DA+TR)	0,19	0,002	0,399	0,14	0,001	0,290	99,66	0,003	0,119
(AB+ES+VI+JA) (DA+TR)	0,26	0,003	0,127	0,12	0,001	0,321	99,62	0,004	0,125
(AB+ES+VI+JA+DA) (TR)	0,62	0,006	0,166	0,01	<0,001	0,529	99,37	0,006	0,122
(AB+ES+VI+JA+DA+TR)	-	-	-	0,26	-	-	99,74	0,003	0,122

AB = Abrolhos, ES = Espírito Santo, VI = Vitória, JA = Jaseur Leste, DA = Davis e TR = Trindade.

Fluxo gênico

Entre os seis modelos de fluxo gênico testados, o que obteve maior suporte foi o “alpondras unidimensional”, em ambas as espécies (Tabela 11). O segundo modelo mais provável em ambas as espécies foi o “alpondras bidimensional”, indicando que pode haver fluxo gênico direto entre Abrolhos e o monte Vitória, mas que esse ocorre principalmente através da população do Espírito Santo. Em *C. fulva*, o terceiro modelo no ranque foi o “sumidouro”, indicando que o fluxo, embora bidirecional, pode ser mais intenso do continente em direção

às ilhas do que no sentido contrário. Em *S. pictus* o terceiro modelo mais provável foi o “panmixia”, o que significa que os modelos mais complexos não explicam melhor a distribuição das frequências alélicas nas populações.

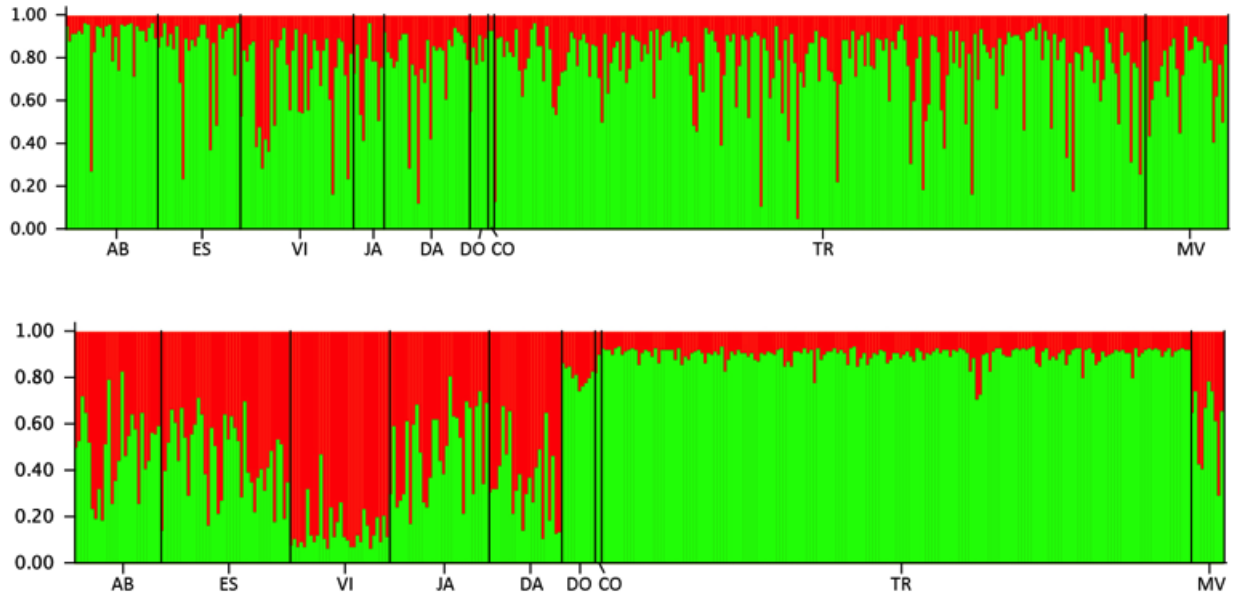


Figura 10: Probabilidade de atribuição individual para $k = 2$ em *C. fulva* (gráfico superior) e em *S. pictus* (gráfico inferior) ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente, a partir da análise implementada no programa Structure com os genótipos de microssatélites. Cada barra representa um indivíduo e a probabilidade dele pertencer a um ou outro grupo (eixo y) é identificada pela cor. Barras pretas separam as populações: AB = Abrolhos, ES = Espírito Santo, VI = Vitória, JA = Jaseur Leste, DA = Davis, DO = Dogaressa, CO = Columbia, TR = Trindade e MV = Martin Vaz.

Tabela 11: Comparação dos diferentes modelos de fluxo gênico em *Cephalopholis fulva* e *Stegastes pictus* ao longo da Cadeia Vitória-Trindade e região costeira adjacente. A probabilidade marginal [Bézier ln(mL)] e o logaritmo natural do fator de Bayes de cada modelo são apresentados.

	Modelo	Bézier ln(mL)	ln Fator de Bayes	Ranque
<i>Cephalopholis fulva</i>	“alpondras unidimensional”	-407576,9	0	1
	“alpondras bidimensional”	-444798,5	-37222	2
	“sumidouro”	-505107,3	-97530	3
	“ilhas”	-628095,3	-220518	4
	“alpondras/barreira”	-854365,7	-446789	5
	“panmixia”	-888477,0	-480900	6
<i>Stegastes pictus</i>	“alpondras unidimensional”	-28136,4	0	1
	“alpondras bidimensional”	-46046,7	-17910	2
	“panmixia”	-67869,6	-39733	3
	“ilhas”	-144796,0	-116660	4
	“sumidouro”	-161453,0	-133317	5
	“alpondras/barreira”	-233690,5	-205554	6

DISCUSSÃO

O objetivo central do presente trabalho foi tentar identificar o caminho percorrido pelos peixes recifais para a colonização da Ilha da Trindade e do Arquipélago Martin Vaz, localizados no extremo oriental da Cadeia Vitória-Trindade. Será que os montes submarinos dessa cordilheira são utilizados como alpondras, ou as espécies conseguem realizar migrações de longa distância desde a costa até as ilhas? Após a colonização, por que algumas populações continuam idênticas aos seus colonizadores, enquanto outras acumulam diferenças fenotípicas ao ponto de serem descritas como espécies endêmicas? Como esses processos foram afetados pelas variações eustáticas do nível do mar associadas às glaciações pleistocênicas? Como advertido por Theodosius Dobzhansky (1964), “nada faz sentido em biologia exceto à luz da evolução”. A isso se pode acrescentar que, nos ambientes recifais, *nada faz sentido em evolução exceto à luz da circulação*, uma vez que as correntes são o principal vetor para a dispersão de organismos recifais entre ambientes fragmentados espalhados nos oceanos.

Uma vez que a Cadeia Vitória-Trindade é relativamente antiga (~40–0,7 Ma) e a dispersão larval em peixes recifais é considerada elevada, se espera que a maioria das espécies tenha tido tempo suficiente para colonizar os ambientes disponíveis. A ausência de determinada espécie em um local específico deve estar relacionada mais a limitações ecológicas do que a limitações dispersivas. Dessa forma, a distribuição atual da fauna oferece pouca informação sobre a trajetória utilizada para a colonização das ilhas (Mazzei, 2013). No entanto, dentro de cada população estabelecida, constantemente surgem mutações no DNA dos indivíduos e a distribuição e frequência das diferentes linhagens genéticas podem indicar como as populações se conectam através da dispersão larval. No presente trabalho, foram selecionadas duas espécies de peixes recifais como modelos para investigar a história desses organismos na Cadeia Vitória-Trindade, utilizando marcadores do DNA mitocondrial (CitB e RC) e do DNA nuclear (microssatélites). Assume-se que essas espécies representam cenários distintos de utilização dos montes submarinos para a colonização das ilhas, um envolvendo “elevada” capacidade de dispersão (*C. fulva*) e outro envolvendo potencial dispersivo “limitado” (*S. pictus*).

Padrões de distribuição da diversidade genética

O primeiro passo para compreender como os peixes recifais dispersam ao longo da Cadeia Vitória-Trindade é olhar para os padrões de distribuição da diversidade genética, o que pode indicar quais populações são mais antigas, quais estão isoladas, quais possuem maior tamanho efetivo e passado demográfico estável e quais são fontes de propágulos para outras populações. A ictiofauna de Trindade e das demais ilhas oceânicas ao largo da costa do Brasil apresenta grande afinidade com a da margem ocidental do Oceano Atlântico, o que tem justificado sua inclusão como postos avançados empobrecidos (dado o menor número de espécies) da província biogeográfica brasileira (Briggs, 1974; Edwards & Lubbock, 1983; Briggs, 1995; Floeter & Gasparini, 2000; Floeter *et al.*, 2001; Rocha, 2003; Feitoza *et al.*, 2003; Floeter *et al.*, 2008). Como as duas espécies analisadas estão restritas à margem ocidental do Atlântico, a fonte de propágulos para a colonização da cordilheira provavelmente foi, ou ainda é, a plataforma continental adjacente.

Duas áreas na plataforma continental foram amostradas no presente trabalho, uma imediatamente ao norte (Plataforma dos Abrolhos) e outra imediatamente ao sul (costa centro-sul do Espírito Santo) da cordilheira. Os ambientes recifais rasos dessas duas regiões são separados pela pluma do Rio Doce, a qual tem um aporte elevado de nutrientes e sedimentos na plataforma continental interna (Patchineelam & Smoak, 1999), fazendo que as áreas com profundidades inferiores a 50 m nas imediações da foz desse rio sejam caracterizadas por extensos depósitos de lama e areia e pela ausência de ambientes recifais (Bourguignon, 2013). Dessa forma, a conectividade entre essas duas regiões deve ser mantida exclusivamente pelo transporte direto de larvas, para espécies restritas aos ambientes rasos, ou através de recifes intermediários presentes na plataforma externa (entre 50 e 70 m; obs. pess.) ou na quebra de plataforma (Olavo *et al.*, 2011).

Agrupando as duas espécies e os dois marcadores mitocondriais, as populações de Abrolhos e do Espírito Santo compartilham 11 haplótipos, nove dos quais também estão presentes na cordilheira. Enquanto a população de Abrolhos compartilha apenas três haplótipos com a cordilheira que não estão presentes na do Espírito Santo, esta possui 11 haplótipos que não estão presentes em Abrolhos mas se encontram na cordilheira. Esse padrão sugere que o Espírito Santo é a principal fonte de propágulos para a colonização e posterior manutenção do fluxo gênico entre a cordilheira e a plataforma continental e que entre as duas

populações costeiras a dispersão de propágulos é maior de Abrolhos para o Espírito Santo do que no sentido contrário. Esse cenário está de acordo com a circulação oceânica atual (Figura 2), visto que a Corrente do Brasil apresenta fluxo estreito e bem definido antes da Cadeia Vitória-Trindade e fluxo trifurcado, marcado por meandros e vórtices, imediatamente após os montes submarinos (Pimentel, 2012). No Caribe, a presença de uma corrente marinha entre populações separadas por poucos quilômetros tem sido identificada como importante barreira para o fluxo gênico e para a dispersão de espécies de peixes recifais (Colin, 2003; Dennis *et al.*, 2005; Taylor & Hellberg, 2006; Colin, 2010), o que pode acontecer entre Abrolhos e a cordilheira. Além disso, como a Corrente do Brasil flui paralelamente à costa de norte para sul, o transporte de propágulos deve ser mais intenso de Abrolhos para o Espírito Santo do que no sentido inverso. No entanto, a circulação oceânica no Atlântico foi bastante influenciada pelas variações climáticas do Quaternário (Seidov *et al.*, 1996; Seidov & Haupt, 1997; Peeters *et al.*, 2004; Barker *et al.*, 2009; Denton *et al.*, 2010; Beal *et al.*, 2011), e o fluxo da Corrente do Brasil na região da Cadeia Vitória-Trindade pode ter sido distinto no passado.

Com exceção do número de alelos privados para os marcadores microssatélites, em todos os índices de diversidade genética analisados, tanto do mtDNA quanto do nDNA, *C. fulva* apresentou valores mais elevados do que *S. pictus*. Esse padrão indica que a espécie de elevada capacidade de dispersão, assumindo que ambas estão em equilíbrio mutação-deriva, possui maior tamanho populacional efetivo histórico (Frankham, 1996; Hauser *et al.*, 2002; Bazin *et al.*, 2006; Hare *et al.*, 2011). Embora o tamanho populacional atual (censo) de populações naturais possa ser muito discrepante do tamanho populacional efetivo histórico (Aulsebrook *et al.*, 1988), as abundâncias das duas espécies em Trindade e Martin Vaz hoje são muito distintas, com a densidade de *C. fulva* (0,232 indivíduo m⁻², em média) sendo cerca de 80 vezes maior do que a de *S. pictus* (0,003 indivíduo m⁻²) em profundidades de até 45 m¹⁵. Assumindo que a proporção de habitat disponível (i.e., capacidade de suporte do ambiente) permaneceu constante entre as espécies ao longo do tempo, é plausível que elas tenham tamanho populacional historicamente contrastantes. Como *C. fulva* possui maior potencial

¹⁵ Esses valores foram calculados a partir da análise de 834 censos visuais de 20 x 2 m (ver metodologia de amostragem em Simon *et al.*, 2013a) realizados em Trindade e Martin Vaz entre 2007 e 2013 (dados não-publicados), em profundidades de 5 a 45 m.

dispersivo, maior fecundidade e maior tamanho populacional atual, a probabilidade de ocorrer eventos de dispersão entre duas populações é maior nessa espécie.

Em *S. pictus*, as populações das ilhas apresentaram diversidade haplotípica e/ou nucleotídica nos marcadores mitocondriais muito superiores às demais populações. Esse resultado é determinado, principalmente, pelo contato secundário de linhagens (e.g., Bay *et al.*, 2004), as quais colonizaram as ilhas em momentos distintos. Além disso, as populações insulares provavelmente tiveram passado demográfico mais estável, comparado às demais populações. A importância de cada um desses processos será discutida nas seções seguintes.

História evolutiva das populações

As genealogias dos marcadores mitocondriais indicam que espécies de elevada capacidade de dispersão podem apresentar histórias evolutivas na Cadeia Vitória-Trindade muito distintas daquelas de menor capacidade dispersiva. Em *C. fulva*, tanto o CitB quanto a RC mostram que existe conectividade ao longo de toda a cordilheira, pelo menos na escala evolutiva. Já em *S. pictus*, as populações do monte Columbia, da Ilha da Trindade e do Arquipélago Martin Vaz, os três edifícios vulcânicos da cordilheira mais afastados da costa, compartilham uma história evolutiva que é distinta daquela observada nas demais populações, com eventos de colonização, isolamento e dispersão, provavelmente associados às variações do nível do mar no Pleistoceno.

Na genealogia do CitB em *S. pictus* foram observados dois haplogrupos, um presente em todas as populações (haplogrupo I) e outro presente somente nos três edifícios vulcânicos mais isolados (haplogrupo II). O haplogrupo I é o mais basal e contém o haplótipo ancestral. A origem do haplogrupo II foi estimada em cerca de 149 mil anos, coincidente com o penúltimo máximo glacial (~145–165 mil anos atrás; Bard *et al.*, 1990; Lambeck *et al.*, 2002; Kukla *et al.*, 2002). A presença do haplótipo ancestral nos três edifícios vulcânicos mais isolados pode ser devida à separação incompleta das linhagens (retenção de polimorfismo ancestral) ou à migração recente. Essa questão é resolvida na genealogia da RC, em função de sua maior taxa evolutiva. Os indivíduos dos três últimos edifícios vulcânicos que possuem o haplótipo ancestral de CitB, assim como alguns indivíduos das demais populações, estão incluídos dentro de outra linhagem da RC (haplogrupo II), a qual é basal ao haplogrupo que

foi originado na penúltima glaciação (haplogrupo III). O haplogrupo III da RC, por sua vez, inclui todos os indivíduos do haplogrupo II do CitB, e sua origem foi assumida por ter ocorrido há 149 mil anos. Esse evento cladogênico foi utilizado para calibrar a taxa de mutação da RC e calcular a separação entre o haplogrupo I e os haplogrupos II e III. A divergência, a partir do ancestral comum mais recente, dos haplogrupos II e III, juntos, foi estimada por ter ocorrido há 262 mil anos, coincidente com o antepenúltimo máximo glacial (~250–270 mil anos atrás; Imbrie *et al.*, 1993; Lambeck *et al.*, 2002). As datações das separações das linhagens apresentaram intervalos de confiança bastante elevados devido, principalmente, ao processo de amostragem por coalescência. No entanto, a diferença entre as idades médias dos dois principais eventos cladogênicos (~100 mil anos) coincide com o ciclo dos máximos glaciais no Pleistoceno médio (Lambeck *et al.*, 2002) e permite fazer algumas inferências.

Dentro do haplogrupo II existe uma linhagem (II.I na Figura 9) que só não está presente nos quatro edifícios vulcânicos mais afastados da costa. A origem dessa linhagem foi estimada por ter ocorrido há 119 mil anos, entre os estágios isotópicos marinhos 5e e 5d do último interglacial, quando o nível do mar chegou a descer entre 50 e 70 m abaixo do atual (Lambeck *et al.*, 2002; Kukla *et al.*, 2002). Além da linhagem II.I, o haplogrupo II possui haplótipos presentes no Davis, no Dogaressa, no Columbia, em Trindade e em Martin Vaz. As três populações mais isoladas, por sua vez, possuem praticamente metade dos indivíduos analisados no haplogrupo II e a outra metade no haplogrupo III, o que sugere que a origem desses dois haplogrupos está associada a essas localidades.

O cenário descrito acima indica que os ambientes mais isolados da Cadeia Vitória-Trindade recebem e enviam migrantes de *S. pictus* somente durante períodos de nível do mar abaixo do atual. Isso era esperado apenas para espécies restritas a ambientes rasos, como as endêmicas das ilhas, uma vez que as populações que se estabelecem nos montes durante os períodos glaciais são extintas com a subida do nível do mar nos períodos interglaciais (Macieira *et al.*, 2014). Observando apenas a genealogia da RC de *S. pictus*, não é possível apontar com precisão o local de origem dos haplogrupos II e III, mas é evidente que eles surgiram em locais diferentes e ficaram isolados durante todo um período interglacial. O Columbia, monte mais afastado da costa, está localizado a 190 km do monte Dogaressa e a 260 km de Trindade. Trindade e Martin Vaz, por sua vez, estão separadas por apenas 50 km.

Portanto, sem o Columbia as ilhas estariam isoladas do ambiente recifal mais próximo (Dogaressa) por pelo menos 450 km.

O fato de as três populações da Cadeia Vitória-Trindade mais distantes da costa estarem isoladas das demais sugere que durante os períodos interglaciais *S. pictus* não consegue realizar dispersão de longa distância. Portanto, o Columbia, devido a sua posição geográfica, pode ser uma alpondra importante para que espécies de baixa capacidade de dispersão cheguem às ilhas. Esse monte foi a localidade amostrada com maior profundidade mínima (> 80 m) e apenas dois indivíduos foram coletados, não sendo possível determinar exatamente seu papel na colonização das ilhas. No entanto, existe uma série de evidências que apontam o Columbia como sendo essencial para que *S. pictus* tenha conseguido ocupar todos os edifícios vulcânicos da Cadeia Vitória-Trindade.

Em primeiro lugar, o simples fato de os dois indivíduos coletados no Columbia pertencerem a haplogrupos distintos, os quais incluem todos os haplótipos das populações insulares, evidencia que essa população fica conectada às ilhas em alguns momentos específicos. A divergência, a partir do ancestral comum mais recente, dos haplogrupos II e III (aqui e em seguida, os haplogrupos citados, a menos que especificado, são referentes àqueles da RC) teve início durante o antepenúltimo e o penúltimo máximos glaciais, respectivamente, e essas linhagens provavelmente ficaram isoladas durante o último interglacial. Durante os máximos glaciais, o nível do mar chegou a ficar 130 m abaixo do atual (Lambeck *et al.*, 2002), e, portanto, variações oceanográficas (i.e., padrão de circulação) e/ou populacionais (e.g., demografia) na escala evolutiva associadas ao rebaixamento do nível do mar devem ter sido importantes para os eventos de dispersão. Após o surgimento do haplogrupo III, o haplogrupo II também colonizou os demais montes da Cadeia Vitória-Trindade, dando origem a uma linhagem que está presente desde o Davis até a costa (linhagem II.I). A origem da linhagem II.I foi estimada por ter ocorrido em um período onde o nível do mar chegou a descer entre 50 e 70 m e o Columbia apresentou profundidades entre 30 e 10 m. Os haplótipos do haplogrupo II presentes no Dogaressa e no Davis que não fazem parte da linhagem II.I podem ter origem mais recente, provavelmente entre os estágios isotópicos marinhos 5a e 4 (~75 mil anos atrás), quando o nível do mar desceu entre 55 e 75 m, ou no último máximo glacial (~30–19 mil anos atrás), quando o nível do mar desceu cerca de 130 m (Lambeck *et al.*, 2002).

