UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

JULIANO GUERRA DE CASTRO

DETERMINANTES AMBIENTAIS DA DIVERSIDADE GENÉTICA DA FAUNA MARINHA BRASILEIRA: UMA META-ANÁLISE

São Cristóvão/SE
2026

JULIANO GUERRA DE CASTRO

DETERMINANTES AMBIENTAIS DA DIVERSIDADE GENÉTICA DA FAUNA MARINHA BRASILEIRA: UMA META-ANÁLISE

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Prof.ª Dr.ª Ana Paula Siqueira Dornellas.

São Cristóvão/SE

2026

“Our hearts are coral reefs in low tide / Love is the ocean we crave / Restlessly turning around and around / I am dancing towards transformation”

Björk - *Atom Dance*

AGRADECIMENTOS

À minha família, em especial à minha mãe Ticiana, quem me apoia incondicionalmente e cujo incentivo me motiva a não desistir. E aos meus amigos, minha segunda família, que me motivam diariamente tornando cada dia mais feliz.

Agradeço à minha orientadora, a Prof.ª Dr.ª Ana Paula Siqueira Dornellas, por todo o apoio durante a execução deste trabalho, e por todas as oportunidades que me proporcionou. Estendo os agradecimentos ao Prof. Dr. Pablo Ariel Martinez, ao Prof. Dr. Leonardo Sandrini Neto e à Prof.ª Dr.ª Manuela Santos Santana pela ajuda na conceptualização do trabalho e pelas sugestões referentes às análises estatísticas. Obrigado também ao Prof. Dr. Miguel Mies, vice-presidente do Instituto Coral Vivo, e ao Prof. Dr. Edilson Divino de Araújo, coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe (PPEC-UFS), pela revisão do projeto de qualificação deste trabalho. Obrigado ainda a todos os professores do PPEC que participaram de uma forma ou de outra dessa fase da minha formação acadêmica e contribuíram para meu amadurecimento como pesquisador. Por fim, obrigado à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado (nº do processo 88887.995988/2024-00).

RESUMO

A diversidade genética é uma dimensão fundamental da biodiversidade para a evolução das espécies e para a resiliência das populações ante as mudanças climáticas globais. Este estudo teve como objetivo realizar uma revisão sistemática da literatura científica sobre genética de populações da fauna marinha brasileira de águas rasas e sintetizar seus resultados com o uso de modelos lineares mistos (LMMs) e meta-regressões, a fim de avaliar a influência de variáveis ambientais na diversidade genética. Foram incluídos nas análises trabalhos de genética de populações que incluíram, ou possibilitaram o cálculo da diversidade de haplótipos (h) e de nucleotídeos (π) de ao menos três populações com cinco ou mais indivíduos de espécies da fauna marinha brasileira ao longo da costa e ilhas oceânicas com base em marcadores moleculares mitocondriais. A busca bibliográfica foi conduzida nas bases de dados *Web of Science*, *Scopus*, *PubMed* e Periódicos CAPES em 02 de dezembro de 2025 e retornou 1.210 estudos distintos, dos quais 63 foram incluídos, totalizando 64 espécies e 375 populações. A síntese dos dados foi realizada por meio de LMMs, incluindo uma autocovariável espacial como efeito fixo para considerar a autocorrelação espacial entre as populações. A robustez dos resultados frente à dependência evolutiva entre as espécies foi avaliada por modelos filogenéticos (pGLMMs). Já a robustez referente à precisão na estimativa de h e π foi avaliada por análises de sensibilidade restritas a populações com 25 ou mais indivíduos. O risco de viés nas meta-regressões foi avaliado por gráficos de funil, teste de Egger, *Failsafe-N* de Rosenthal e análises *leave-one-out*. Os LMMs revelaram um efeito positivo fraco, porém consistente, da média anual da temperatura superficial da água (SST) sobre h (*Estimate* = 0.04; p = 0.001), enquanto nenhum efeito robusto foi observado para π. Esse padrão sugere que a temperatura influencia principalmente eventos demográficos recentes, sem evidências de diferenças detectáveis em taxas mutacionais entre ambientes. As meta-regressões, conduzidas com o coeficiente de correlação transformado em Z de Fisher (Zr) para 40 espécies com quatro ou mais populações, corroboraram esse resultado (Zr = 0.464; IC = 0.28–0.65; p < 0.0001). O efeito foi consistente entre os filos mais representados e independente das abordagens metodológicas empregadas. As análises de robustez indicaram ausência de viés de publicação e sustentaram a consistência dos resultados. As limitações deste estudo incluem o uso exclusivo de marcadores mitocondriais, representando apenas uma fração do genoma, além de vieses taxonômicos e geográficos. Em síntese, os resultados reforçam que os padrões filogeográficos da diversidade genética marinha brasileira emergem da interação entre variáveis ambientais, história de vida e processos evolutivos. Assim, estratégias de conservação mais integrativas, aliadas a abordagens genômicas de maior resolução, podem ampliar significativamente a compreensão e preservação da biodiversidade marinha brasileira.