Diante das evidências genealógicas, geográficas e ambientais apresentadas, a hipótese mais plausível é que o Columbia seja a principal alpondra para que *S. pictus* tenha conseguido colonizar as ilhas em dois períodos glaciais distintos. Além disso, o Columbia pode ter exportado a linhagem originada nessa localidade para os demais montes submarinos da cadeia Vitória-Trindade, a qual se expandiu até a costa, e foi colonizado pela linhagem que aparentemente surgiu nas ilhas. A seguir é apresentada uma hipótese sobre a história evolutiva dessas populações, a qual pode ser dividida em cinco etapas:

- I. Antepenúltimo máximo glacial (~270–250 mil anos atrás): O Columbia é colonizado (~262 mil anos atrás), provavelmente a partir do Dogaressa, o monte submarino mais próximo;
- II. Penúltimo interglacial (~250–165 mil anos atrás): Os indivíduos que colonizaram o Columbia no máximo glacial anterior ficam isolados durante esse interglacial e dão origem a uma linhagem endêmica (haplogrupo II);
- III. Penúltimo máximo glacial (~165–145 mil anos atrás): A linhagem que evoluiu isoladamente no Columbia no interglacial anterior (haplogrupo II) coloniza as ilhas (~149 mil anos atrás);
- IV. Último interglacial (~145–30 mil anos atrás): Os indivíduos que colonizaram as ilhas no máximo glacial anterior ficam isolados durante esse interglacial e dão origem a uma linhagem endêmica (haplogrupo III); o haplogrupo II coloniza os demais montes submarinos da cordilheira a partir do Columbia durante um período glacial curto, entre os estágios isotópicos marinhos 5e e 5d (~119 mil anos atrás); provavelmente ocorre um novo evento de colonização do Dogaressa e do Davis a partir do Columbia em um outro período glacial curto, entre os estágios 5a e 4 (~75 mil anos atrás);
- V. Último máximo glacial (~30–19 mil anos atrás): As linhagens que evoluíram isoladamente no Columbia (haplogrupo II) e nas ilhas (haplogrupo III), no interglacial anterior, dispersam e entram em contato secundário, passando a ocupar os três últimos montes da Cadeia Vitória-Trindade em simpatria; a linhagem que colonizou o Dogaressa a partir do Columbia, há ~119 mil anos (linhagem II.I), se expande geograficamente, passando a ocupar os demais montes e a costa (esse evento, em particular, não necessariamente foi restrito ao máximo glacial, podendo ter ocorrido continuamente desde sua dispersão do Columbia); os haplótipos do Dogaressa e do

Davis, pertencentes ao haplogrupo II e que não fazem parte da linhagem II.I, podem ter colonizado esses montes nesse período e não no último interglacial, visto que esses ainda não deram origem a linhagens amplamente distribuídas.

Essa sequência de acontecimentos explicariam apenas o padrão observado atualmente com os dados obtidos. Outros eventos ou cenários poderiam ser recuperados com uma melhor amostragem, principalmente nos montes Columbia e Dogaressa. Além disso, alguns eventos podem ter ocorrido sem deixar descendentes, uma vez que as populações devem ter passado por diversos gargalos durante os máximos glaciais, quando o rebaixamento do nível do mar expôs os topos dos montes submarinos e a plataforma continental, reduzindo a área recifal disponível. Embora seja pouco provável, a distribuição atual dos haplótipos pode ser o resultado não de suas origens, mas de extinções locais a partir de um conjunto relativamente homogêneo, devido a estocasticidade do processo coalescente.

Com base na distribuição e frequência dos haplótipos, na presença de mutações fixadas nos haplogrupos II e III, na presença do haplótipo ancestral nos haplogrupos I da RC e do CitB e na identificação do haplogrupo I do CitB como sendo o mais basal, é possível afirmar que na genealogia da RC o haplogrupo I também é o mais basal e deu origem ao haplogrupo II. Este, por sua vez, deu origem ao haplogrupo III. No entanto, se o haplogrupo II é cerca de 100 mil anos mais antigo que o haplogrupo III, porque ele acumulou um número de mutações menor que o haplogrupo III? Esta questão é muito complexa, pois deve envolver diferentes forças evolutivas atuando simultaneamente.

A RC frequentemente é assumida como sendo seletivamente neutra, uma vez que esse marcador não é codificante. No entanto, a presença de blocos conservados dentro dessa região indica que algumas mutações podem ser deletérias e são eliminadas, embora não se conheça exemplos de seleção positiva atuando diretamente sobre a RC. Mesmo para o CitB, que codifica uma proteína envolvida na cadeia de transporte de elétrons, apenas uma mutação não-sinônima foi observada, a qual está presente em apenas um indivíduo. Porém, como o DNA mitocondrial é composto por uma única molécula circular, a presença de haplótipos com diferentes valores adaptativos em outras regiões podem afetar os marcadores utilizados através de efeito carona. A presença de seleção direta ou indireta não pôde ser avaliada para os marcadores mitocondriais, uma vez que não é possível isolar os

efeitos da instabilidade demográfica sobre a evolução das populações através dos testes utilizados.

Os haplogrupos II e III provavelmente foram fundados por poucos indivíduos, uma vez que a conectividade entre as últimas populações da Cadeia Vitória-Trindade é bastante limitada e todos os haplótipos de cada haplogrupo compartilham um ancestral comum. A disponibilidade de nicho, por outro lado, é um fator limitante para o crescimento da população após a colonização, o que, por sua vez, deve ter influenciado o papel da deriva genética. A interação entre efeito fundador e deriva genética provavelmente teve um papel importante na evolução dessas linhagens. Apesar dos haplogrupos II e III estarem presentes praticamente no mesmo número de indivíduos (38 e 37, respectivamente), o número de haplótipos do haplogrupo II (33) é maior que o do haplogrupo III (26). Além disso, o haplogrupo II é o único que está presente em todas as populações amostradas. Sua maior distribuição geográfica e diversidade implicam em um maior tamanho populacional efetivo, o que é conhecido por reduzir os efeitos da deriva genética, quando comparado ao haplogrupo que surgiu nas ilhas. No entanto, não é possível distinguir a importância relativa de cada uma dessas forças evolutivas e essa permanece como uma questão aberta.

Assumindo que o haplogrupo II surgiu no Columbia e que esse monte foi a fonte para que essa linhagem colonizasse as ilhas e os demais montes, porque essa alpondra só funciona durante os períodos glaciais, se a população consegue manter-se durante os interglaciais? Porque esse padrão não foi observado em *C. fulva*?

Uma possibilidade é que o tamanho da população do Columbia fique muito reduzido durante períodos de nível do mar próximo ao atual, fazendo com que a quantidade de larvas produzida seja pequena para que ocorra eventos de dispersão para outras localidades. Os indivíduos coletados no Columbia a 84 m representam um aumento na profundidade de ocorrência dessa espécie, cujo máximo reportado anteriormente era de 70 m (Rocha *et al.*, 2000; Feitoza *et al.*, 2005). Dessa forma, é possível que a população atualmente esteja no limite de tolerância da espécie, suportando apenas baixas densidades. Caso o Columbia apresente condições mais favoráveis à essa espécie (e.g., profundidade) durante os períodos glaciais, é possível que a população cresça demograficamente e o número de larvas disponíveis para dispersão aumente de forma considerável. Todos os eventos de dispersão em *S. pictus* envolvendo o Columbia parecem ter ocorrido em períodos de nível do mar

baixo, durante os máximos glaciais ou durante as pequenas glaciações que ocorreram durante o último interglacial. Esse padrão indica que, se o tamanho da população flutua com as variações do nível do mar, a quantidade de larvas produzidas pode determinar o sucesso dos eventos de dispersão. No entanto, como o haplogrupo II possui muitos haplótipos presentes nas ilhas, os quais devem ter chegado lá somente no último máximo glacial, o Columbia parece ter mantido uma elevada diversidade, indicando que essa população não passou por gargalos populacionais severos recentemente. Por outro lado, as reduções populacionais que afetam a dispersão e a diversidade genética não necessariamente são de magnitudes semelhantes.

Já em *C. fulva*, cuja profundidade máxima de ocorrência é de 150 m (Freitas *et al.*, 2011), a população do Columbia pode ter passado por gargalos populacionais durante os máximos glaciais, quando esse monte ficou emerso e a área recifal foi reduzida, diminuindo a dispersão. Como a duração dos máximos glaciais é relativamente curta (~10–50 mil anos), comparada à duração dos interglaciais (~100 mil anos; Lambeck *et al.*, 2002), prováveis cenários de isolamento não durariam tempo suficiente para causarem eventos cladogênicos.

Uma segunda possibilidade é que a circulação na região tenha sido afetada pelas variações do nível do mar ou por outros processos associados, o que pode ter facilitado a dispersão durante as regressões marinhas. Embora o padrão de circulação superficial na região durante as glaciações seja desconhecido, existem evidências de que a Corrente do Brasil foi intensificada durante as pequenas eras do gelo (*Dryas*) que ocorreram no atual interglacial (Arz *et al.*, 1999). Essas alterações na velocidade de escoamento das correntes superficiais estão associadas a rompimentos na circulação termohalina. Se a mesma resposta na velocidade da Corrente do Brasil tiver acontecido durante os máximos glaciais, quando a circulação termohalina foi modificada drasticamente (Kukla *et al.*, 2002; Denton *et al.*, 2010; Elderfield *et al.*, 2012), é possível que o padrão de circulação na região da Cadeia Vitória-Trindade tenha sido muito distinto do atual. Embora não seja possível saber como teria sido a circulação superficial durante períodos de nível do mar baixo, um desvio na Corrente do Brasil em direção à Trindade (ao invés de atravessar a cordilheira e seguir próximo a quebra de plataforma), ou a presença de vórtices sendo deslocados nesse sentido por longas distâncias, explicariam a colonização do Columbia e das ilhas durante os períodos glaciais. A taxa de migração na escala evolutiva em espécies de elevada capacidade de dispersão, como

C. fulva, aparentemente não seriam afetadas por essas variações do padrão de circulação, uma vez que todas as populações se mantêm conectadas durante os interglaciais.

História demográfica das populações

Desde o surgimento da Ilha da Trindade, há aproximadamente 3,4 Ma (Ferrari & Riccomini, 1999), o planeta tem passado por ciclos de resfriamento e aquecimento (Lambeck *et al.*, 2002). Essas oscilações climáticas deixaram uma marca profunda no DNA de numerosas espécies de grupos taxonômicos distintos, tanto no ambiente terrestre quanto marinho, e levaram muitas outras à extinção (Hewitt, 2000). No ambiente marinho tropical, as principais consequências dessas mudanças climáticas foram as variações eustáticas do nível do mar, que chegaram a amplitudes de 130 m (Lambeck *et al.*, 2002). Durante os máximos glaciais, plataformas continentais, atóis e muitos montes submarinos ficaram emersos, reduzindo drasticamente a área recifal e, conseqüentemente, o tamanho das populações, além de causar eventos vicariantes intermitentes. Como resultado, as taxas de especiação e extinção local e global foram bastante intensas no Pleistoceno (Paulay, 1990; Vermeij, 1991, 1993; Budd, 2000; Dynesius & Jansson, 2000; Bellwood & Wainwright, 2002; Paulay & Meyer, 2002; Domingues *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2007; O'Dea *et al.*, 2007; Crandall *et al.*, 2008; Leray *et al.*, 2010; Gaither *et al.*, 2011; Cowman & Bellwood, 2013).

A redução do nível do mar durante os máximos glaciais pleistocênicos, quando a maior parte dos edifícios vulcânicos da Cadeia Vitória-Trindade ficaram emersos, ofereceu a oportunidade de colonização da cordilheira para espécies que vivem restritas à ambientes rasos (Macieira *et al.*, 2014). Porém, para espécies que no atual nível do mar possuem populações estabelecidas nos topos dos montes submarinos e na plataforma continental, as glaciações promoveram uma redução significativa da área recifal disponível (Figura 11). Com a subida do nível do mar após o último máximo glacial, essas áreas puderam ser ocupadas novamente, levando a uma expansão populacional.

A genealogia do CitB em ambas as espécies e do haplogrupo I da RC em *S. pictus* possuem topologia em formato de estrela, típico de populações que passaram por gargalo seguido de expansão (Slatkin & Hudson, 1991; Marjoram & Donnelly, 1994; Galtier *et al.*, 2000; Depaulis *et al.*, 2003). As análises da distribuição *mismatch* para ambos os marcadores confirmam

que todas as populações e/ou haplogrupos das duas espécies passaram por expansão demográfica pura e/ou espacial no passado recente. Nas ilhas, no entanto, a área recifal não foi tão alterada com a descida no nível do mar quanto os montes submarinos e a plataforma continental, uma vez que seus topos ficaram constantemente emersos e apenas o talude e a estreita plataforma desses edifícios vulcânicos estão disponíveis para espécies marinhas. Os haplogrupos II e III de *S. pictus*, os quais estão amplamente distribuídos nas ilhas, não possuem topologia em formato de estrela, indicando que essas populações não passaram por gargalo populacional severo recentemente.

Padrões semelhantes foram observados entre espécies de peixes recifais que ocupam exclusivamente as lagunas de atóis e espécies que ocupam o talude desses ambientes (Fauvelot *et al.*, 2003; Ludt *et al.*, 2012). Para aquelas restritas às lagunas, a descida do nível do mar causou uma redução drástica de seu habitat, e as populações provavelmente ficaram limitadas a pequenas poças-de-maré e reentrâncias costeiras. Porém, para as espécies que ocupam o talude, a área recifal praticamente não foi alterada e sua história demográfica é relativamente estável. No primeiro caso, a redução populacional levou a uma diminuição severa da diversidade genética em algumas espécies (Fauvelot *et al.*, 2003), mas não em outras (Ludt *et al.*, 2012).

As estimativas médias do tempo decorrido desde o evento de expansão em *C. fulva* variam entre 20 e 33 mil anos para o CitB e entre 30 e 41 mil anos para a RC. Como ambos os marcadores fazem parte de uma molécula que é transmitida de forma clonal, o tempo de expansão necessariamente deve ser o mesmo, o que indica que a taxa de mutação adotada para a RC é muito conservativa. Em *S. pictus*, as estimativas realizadas para o CitB foram muito discrepantes entre os haplogrupos e modelos de expansão (0 a 155 mil anos), em função do pequeno número de haplótipos e, conseqüentemente, da pouca quantidade de informação contida nesse marcador. Para a RC, as estimativas médias do tempo de expansão variaram entre 17 e 18 mil anos para o haplogrupo I, entre 18 e 32 mil anos para o haplogrupo II e entre 28 e 41 mil anos para o haplogrupo III. Considerando o erro associado a essas estimativas e que as taxas evolutivas utilizadas foram baseadas em calibrações realizadas em outras espécies, é plausível que as populações tenham passado por expansão após o fim do último máximo glacial, que ocorreu há aproximadamente 19 mil anos, visto

que a subida do nível do mar foi muito rápida no atual interglacial (Fairbanks, 1989; Lambeck *et al.*, 2002; Siddall *et al.*, 2003; Clark *et al.*, 2004; Denton *et al.*, 2010).

Abrolhos e o monte Vitória possuem as maiores áreas rasas (<120 m) na plataforma continental e na Cadeia Vitória-Trindade, respectivamente, entre todas as localidades amostradas. Assumindo que a proporção de área adequada para cada espécie é igual entre as localidades, essas duas áreas devem abrigar as maiores populações atualmente, bem como nos períodos interglaciais anteriores. Embora a área recifal rasa durante as glaciações também seja maior nas localidades de maior perímetro, a redução da área disponível para as populações foi, proporcionalmente, maior, o que pode explicar a perda mais severa de diversidade genética (Fauvelot *et al.*, 2003).

Duas exceções são observadas em relação ao padrão descrito acima. O monte Davis, edifício vulcânico com a segunda maior área entre as localidades amostradas na Cadeia Vitória-Trindade, e a costa centro-sul do Espírito Santo, que possui área rasa maior que a de todos os montes e ilhas individualmente, possuem diversidade genética relativamente elevada. Após uma população perder diversidade genética em função de um gargalo, essa pode ser repostada pelo processo lento de mutação ou através de imigração (Hare *et al.*, 2011). Provavelmente a redução populacional que causou a perda de diversidade em Abrolhos e no Vitória ocorreu no último máximo glacial e, portanto, ainda não houve tempo suficiente para que a diversidade fosse repostada por mutação. Dessa forma, é possível que tanto Abrolhos e o Vitória, quanto o Espírito Santo e o Davis tenham perdido diversidade com magnitudes similares, mas as duas últimas populações podem ter recuperado a diversidade através de fluxo gênico de áreas que atuaram como refúgio durante os máximos glaciais. A proximidade de ambientes recifais estáveis durante os períodos históricos de perda de habitat explica 62 % da variação na riqueza de espécies de peixes recifais em nível global (Pellissier *et al.*, 2014). De fato, logo ao sul do Espírito Santo é observado que o talude superior possui baixa declividade, disponibilizando maior área rasa durante as glaciações (Figura 11), a qual pode ter atuado como refúgio.

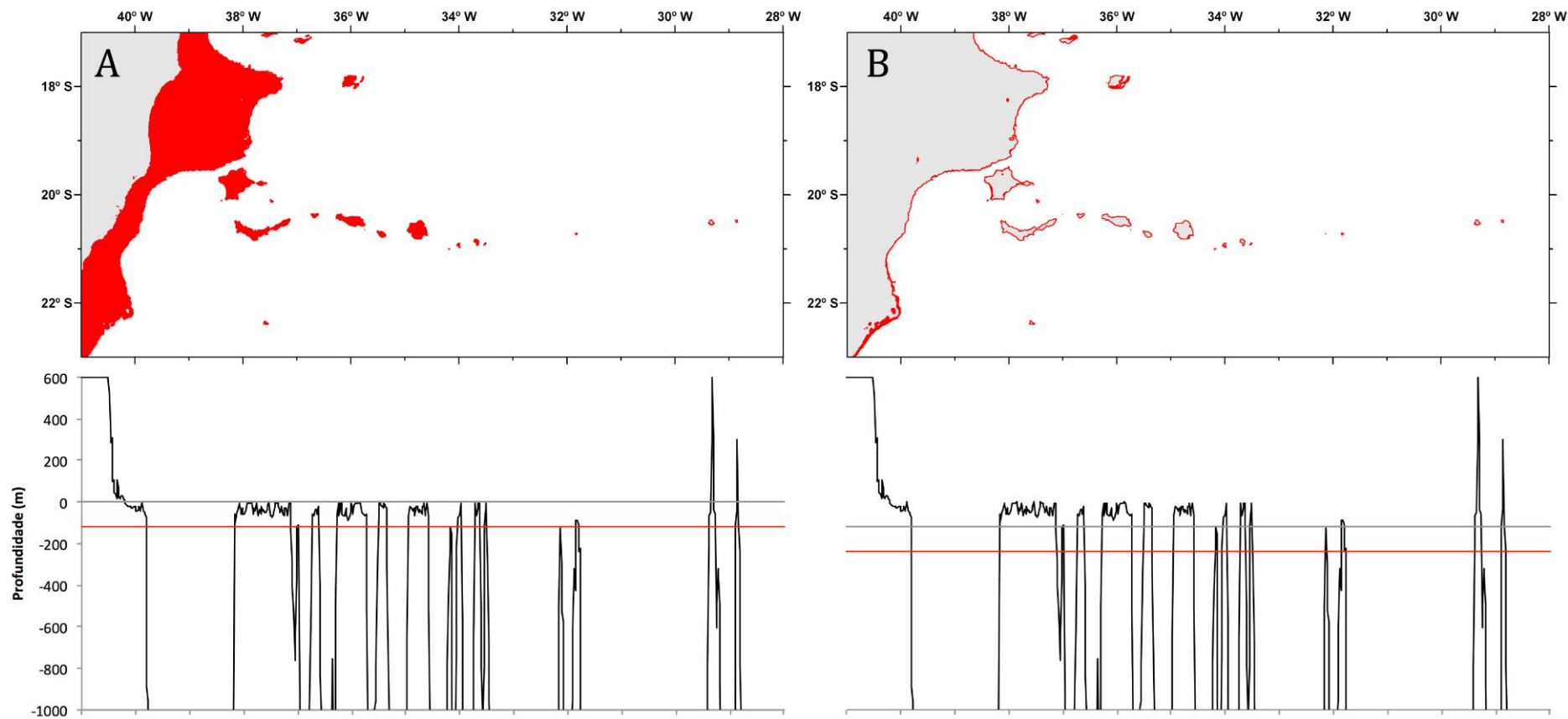


Figura 11: Mapa da costa central do Brasil, incluindo toda a Cadeia Vitória-Trindade, mostrando a quantidade de ambientes rasos (0–120 m; área em vermelho) disponível atualmente (A) e durante períodos de nível do mar 120 m abaixo do atual (B). Em cinza está representada a área emersa. O perfil batimétrico longitudinal da cordilheira é mostrado abaixo de cada gráfico, indicando o respectivo nível do mar (m).

Estrutura populacional

As duas espécies analisadas possuem diferentes padrões de estruturação populacional. Como esperado, a espécie de elevada capacidade de dispersão, *C. fulva*, não apresentou estruturação genética nem isolamento por distância, indicando que todas as populações compartilham o mesmo *pool* gênico. Além do maior fluxo gênico, outro fator que pode estar relacionado à ausência de estruturação populacional em *C. fulva* é o maior tamanho populacional efetivo, como indicado pelos elevados níveis de diversidade genética. Sob o mesmo regime de fluxo gênico, populações maiores tenderão a se diferenciar mais lentamente, visto que os efeitos da deriva genética são atenuados. No entanto, na espécie de baixa capacidade de dispersão, *S. pictus*, índices significantes de estruturação foram observados entre a população mais isolada analisada, Trindade, e as demais populações. Esse isolamento deixou marcas profundas na genealogia da espécie, o que não foi observado em *C. fulva*. Dessa forma, mesmo que a inércia evolutiva causada pelo elevado tamanho populacional efetivo influencie a ausência de estruturação em *C. fulva*, o maior fluxo gênico nessa espécie é responsável pela manutenção da coesividade evolutiva ao longo de toda a Cadeia Vitória-Trindade.

Quando detectada, a presença de isolamento por distância é usada como indício de que a dispersão ocorre de acordo com o modelo de alpondras, ou seja, que o fluxo gênico é restrito às (Kimura & Weiss, 1964), ou predominante entre (Gold *et al.*, 2001), populações adjacentes, assumindo que estas estão em equilíbrio migração-deriva (Slatkin, 1993). No entanto, populações que apresentam maior fluxo gênico tendem a alcançar esse equilíbrio rapidamente, enquanto populações isoladas demoram mais tempo (Hellberg, 2009). Além disso, se a evolução da população é dominada por fluxo gênico e a deriva genética possui papel secundário ou insignificante, o *pool* gênico pode ser rapidamente homogeneizado, mesmo sob o modelo de alpondras, impedindo a detecção de isolamento por distância. Dessa forma, a ausência de estruturação genética entre as populações de *C. fulva* indica apenas que existe fluxo gênico entre elas, mas não permite avaliar qual modelo de migração essa espécie segue.

Na espécie de baixa capacidade de dispersão, *S. pictus*, foi detectado presença de isolamento por distância. No entanto, para os marcadores mitocondriais, esse resultado é determinado apenas pelo isolamento de Trindade, uma vez que as demais populações não

apresentaram índices de estruturação significantes e a população do Espírito Santo apresentou valores negativos de F_{ST} em todas as comparações par-a-par com os montes, independente da distância. Sem considerar Trindade, as demais populações mostram padrão semelhante à *C. fulva* e o desequilíbrio entre migração e deriva também pode ter impedido a detecção de isolamento por distância nessa região. Como discutido anteriormente, as populações das ilhas devem evoluir isoladamente durante os períodos de nível do mar elevado e ficarem conectadas ao Columbia durante períodos de nível do mar baixo. Esse monte também fica conectado aos demais montes da Cadeia Vitória-Trindade durante as glaciações, atuando como uma importante alpondra na escala evolutiva. Apesar da população de Trindade ter apresentado valores significantes de F_{ST} para os marcadores microsatélites apenas com as populações do Espírito Santo e do Vitória, a presença de isolamento por distância indica que o fluxo gênico nessa espécie ocorre de acordo com o modelo de alpondras.

A análise de agrupamento realizada com os marcadores microsatélites mostra que, em *S. pictus*, existe uma certa discordância entre os marcadores mitocondriais e nucleares. O número mais provável de grupos foi identificado como sendo igual a dois. Utilizando $p \geq 0,6$ como critério de agrupamento, um grupo inclui as populações do Vitória e do Davis e o outro grupo inclui as populações do Dogaressa, do Columbia e das ilhas. As demais populações apresentaram probabilidades semelhantes de pertencerem aos dois grupos. Na genealogia da RC a população do Dogaressa possui nove haplótipos no haplogrupo I e apenas um no haplogrupo II, indicando que essa população é mais conectada com a costa e com os montes intermediários do que com as ilhas e o Columbia. A linhagem II.I da RC, que colonizou os demais montes e a costa a partir do Columbia durante o último interglacial, não possui nenhum haplótipo presente no Dogaressa. No entanto, o único haplótipo do Dogaressa incluído no haplogrupo II representa, possivelmente, um evento de dispersão mais recente a partir do Columbia.

Visto que foi detectado isolamento por distância em *S. pictus*, o Dogaressa provavelmente é a primeira população a receber migrantes do Columbia durante os eventos de dispersão ocorridos nos períodos de nível do mar baixo. Desconsiderando-se o Dogaressa e Abrolhos, para as quais foram obtidas poucas sequências da RC (10 e 13, respectivamente), é observado uma diminuição gradual, do Columbia em direção à costa, na porcentagem de

indivíduos contendo haplótipos do haplogrupo II (18 %, 17 %, 13 % e 6 %; Davis, Jaseur Leste, Vitória e Espírito Santo, respectivamente). Esse padrão sugere que a ausência da linhagem II.I no Dogaressa pode ser um artefato de amostragem ou que essa foi perdida por deriva genética ao longo da história evolutiva da população. Esse monte provavelmente recebeu outros migrantes do Columbia no passado, os quais teriam se reproduzido com os indivíduos residentes, explicando seu agrupamento, para os marcadores nucleares, junto com as populações mais afastadas da costa. Nesse cenário, o Dogaressa seria importante para que as linhagens genéticas presentes no Columbia colonizem as demais populações em direção à costa, permitindo a funcionamento do mecanismo de *feedback* evolutivo.

Padrões de migração

A hipótese *a priori* deste trabalho era que em espécies com “baixa” capacidade de dispersão a conectividade é restrita às populações adjacentes (modelo de alpondras; Kimura, 1953), enquanto espécies com “elevada” capacidade de dispersão conseguiriam manter fluxo gênico entre populações geograficamente distantes, sem necessariamente utilizar populações intermediárias (modelo de ilhas; Wright, 1943). Em sua essência, o modelo de alpondras é uma adaptação para populações fragmentadas do modelo de isolamento por distância de Wright (1943), o qual foi desenvolvido para espécies com distribuição contínua em uma ampla área. Tanto no modelo de alpondras quanto no modelo de isolamento por distância, a área ocupada pela espécie é mais extensa do que a distância típica de migração e, portanto, indivíduos que vivem próximos são mais relacionados do que indivíduos que vivem distantes (Kimura & Weiss, 1964).

A presença de isolamento por distância, tanto para populações contínuas quanto para populações fragmentadas, frequentemente é inferida através da correlação entre distância genética e distância geográfica. Além de considerar que as populações estão em equilíbrio migração-deriva, o que pode ser afetado por variações demográficas, as estimativas de fluxo gênico deduzidas a partir de índices de fixação (F_{ST}) assumem que as populações têm o mesmo tamanho efetivo e que a taxa de migração é simétrica entre elas. No entanto, mesmo no ambiente marinho, onde o fluxo gênico entre as populações é considerado elevado, quando comparado ao ambiente terrestre, essas premissas frequentemente são

violadas (Kinlan & Gaines, 2003; Weersing & Toonen, 2009). Dessa forma, a presença de isolamento por distância, apesar de ser um indício de dispersão por alpondras, não é suficiente para definir o padrão de migração apresentado por determinada espécie.

Avanços recentes nas técnicas de amostragem de genealogias com base na teoria de coalescência têm permitido separar as estimativas de fluxo gênico de outros parâmetros, como tamanho populacional efetivo, através de simulações de modelos explícitos (Kuhner, 2009). Além de fornecer estimativas simultâneas do tamanho efetivo e das taxas de migração bidirecionais (Beerli & Felsenstein, 2001), métodos que utilizam probabilidades marginais obtidas através de inferência bayesiana possibilitam comparar e ordenar diferentes modelos de estrutura populacional e, conseqüentemente, estimar o fluxo gênico dentro de um contexto mais realístico (Beerli & Palczewski, 2010). Com o auxílio dessas novas abordagens, têm sido encontradas evidências robustas de que o fluxo gênico pode ocorrer de acordo com o modelo de alpondras em cadeias de montes submarinos (Cho & Shank, 2010) e ao longo de ilhas e atóis (Crandall *et al.*, 2012), bem como exemplos de dispersão de longa distância sem o auxílio de ilhas intermediárias (Leese *et al.*, 2010).

Simulações numéricas sugerem que a conectividade demográfica entre populações de peixes recifais é limitada a distâncias de apenas 10 a 150 km (Palumbi, 2003; Cowen *et al.*, 2006), o que indica que a maioria das populações fragmentadas são mantidas por auto-recrutamento e que o modelo de conectividade por alpondras é o mais provável de ser observado nos organismos recifais. No entanto, exemplos de dispersão de longa distância são observados no ambiente marinho, com espécies podendo manter populações panmíticas ao longo de áreas com mais de 10.000 km de extensão (Eble *et al.*, 2011).

Visto que as duas espécies analisadas no presente trabalho foram registradas em todos os edifícios vulcânicos da Cadeia Vitória-Trindade amostrados até o momento (Mazzei, 2013), mantendo populações em profundidade superiores a 80 m, poderia ser esperado que, independente do modelo de migração, ambas apresentassem fluxo gênico constante ao longo do tempo. No entanto, como discutido anteriormente, é provável que *S. pictus* consiga manter a conectividade entre os ambientes mais isolados somente durante períodos de nível do mar baixo, o que pode ocorrer devido a mudanças no padrão de circulação superficial. Embora os processos responsáveis por esse padrão ainda não sejam conhecidos e possam ser influenciados por fatores ecológicos intrínsecos a espécie analisada, esse resultado tem

importantes implicações para o entendimento dos mecanismos evolutivos envolvidos na manutenção das populações na Ilha da Trindade e no Arquipélago Martin Vaz.

Ao contrário do que era esperado, foi identificado que, tanto para espécies de elevada capacidade de dispersão quanto para espécies com capacidade dispersiva limitada, o modelo de fluxo gênico que melhor explica a distribuição das frequências alélicas, entre os modelos avaliados, é o de “alpodras unidimensional”. Nesse modelo, existe fluxo gênico bidirecional entre todas as populações adjacentes, exceto entre Abrolhos e o monte Vitória, indicando que a Corrente do Brasil restringe o fluxo gênico direto entre Abrolhos e a cordilheira. Em ambas as espécies, o segundo modelo mais provável é o de “alpodras bidimensional”, onde existe fluxo entre Abrolhos e o monte Vitória. Esse resultado indica que, embora possa ocorrer fluxo gênico direto entre essas populações, esse é restrito e ocorre principalmente utilizando a população do Espírito Santo como alpodra. O mesmo padrão é sugerido pelo compartilhamento de haplótipos, já que a população do Espírito Santo possui um número maior de haplótipos presentes na cordilheira e ausente em Abrolhos do que Abrolhos possui em comum com a cordilheira e ausente no Espírito Santo.

Para populações fragmentadas, a presença de isolamento por distância não implica, necessariamente, que a conectividade é restrita às populações adjacentes, apenas que o fluxo gênico diminui a medida que a distância geográfica entre as populações aumenta. Entre os modelos de fluxo gênico explícitos comparados não foi incluído um que representasse um cenário mais próximo ao de isolamento por distância, onde, por exemplo, fosse permitido fluxo gênico entre populações que estão próximas, mas não necessariamente adjacentes. Porém, em ambos os casos, é possível afirmar que o fluxo gênico ocorre principalmente entre populações relativamente próximas e que os montes submarinos são utilizados como alpodras para a manutenção da conectividade entre as ilhas e a costa. Em *C. fulva*, o terceiro modelo mais provável foi o “sumidouro”, o que indica que o fluxo gênico é mais intenso da costa em direção às ilhas do que no sentido inverso. Isso implica que a manutenção do tamanho populacional na costa é importante para o equilíbrio ecológico e evolutivo ao longo de toda a Cadeia Vitória-Trindade.

As genealogias dos marcadores mitocondriais de *S. pictus* sugerem que as populações das ilhas foram conectadas a do Columbia em apenas dois momentos, provavelmente durante os últimos máximos glaciais. O primeiro evento de colonização deve ter envolvido um

pequeno número de indivíduos oriundos do Columbia, uma vez que todos os haplótipos do haplogrupo III da RC possuem um ancestral em comum. Porém, no segundo evento, um número maior de migrantes pode ter chegado às ilhas, já que foram encontrados muitos haplótipos que provavelmente surgiram no Columbia. Visto que esse evento deve ter ocorrido no último máximo glacial, não houve tempo suficiente para que todos os haplótipos observados nas ilhas tenham surgido por mutação após a colonização. Como o Columbia não foi incluído nos modelos de migração, poderia ser esperado que o modelo mais provável para a espécie de baixa capacidade de dispersão fosse o “alpondras/barreira”, onde não existe fluxo gênico entre as ilhas e as outras populações. No entanto, esse modelo foi o menos provável entre todos os analisados. Como a linhagem do Columbia colonizou não somente as ilhas mas também os demais montes da Cadeia Vitória-Trindade em pelo menos dois momentos distintos, é possível que esses eventos de migração tenham sido responsáveis pela identificação do modelo com fluxo gênico entre Trindade e o monte Davis como o mais provável, visto que o modelo trata de migração histórica e não contemporânea. Os genótipos dos recrutas de ambas as espécies foram incluídos junto com os dos indivíduos adultos de Trindade nas análises de agrupamento. Para *C. fulva*, como não foi identificada estruturação das populações, não é possível avaliar a origem dos recrutas. Já para *S. pictus*, todos os recrutas foram identificados como pertencentes ao mesmo grupo que estão incluídos os quatro edifícios vulcânicos mais afastados da costa. Assumindo que a conectividade entre as ilhas e o Columbia só ocorreu em dois momentos distintos, a origem dos recrutas provavelmente está associada às ilhas. Isso implica que, na escala demográfica, as populações insulares de espécies de baixa capacidade de dispersão são sustentadas exclusivamente por auto-recrutamento.

Apesar de ambas as espécies terem apresentado o mesmo modelo de dispersão, é esperado que a taxa de migração entre as populações adjacentes seja maior em *C. fulva*. Dada a densidade dessas espécies em Trindade atualmente e, considerando que *C. fulva* apresenta uma razão sexual de 1:6 (Freitas *et al.*, 2011) e as fêmeas possuem fecundidade média de 165.000 óvulos (Thompson & Munro, 1978), enquanto *S. pictus* possui uma razão sexual de 1:0,8 (dados obtidos de *S. partitus*; Aguilar *et al.*, 2007; Samhuri, 2009) e as fêmeas possuem fecundidade de aproximadamente 10.000 óvulos (obs. pess.), é possível que a cada evento reprodutivo o número de propágulos liberados na coluna d’água por *C. fulva* seja

cerca de 2.000 vezes maior do que a quantidade liberada por *S. pictus*. Essa estimativa pode ser influenciada pela proporção de indivíduos sexualmente maduros, pela frequência de reprodução de cada indivíduo e por variações no sucesso reprodutivo individual, os quais não foram considerados. No entanto, a diferença de várias ordens de grandeza significa que, simplesmente ao acaso, a probabilidade de uma larva sair de uma população e recrutar em outra é muito maior em *C. fulva*. Como resultado é esperado que, mesmo que as espécies de elevada capacidade de dispersão migrem de acordo com o modelo de alpodras, o fluxo gênico seja maior nessas do que nas espécies de capacidade dispersiva limitada, podendo influenciar processos demográficos.

As oscilações demográficas associadas às variações do nível do mar devem ter sido importantes não somente para as populações, individualmente, mas também para a conectividade entre elas. Enquanto as localidades mais isoladas foram colonizadas por *S. pictus* apenas durante os períodos de nível do mar baixo, nas demais populações dessa espécie e em todas as de *C. fulva*, provavelmente a dispersão larval foi reduzida nesses momentos, uma vez que elas passaram por gargalos quando os montes submarinos ficaram emersos, reduzindo a quantidade de larvas disponíveis para dispersão.

Além da quantidade de larvas, o comportamento dessas também pode influenciar a probabilidade de dispersão, porém de forma não aleatória. Para ambas as espécies, não foram encontradas informações sobre o estágio larval pelágico na literatura. No entanto, *S. partitus*, a espécie irmã de *S. pictus*, é relativamente bem estudada. O fato dos ovos serem aderentes nas espécies do gênero *Stegastes* significa que, nessa fase, quando o transporte é completamente passivo nas espécies com desova pelágica, não há dispersão em *S. pictus*. Cerca de cinco dias após a eclosão, *S. partitus* pode realizar migrações verticais na coluna d'água, quando a presença de estratificação das correntes permite que em camadas mais profundas a larva fique retida próxima a população natal (Paris & Cowen, 2004). Como já identificado para inúmeras espécies de peixes recifais, é possível que as larvas de *S. partitus* (assim como as de *S. pictus*) consigam detectar a localização da população natal através de sinais visuais, químicos e/ou mecânicos (Stobutzki & Bellwood, 1998; Atema *et al.*, 2002; Kingsford *et al.*, 2002; Lecchini *et al.*, 2005a; Lecchini *et al.*, 2005b; Wright *et al.*, 2005; Gerlach *et al.*, 2007; Munday *et al.*, 2009; Simpson *et al.*, 2010), podendo influenciar sua retenção.

Além da quantidade de larvas produzidas e do seu comportamento, a retenção dessas na população natal depende da interação entre a circulação e a topografia do ambiente recifal. Pelo simples fato das ilhas ultrapassarem a superfície, se estendendo por toda a coluna d'água, seu efeito sobre as correntes será diferente daquele promovido pelos montes submarinos, cujos topos estão abaixo do nível do mar (Brechner Owens & Hogg, 1980; Wolanski *et al.*, 1984; Freeland, 1994; Wolanski *et al.*, 1996; Eriksen, 1998). Além disso, montes submarinos podem se tornar ilhas quando, nos períodos glaciais, o nível do mar abaixa. Portanto, populações de uma mesma espécie ocupando habitats distintos estarão sujeitas a diferentes regimes físicos, bem como uma mesma população enfrentará diferentes condições oceanográficas ao longo do tempo. No entanto, tanto nas ilhas quanto nos montes submarinos, processos hidrodinâmicos, como efeito ilha (*island wakes*), vórtices e células fechadas de recirculação têm sido identificados como mecanismos que promovem ou facilitam a retenção larval (Wolanski & Hamner, 1988; Dower *et al.*, 1992; Boehlert & Mundy, 1993; Parker & Tunnicliffe, 1994; Mullineaux & Mills, 1997; Swearer *et al.*, 1999). Dessa forma, a retenção das larvas de determinada espécie na população natal dependerá de como essas conseguem combinar seu comportamento com o sistema físico na qual vivem (Cowen, 2002).

Com exceção das coletas temporais de recrutas em Trindade, as quais permitiram identificar que em *S. pictus* as populações insulares são mantidas por auto-recrutamento, as demais análises de migração foram restritas à escala evolutiva. Nessas análises foi identificado que as populações enviam e recebem migrantes apenas, ou principalmente, entre populações adjacentes e que, portanto, os montes submarinos são determinantes para manter a conectividade entre as ilhas e a costa. A magnitude da conectividade ainda está sendo analisada, mas espera-se que seja maior em *C. fulva* do que em *S. pictus*. A conectividade na escala demográfica poderá ser analisada futuramente através da coleta de mais indivíduos ou, alternativamente, através do uso de um maior número de *loci* de microsatélites ou de sequenciamento a nível genômico (Bowen *et al.*, 2014). Além disso, o avanço na elaboração de modelos de circulação oceânica e dos trabalhos empíricos e teóricos da distribuição de

larvas ao longo da Cadeia Vitória-Trindade, que estão em andamento¹⁶, permitirão avaliar o padrão de conectividade atual e direcionar as estratégias de conservação.

De padrões filogeográficos a padrões biogeográficos

Com o surgimento da filogeografia e o avanço nas técnicas genéticas, o estudo da biogeografia tem passado por uma importante revolução. No ambiente marinho, o Triângulo de Corais, no Indo-Pacífico, e o Caribe, no Atlântico, são reconhecidos como *hotspots* de biodiversidade (áreas com elevada riqueza de espécies e endemismo), principalmente em relação aos recifes de coral e ecossistemas associados (e.g., manguezais e pradarias de gramíneas). Diversas hipóteses alternativas foram sugeridas para explicar esse padrão. No modelo de centro de acumulação, o elevado número de espécies é explicado por processos de especiação que ocorrem nos ambientes periféricos, com subsequente colonização das áreas centrais. No modelo de centro de sobreposição, a elevada riqueza no Triângulo de Corais é explicada pela sobreposição de faunas distintas (e.g., Oceano Índico e Oceano Pacífico). Já no modelo de centro de especiação ou centro de origem, as regiões centrais são consideradas geradoras e exportadoras de espécies para os ambientes periféricos, os quais atuam como cemitérios evolutivos. Estudos intra-específicos, no entanto, têm mostrado que os centros de biodiversidade atuam tanto como áreas de exportação quanto de acumulação de espécies (Rocha *et al.*, 2008; Bowen *et al.*, 2013; Bowen *et al.*, 2014). Os ambientes periféricos, por sua vez, não devem ser considerados cemitérios evolutivos, visto que esses exportam linhagens originadas *in situ* por vicariância e especiação parapátrica e/ou ecológica para as áreas reconhecidas como fonte de propágulos, o que tem sido chamado de *feedback* evolutivo (Bowen *et al.*, 2013).

No presente trabalho, o mecanismo de *feedback* evolutivo foi observado na espécie de baixa capacidade de dispersão, onde os ambientes mais periféricos (monte Columbia, Trindade e Martin Vaz) da periferia do Oceano Atlântico (província biogeográfica brasileira) recebem, geram e exportam biodiversidade para a plataforma continental. Os montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade atuam como alpondras obrigatórias para que esse mecanismo

¹⁶ Dissertação de mestrado em Biologia Animal (UFES) de Luana B. Stocco (Dispersão de larvas de peixes recifais ao longo da Cadeia Vitória– Trindade), em andamento.

funcione. Como o haplogrupo III da RC provavelmente chegou ao Columbia no último máximo glacial, é possível que, durante uma nova glaciação, ele colonize o Dogaressa e depois se expanda para as demais populações em direção à costa, contribuindo para o aumento da diversidade genética nessas populações.

Das 11 espécies endêmicas da Cadeia Vitória-Trindade, cinco estão presentes somente nas ilhas e seis foram encontradas recentemente nos montes submarinos, com um gradiente de diminuição em direção à costa (Figura 12). Esse padrão é semelhante a distribuição da linhagem II.I da RC de *S. pictus*, cuja porcentagem nas populações diminui em direção a costa. As espécies restritas às ilhas vivem apenas em ambientes rasos e provavelmente ocuparam os montes durante as glaciações, sendo extintas com a subida do nível do mar. As demais também podem ter surgido nas ilhas e colonizado os montes posteriormente ou passado por especiação ecológica em função de uma adaptação local aos ambientes oceânicos, a qual impediria sua presença na costa. Os processos de especiação envolvidos na formação das espécies endêmicas estão sendo investigados¹⁷, mas certamente serão melhor entendidos com base nos padrões filogeográficos apresentados nesse trabalho, onde foi observado que a capacidade de dispersão influencia os processos evolutivos.

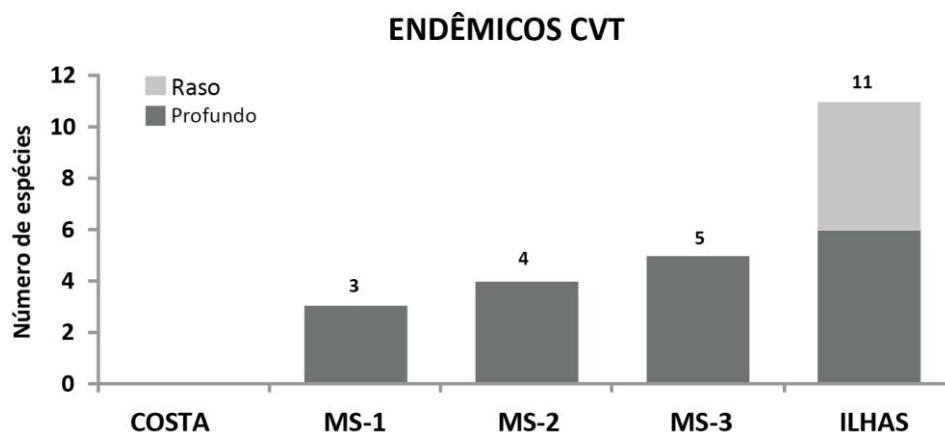


Figura 12: Distribuição das espécies endêmicas da Cadeia Vitória-Trindade. MS = montes submarinos agrupados por proximidade. MS-1: Vitória, Eclairer e Almirante Saldanha; MS-2: Jaseur, Jaseur Leste e Davis; MS-3: Dogaressa e Columbia. As espécies estão separadas de acordo com sua profundidade máxima de ocorrência em raso (<20 m) e profundo (>20 m). Adaptado de Mazzei (2013).