Financiamento: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) (nº do processo 88887.995988/2024-00).

Registro: não registrado.

Palavras-chave: Revisão Sistemática, Conservação Marinha, Genética de Populações Marinhas, mtDNA, COI, 16S, D-loop, cytB.

ABSTRACT

Genetic diversity is a fundamental dimension of biodiversity, playing a key role in species evolution and in the resilience of populations to global climate change. This study aimed to conduct a systematic review of the scientific literature on population genetics of Brazilian shallow waters marine fauna and to synthesize its results using linear mixed models (LMMs) and meta-regressions, to evaluate the influence of environmental variables on genetic diversity. Studies were included if they measured, or allowed the measuring of, haplotype diversity (h) and nucleotide diversity (π) in at least three populations with five or more individuals of Brazilian marine species distributed along the coast and oceanic islands, based on mitochondrial molecular markers. The literature search was conducted in the Web of Science, Scopus, PubMed, and Periódicos CAPES databases on December 2, 2025, yielding 1,210 records, of which 63 were included, comprising 64 species and 375 populations. Data synthesis was performed using LMMs, including a spatial autocovariate as a fixed effect to consider the spatial dependence between populations. Results robustness to evolutionary dependence between species as assessed through phylogenetic models (pGLMMs). Model robustness to h and π precision was assessed through sensitivity analyses restricted to populations with 25 or more individuals. Risk of bias in the meta-regressions was evaluated using funnel plots, Egger's test, Rosenthal's Failsafe-N, and leave-one-out analyses. The LMMs revealed a weak but consistent positive effect of mean annual sea surface temperature (SST) on h (Estimate = 0.04; $p = 0.001$), whereas no robust effect was observed for π. This pattern suggests that temperature primarily influences recent demographic events, with no evidence of detectable differences in mutation rates among environments. Meta-regressions conducted using Fisher's Z-transformed correlation coefficients (Zr) for 40 species with four or more populations corroborated this result ($Zr = 0.464$; CI = 0.28–0.65; $p < 0.0001$). The effect was consistent across the most represented phyla and independent of the methodological approaches employed. Robustness analyses found no evidence of publication bias and supported consistency in the results. Limitations of this study include the exclusive use of mitochondrial markers, representing only a fraction of the genome, as well as taxonomic and geographic bias. Overall, the results reinforce that the phylogeographic patterns in Brazilian marine fauna genetic diversity emerge from the interaction between environmental variables, life history and evolutional processes. Therefore, more integrative conservation strategies, aided by high resolution genomic approaches, could highly benefit the understanding and preservation of Brazilian marine biodiversity.

Funding: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) (grant nº 88887.995988/2024-00).

Registration: not registered.

Keywords: Systematic Review, Marine Conservation, Marine Population Genetics, mtDNA, COI, 16S, D-loop, cytB.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Biorregiões da Província Marinha Brasileira, delimitadas por Martins et al. (2022) com base em quebras filogenéticas de múltiplos táxons ao longo da costa e por Spalding et al. (2007) para as ilhas oceânicas com base em seu isolamento geográfico e índices de endemismo. 16

Figura 2. Diagrama *Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses* (PRISMA) indicando as etapas do processo de triagem de estudos. (n) indica o número de artigos ou teses/dissertações mantidos ou removidos em cada passo *Records screened* indica estudos triados por título/resumo. *Reports sought for retrieval* indica estudos pelos quais foi feita a busca do texto completo, *Reports not retrieved* indica quantos não foram encontrados e *Reports assessed for elegibility* quantos foram triados com base no texto completo. *Reports excluded* indica o número de estudos removidos e, no caso da triagem por texto completo, quantos foram removidos por cada critério de exclusão. Adaptado de Haddaway et al. (2022). 25

Figura 3. Número de estudos de genética de populações da fauna marinha brasileira com o uso de marcadores moleculares mitocondriais publicados entre 2003 e 2025. *Phylum* indica o filo ao qual a espécie estudada em cada trabalho pertence. Os artigos selecionados passaram por um processo de triagem (ver sessão 2.1 dos materiais e métodos). 29