¹⁷ Tese de doutorado em Ecology and Evolutionary Biology (University of California Santa Cruz) de Hudson T. Pinheiro (Vitória-Trindade Chain as a natural laboratory for reef fish evolutionary studies), em andamento.

Espécies de maior tamanho corporal tendem a apresentar maior distribuição geográfica [e menor estruturação genética], o que tem sido explicado pela maior tolerância ambiental e menor taxa de predação nos estágios iniciais (Luiz *et al.*, 2013). No entanto, indivíduos maiores também tendem a apresentar maior fecundidade (Birkeland & Dayton, 2005), o que ainda não foi considerado nos trabalhos que avaliaram as características dos estágios adultos e larvais que influenciam o tamanho da área de ocorrência dos peixes recifais. No presente trabalho foi detectado que *C. fulva*, espécie de maior distribuição latitudinal, tamanho corporal e fecundidade, consegue manter a coesividade populacional ao longo de toda a área estudada. Embora não seja possível isolar os fatores responsáveis por sua maior capacidade de dispersão, é possível que a fecundidade tenha grande influência sobre a conectividade entre as populações. Dessa forma, a escassez de informações a respeito da biologia reprodutiva da maioria das espécies parece ser um fator limitante para o melhor entendimento de como os ambientes recifais conseguem manter uma diversidade de espécies de peixes tão elevada.

O fato de que os peixes recifais exibem uma enorme diversidade de histórias de vida, tanto durante seu estágio adulto quanto durante a fase larval pelágica, implica que a evolução desse grupo permitiu que mecanismos que favoreçam não somente a retenção larval como também sua dispersão fossem selecionados (Jablonski, 2008). Para espécies com baixa fecundidade, a dispersão pode ser vista como uma armadilha evolutiva, uma vez que a probabilidade de todas as larvas deixarem a população natal e não encontrarem um habitat apropriado em tempo hábil é elevada. Nessas espécies, mecanismos que favoreçam a retenção larval podem ter sido selecionados. Já em espécies com elevada fecundidade, a maior produção larval permite que, mesmo enfrentando grande mortalidade durante a fase pelágica, as larvas consigam não somente colonizar novas áreas como também manter meta-populações que sobrevivam a condições não-favoráveis geograficamente heterogêneas. No primeiro caso, as espécies estarão mais propensas à especiação, mas também possuirão maior risco de extinção devido a eventos estocásticos locais. No segundo caso, tanto a probabilidade de especiação quanto a probabilidade de extinção serão menores. Esses dois mecanismos evolutivos devem estar em equilíbrio e o balanço entre eles pode manter o número de espécies dentro de cada estratégia dispersiva constante na escala geológica.

Além da diversidade específica, a diversidade intraespecífica também pode ser influenciada pela fecundidade. No presente trabalho, a espécie de baixa fecundidade, *S. pictus*, apresenta diferentes linhagens, as quais surgem por isolamento nos ambientes mais afastados da costa, enquanto a espécie de alta fecundidade apresenta uma única linhagem amplamente distribuída, o que sugere que os processos microevolutivos possam ser influenciados pela quantidade de larvas disponíveis para dispersão. No entanto, é necessário avaliar um maior número de espécies para saber se esse padrão pode ser extrapolado para a comunidade ou se representam casos isolados.

Implicações para a conservação

Em 1880, ao visitar a Ilha da Trindade, Edward F. Knight e a tripulação do iate Falcon ficaram espantados com a piscosidade das águas dessa ilha. Em seu relato da expedição de 20 meses pela América do Sul (Knight, 1887), o capitão Knight fez a seguinte observação a respeito de Trindade:

“Eu sabia que o mar ao redor de qualquer ilha deserta raramente visitada pelo homem e muito distante de qualquer continente tem sempre peixes em abundância, mas eu não tinha ideia de que alguma parte do oceano pudesse ferver de vida de uma forma tão maravilhosa como é o caso ao redor dessa ilha”.

Dando prosseguimento a narrativa, ele descreve uma pescaria realizada ao fundearem em Trindade:

“E ele imediatamente lançou suas linhas, e antes mesmo que o anzol tocasse a água, centenas de peixes vieram ao seu encontro, e a única habilidade de pescador exigida [...] era a de recolher a linha rapidamente, antes que a presa capturada fosse devorada por seus irmãos canibais... Mas agora os tubarões, percebendo a agitação incomum e a grande aglomeração de peixes menores que se reuniu em torno de nós, vieram verificar o que estava acontecendo. Havia cerca de trinta desses monstros feios nadando em nossa volta ao mesmo tempo. Os outros peixes dispersaram quando eles se aproximaram, só os muito gananciosos permaneceram. Os tubarões estragaram um pouco a nossa pescaria em Trindade, mas não muito, pois havia o suficiente para todos. O que nós desaprovamos, principalmente, foi o hábito deles de morder alguns peixes de

nossos anzóis antes que pudéssemos trazê-los a bordo; mas os tubarões foram fígados vários vezes em consequência desta prática de má vizinhança...”.

O capitão Knight não foi o único a descrever a abundância de peixes ao redor de Trindade em tempos não muito remotos. O Prof. Bruno Lobo, do Museu Nacional do Rio de Janeiro, fez uma descrição detalhada da fauna de peixes da Ilha da Trindade (Lobo, 1919). Segundo ele, as duas espécies mais abundantes naquela época eram *Melichthys niger* (Bloch, 1786) e *Epinephelus adscensionis* (Osbeck, 1765). Como ainda observado nos dias de hoje, *M. niger*, espécie sem interesse pesqueiro, existia em número assombroso, cercado as embarcações aos milhares. O Prof. Lobo relatou também que as garoupas [provavelmente *Mycteroperca venenosa* (Linnaeus, 1758) e *Mycteroperca interstitialis* (Poey, 1860)] ocorriam em grande número, algumas de dimensões exageradas e chegando a pesar mais de 40 kg. Como Knight, ele conta que naquela época, era comum os peixes fígados serem atacados por tubarões, os quais eram numerosos mesmo na arrebentação, “deixando aos pescadores a cabeça do peixe ou uma linha sem anzol”. Por fim, ele descreveu uma situação que hoje é inimaginável, tanto em Trindade quanto em qualquer outro local da costa brasileira: “Nas anfractuosidades maiores, as garoupas ficam aprisionadas e podem ser mortas a pau”.

Esses relatos descrevem um ambiente marinho ainda prístino, tal como deviam ser as ilhas oceânicas tropicais antes da chegada do homem (Jackson, 2001). Atualmente, a fauna de peixes da Ilha da Trindade já encontra-se bastante diferente daquele estado primitivo, repleto de predadores de grande porte. As atividades pesqueiras comercial e recreativa provavelmente têm levado os grandes peixes a um declínio populacional severo (Pinheiro *et al.*, 2010b; H. T. Pinheiro & J.-C. Joyeux, H. C. Guabiroba, dados não-publicados), sendo rara a ocorrência de tubarões e garoupas nas águas rasas de Trindade atualmente (Pinheiro *et al.*, 2011; obs. pess.). Como predadores de topo, esses peixes controlam a abundância de suas presas e o funcionamento do ecossistema como um todo. Seu declínio provavelmente não se deu sem causar grandes modificações na cadeia alimentar do ambiente marinho de Trindade. Apesar dos registros históricos apontarem para um declínio notável de algumas espécies, Trindade ainda apresenta uma grande densidade de peixes recifais, sendo considerada um dos locais com maior biomassa na costa do Brasil, incluindo espécies macrocarnívoras alvos da pesca (Pinheiro *et al.*, 2011). Sendo assim, é possível que o equilíbrio ecológico possa ser restaurado se medidas de proteção forem tomadas urgentemente.

Por possuir extensos bancos de rodolitos, a Cadeia Vitória-Trindade foi alvo de exploração mineral de carbonato de cálcio recentemente (Vasconcelos, 2012)¹⁸. Este carbonato é proveniente do metabolismo de algas coralináceas, as quais representam os principais formadores do ambiente recifal na região (Gasparini & Floeter, 2001; Pereira-Filho *et al.*, 2011a; Pereira-Filho *et al.*, 2011b). Outra potencial ameaça à manutenção da biodiversidade é a exploração das jazidas de minérios de ferro e manganês (e.g., Scott, 2007; Hein *et al.*, 2010), encontrados em concreções a elevadas profundidades nas encostas das montanhas submarinas da Cadeia Vitória-Trindade (Bazilevskaya & Skolotnev, 2011). Embora os impactos da mineração em montes submarinos sejam incertos devido a escassez de estudos sobre essa atividade (Clark *et al.*, 2010), a perda de habitat pode ter fortes consequências para as populações desses ambientes (Clark *et al.*, 2012), as quais são relativamente pequenas e isoladas.

Nos montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade, assim como na Plataforma dos Abrolhos, foi notado que o tamanho dos peixes recifais de grande porte explorados comercialmente é menor do que em outras regiões, provavelmente devido ao efeito seletivo da pesca (Martins *et al.*, 2007). A eliminação dos indivíduos de grande porte pode ter afetado a conectividade entre as populações, uma vez que a fecundidade [e, conseqüentemente, o *output* larval] tende a aumentar com o tamanho corporal (Birkeland & Dayton, 2005). Em Abrolhos, a redução no tamanho das espécies alvo da pesca é atribuído ao maior esforço de captura, uma vez que, por ser uma região costeira, está mais acessível a maior parte da frota (Costa *et al.*, 2005; Martins *et al.*, 2005b). No entanto, o esforço de pesca é comparativamente menor nos montes submarinos e a redução do tamanho médio das espécies exploradas pode ter sido causado por um impacto agudo no passado (Martins *et al.*, 2007).

A Zona Econômica Exclusiva (ZEE) do Brasil abrange uma faixa de 370 km ao longo da costa e ao redor de Trindade e das demais ilhas oceânicas. Dessa forma, a região central da Cadeia

¹⁸ Duas licenças foram emitidas pelo Departamento Nacional de Produção Mineral (processos 896.029/2008 e 896.030/2008) em nome da empresa TWB Mineração S.A (CNPJ 09.098.686/0001-70), permitindo que essa dragasse nódulos e sedimentos carbonáticos no monte Davis para obtenção de fosfato, a ser utilizado como fertilizante agrícola. As licenças foram canceladas após dois anos de exploração, devido ao fato de esse monte estar localizado em águas internacionais, ferindo o tratado da Convenção das Nações Unidas sobre o Direito do Mar, do qual o Brasil é signatário.

Vitória-Trindade, na qual estão incluídos os montes Jaseur Leste, Davis e Dogaressa, atualmente encontra-se em águas internacionais. Essa região está sendo requisitada pelo governo brasileiro junto a Organização das Nações Unidas (ONU) para ser incorporada à sua ZEE. Ao mesmo tempo que isso permitirá ao Brasil estabelecer unidades de conservação e adotar medidas de gestão do patrimônio natural, explorações dos recursos biológicos e minerais poderão intensificar as ameaças à conservação.

A biodiversidade da região da Cadeia Vitória-Trindade encontra-se em risco, sendo urgente a necessidade de implementação de medidas de gestão, manejo e conservação dos recursos naturais da região, buscando conciliar as atividades econômicas com a manutenção dos bens e serviços ecossistêmicos (Moberg & Folke, 1999; Moberg & Ronnback, 2003; Limburg, 2009). A Cadeia Vitória-Trindade é considerada pelo Ministério do Meio Ambiente como área de prioridade extremamente alta para a conservação, sendo previstas como ações o ordenamento pesqueiro e a criação de um mosaico de unidades de conservação (MMA, 2007). Além disso, a Cadeia Vitória-Trindade e a Plataforma dos Abrolhos foram reconhecidos recentemente pela Conferência das Partes da Convenção sobre Diversidade Biológica (CDB), realizada em outubro de 2012 na Índia, como áreas marinhas ecologicamente ou biologicamente significantes. Foram atribuídas a essa região alta relevância nos critérios “singularidade ou raridade”, “importância especial para as fases de vida de espécies”, “importância para espécies e/ou habitats ameaçados, em perigo ou em declínio”, “vulnerabilidade, fragilidade, sensibilidade ou recuperação lenta” e “diversidade biológica” e de relevância média nos critérios “produtividade biológica” e “naturalidade”.

Enquanto parte da Cadeia Vitória-Trindade não estiver sob jurisdição brasileira, é essencial que os órgãos ambientais busquem adotar medidas de manejo cabíveis. Uma vez que a exploração pesqueira é realizada principalmente por barcos de médio porte da região costeira adjacente (Martins *et al.*, 2005a), o manejo pode ser realizado através do controle das licenças de pesca e do Programa Nacional de Rastreamento de Embarcações Pesqueiras por Satélite (PREPS), que visa acompanhar as embarcações e verificar se essas estão atuando fora das áreas licenciadas. Atualmente, o Colegiado Mar da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, juntamente com diversas instituições, vem trabalhando na criação da primeira Reserva da Biosfera marinha do Brasil (Reserva da Biosfera Abrolhos-Trindade), cuja área proposta se estende desde a região costeira que engloba o Banco dos Abrolhos e a costa

centro-sul do Espírito Santo, até a Ilha da Trindade e o Arquipélago Martin Vaz, incluindo todos os montes submarinos da Cadeia Vitória-Trindade. Essa proposta é extremamente relevante, uma vez que essas “reservas” possuem reconhecimento internacional e constituem excelentes ferramentas de gestão do patrimônio natural.

A efetiva conservação da Cadeia Vitória-Trindade só será alcançada através da implementação de unidades de conservação de proteção integral idealmente espaçadas, de forma a preservar os processos evolutivos e ecológicos, garantidos pela dispersão de larvas entre as populações, e os vários níveis de diversidade (genética, específica e ecossistêmica) presentes em cada local (Hyrenbach *et al.*, 2000; Kritzer & Sale, 2004; Mora *et al.*, 2006; Trembl *et al.*, 2008; Botsford *et al.*, 2009; Almany *et al.*, 2009; Christie *et al.*, 2010; Aburto-Oropeza *et al.*, 2011; Harrison *et al.*, 2012; Buston & D'Aloia, 2013; Edgar *et al.*, 2014). No presente trabalho foi identificado que as populações de espécies com capacidade de dispersão limitada de Trindade e Martin Vaz podem estar isoladas e ser mantidas exclusivamente por auto-recrutamento (ou seja, pelas larvas produzidas nas ilhas). Dessa forma, a retenção larval permite a persistência dessas populações nas escalas evolutiva e ecológica e sua conservação *in situ* é a única estratégia possível para garantir a manutenção da biodiversidade e o equilíbrio ecológico do ecossistema. Na escala evolutiva, o monte Columbia é essencial para que essas espécies consigam chegar às ilhas bem como para garantir que a diversidade gerada lá seja exportada para as demais populações, aumentando a diversidade na escala regional. Esse monte também deve ser importante para que muitas espécies consigam manter a conectividade com a ilha atualmente, visto que ele está posicionado estrategicamente, sendo necessária a implementação de medidas de conservação.

Os montes Davis e Vitória, por sua vez, por apresentarem estruturas recifais complexas que atingem profundidades rasas (Pinheiro *et al.*, no prelo-a), abrigam populações de espécies que não estão presentes nos demais montes (Pinheiro *et al.*, no prelo-b). Além disso, esses dois montes possuem as maiores áreas de topo (cerca de 10 vezes maiores que os demais) e foram identificados como importantes alpodras para a manutenção da conectividade entre a costa e as ilhas, tanto para espécies de baixa capacidade de dispersão quanto para espécies com potencial dispersivo elevado. A plataforma centro-sul do Espírito Santo, identificada como a principal fonte de propágulos para a Cadeia Vitória-Trindade,

atualmente encontra-se sob a ameaça de implantação de dezenas de portos e estaleiros. Por outro lado, propostas consolidadas de criação de unidades de conservação nessa região, como o Parque Nacional Marinho Arquipélago Sul Capixaba, estão sendo ignoradas pelo governo há vários anos. Recentemente, a costa do Espírito Santo foi considerada um dos quatro *hotspots* de peixes recifais ao longo da costa brasileira, apresentando elevados níveis de endemismo, espécies ameaçadas e espécies alvo da pesca e o menor nível de proteção de todos (Vila-Nova *et al.*, 2014).

Diante do exposto acima, fica evidente que Trindade e Martin Vaz e os montes Columbia, Davis e Vitória, assim como a região costeira do estado do Espírito Santo, necessitam de proteção, garantindo a conservação da biodiversidade em todos os níveis. A criação de unidades de proteção integral nesses locais, aliada a implementação de uma unidade de uso sustentável ou de uma Reserva da Biosfera englobando toda a região e formando um mosaico, é necessária para garantir a recuperação dos estoques pesqueiros e o ordenamento das atividades econômicas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aburto-Oropeza, O., Erisman, B., Galland, G. R., Mascareñas-Osorio, I., Sala, E., Ezcurra, E. 2011. Large recovery of fish biomass in a no-take marine reserve. *PLoS ONE* **6**: e23601.
- Aguilar, C., González-Sansón, G., Hernández, I., MacLatchy, D. L., Munkittrick, K. R. 2007. Effects-based assessment in a tropical coastal system: status of bicolor damselfish (*Stegastes partitus*) on the north shore of Cuba. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **67**: 459-471.
- Allen, G. R. 1991. Damselfishes of the world. Mergus: Melle.
- Almany, G. R., Berumen, M. L., Thorrold, S. R., Planes, S., Jones, G. P. 2007. Local replenishment of coral reef fish populations in a marine reserve. *Science* **316**: 742-744.
- Almany, G. R., Connolly, S. R., Heath, D. D., Hogan, J. D., Jones, G. P., McCook, L. J., Mills, M., Pressey, R. L., Williamson, D. H. 2009. Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs* **28**: 339-351.
- Almeida, F. F. M. 2006. Ilhas oceânicas brasileiras e suas relações com a tectônica atlântica. *Terræ Didactica* **2**: 3-18.
- Amado-Filho, G. M., Maneveldt, G., Manso, R. C. C., Marins-Rosa, B. V., Pacheco, M. R., Guimarães, S. M. P. B. 2007. Structure of rhodolith beds from 4 to 55 meters deep along the southern coast of Espírito Santo State, Brazil. *Ciencias Marinas* **33**: 399-410.
- Amado-Filho, G. M., Moura, R. L., Bastos, A. C., Salgado, L. T., Sumida, P. Y., Guth, A. Z., Francini-Filho, R. B., Pereira-Filho, G. H., Abrantes, D. P., Brasileiro, P. S., Bahia, R. G., Leal, R. N., Kaufman, L., Kleypas, J. A., Farina, M., Thompson, F. L. 2012. Rhodolith beds are major CaCO₃ bio-factories in the tropical South West Atlantic. *PLoS ONE* **7**: e35171.
- Andreatta, J. V., Séret, B. 1995. Relação dos peixes coletados nos limites da plataforma continental e nas montanhas submarinas Vitória, Trindade e Martin Vaz, durante a campanha oceanográfica MD-55 Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* **12**: 579-594.
- Antunes, A., Ramos, M. J. 2005. Discovery of a large number of previously unrecognized mitochondrial pseudogenes in fish genomes. *Genomics* **86**: 708-717.
- Araújo, J. N., Martins, A. S. 2006. Age and growth of coney (*Cephalopholis fulva*), from the central coast of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **86**: 187-191.
- Armstrong, P. R. 2000. Modelling the swimming response of late stage larval reef fish to different stimuli. *Marine Ecology Progress Series* **195**: 231-247.
- Arruda, W. Z., Campos, E. J. D., Zharkov, V., Soutelino, R. G., Silveira, I. C. A. 2013. Events of equatorward translation of the Vitoria Eddy. *Continental Shelf Research* **70**: 61-73.
- Arz, H. W., Pätzold, J., Wefer, G. 1999. The deglacial history of the western tropical Atlantic as inferred from high resolution stable isotope records off northeastern Brazil. *Earth and Planetary Science Letters* **167**: 105-117.
- Atema, J., Kingsford, M. J., Gerlach, G. 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs. *Marine Ecology Progress Series* **241**: 151-160.
- Avise, J. C. 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology* **7**: 371-379.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A., Saunders, N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge

- between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 489-522.
- Awise, J. C., Ball, R. M., Arnold, J. 1988. Current versus historical population sizes in vertebrate species with high gene flow: a comparison based on mitochondrial DNA lineages and inbreeding theory for neutral mutations. *Molecular Biology and Evolution* **5**: 331-344.
- Ballard, J. W. O., Whitlock, M. C. 2004. The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology* **13**: 729-744.
- Barber, P. H., Palumbi, S. R., Erdmann, M. V., Moosa, M. K. 2000. Biogeography: a marine Wallace's line? *Nature* **406**: 692-693.
- Bard, E., Hamelin, B., Fairbanks, R. G. 1990. U-Th ages obtained by mass spectrometry in corals from Barbados: sea level during the past 130,000 years. *Nature* **346**: 456-458.
- Barker, S., Diz, P., Vautravers, M. J., Pike, J., Knorr, G., Hall, I. R., Broecker, W. S. 2009. Interhemispheric Atlantic seesaw response during the last deglaciation. *Nature* **457**: 1097-1102.
- Barlow, G. W. 1981. Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* **6**: 65-85.
- Bay, L. K., Choat, J. H., van Herwerden, L., Robertson, D. R. 2004. High genetic diversities and complex genetic structure in an Indo-Pacific tropical reef fish (*Chlorurus sordidus*): evidence of an unstable evolutionary past? *Marine Biology* **144**: 757-767.
- Bay, L. K., Crozier, R. H., Caley, M. J. 2006. The relationship between population genetic structure and pelagic larval duration in coral reef fishes on the Great Barrier Reef. *Marine Biology* **149**: 1247-1256.
- Bazilevskaya, E. S., Skolotnev, S. G. 2011. Iron-manganese formations on seamounts of the Brazil Basin (South Atlantic). *Doklady Earth Sciences* **439**: 1039-1043.
- Bazin, E., Glémin, S., Galtier, N. 2006. Population size does not influence mitochondrial genetic diversity in animals. *Science* **312**: 570-572.
- Beal, L. M., De Ruijter, W. P. M., Biastoch, A., Zahn, R. 2011. On the role of the Agulhas system in ocean circulation and climate. *Nature* **472**: 429-436.
- Beerli, P. 2006. Comparison of Bayesian and maximum-likelihood inference of population genetic parameters. *Bioinformatics* **22**: 341-345.
- Beerli, P., Felsenstein, J. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**: 4563-4568.
- Beerli, P., Palczewski, M. 2010. Unified framework to evaluate panmixia and migration direction among multiple sampling locations. *Genetics* **185**: 313-326.
- Beheregaray, L. B. 2008. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology* **17**: 3754-3774.
- Bellwood, D. R. 1996. The Eocene fishes of Monte Bolca: the earliest coral reef fish assemblage. *Coral Reefs* **15**: 11-19.
- Bellwood, D. R. 1998. What are reef fishes? - Comment on the report by D. R. Robertson: Do coral-reef fish faunas have a distinctive taxonomic structure? (*Coral Reefs* 17: 179-186). *Coral Reefs* **17**: 187-189.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. *In*: Sale, P. F. (editor). *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press: San Diego. 5-32 pp.

- Bernardi, G. 2011. Monophyletic origin of brood care in damselfishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **59**: 245-248.
- Birkeland, C., Dayton, P. K. 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 356-358.
- Boehlert, G. W., Mundy, B. C. 1993. Ichthyoplankton assemblages at seamounts and oceanic islands. *Bulletin of Marine Science* **53**: 336-361.
- Botsford, L. W., White, J. W., Coffroth, M. A., Paris, C. B., Planes, S., Shearer, T. L., Thorrold, S. R., Jones, G. P. 2009. Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs* **28**: 327-337.
- Bourguignon, S. N. 2013. Influência do regime de sedimentação na distribuição de habitats marinhos ao longo da plataforma continental centro norte do Espírito Santo. Dissertação de mestrado. Departamento de Oceanografia e Ecologia, Universidade Federal do Espírito Santo. Aracruz, ES. 90 p.
- Bowen, B. W., Bass, A. L., Muss, A., Carlin, J., Robertson, D. R. 2006a. Phylogeography of two Atlantic squirrelfishes (Family Holocentridae): exploring links between pelagic larval duration and population connectivity. *Marine Biology* **149**: 899-913.
- Bowen, B. W., Bass, A. L., Rocha, L. A., Grant, W. S., Robertson, D. R. 2001. Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution* **55**: 1029-1039.
- Bowen, B. W., Muss, A., Rocha, L. A., Grant, W. S. 2006b. Shallow mtDNA coalescence in Atlantic pygmy angelfishes (genus *Centropyge*) indicates a recent invasion from the Indian Ocean. *Journal of Heredity* **97**: 1-12.
- Bowen, B. W., Rocha, L. A., Toonen, R. J., Karl, S. A. 2013. The origins of tropical marine biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* **28**: 359-366.
- Bowen, B. W., Shanker, K., Yasuda, N., Malay, M. C. D., von der Heyden, S., Paulay, G., Rocha, L. A., Selkoe, K. A., Barber, P. H., Williams, S. T., Lessios, H. A., Crandall, E. D., Bernardi, G., Meyer, C. P., Carpenter, K. E., Toonen, R. J. 2014. Phylogeography unplugged: comparative geographic surveys in the genomic era. *Bulletin of Marine Science* **90**: 13-46.
- Bradbury, I. R., Laurel, B., Snelgrove, P. V. R., Bentzen, P., Campana, S. E. 2008. Global patterns in marine dispersal estimates: the influence of geography, taxonomic category and life history. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**: 1803-1809.
- Brechner Owens, W., Hogg, N. G. 1980. Oceanic observations of stratified Taylor columns near a bump. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* **27**: 1029-1045.
- Briggs, J. C. 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill: New York.
- Briggs, J. C. 1995. *Global biogeography*. Elsevier Science: Amsterdam.
- Briggs, J. C., Bowen, B. W. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* **39**: 12-30.
- Budd, A. F. 2000. Diversity and extinction in the Cenozoic history of Caribbean reefs. *Coral Reefs* **19**: 25-35.
- Buesa, R. J. 1987. Growth rate of tropical demersal fishes. *Marine Ecology Progress Series* **36**: 191-199.
- Buston, P. M., D'Aloia, C. C. 2013. Marine ecology: reaping the benefits of local dispersal. *Current Biology* **23**: R351-R353.

- Caley, M. J., Carr, M. H., Hixon, M. A., Hughes, T. P., Jones, G. P., Menge, B. A. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 477-500.
- Campos, E. J. D. 2006. Equatorward translation of the Vitoria Eddy in a numerical simulation. *Geophysical Research Letters* **33**: L22607.
- Campos, E. J. D., Gonçalves, J. E., Ikeda, Y. 1995. Water mass characteristics and geostrophic circulation in the South Brazil Bight: summer of 1991. *Journal of Geophysical Research* **100**: 18537-18550.
- Cho, W., Shank, T. M. 2010. Incongruent patterns of genetic connectivity among four ophiuroid species with differing coral host specificity on North Atlantic seamounts. *Marine Ecology* **31**: 121-143.
- Christie, M. R., Tissot, B. N., Albins, M. A., Beets, J. P., Jia, Y., Ortiz, D. M., Thompson, S. E., Hixon, M. A. 2010. Larval connectivity in an effective network of marine protected areas. *PLoS ONE* **5**: e15715.
- Clark, M. R., Rowden, A. A., Schlacher, T., Williams, A., Consalvey, M., Stocks, K. I., Rogers, A. D., O'Hara, T. D., White, M., Shank, T. M., Hall-Spencer, J. M. 2010. The ecology of seamounts: structure, function, and human impacts. *Annual Review of Marine Science* **2**: 253-278.
- Clark, M. R., Schlacher, T. A., Rowden, A. A., Stocks, K. I., Consalvey, M. 2012. Science priorities for seamounts: research links to conservation and management. *PLoS ONE* **7**: e29232.
- Clark, P. U., McCabe, A. M., Mix, A. C., Weaver, A. J. 2004. Rapid rise of sea level 19,000 years ago and its global implications. *Science* **304**: 1141-1144.
- Colin, P. L. 2003. Larvae retention: genes or oceanography? *Science* **300**: 1657-1657.
- Colin, P. L. 2010. Fishes as living tracers of connectivity in the tropical western North Atlantic: I. Distribution of the neon gobies, genus *Elacatinus* (Pisces: Gobiidae). *Zootaxa* **2370**: 36-52.
- Cordani, U. G. 1970. Idade do vulcanismo no Oceano Atlântico Sul. *Boletim do Instituto de Geociências e Astronomia* **1**: 9-75.
- Costa, P. A. S., Olavo, G., Martins, A. S. 2005. Áreas de pesca e rendimentos da frota de linheiros na região central da costa brasileira entre Salvador-BA e o Cabo de São Tomé-RJ. *In*: Costa, P. A. S., Martins, A. S., Olavo, G. (editores). Pesca e potenciais de exploração de recursos vivos na região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Museu Nacional: Rio de Janeiro. 57-70 pp.
- Cowen, R. K. 2002. Larval dispersal and retention and consequences for population connectivity. *In*: Sale, P. F. (editor). Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem. Academic Press: San Diego. 149-171 pp.
- Cowen, R. K., Kamazima, M. M. L., Sponaugle, S., Paris, C. B., Olson, D. B. 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* **287**: 857-859.
- Cowen, R. K., Paris, C. B., Olson, D. B., Fortuna, J. L. 2003. The role of long distance dispersal versus local retention in replenishing marine populations. *Gulf and Caribbean Research* **14**: 129-138.
- Cowen, R. K., Paris, C. B., Srinivasan, A. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science* **311**: 522-527.
- Cowen, R. K., Sponaugle, S. 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science* **1**: 443-466.

- Cowman, P. F., Bellwood, D. R. 2013. The historical biogeography of coral reef fishes: global patterns of origination and dispersal. *Journal of Biogeography* **40**: 209-224.
- Crandall, E. D., Jones, M. E., Muñoz, M. M., Akinronbi, B., Erdmann, M. V., Barber, P. H. 2008. Comparative phylogeography of two seastars and their ectosymbionts within the Coral Triangle. *Molecular Ecology* **17**: 5276-5290.
- Crandall, E. D., Treml, E. A., Barber, P. H. 2012. Coalescent and biophysical models of stepping-stone gene flow in neritid snails. *Molecular Ecology* **21**: 5579-5598.
- Daly-Engel, T. S., Randall, J. E., Bowen, B. W. 2012. Is the great barracuda (*Sphyraena barracuda*) a reef fish or a pelagic fish? The phylogeographic perspective. *Marine Biology* **159**: 975-985.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* **9**: 772-772.
- Dennis, G. D., Smith-Vaniz, W. F., Colin, P. L., Hensley, D. A., McGehee, M. 2005. Shore fishes from islands of the Mona Passage, Greater Antilles with comments on their zoogeography. *Caribbean Journal of Science* **41**: 716-743.
- Denton, G. H., Anderson, R. F., Toggweiler, J. R., Edwards, R. L., Schaefer, J. M., Putnam, A. E. 2010. The last glacial termination. *Science* **328**: 1652-1656.
- Depaulis, F., Mousset, S., Veuille, M. 2003. Power of neutrality tests to detect bottlenecks and hitchhiking. *Journal of Molecular Evolution* **57**: S190-S200.
- Dias, G. T. M., Villaça, R. C. 2012. Coralline algae depositional environments on the Brazilian central-south-eastern shelf. *Journal of Coastal Research* **28**: 270-279.
- DiBattista, J. D., Rocha, L. A., Craig, M. T., Feldheim, K. A., Bowen, B. W. 2012. Phylogeography of two closely related Indo-Pacific butterflyfishes reveals divergent evolutionary histories and discordant results from mtDNA and microsatellites. *Journal of Heredity* **103**: 617-629.
- Dobzhansky, T. 1964. Biology, molecular and organismic. *American Zoologist* **4**: 443-452.
- Doherty, P. J., Williams, D. M., Sale, P. F. 1985. The adaptive significance of larval dispersal in coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* **12**: 81-90.
- Domingues, V. S., Bucciarelli, G., Almada, V. C., Bernardi, G. 2005. Historical colonization and demography of the Mediterranean damselfish, *Chromis chromis*. *Molecular Ecology* **14**: 4051-4063.
- Dower, J., Freeland, H., Juniper, K. 1992. A strong biological response to oceanic flow past Cobb Seamount. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* **39**: 1139-1145.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D., Rambaut, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* **29**: 1969-1973.
- Dynesius, M., Jansson, R. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **97**: 9115-9120.
- Earl, D. A., vonHoldt, B. M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* **4**: 359-361.
- Eble, J. A., Rocha, L. A., Craig, M. T., Bowen, B. W. 2011. Not all larvae stay close to home: insights into marine population connectivity with a focus on the brown surgeonfish (*Acanthurus nigrofuscus*). *Journal of Marine Biology* **2011**: 12.
- Edgar, G. J., Stuart-Smith, R. D., Willis, T. J., Kininmonth, S., Baker, S. C., Banks, S., Barrett, N. S., Becerro, M. A., Bernard, A. T. F., Berkhout, J., Buxton, C. D., Campbell, S. J.,

- Cooper, A. T., Davey, M., Edgar, S. C., Försterra, G., Galván, D. E., Irigoyen, A. J., Kushner, D. J., Moura, R., Parnell, E., Shears, N. T., Soler, G., Strain, E. M. A., Thomson, R. J. 2014. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*: 1-13.
- Edwards, A., Lubbock, R. 1983. Marine zoogeography of St Paul's Rocks. *Journal of Biogeography* **10**: 65-72.
- Elderfield, H., Ferretti, P., Greaves, M., Crowhurst, S., McCave, I. N., Hodell, D., Piotrowski, A. M. 2012. Evolution of ocean temperature and ice volume through the mid-Pleistocene climate transition. *Science* **337**: 704-709.
- Eriksen, C. C. 1998. Internal wave reflection and mixing at Fieberling Guyot. *Journal of Geophysical Research* **103**: 2977-2994.
- Etnoyer, P. J., Wood, J., Shirley, T. C. 2010. How large is the seamount biome? *Oceanography* **23**: 206-209.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* **14**: 2611-2620.
- Evans, D. L., Signorini, S. R., Miranda, L. B. 1983. A note on the transport of the Brazil Current. *Journal of Physical Oceanography* **13**: 1732-1738.
- Evans, D. L., Signorini, S. S. 1985. Vertical structure of the Brazil Current. *Nature* **315**: 48-50.
- Excoffier, L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. *Molecular Ecology* **13**: 853-864.
- Excoffier, L., Lischer, H. E. L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* **10**: 564-567.
- Excoffier, L., Smouse, P. E., Quattro, J. M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**: 479-491.
- Eytan, R. I., Hellberg, M. E. 2010. Nuclear and mitochondrial sequence data reveal and conceal different demographic histories and population genetic processes in Caribbean reef fishes. *Evolution* **64**: 3380-3397.
- Fairbanks, R. G. 1989. A 17,000-year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep-ocean circulation. *Nature* **342**: 637-642.
- Fauvelot, C., Bernardi, G., Planes, S. 2003. Reductions in the mitochondrial DNA diversity of coral reef fish provide evidence of population bottlenecks resulting from holocene sea-level change. *Evolution* **57**: 1571-1583.
- Feitoza, B. M., Rocha, L. A., Luiz Jr., O. J., Floeter, S. R., Gasparini, J. L. 2003. Reef fishes of St. Paul's Rocks: new records and notes on biology and zoogeography. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* **7**: 61-82.
- Feitoza, B. M., Rosa, R. S., Rocha, L. A. 2005. Ecology and zoogeography of deep-reef fishes in Northeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science* **76**: 725-742.
- Ferrari, A. L., Riccomini, C. 1999. Campo de esforços plio-pleistocênico na Ilha da Trindade (Oceano Atlântico Sul, Brasil) e sua relação com a tectônica regional. *Revista Brasileira de Geociências* **29**: 195-202.
- Fisher, R. 2005. Swimming speeds of larval coral reef fishes: impacts on self-recruitment and dispersal. *Marine Ecology Progress Series* **285**: 223-232.

- Fisher, R., Bellwood, D. R., Job, S. D. 2000. Development of swimming abilities in reef fish larvae. *Marine Ecology Progress Series* **202**: 163-173.
- Floeter, S. R., Gasparini, J. L. 2000. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *Journal of Fish Biology* **56**: 1099-1114.
- Floeter, S. R., Guimarães, R. Z. P., Rocha, L. A., Ferreira, C. E. L., Rangel, C. A., Gasparini, J. L. 2001. Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. *Global Ecology and Biogeography* **10**: 423-431.
- Floeter, S. R., Rocha, L. A., Robertson, D. R., Joyeux, J.-C., Smith-Vaniz, W. F., Wirtz, P., Edwards, A. J., Barreiros, J. P., Ferreira, C. E. L., Gasparini, J. L., Brito, A., Falcón, J. M., Bowen, B. W., Bernardi, G. 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography* **35**: 22-47.
- Fodor, R. V., Hanan, B. B. 2000. Geochemical evidence for the Trindade hotspot trace: Columbia seamount ankaramite. *Lithos* **51**: 293-304.
- Frankham, R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* **10**: 1500-1508.
- Freeland, H. 1994. Ocean circulation at and near Cobb Seamount. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **41**: 1715-1732.
- Freeland, J. R., Kirk, H., Petersen, S. 2011. *Molecular Ecology*. John Wiley & Sons: Chichester.
- Freitas, M. O., Moura, R. L., Francini-Filho, R. B., Mente-Vera, C. V. 2011. Spawning patterns of commercially important reef fish (Lutjanidae and Serranidae) in the tropical western South Atlantic. *Scientia Marina* **75**: 135-146.
- Fu, Y.-X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* **147**: 915-925.
- Gaeta, S. A., Lorenzetti, J. A., Miranda, L. B., Susini-Ribeiro, S. M. M., Pompeu, M., Araujo, C. E. S. 1999. The Vitória Eddy and its relation to the phytoplankton biomass and primary productivity during the austral fall of 1995. *Archive of Fishery and Marine Research* **47**: 253-270.
- Gaither, M. R., Bowen, B. W., Bordenave, T.-R., Rocha, L. A., Newman, S. J., Gomez, J. A., van Herwerden, L., Craig, M. T. 2011. Phylogeography of the reef fish *Cephalopholis argus* (Epinephelidae) indicates Pleistocene isolation across the indo-pacific barrier with contemporary overlap in the Coral Triangle. *BMC Evolutionary Biology* **11**: 189.
- Galtier, N., Depaulis, F., Barton, N. H. 2000. Detecting bottlenecks and selective sweeps from DNA sequence polymorphism. *Genetics* **155**: 981-987.
- Galtier, N., Nabholz, B., Glémin, S., Hurst, G. D. D. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology* **18**: 4541-4550.
- Gasparini, J. L., Floeter, S. R. 2001. The shore fishes of Trindade Island, western South Atlantic. *Journal of Natural History* **35**: 1639-1656.
- Genin, A., Jaffe, J. S., Reef, R., Richter, C., Franks, P. J. S. 2005. Swimming against the flow: a mechanism of zooplankton aggregation. *Science* **308**: 860-862.
- Gerlach, G., Atema, J., Kingsford, M. J., Black, K. P., Miller-Sims, V. 2007. Smelling home can prevent dispersal of reef fish larvae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 858-863.
- Gibson, S. A., Thompson, R. N., Leonardos, O. H., Dickin, A. P., Mitchell, J. G. 1995. The Late Cretaceous impact of the Trindade mantle plume: evidence from large-volume, mafic, potassic magmatism in SE Brazil. *Journal of Petrology* **36**: 189-229.
- Gibson, S. A., Thompson, R. N., Weska, R. K., Dickin, A. P., Leonardos, O. H. 1997. Late Cretaceous rift-related upwelling and melting of the Trindade starting mantle plume

- head beneath western Brazil. *Contributions to Mineralogy and Petrology* **126**: 303-314.
- Gilpin, M. E. 1980. The role of stepping-stone islands. *Theoretical Population Biology* **17**: 247-253.
- Gold, J. R., Burridge, C. P., Turner, T. F. 2001. A modified stepping-stone model of population structure in red drum, *Sciaenops ocellatus* (Sciaenidae), from the northern Gulf of Mexico. *Genetica* **111**: 305-317.
- Goldstein, D. B., Schlötterer, C. 1999. *Microsatellites: evolution and applications*. Oxford University Press: New York.
- Gross, M. R., Sargent, R. C. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist* **25**: 807-822.
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., Lepoittevin, C., Malausa, T., Revardel, E., Salin, F., Petit, R. J. 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources* **11**: 591-611.
- Guille, A., Albuquerque, M. N. 1990. Stratégies de dispersion et insularité: les Ophiures littorales de la chaîne des Seamounts Vitoria-Trindade (Brésil); résultats préliminaires. *In: Proceedings of the Second European Conference on Echinoderms*. A.A. Balkema, Brussels, Belgium. 125-129 pp.
- Guindon, S., Dufayard, J.-F., Lefort, V., Anisimova, M., Hordijk, W., Gascuel, O. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology* **59**: 307-321.
- Guindon, S., Gascuel, O. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* **52**: 696-704.
- Haney, R. A., Silliman, B. R., Rand, D. M. 2010. Effects of selection and mutation on mitochondrial variation and inferences of historical population expansion in a Caribbean reef fish. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **57**: 821-828.
- Hare, M. P., Nunney, L., Schwartz, M. K., Ruzzante, D. E., Burford, M., Waples, R. S., Ruegg, K., Palstra, F. 2011. Understanding and estimating effective population size for practical application in marine species management. *Conservation Biology* **25**: 438-449.
- Harpending, H. C. 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Human Biology* **66**: 591-600.
- Harrison, H. B., Williamson, D. H., Evans, Richard D., Albany, G. R., Thorrold, S. R., Russ, G. R., Feldheim, K. A., van Herwerden, L., Planes, S., Srinivasan, M., Berumen, M. L., Jones, G. P. 2012. Larval export from marine reserves and the recruitment benefit for fish and fisheries. *Current Biology* **22**: 1023-1028.
- Hart, P. J. B., Pearson, E. 2011. An application of the theory of island biogeography to fish speciation on seamounts. *Marine Ecology Progress Series* **430**: 281-288.
- Hauser, L., Adcock, G. J., Smith, P. J., Bernal Ramírez, J. H., Carvalho, G. R. 2002. Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**: 11742-11747.
- Heemstra, P. C., Randall, J. E. 1993. *Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae)*. An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date. FAO: Rome.
- Hein, J. R., Conrad, T. A., Staudigel, H. 2010. Seamount mineral deposits: a source of rare metals for high-technology industries. *Oceanography* **23**: 184-189.

- Hellberg, M. E. 2009. Gene flow and isolation among populations of marine animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 291-310.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907-913.
- Hubbs, C. 1959. Initial discoveries of fish faunas on seamounts and offshore banks in the Eastern Pacific. *Pacific Science* **13**: 311-316.
- Hudson, R. R. 1990. Gene genealogies and the coalescent process. *In*: Futuyma, D., Antonovics, J. (editores). *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford University Press: New York. 1-44 pp.
- Huebert, K. B., Sponaugle, S., Cowen, R. K. 2010. Predicting the vertical distributions of reef fish larvae in the Straits of Florida from environmental factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**: 1755-1767.
- Hurst, G. D. D., Jiggins, F. M. 2005. Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**: 1525-1534.
- Hyrenbach, K. D., Forney, K. A., Dayton, P. K. 2000. Marine protected areas and ocean basin management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **10**: 437-458.
- Imbrie, J., Berger, A., Boyle, E. A., Clemens, S. C., Duffy, A., Howard, W. R., Kukla, G., Kutzbach, J., Martinson, D. G., McIntyre, A., Mix, A. C., Molfino, B., Morley, J. J., Peterson, L. C., Pisias, N. G., Prell, W. L., Raymo, M. E., Shackleton, N. J., Toggweiler, J. R. 1993. On the structure and origin of major glacial cycles 2. The 100,000-year cycle. *Paleoceanography* **8**: 699-735.
- Jablonski, D. 2008. Species selection: theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**: 501-524.
- Jackson, J. B. C. 2001. What was natural in the coastal oceans? *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**: 5411-5418.
- Jensen, J. L., Bohonak, A. J., Kelley, S. T. 2005. Isolation by distance, web service. *BMC Genetics* **6**: 13.
- Johnson, K. G., Todd, J. A., Jackson, J. B. C. 2007. Coral reef development drives molluscan diversity increase at local and regional scales in the late Neogene and Quaternary of the southwestern Caribbean. *Paleobiology* **33**: 24-52.
- Jokiel, P. L. 1990. Long-distance dispersal by rafting: reemergence of an old hypothesis. *Endeavour* **14**: 66-73.
- Jones, G. P., Almany, G. R., Russ, G. R., Sale, P. F., Steneck, R. S., van Oppen, M. J. H., Willis, B. L. 2009. Larval retention and connectivity among populations of corals and reef fishes: history, advances and challenges. *Coral Reefs* **28**: 307-325.
- Jones, G. P., Milicich, M. J., Emslie, M. J., Lunow, C. 1999. Self-recruitment in a coral reef fish population. *Nature* **402**: 802-804.
- Jones, G. P., Planes, S., Thorrold, S. R. 2005. Coral reef fish larvae settle close to home. *Current Biology* **15**: 1314-1318.
- Joyeux, J.-C., Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., Gasparini, J. L. 2001. Biogeography of tropical reef fishes: the South Atlantic puzzle. *Journal of Biogeography* **28**: 831-841.
- Kass, R. E., Raftery, A. E. 1995. Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association* **90**: 773-795.
- Katoh, K., Standley, D. M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* **30**: 772-780.

- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., Drummond, A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* **28**: 1647-1649.
- Kim, S.-S., Wessel, P. 2011. New global seamount census from altimetry-derived gravity data. *Geophysical Journal International* **186**: 615-631.
- Kimura, M. 1953. "Stepping Stone" model of population. *Annual Report of the National Institute of Genetics* **3**: 62-63.
- Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* **217**: 624-626.
- Kimura, M., Weiss, G. H. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* **49**: 561-576.
- Kingsford, M. J., Leis, J. M., Shanks, A., Lindeman, K. C., Morgan, S. G., Pineda, J. 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science* **70**: 309-340.
- Kinlan, B. P., Gaines, S. D. 2003. Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: a community perspective. *Ecology* **84**: 2007-2020.
- Knapp, R. A. 1993. The influence of egg survivorship on the subsequent nest fidelity of female bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Animal Behaviour* **46**: 111-121.
- Knapp, R. A., Kovach, J. T. 1991. Courtship as an honest indicator of male parental quality in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Behavioral Ecology* **2**: 295-300.
- Knight, E. F. 1887. The cruise of the "Falcon": a voyage to South America in a 30-ton yacht. Sampson Low, Marston, Searle, & Rivington: London.
- Kritzer, J. P., Sale, P. F. 2004. Metapopulation ecology in the sea: from Levins' model to marine ecology and fisheries science. *Fish and Fisheries* **5**: 131-140.
- Kuhner, M. K. 2009. Coalescent genealogy samplers: windows into population history. *Trends in Ecology & Evolution* **24**: 86-93.
- Kukla, G. J., Bender, M. L., de Beaulieu, J.-L., Bond, G., Broecker, W. S., Cleveringa, P., Gavin, J. E., Herbert, T. D., Imbrie, J., Jouzel, J., Keigwin, L. D., Knudsen, K.-L., McManus, J. F., Merkt, J., Muhs, D. R., Müller, H., Poore, R. Z., Porter, S. C., Seret, G., Shackleton, N. J., Turner, C., Tzedakis, P. C., Winograd, I. J. 2002. Last interglacial climates. *Quaternary Research* **58**: 2-13.
- Kvile, K. Ø., Taranto, G. H., Pitcher, T. J., Morato, T. 2014. A global assessment of seamount ecosystems knowledge using an ecosystem evaluation framework. *Biological Conservation* **173**: 108-120.
- Lambeck, K., Esat, T. M., Potter, E.-K. 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature* **419**: 199-206.
- Leal, J. H., Bouchet, P. 1991. Distribution patterns and dispersal of prosobranch gastropods along a seamount chain in the Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **71**: 11-25.
- Lecchini, D., Planes, S., Galzin, R. 2005a. Experimental assessment of sensory modalities of coral-reef fish larvae in the recognition of their settlement habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **58**: 18-26.
- Lecchini, D., Shima, J., Banaigs, B., Galzin, R. 2005b. Larval sensory abilities and mechanisms of habitat selection of a coral reef fish during settlement. *Oecologia* **143**: 326-334.
- Lee, W.-J., Conroy, J., Howell, W. H., Kocher, T. D. 1995. Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. *Journal of Molecular Evolution* **41**: 54-66.

- Leese, F., Agrawal, S., Held, C. 2010. Long-distance island hopping without dispersal stages: transportation across major zoogeographic barriers in a Southern Ocean isopod. *Naturwissenschaften* **97**: 583-594.
- Legendre, M., Albaret, J. J. 1991. Maximum observed length as an indicator of growth rate in tropical fishes. *Aquaculture* **94**: 327-341.
- Leis, J. M. 1991. The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. *In*: Sale, P. F. (editor). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press: San Diego. 183-230 pp.
- Leis, J. M. 2007. Behaviour as input for modelling dispersal of fish larvae: behaviour, biogeography, hydrodynamics, ontogeny, physiology and phylogeny meet hydrography. *Marine Ecology Progress Series* **347**: 185-193.
- Leis, J. M., Carson-Ewart, B. M. 2002. In situ settlement behaviour of damselfish (Pomacentridae) larvae. *Journal of Fish Biology* **61**: 325-346.
- Leis, J. M., Carson-Ewart, B. M. 2003. Orientation of pelagic larvae of coral-reef fishes in the ocean. *Marine Ecology Progress Series* **252**: 239-253.
- Leis, J. M., McCormick, M. I. 2002. The biology, behavior, and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. *In*: Sale, P. F. (editor). *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press: San Diego. 171-199 pp.
- Leis, J. M., Sweatman, H. P. A., Reader, S. E. 1996. What the pelagic stages of coral reef fishes are doing out in blue water: daytime field observations of larval behavioural capabilities. *Marine and Freshwater Research* **47**: 401-411.
- Leray, M., Beldade, R., Holbrook, S. J., Schmitt, R. J., Planes, S., Bernardi, G. 2010. Allopatric divergence and speciation in coral reef fish: the three-spot *Dascyllus*, *Dascyllus trimaculatus*, species complex. *Evolution* **64**: 1218-1230.
- Lessios, H. A. 2008. The Great American Schism: divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**: 63-91.
- Lester, S. E., Ruttenberg, B. I., Gaines, S. D., Kinlan, B. P. 2007. The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* **10**: 745-758.
- Librado, P., Rozas, J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* **25**: 1451-1452.
- Limburg, K. E. 2009. Aquatic ecosystem services. *In*: Likens, G. E. (editor). *Encyclopedia of inland waters*. Academic Press: Oxford. 25-30 pp.
- Lobo, B. 1919. Conferência sobre a Ilha da Trindade. *Archivos do Museu Nacional* **22**: 105-169.
- Ludt, W. B., Bernal, M. A., Bowen, B. W., Rocha, L. A. 2012. Living in the past: phylogeography and population histories of Indo-Pacific wrasses (genus *Halichoeres*) in shallow lagoons versus outer reef slopes. *PLoS ONE* **7**: e38042.
- Luiz, O. J., Allen, A. P., Robertson, D. R., Floeter, S. R., Kulbicki, M., Vigliola, L., Becheler, R., Madin, J. S. 2013. Adult and larval traits as determinants of geographic range size among tropical reef fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 16498-16502.
- Luiz, O. J., Madin, J. S., Robertson, D. R., Rocha, L. A., Wirtz, P., Floeter, S. R. 2012. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**: 1033-1040.

- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**: 373-387.
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press: Princeton.
- Macieira, R. M., Simon, T., Pimentel, C. R., Joyeux, J.-C. 2014. Isolation and speciation of tidepool fishes as a consequence of Quaternary sea-level fluctuations. *Environmental Biology of Fishes*: 1-9.
- Marjoram, P., Donnelly, P. 1994. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in subdivided populations and implications for early human evolution. *Genetics* **136**: 673-683.
- Martins, A. S., Olavo, G., Costa, P. A. S. 2005a. A pesca de linha de alto mar realizada por frotas sediadas no Espírito Santo, Brasil. *In*: Costa, P. A. S., Martins, A. S., Olavo, G. (editores). Pesca e potenciais de exploração de recursos vivos na região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Museu Nacional: Rio de Janeiro. 35-55 pp.
- Martins, A. S., Olavo, G., Costa, P. A. S. 2005b. Recursos demersais capturados com espinhel de fundo no talude superior da região entre Salvador (BA) e o Cabo de São Tomé (RJ). *In*: Costa, P. A. S., Martins, A. S., Olavo, G. (editores). Pesca e potenciais de exploração de recursos vivos na região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Museu Nacional: Rio de Janeiro. 109-128 pp.
- Martins, A. S., Olavo, G., Costa, P. A. S. 2007. Padrões de distribuição e estrutura de comunidades de grandes peixes recifais na costa central do Brasil. *In*: Costa, P. A. S., Olavo, G., Martins, A. S. (editores). Biodiversidade da fauna marinha profunda na costa central brasileira. Museu Nacional: Rio de Janeiro. 45-61 pp.
- Matschiner, M., Salzburger, W. 2009. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows. *Bioinformatics* **25**: 1982-1983.
- Mazzei, E. F. 2013. Peixes da Cadeia Vitória-Trindade. Dissertação de mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, BA. 155 p.
- Meiklejohn, C. D., Montooth, K. L., Rand, D. M. 2007. Positive and negative selection on the mitochondrial genome. *Trends in Genetics* **23**: 259-263.
- Miranda-Ribeiro, A. 1919. A fauna vertebrada da Ilha da Trindade. *Archivos do Museu Nacional* **22**: 169-194.
- MMA. 2007. Áreas prioritárias para conservação, uso sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira: atualização - Portaria MMA nº 9, de 23 de janeiro de 2007. MMA/SBF: Brasília.
- Moberg, F., Folke, C. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics* **29**: 215-233.
- Moberg, F., Ronnback, P. 2003. Ecosystem services of the tropical seascape: interactions, substitutions and restoration. *Ocean & Coastal Management* **46**: 27-46.
- Mora, C., Andréfouët, S., Costello, M. J., Kranenburg, C., Rollo, A., Veron, J., Gaston, K. J., Myers, R. A. 2006. Coral reefs and the global network of marine protected areas. *Science* **312**: 1750-1751.
- Mora, C., Sale, P. F. 2002. Are populations of coral reef fish open or closed? *Trends in Ecology & Evolution* **17**: 422-428.
- Mora, C., Treml, E. A., Roberts, J., Crosby, K., Roy, D., Tittensor, D. P. 2012. High connectivity among habitats precludes the relationship between dispersal and range size in tropical reef fishes. *Ecography* **35**: 89-96.

- Morgan, W. J. 1983. Hotspot tracks and the early rifting of the Atlantic. *Tectonophysics* **94**: 123-139.
- Motoki, A., Motoki, K. F., Melo, D. P. 2012. Caracterização da morfologia submarina da Cadeia Vitória-Trindade e áreas adjacentes, ES, com base na batimetria predita do TOPO versão 14.1. *Revista Brasileira de Geomorfologia* **13**: 151-170.
- Mullineaux, L. S., Mills, S. W. 1997. A test of the larval retention hypothesis in seamount-generated flows. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **44**: 745-770.
- Munday, P. L., Dixson, D. L., Donelson, J. M., Jones, G. P., Pratchett, M. S., Devitsina, G. V., Døving, K. B. 2009. Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 1848-1852.
- Murray, G. 1902. The voyage southward of the 'Discovery': from Madeira to the Cape. *The Geographical Journal* **19**: 423-435.
- Nichols, J. T., Murphy, R. C. 1914. Fishes from South Trinidad Islet. *Bulletin of American Museum of Natural History* **33**: 261-266.
- O'Dea, A., Jackson, J. B. C., Fortunato, H., Smith, J. T., D'Croz, L., Johnson, K. G., Todd, J. A. 2007. Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 5501-5506.
- O'Hara, T. D., Consalvey, M., Lavrado, H. P., Stocks, K. I. 2010. Environmental predictors and turnover of biota along a seamount chain. *Marine Ecology* **31**: 84-94.
- Olavo, G., Costa, P. A. S., Martins, A. S., Ferreira, B. P. 2011. Shelf-edge reefs as priority areas for conservation of reef fish diversity in the tropical Atlantic. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **21**: 199-209.
- Paiva, P. C. 2006. Filo Annelida. Classe Polychaeta. *In*: Lavrado, H. P., Ignacio, B. L. (editores). Biodiversidade bentônica da região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Museu Nacional: Rio de Janeiro. 261-298 pp.
- Palumbi, S. R. 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications* **13**: 146-158.
- Paris, C. B., Cowen, R. K. 2004. Direct evidence of a biophysical retention mechanism for coral reef fish larvae. *Limnology and Oceanography* **49**: 1964-1979.
- Parker, T., Tunnicliffe, V. 1994. Dispersal strategies of the biota on an oceanic seamount: implications for ecology and biogeography. *Biological Bulletin* **187**: 336-345.
- Patchineelam, S. R., Smoak, J. M. 1999. Sediment accumulation rates along the inner eastern Brazilian continental shelf. *Geo-Marine Letters* **19**: 196-201.
- Paulay, G. 1990. Effects of late Cenozoic sea-level fluctuations on the bivalve faunas of tropical oceanic islands. *Paleobiology*: 415-434.
- Paulay, G., Meyer, C. 2002. Diversification in the tropical Pacific: comparisons between marine and terrestrial systems and the importance of founder speciation. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 922-934.
- Peakall, R., Smouse, P. E. 2012. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* **28**: 2537-2539.
- Peeters, F. J. C., Acheson, R., Brummer, G.-J. A., de Ruijter, W. P. M., Schneider, R. R., Ganssen, G. M., Ufkes, E., Kroon, D. 2004. Vigorous exchange between the Indian and Atlantic oceans at the end of the past five glacial periods. *Nature* **430**: 661-665.

- Pellissier, L., Leprieur, F., Parravicini, V., Cowman, P. F., Kulbicki, M., Litsios, G., Olsen, S. M., Wisz, M. S., Bellwood, D. R., Mouillot, D. 2014. Quaternary coral reef refugia preserved fish diversity. *Science* **344**: 1016-1019.
- Pereira-Filho, G. H., Amado-Filho, G. M., Guimarães, S. M. P. B., Moura, R. L., Sumida, P. Y. G., Abrantes, D. P., Bahia, R. G., Güth, A. Z., Jorge, R. R., Francini-Filho, R. B. 2011a. Reef fish and benthic assemblages of the Trindade and Martin Vaz island group, Southwestern Atlantic. *Brazilian Journal of Oceanography* **59**: 201-212.
- Pereira-Filho, G. H., Amado-Filho, G. M., Moura, R. L., Bastos, A. C., Guimarães, S. M. P. B., Salgado, L. T., Francini-Filho, R. B., Bahia, R. G., Abrantes, D. P., Guth, A. Z., Brasileiro, P. S. 2011b. Extensive rhodolith beds cover the summits of southwestern Atlantic Ocean seamounts. *Journal of Coastal Research*: 261-269.
- Peterson, R. G., Stramma, L. 1991. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography* **26**: 1-73.
- Pimentel, F. P. 2012. A Corrente do Brasil e a Corrente de Contorno Intermediária na região da Cadeia Vitória-Trindade. Dissertação de mestrado. COPPE, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, RJ. 89 p.
- Pinheiro, H. T., Camilato, V., Gasparini, J. L., Joyeux, J.-C. 2009. New records of fishes for Trindade-Martin Vaz oceanic insular complex, Brazil. *Zootaxa* **2298**: 45-54.
- Pinheiro, H. T., Ferreira, C. E. L., Joyeux, J.-C., Santos, R. G., Horta, P. A. 2011. Reef fish structure and distribution in a south-western Atlantic Ocean tropical island. *Journal of Fish Biology* **79**: 1984-2006.
- Pinheiro, H. T., Gasparini, J. L., Joyeux, J.-C. 2010a. Reef fish mass mortality event in an isolated island off Brazil, with notes on recent similar events at Ascension, St Helena and Maldives. *Marine Biodiversity Records* **3**: e47.
- Pinheiro, H. T., Joyeux, J.-C., Moura, R. L. no prelo-a. Reef oases in a seamount chain in the South-Western Atlantic. *Coral Reefs*.
- Pinheiro, H. T., Martins, A. S., Gasparini, J. L. 2010b. Impact of commercial fishing on Trindade Island and Martin Vaz Archipelago, Brazil: characteristics, conservation status of the species involved and prospects for preservation. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **53**: 1417-1423.
- Pinheiro, H. T., Mazzei, E., Moura, R. L., Amado-Filho, G. M., Carvalho-Filho, A., Braga, A. C., Costa, P. A. S., Ferreira, B. P., Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Francini-Filho, R. B., Gasparini, J. L., Macieira, R. M., Martins, A. S., Olavo, G., Pimentel, C. R., Rocha, L. A., Sazima, I., Simon, T., Teixeira, J. B., Xavier, L. B., Joyeux, J.-C. no prelo-b. Fishes of the Vitória-Trindade Seamount Chain, Southwestern Atlantic. *PLoS ONE*.
- Planes, S., Jones, G. P., Thorrold, S. R. 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 5693-5697.
- Posada, D., Crandall, K. A. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 37-45.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**: 945-959.
- Pyle, R. L. 2000. Assessing undiscovered fish biodiversity on deep coral reefs using advanced self-contained diving technology. *Marine Technology Society Journal* **34**: 82-91.
- Rambaut, A., Drummond, A. J. 2009. Tracer version 1.5. Disponível em <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.

- Reece, J. S., Bowen, B. W., Joshi, K., Goz, V., Larson, A. 2010. Phylogeography of two moray eels indicates high dispersal throughout the Indo-Pacific. *Journal of Heredity* **101**: 391-402.
- Renshaw, M., Portnoy, D., Gold, J. 2010. PCR primers for nuclear-encoded microsatellites of the groupers *Cephalopholis fulva* (coney) and *Epinephelus guttatus* (red hind). *Conservation Genetics* **11**: 1197-1202.
- Riginos, C., Douglas, K. E., Jin, Y., Shanahan, D. F., Tremblay, E. A. 2011. Effects of geography and life history traits on genetic differentiation in benthic marine fishes. *Ecography* **34**: 566-575.
- Roberts, C. M. 1997. Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science* **278**: 1454-1457.
- Robertson, D. R. 1973. Field observations on the reproductive behaviour of a pomacentrid fish, *Acanthochromis polyacanthus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **32**: 319-324.
- Robertson, D. R. 1998. Do coral-reef fish faunas have a distinctive taxonomic structure? *Coral Reefs* **17**: 179-186.
- Robertson, D. R. 2001. Population maintenance among tropical reef fishes: inferences from small-island endemics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**: 5667-5670.
- Robertson, D. R., Green, D. G., Victor, B. C. 1988. Temporal coupling of production and recruitment of larvae of a Caribbean reef fish. *Ecology* **69**: 370-381.
- Rocha, L. A. 2002. Brazilian reef fishes. *In*: Humann, P., DeLoach, N. (editores). Reef fish identification: Florida, Caribbean and Bahamas. New World Publications: Jacksonville. 462-479 pp.
- Rocha, L. A. 2003. Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. *Journal of Biogeography* **30**: 1161-1171.
- Rocha, L. A., Bowen, B. W. 2008. Speciation in coral-reef fishes. *Journal of Fish Biology* **72**: 1101-1121.
- Rocha, L. A., Rocha, C. R., Robertson, D. R., Bowen, B. W. 2008. Comparative phylogeography of Atlantic reef fishes indicates both origin and accumulation of diversity in the Caribbean. *BMC Evolutionary Biology* **8**: 157.
- Rocha, L. A., Rosa, I. L. 2001. Baseline assessment of reef fish assemblages of Parcel Manuel Luiz Marine State Park, Maranhão, north-east Brazil. *Journal of Fish Biology* **58**: 985-998.
- Rocha, L. A., Rosa, I. L., Feitoza, B. M. 2000. Sponge-dwelling fishes of Northeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes* **59**: 453-458.
- Rodrigues, R. R., Rothstein, L. M., Wimbush, M. 2007. Seasonal variability of the South Equatorial Current Bifurcation in the Atlantic Ocean: a numerical study. *Journal of Physical Oceanography* **37**: 16-30.
- Rogers, A. R., Harpending, H. C. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* **9**: 552-569.
- Rosenblum, B. B., Oaks, F., Menchen, S., Johnson, B. 1997. Improved single-strand DNA sizing accuracy in capillary electrophoresis. *Nucleic Acids Research* **25**: 3925-3929.
- Ross, L. G., Ross, B. 2008. Anaesthetic and sedative techniques for aquatic animals. Blackwell Publishing: Oxford.
- Rowden, A. A., Dower, J. F., Schlacher, T. A., Consalvey, M., Clark, M. R. 2010. Paradigms in seamount ecology: fact, fiction and future. *Marine Ecology* **31**: 226-241.

- Saenz-Agudelo, P., Jones, G. P., Thorrold, S. R., Planes, S. 2009. Estimating connectivity in marine populations: an empirical evaluation of assignment tests and parentage analysis under different gene flow scenarios. *Molecular Ecology* **18**: 1765-1776.
- Saenz-Agudelo, P., Jones, G. P., Thorrold, S. R., Planes, S. 2011. Connectivity dominates larval replenishment in a coastal reef fish metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**: 2954-2961.
- Sale, P. F. 1978. Coexistence of coral reef fishes: a lottery for living space. *Environmental Biology of Fishes* **3**: 85-102.
- Sale, P. F. 1980a. Assemblages of fish on patch reefs: predictable or unpredictable? *Environmental Biology of Fishes* **5**: 243-249.
- Sale, P. F. 1980b. The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **18**: 367-421.
- Sale, P. F. 1991. Reef fish communities: open nonequilibrium systems. *In*: Sale, P. F. (editor). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press: San Diego. 564-598 pp.
- Sale, P. F., Van Lavieren, H., Ablan Lagman, M. C., Atema, J., Butler, M., Fauvelot, C., Hogan, J. D., Jones, G. P., Lindeman, K. C., Paris, C. B., Steneck, R., Stewart, H. L. 2010. Preserving reef connectivity: a handbook for marine protected area managers. Connectivity Working Group, Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program, UNU-INWEH.
- Salzburger, W., Ewing, G. B., Von Haeseler, A. 2011. The performance of phylogenetic algorithms in estimating haplotype genealogies with migration. *Molecular Ecology* **20**: 1952-1963.
- Samhuri, J. F. 2009. Food supply influences offspring provisioning but not density-dependent fecundity in a marine fish. *Ecology* **90**: 3478-3488.
- Sandin, S. A., Vermeij, M. J. A., Hurlbert, A. H. 2008. Island biogeography of Caribbean coral reef fish. *Global Ecology and Biogeography* **17**: 770-777.
- Santa Brígida, E. L., Cunha, D. B., Rego, P. S., Sampaio, I., Schneider, H., Vallinoto, M. 2007. Population analysis of *Scomberomorus cavalla* (Cuvier, 1829) (Perciformes, Scombridae) from the northern and northeastern coast of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **67**: 919-924.
- Schmid, C., Schäfer, H., Zenk, W. 1995. The Vitória Eddy and its relation to the Brazil Current. *Journal of Physical Oceanography* **25**: 2532-2546.
- Schneider, S., Excoffier, L. 1999. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA. *Genetics* **152**: 1079-1089.
- Scott, S. D. 2007. The dawning of deep sea mining of metallic sulfides: the geologic perspective. *In*: *Proceedings of the Seventh ISOPE Ocean Mining Symposium*. The International Society of Offshore and Polar Engineers, Lisbon. 6-11 pp.
- Seidov, D., Haupt, B. J. 1997. Simulated ocean circulation and sediment transport in the North Atlantic during the Last Glacial Maximum and today. *Paleoceanography* **12**: 281-305.
- Seidov, D., Sarnthein, M., Statterger, K., Prien, R., Weinelt, M. 1996. North Atlantic ocean circulation during the last glacial maximum and subsequent meltwater event: a numerical model. *Journal of Geophysical Research* **101**: 16305-16332.
- Selkoe, K. A., Toonen, R. J. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* **9**: 615-629.

- Sequeira, F., Sodre, D., Ferrand, N., Bernardi, J., Sampaio, I., Schneider, H., Vallinoto, M. 2011. Hybridization and massive mtDNA unidirectional introgression between the closely related Neotropical toads *Rhinella marina* and *R. schneideri* inferred from mtDNA and nuclear markers. *BMC Evolutionary Biology* **11**: 264.
- Séret, B., Andreatta, J. V. 1992. Deep-sea fishes collected during Cruise MD-55 off Brazil. *Cybio* **16**: 81-100.
- Sevilla, R. G., Diez, A., Norén, M., Mouchel, O., Jérôme, M., Verrez-Bagnis, V., van Pelt, H., Favre-Krey, L., Krey, G., Bautista, J. M. 2007. Primers and polymerase chain reaction conditions for DNA barcoding teleost fish based on the mitochondrial cytochrome b and nuclear rhodopsin genes. *Molecular Ecology Notes* **7**: 730-734.
- Siddall, M., Rohling, E. J., Almogi-Labin, A., Hemleben, C., Meischner, D., Schmelzer, I., Smeed, D. A. 2003. Sea-level fluctuations during the last glacial cycle. *Nature* **423**: 853-858.
- Simon, T., Joyeux, J.-C., Pinheiro, H. T. 2013a. Fish assemblages on shipwrecks and natural rocky reefs strongly differ in trophic structure. *Marine Environmental Research* **90**: 55-65.
- Simon, T., Macieira, R. M., Joyeux, J.-C. 2013b. The shore fishes of the Trindade-Martin Vaz insular complex: an update. *Journal of Fish Biology* **82**: 2113-2127.
- Simpson, S. D., Meekan, M. G., Larsen, N. J., McCauley, R. D., Jeffs, A. 2010. Behavioral plasticity in larval reef fish: orientation is influenced by recent acoustic experiences. *Behavioral Ecology* **21**: 1098-1105.
- Skolotnev, S. G., Bylinskaya, M. E., Golovina, L. A., Ipat'eva, I. S. 2011. First data on the age of rocks from the central part of the Vitoria-Trindade Ridge (Brazil Basin, South Atlantic). *Doklady Earth Sciences* **437**: 316-322.
- Skolotnev, S. G., Peyve, A. A., Turko, N. N. 2010. New data on the structure of the Vitoria-Trindade seamount chain (Western Brazil Basin, South Atlantic). *Doklady Earth Sciences* **431**: 435-440.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*: 264-279.
- Slatkin, M., Hudson, R. R. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* **129**: 555-562.
- Smith, C. L. 1965. The patterns of sexuality and the classification of serranid fishes. *American Museum Novitates* **2207**: 1-20.
- Smith, W. H. F., Sandwell, D. T. 1997. Global sea floor topography from satellite altimetry and ship depth soundings. *Science* **277**: 1956-1962.
- Sogard, S. M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Science* **60**: 1129-1157.
- Soutelino, R. G., Gangopadhyay, A., Silveira, I. C. A. 2013. The roles of vertical shear and topography on the eddy formation near the site of origin of the Brazil Current. *Continental Shelf Research* **70**: 46-60.
- Soutelino, R. G., Silveira, I. C. A., Gangopadhyay, A., Miranda, J. A. 2011. Is the Brazil Current eddy-dominated to the north of 20°S? *Geophysical Research Letters* **38**: L03607.
- Sponaugle, S., Cowen, R. K. 1996. Larval supply and patterns of recruitment for two caribbean reef fishes *Stegastes partitus* and *Acanthurus bahianus*. *Marine and Freshwater Research* **47**: 433-447.

- Stobutzki, I. C. 1998. Interspecific variation in sustained swimming ability of late pelagic stage reef fish from two families (Pomacentridae and Chaetodontidae). *Coral Reefs* **17**: 111-119.
- Stobutzki, I. C., Bellwood, D. R. 1998. Nocturnal orientation to reefs by late pelagic stage coral reef fishes. *Coral Reefs* **17**: 103-110.
- Stramma, L., England, M. 1999. On the water masses and mean circulation of the South Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research* **104**: 20863-20883.
- Swearer, S. E., Caselle, J. E., Lea, D. W., Warner, R. R. 1999. Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature* **402**: 799-802.
- Swearer, S. E., Shima, J. S., Hellberg, M. E., Thorrold, S. R., Jones, G. P., Robertson, D. R., Morgan, S. G., Selkoe, K. A., Ruiz, G. M., Warner, R. R. 2002. Evidence of self-recruitment in demersal marine populations. *Bulletin of Marine Science* **70**: 251-271.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* **123**: 585-595.
- Taylor, M. S., Hellberg, M. E. 2003. Genetic evidence for local retention of pelagic larvae in a Caribbean reef fish. *Science* **299**: 107-109.
- Taylor, M. S., Hellberg, M. E. 2006. Comparative phylogeography in a genus of coral reef fishes: biogeographic and genetic concordance in the Caribbean. *Molecular Ecology* **15**: 695-707.
- Teske, P. R., Papadopoulos, I., Barker, N. P., McQuaid, C. D., Beheregaray, L. B. 2014. Mitonuclear discordance in genetic structure across the Atlantic/Indian Ocean biogeographical transition zone. *Journal of Biogeography* **41**: 392-401.
- Thiessen, R., Heath, D. 2007. Characterization of one trinucleotide and six dinucleotide microsatellite markers in bicolor damselfish, *Stegastes partitus*, a common coral reef fish. *Conservation Genetics* **8**: 983-985.
- Thompson, R., Munro, J. L. 1978. Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes: Serranidae (hinds and groupers). *Journal of Fish Biology* **12**: 115-146.
- Thresher, R. E. 1991. Geographic variability in the ecology of coral reef fishes: evidence, evolution and possible implications. *In*: Sale, P. F. (editor). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press: San Diego. 401-436 pp.
- Treml, E. A., Halpin, P. N., Urban, D. L., Pratson, L. F. 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology* **23**: 19-36.
- van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M., Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* **4**: 535-538.
- Vasconcelos, Y. 2012. Fertilizante marinho: uso de algas calcárias como adubo em lavouras de cana pode elevar a produtividade em até 50%. *Pesquisa FAPESP* **197**: 62-65.
- Vermeij, G. J. 1991. When biotas meet: understanding biotic interchange. *Science* **253**: 1099-1104.
- Vermeij, G. J. 1993. Biogeography of recently extinct marine species: implications for conservation. *Conservation Biology* **7**: 391-397.
- Victor, B. C. 1986. Duration of the planktonic larval stage of one hundred species of Pacific and Atlantic wrasses (family Labridae). *Marine Biology* **90**: 317-326.
- Victor, B. C. 1991. Settlement strategies and biogeography of reef fishes. *In*: Sale, P. F. (editor). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press: San Diego. 231-260 pp.

- Victor, B. C., Wellington, G. M. 2000. Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **205**: 241-248.
- Vila-Nova, D. A., Ferreira, C. E. L., Barbosa, F. G., Floeter, S. R. 2014. Reef fish hotspots as surrogates for marine conservation in the Brazilian coast. *Ocean & Coastal Management* **102**: 88-93.
- Villas-Boas, A. B., Riosmena-Rodriguez, R., Amado-Filho, G. M., Maneveldt, G. W., Figueiredo, M. A. O. 2009. Rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales; Rhodophyta) from Espírito Santo State, Brazil, including the description of *L. depressum* sp. nov. *Phycologia* **48**: 237-248.
- Waples, R. S., Gaggiotti, O. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* **15**: 1419-1439.
- Weersing, K., Toonen, R. J. 2009. Population genetics, larval dispersal, and connectivity in marine systems. *Marine Ecology Progress Series* **393**: 1-12.
- Wellington, G. M., Victor, B. C. 1989. Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae). *Marine Biology* **101**: 557-567.
- Wenz, H.-M., Robertson, J. M., Menchen, S., Oaks, F., Demorest, D. M., Scheibler, D., Rosenblum, B. B., Wike, C., Gilbert, D. A., Efcavitch, J. W. 1998. High-precision genotyping by denaturing capillary electrophoresis. *Genome Research* **8**: 69-80.
- Werner, F. E., Cowen, R. K., Paris, C. B. 2007. Coupled biological and physical models: present capabilities and necessary developments for future studies of population connectivity. *Oceanography* **20**: 54-69.
- Wessel, P., Sandwell, D. T., Kim, S.-S. 2010. The global seamount census. *Oceanography* **23**: 24-33.
- Williams, D. A., Purcell, J., Hughes, C. R., Cowen, R. K. 2003. Polymorphic microsatellite loci for population studies of the bicolor damselfish, *Stegastes partitus* (Pomacentridae). *Molecular Ecology Notes* **3**: 547-549.
- Wilson, D. T., Meekan, M. G. 2002. Growth-related advantages for survival to the point of replenishment in the coral reef fish *Stegastes partitus* (Pomacentridae). *Marine Ecology Progress Series* **231**: 247-260.
- Wilson, R. R., Kaufmann, R. S. 1987. Seamount biota and biogeography. *Geophysical Monograph* **43**: 355-377.
- Wolanski, E., Asaeda, T., Tanaka, A., Deleersnijder, E. 1996. Three-dimensional island wakes in the field, laboratory experiments and numerical models. *Continental Shelf Research* **16**: 1437-1452.
- Wolanski, E., Hamner, W. M. 1988. Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science* **241**: 177-181.
- Wolanski, E., Imberger, J., Heron, M. L. 1984. Island wakes in shallow coastal waters. *Journal of Geophysical Research* **89**: 10553-10569.
- Wright, K. J., Higgs, D. M., Belanger, A. J., Leis, J. M. 2005. Auditory and olfactory abilities of pre-settlement larvae and post-settlement juveniles of a coral reef damselfish (Pisces: Pomacentridae). *Marine Biology* **147**: 1425-1434.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* **28**: 114-138.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Human Genetics* **15**: 323-354.

APÊNDICE I

Uma biblioteca enriquecida com microssatélites foi construída para *Stegastes pictus* usando um protocolo adaptado de Billotte *et al.* (1999). O DNA genômico de um indivíduo foi extraído utilizando o kit *Wizard Genomic Purification* (Promega Corp., Madison, WI, USA) e a quantificação do DNA foi realizada por comparação com o marcador de peso molecular *Low DNA Mass Ladder* (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). Aproximadamente 250 ng de DNA foi completamente digerido com a enzima de restrição *AfaI* (10 U/ μ l) (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). Os fragmentos foram ligados aos adaptadores *Rsa21* (5'-CTCTTGCTTACGCGTGGACTA-3') e *Rsa25* (5'-TAGTCCACGCGTAAGCAAGAGCACA-3'), usando a enzima T4 DNA ligase, e amplificados através de PCR com o iniciador *Rsa21* (10 μ M) em uma reação de 50 μ l. O perfil térmico da reação de PCR consistiu em um período inicial de desnaturação a 94 °C por 4 min, seguido por 20 ciclos de desnaturação a 94 °C por 30 s, hibridização a 60 °C por 1 min e extensão a 72 °C por 1 min, com um período final de extensão a 72 °C por 8 min.

Os fragmentos de DNA amplificados (~200–1.200 pb) foram enriquecidos com microssatélites dinucleotídeos através de hibridização com coquetéis de sondas oligonucleotídicas [(CT)₈ e (GT)₈] biotinizadas na extremidade 5' e capturadas através de microesferas magnéticas revestidas de estreptavidina (Promega Corporation, Madison, WI, USA). Fragmentos enriquecidos foram novamente amplificados através de PCR com o iniciador *Rsa21* (10 μ M), ligados ao vetor pGEM-T Easy (Promega Corporation) e transformados em células competentes de *Escherichia coli* XL1-Blue (Stratagene, La Jolla, CA, USA). Sessenta clones foram isolados utilizando o gene β -galactosidase e sequenciados nos sentidos direto e reverso usando o kit *BigDye Terminator v3.1* (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA), no sequenciador automático *3500 Genetic Analyzer* (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA).

As extremidades das sequências com baixa qualidade foram removidos. As sequências direta e reversa foram alinhadas e trimadas e foi realizado o *contig* no software Cap3 Assembly (Lars Smits and Biomatters Ltd.). As sequências foram escaneadas quanto a presença de repetições em *tandem* utilizando o software Phobos Tandem Repeat Finder (Christoph Mayer, não-publicado). Em 35 clones foram encontradas sequências do tipo microssatélites com pelo menos 6 repetições di-nucleotídeas não-interrompidas e foi possível desenhar

iniciadores nas regiões flanqueadoras. Para isso, foi utilizado o programa Primer3, onde foi permitido diferença de no máximo 3 °C na temperatura de desnaturação dos iniciadores, conteúdo GC entre 40 e 60 % e tamanho dos fragmentos entre 100 e 300 pb (Rozen & Skaletsky, 2000). Adicionalmente, seis marcadores desenvolvidos para *S. partitus* foram caracterizados em *S. pictus*. Os iniciadores foram testados através de PCR, utilizando 30 indivíduos coletados no mesmo local. Aqueles que amplificaram em todos os indivíduos foram avaliados quanto ao polimorfismo através de eletroforese em gel de acrilamida 6 %. Ao final, oito marcadores desenvolvidos para *S. pictus* (Spi03, Spi29, Spi43, Spi45, Spi49, Spi50, Spi53 e Spi60) (Tabela A1) e quatro desenvolvidos para *S. partitus* [SpGGA7 (Thiessen & Heath, 2007), SpAAC33, SpAAC42 (tri-nucleotídeos) e SpGATA40 (tetra-nucleotídeo) (Williams et al., 2003)] foram selecionados, com base no sucesso de amplificação e no nível de polimorfismo, para serem usados na genotipagem.

Tabela A1: Marcadores microssatélites desenvolvidos para *Stegastes pictus*. Os valores de tamanho dos alelos representam os resultados de 30 indivíduos coletados na mesma população, os quais foram utilizados nos testes de amplificação e polimorfismo.

<i>Loci</i>		Sequência dos iniciadores (5'-3')	Tipo de repetição	Tamanho dos alelos (pb)
SPI03	F	AACTCGTAGCTTCACACCGG	(TG) ₆	93–101
	R	TCATTAATAATGTGCCTCGGTGC		
SPI29	F	ACTAAGTTTGTCTATGTGCCTT	(GT) ₁₁	180–236
	R	GCGAAGGTCCCATCTGATC		
SPI43	F	AGTAGCTCGCCTCAACTAACG	(AC) ₉	90–110
	R	CTCGAGTGCCACAGCTCC		
SPI45	F	GTTCTTCTTTCGCGGTGGTG	(AC) ₉	92–118
	R	CCCGGAGATGTTGGTGTCTG		
SPI49	F	TGCGGTTGGATGAAACAGGT	(CA) ₇	128–146
	R	CAGGTCTGCTCAGTTTCCGT		
SPI50	F	CAAAGATGCTACATCACC	(CA) ₁₁	162–178
	R	CTGATTACCAGGCAATGATT		
SPI53	F	AGAGCAGCTCAGAGTGCTTG	(TG) ₈ (CG) ₁ (TG) ₁₅	212–316
	R	GGCGCTAACACTGTAAGGGT		
SPI60	F	GAGCGATGCAGGGACAAAGA	(AC) ₈	159–195
	R	CTCTCTGAGCTGGAGGGCTA		

Referências

- Billotte, N., Lagoda, P. J. L., Risterucci, A.-M., Baurens, F.-C. 1999. Microsatellite-enriched libraries: applied methodology for the development of SSR markers in tropical crops. *Fruits* **54**: 277-288.
- Rozen, S., Skaletsky, H. J. 2000. Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. *In*: Misener, S., Krawetz, S. A. (editores). *Bioinformatics: methods and protocols*. Humana Press: Totowa. 365-386 pp.
- Thiessen, R., Heath, D. 2007. Characterization of one trinucleotide and six dinucleotide microsatellite markers in bicolor damselfish, *Stegastes partitus*, a common coral reef fish. *Conservation Genetics* **8**: 983-985.
- Williams, D. A., Purcell, J., Hughes, C. R., Cowen, R. K. 2003. Polymorphic microsatellite loci for population studies of the bicolor damselfish, *Stegastes partitus* (Pomacentridae). *Molecular Ecology Notes* **3**: 547-549.

APÊNDICE II

Diversidade genética observada em marcadores microssatélites nas populações de *Cephalopholis fulva* (12 loci) ao longo da Cadeia Vitória-Trindade. N = número de indivíduos analisados; Na = número de alelos observados; Ne = número efetivo de alelos; Np = número de alelos privados; I = índice de Shannon; Ho = heterozigosidade observada; He = heterozigosidade esperada.

População	Locus	N	Na	Ne	Np	I	Ho	He
Abrolhos	RH_034	30	12	6,9	0	2,12	0,833	0,856
	Cfu23	30	9	2,8	0	1,48	0,7	0,644
	Cfu70	30	5	3,2	0	1,32	0,767	0,689
	Cfu75	30	15	7,9	0	2,31	0,867	0,873
	RH_004	30	6	2,3	0	1,19	0,567	0,564
	Cfu69	30	5	1,5	0	0,7	0,367	0,322
	Cfu72	30	13	7,7	0	2,26	0,933	0,869
	Cfu92	29	8	3,4	0	1,59	0,828	0,704
	RH_002	30	23	17,3	1	2,97	0,933	0,942
	Cfu21	30	19	11,5	0	2,7	0,9	0,913
	Cfu52	30	11	4	1	1,78	0,733	0,751
	Cfu57	30	7	4,7	0	1,68	0,767	0,786
Espírito Santo	RH_034	27	13	7,4	0	2,21	0,889	0,866
	Cfu23	27	8	3,6	1	1,55	0,741	0,719
	Cfu70	27	8	3	1	1,37	0,852	0,67
	Cfu75	27	14	8,9	1	2,35	0,926	0,888
	RH_004	27	6	3,2	0	1,42	0,667	0,686
	Cfu69	27	6	1,9	0	0,98	0,556	0,475
	Cfu72	26	13	9	0	2,37	0,808	0,889
	Cfu92	27	7	2,7	0	1,4	0,667	0,634
	RH_002	27	20	13,8	0	2,81	0,963	0,927
	Cfu21	27	15	10,7	0	2,51	0,926	0,907
	Cfu52	27	12	3,9	2	1,77	0,667	0,744
	Cfu57	27	8	4,3	0	1,65	0,778	0,769
Vitória	RH_034	37	15	7,1	1	2,23	0,811	0,86
	Cfu23	37	10	3,7	0	1,6	0,676	0,73
	Cfu70	36	7	3,2	1	1,38	0,694	0,69
	Cfu75	34	15	10,3	2	2,47	0,912	0,903
	RH_004	37	8	2,4	2	1,29	0,568	0,591
	Cfu69	37	5	2,3	1	1,07	0,541	0,566
	Cfu72	37	14	8,2	0	2,33	0,892	0,878
	Cfu92	36	8	2,8	0	1,44	0,583	0,64
	RH_002	37	32	21,9	3	3,26	0,919	0,954
	Cfu21	37	19	11,1	0	2,66	0,973	0,91

População	Locus	N	Na	Ne	Np	I	Ho	He
Jaseur Leste	Cfu52	37	11	3,8	0	1,7	0,811	0,739
	Cfu57	37	7	4,4	0	1,63	0,757	0,771
	RH_034	10	10	8,7	1	2,22	1	0,885
	Cfu23	10	8	5,6	0	1,86	0,8	0,82
	Cfu70	10	5	3,1	0	1,3	0,8	0,68
	Cfu75	10	11	9,1	0	2,3	0,8	0,89
	RH_004	10	4	1,7	0	0,83	0,5	0,415
	Cfu69	10	3	2,1	0	0,89	0,6	0,515
	Cfu72	10	10	8	0	2,18	1	0,875
	Cfu92	10	7	2,9	0	1,44	0,8	0,655
	RH_002	10	17	15,4	0	2,79	1	0,935
	Cfu21	10	9	6,5	0	2,01	0,9	0,845
	Cfu52	10	8	4	0	1,73	0,7	0,75
Davis	Cfu57	10	6	4,3	0	1,57	0,8	0,765
	RH_034	27	14	7,3	2	2,21	0,889	0,862
	Cfu23	28	11	4	0	1,74	0,75	0,753
	Cfu70	28	6	3,4	0	1,37	0,536	0,707
	Cfu75	28	11	7,2	0	2,16	0,75	0,861
	RH_004	28	7	2,5	0	1,27	0,571	0,592
	Cfu69	28	8	2,1	2	1,15	0,607	0,513
	Cfu72	27	15	7,8	1	2,33	0,852	0,872
	Cfu92	28	7	3,4	0	1,52	0,714	0,707
	RH_002	28	26	19,4	2	3,1	0,964	0,948
	Cfu21	27	15	7,6	0	2,37	0,889	0,868
	Cfu52	28	10	4,4	0	1,79	0,786	0,775
	Cfu57	28	7	4	0	1,56	0,786	0,752
Dogressa	RH_034	6	5	3	0	1,31	0,667	0,667
	Cfu23	6	4	2,7	0	1,13	0,5	0,625
	Cfu70	6	3	2,9	0	1,08	0,833	0,653
	Cfu75	6	6	4,5	0	1,63	0,833	0,778
	RH_004	6	5	3,1	0	1,36	0,833	0,681
	Cfu69	6	4	1,7	0	0,84	0,5	0,417
	Cfu72	6	6	4,8	0	1,68	1	0,792
	Cfu92	6	6	4,8	0	1,68	1	0,792
	RH_002	6	10	8	0	2,21	1	0,875
	Cfu21	6	11	10,3	0	2,37	1	0,903
	Cfu52	6	4	2,4	0	1,08	0,667	0,583
	Cfu57	6	5	3,6	0	1,42	0,833	0,722
	Columbia	RH_034	2	3	2,7	0	1,04	0,5
Cfu23		2	2	1,6	0	0,56	0,5	0,375
Cfu70		2	2	2	0	0,69	1	0,5
Cfu75		2	2	1,6	0	0,56	0,5	0,375
RH_004		2	2	1,6	0	0,56	0,5	0,375
Cfu69		2	3	2,7	0	1,04	1	0,625

População	Locus	N	Na	Ne	Np	I	Ho	He
Trindade	Cfu72	2	3	2,7	0	1,04	0,5	0,625
	Cfu92	2	3	2,7	0	1,04	1	0,625
	RH_002	2	4	4	0	1,39	1	0,75
	Cfu21	2	4	4	0	1,39	1	0,75
	Cfu52	2	3	2,7	0	1,04	1	0,625
	Cfu57	2	4	4	0	1,39	1	0,75
	RH_034	45	15	7,4	1	2,25	0,911	0,865
	Cfu23	46	14	4,5	1	1,87	0,761	0,78
	Cfu70	46	8	3,8	0	1,55	0,696	0,737
	Cfu75	46	17	7,6	0	2,29	0,848	0,868
	RH_004	46	7	2,3	0	1,26	0,587	0,572
	Cfu69	46	6	1,8	0	0,93	0,457	0,444
	Cfu72	46	12	7,3	0	2,15	0,848	0,864
	Cfu92	46	8	2,8	0	1,4	0,565	0,637
	RH_002	46	27	17,3	0	3,04	0,978	0,942
Martin Vaz	Cfu21	46	19	12,4	1	2,67	0,957	0,92
	Cfu52	46	13	4,3	0	1,88	0,761	0,768
	Cfu57	46	8	4,5	1	1,7	0,783	0,78
	RH_034	27	13	7,8	1	2,25	0,963	0,872
	Cfu23	27	12	5,1	1	1,91	0,741	0,802
	Cfu70	27	6	3,1	1	1,31	0,704	0,676
	Cfu75	27	14	7,6	1	2,26	0,889	0,868
	RH_004	27	6	2,7	0	1,3	0,704	0,624
	Cfu69	27	5	1,7	0	0,85	0,444	0,423
	Cfu72	22	11	6,9	0	2,1	0,636	0,855
	Cfu92	21	8	2,6	0	1,42	0,619	0,618
	RH_002	27	25	18	0	3,04	1	0,944
	Cfu21	27	18	12,9	0	2,72	0,926	0,922
	Cfu52	27	12	6,3	1	2,12	0,852	0,841
	Cfu57	27	8	4,9	0	1,76	0,852	0,795

Diversidade genética observada em marcadores microssatélites nas populações de *Stegastes pictus* (8 loci) ao longo da Cadeia Vitória-Trindade. N = número de indivíduos analisados; Na = número de alelos observados; Ne = número efetivo de alelos; Np = número de alelos privados; I = índice de Shannon; Ho = heterozigosidade observada; He = heterozigosidade esperada.

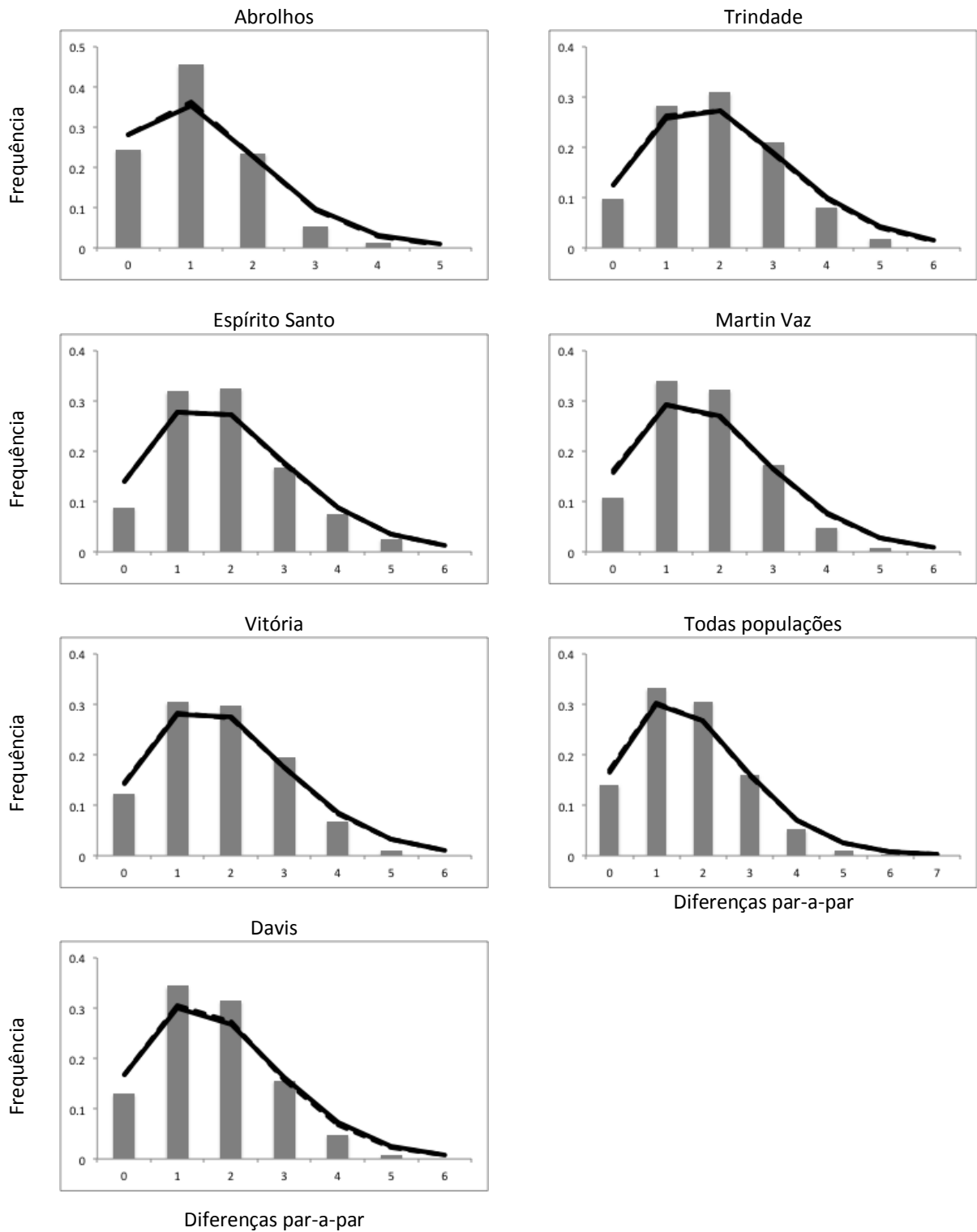
População	Locus	N	Na	Ne	Np	I	Ho	He
Abrolhos	SpGGA7	26	4	1,8	0	0,78	0,423	0,439
	Spi50	26	8	2,7	1	1,29	0,654	0,626
	Spi03	26	5	2	0	0,93	0,346	0,49
	Spi49	26	7	4,4	0	1,62	0,846	0,775
	SpAAC42	25	12	7,6	0	2,18	0,76	0,869
	Spi60	25	10	4,6	0	1,77	0,76	0,784
	Spi45	25	8	4,4	0	1,74	0,84	0,771
	Spi43	26	10	5,4	0	1,94	0,885	0,814
Espírito Santo	SpGGA7	39	5	1,8	0	0,84	0,359	0,443
	Spi50	39	7	2,3	0	1,17	0,615	0,562
	Spi03	39	6	2,4	0	1,13	0,564	0,586
	Spi49	39	7	4,9	0	1,7	0,718	0,794
	SpAAC42	39	15	8,5	0	2,35	0,872	0,882
	Spi60	39	13	4,9	2	1,95	0,769	0,797
	Spi45	39	11	4,8	0	1,83	0,769	0,793
	Spi43	39	12	5,5	1	1,97	0,923	0,819
Vitória	SpGGA7	29	5	1,9	0	0,91	0,517	0,487
	Spi50	29	6	2,2	0	1,07	0,517	0,555
	Spi03	30	5	2,3	0	1,01	0,633	0,563
	Spi49	30	7	4	0	1,54	0,633	0,75
	SpAAC42	30	15	8,1	1	2,32	0,967	0,876
	Spi60	29	13	5,4	3	2,02	0,862	0,814
	Spi45	30	11	6,7	2	2,08	0,867	0,85
	Spi43	29	9	4,6	0	1,77	0,759	0,782
Jaseur	SpGGA7	30	3	2,3	0	0,97	0,5	0,573
	Spi50	30	6	2,4	0	1,16	0,533	0,581
	Spi03	30	4	1,9	0	0,85	0,433	0,474
	Spi49	30	6	4,3	0	1,58	0,8	0,768
	SpAAC42	30	14	9,6	0	2,39	0,933	0,896
	Spi60	29	9	4,9	0	1,84	0,828	0,796
	Spi45	29	10	5,6	1	1,93	0,862	0,822
	Spi43	30	11	5	1	1,87	0,7	0,799
Davis	SpGGA7	22	4	1,9	0	0,86	0,318	0,462
	Spi50	21	5	2,6	0	1,13	0,667	0,615
	Spi03	22	6	2,1	0	1,03	0,5	0,529
	Spi49	22	7	3,5	0	1,47	0,773	0,717

População	Locus	N	Na	Ne	Np	I	Ho	He
Dogaressa	SpAAC42	22	14	10	0	2,45	0,864	0,9
	Spi60	22	11	4,9	2	1,95	0,773	0,798
	Spi45	22	6	4,5	0	1,62	0,591	0,78
	Spi43	22	8	4,9	0	1,76	0,909	0,794
	SpGGA7	10	2	1,3	0	0,42	0,3	0,255
	Spi50	10	4	2,6	0	1,11	0,7	0,61
	Spi03	10	4	2,4	0	1,01	0,8	0,585
	Spi49	10	6	4,8	0	1,66	0,8	0,79
Columbia	SpAAC42	10	5	4,1	0	1,48	0,6	0,755
	Spi60	10	7	5,7	0	1,82	0,8	0,825
	Spi45	10	7	4,7	0	1,71	0,7	0,785
	Spi43	10	7	5,3	0	1,78	1	0,81
	SpGGA7	2	1	1	0	0	0	0
	Spi50	2	3	2,7	0	1,04	1	0,625
	Spi03	2	2	1,6	0	0,56	0,5	0,375
	Spi49	2	4	4	0	1,39	1	0,75
Trindade	SpAAC42	2	4	4	0	1,39	1	0,75
	Spi60	2	2	1,6	0	0,56	0,5	0,375
	Spi45	2	4	4	0	1,39	1	0,75
	Spi43	2	3	2,7	0	1,04	1	0,625
	SpGGA7	40	5	1,8	0	0,89	0,475	0,433
	Spi50	40	7	3,2	0	1,37	0,75	0,687
	Spi03	40	6	2	0	0,99	0,525	0,512
	Spi49	40	7	3,9	0	1,53	0,75	0,746
Martin Vaz	SpAAC42	40	16	9,1	0	2,39	0,825	0,89
	Spi60	40	11	4,9	0	1,87	0,8	0,798
	Spi45	40	9	5,2	1	1,81	0,725	0,808
	Spi43	40	7	4,7	0	1,73	0,8	0,787
	SpGGA7	10	3	1,7	0	0,69	0,5	0,395
	Spi50	10	7	2,9	0	1,44	0,8	0,655
	Spi03	10	4	2,3	0	1,03	0,7	0,565
	Spi49	10	5	3,6	0	1,38	0,5	0,725
	SpAAC42	10	9	6,7	0	2,04	0,7	0,85
	Spi60	10	7	4,8	0	1,71	0,8	0,79
	Spi45	10	7	5	0	1,74	0,7	0,8
	Spi43	10	9	4,7	0	1,86	0,9	0,785

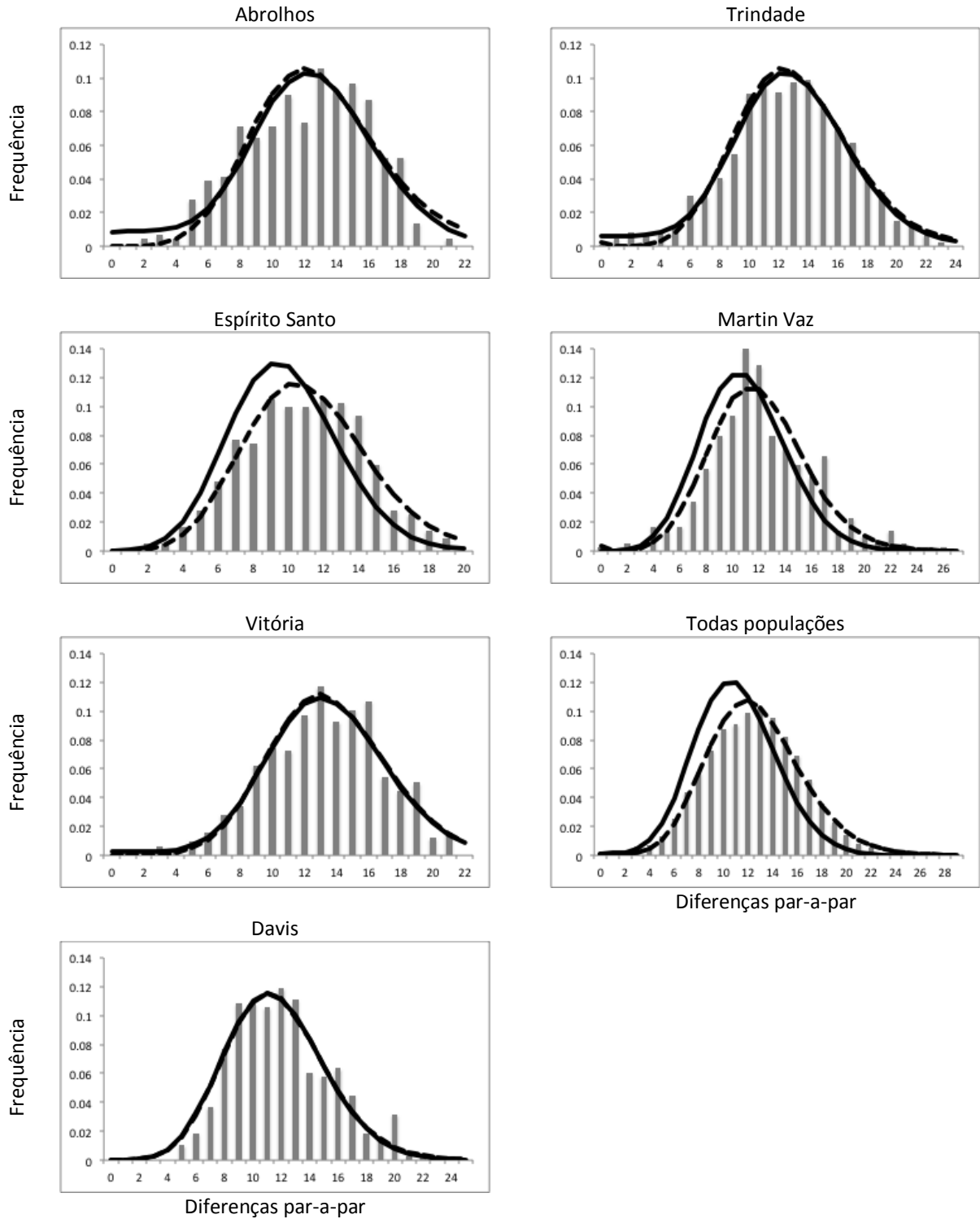
APÊNDICE III

Análises da distribuição *mismatch*. As barras representam as frequências das diferenças par-a-par observadas, a linha contínua representa os valores simulados para o modelo de expansão demográfica pura e linha pontilhada representa os valores simulados para o modelo de expansão espacial.

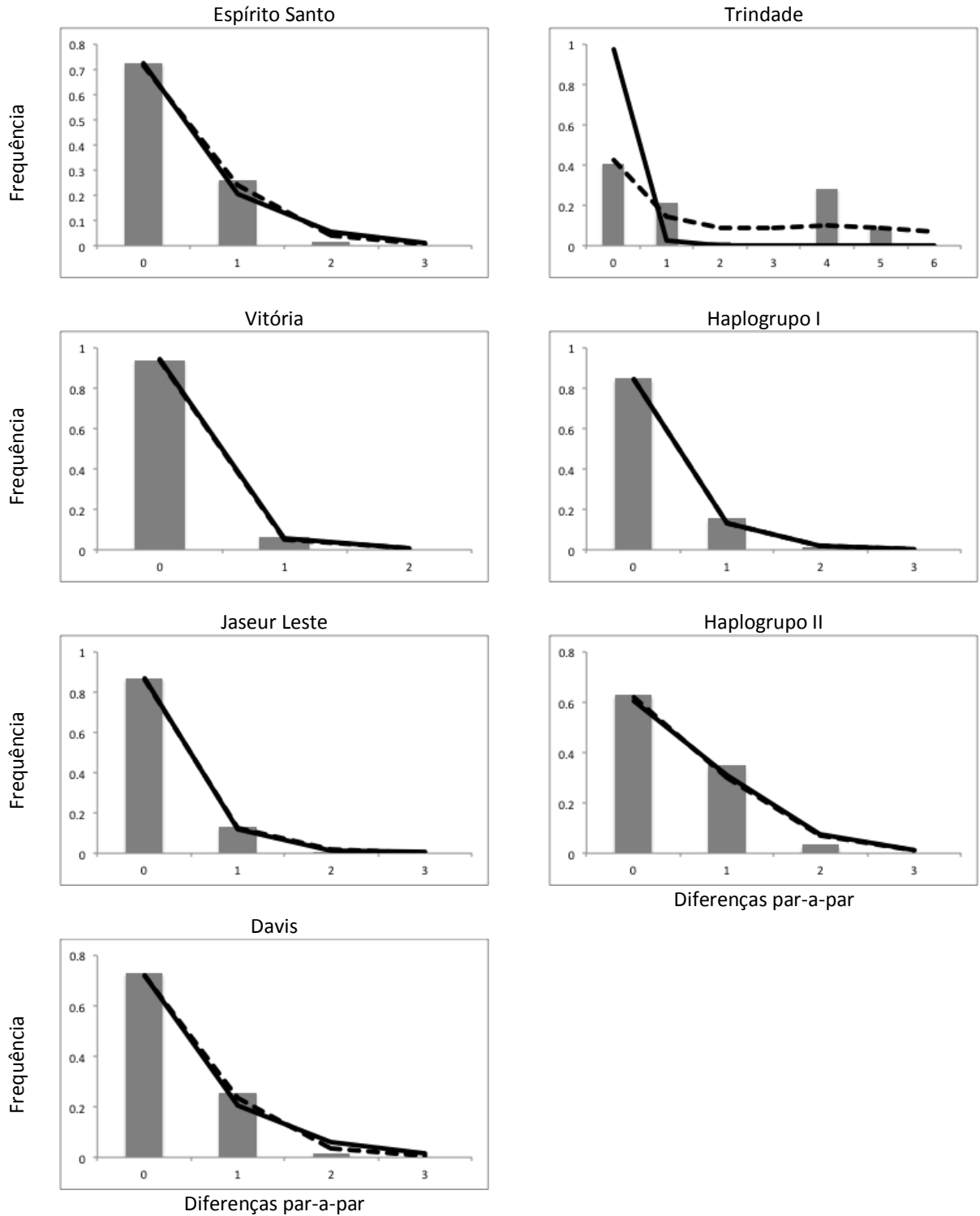
Cephalopholis fulva - Citocromo B



Cephalopholis fulva - Região Controle



Stegastes pictus - Citocromo B



Stegastes pictus - Região Controle