Figura 4. Diversidade de haplótipos (*h*) e diversidade de nucleotídeos normalizada de 0 a 1 por gene (π (norm)) das populações de diversas espécies da fauna marinha amostradas ao longo da costa brasileira e das ilhas oceânicas. *Bioregion* indica as biorregiões marinhas brasileiras delimitadas por Spalding et al. (2007) e Martins et al. (2022) (BR1 = Biorregião I; BR2 = Biorregião II; BR3 = Biorregião III; BR4 = Biorregião IV; FDN_ADR = Arquipélago de Fernando de Noronha e Atol das Rocas; SPSP = Arquipélago de São Pedro e São Paulo; TMV = Arquipélago de Trindade e Martim Vaz). 30

Figura 5. Diversidade de haplótipos (*h*) e diversidade de nucleotídeos normalizada de 0 a 1 por gene (π (norm)) das populações de espécies da fauna marinha amostradas ao longo da costa brasileira e das ilhas oceânicas. *Phylum* indica o filo ao qual cada população pertence. 31

Figura 6. Efeito estimado dos preditores ambientais e geográficos mais importantes na seleção de modelos sobre a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de efeito. Preditores vermelhos indicam efeitos positivos, e azuis indicam efeitos negativos. As linhas indicam os intervalos de confiança de 95%, apenas efeitos sempre negativos ou positivos nos modelos são considerados significativos. (*bp_z* = número de pares de base; *thetao_mean_z* = temperatura média anual da superfície da água; *Autocor_z*

= autocovariável espacial; *sws_mean_z* = velocidade média anual das correntes; *N_z* = número de indivíduos amostrados; *Bathymetry_z* = batimetria; *so_mean_z* = salinidade média anual; *chl_mean_z* = clorofila a média anual). Todos os preditores foram transformados em escala z. 33

Figura 7. Efeito dos marcadores moleculares em cada estudo sobre a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de efeito. Preditores vermelhos indicam efeitos positivos, azuis indicam efeitos negativos. As linhas horizontais indicam os intervalos de confiança de 95%, apenas efeitos sempre negativos ou positivos nos modelos são considerados significativos. 34

Figura 8. Efeito da espécie sobre a diversidade de haplótipos (*h*) de populações da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de efeito. Preditores vermelhos indicam efeitos positivos, azuis indicam efeitos negativos. As linhas horizontais indicam os intervalos de confiança de 95%, apenas efeitos sempre negativos ou positivos nos modelos são considerados significativos. 35

Figura 9. Efeito da espécie sobre a diversidade de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de efeito. Preditores vermelhos indicam efeitos positivos, azuis indicam efeitos negativos. As linhas horizontais indicam os intervalos de confiança de 95%, apenas efeitos sempre negativos ou positivos nos modelos são considerados significativos. 36

Figura 10. Valores esperados pelos modelos para a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira em relação aos valores observados. A linha vermelha indica a linha de identidade (1:1) que representa a concordância entre valores esperados e observados. 37

Figura 11. Resíduos dos modelos lineares mistos para a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira. 38

Figura 12. Árvore filogenética das espécies da fauna marinha brasileira presentes nesse estudo, baseada na filogenia sintética de *Open Tree of Life*. Os filos aos quais cada espécie pertence estão indicados por barras verticais..... 39

Figura 13. Tamanho de efeito da correlação entre a média anual da temperatura superficial da água em escala z e a diversidade de haplótipos (*h*) de populações de espécies da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de correlação. Observações em vermelho indicam correlação positiva, Observações em azul indicam correlação negativa. As linhas horizontais indicam intervalos de confiança de 95%. Apenas efeitos sempre positivos ou negativos são significativos. O tamanho de efeito médio está indicado por "*Mean Effect Size*" em preto. O tamanho de efeito foi transformado de Z de Fisher para o coeficiente de correlação (*r*). 41

Figura 14. Gráfico de funil demonstrando a simetria da precisão, estimada pelo inverso dos erros padrões (SE), do coeficiente de correlação transformado em Z de Fisher (*Zr*) entre a média anual da temperatura superficial da água em escala z e a diversidade de haplótipos de populações da fauna marinha brasileira. 43

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies incluídas nas análises estatísticas. *Gene* indica o marcador molecular mitocondrial utilizado no estudo. *N* indica o número de populações de cada espécie ao longo da costa brasileira e ilhas oceânicas. 26

Tabela 2. Resultados do modelo médio para a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) da fauna marinha brasileira. *Preditor* indica efeitos fixos transformados em escala z, as médias anuais da temperatura (*thetao_mean_z*), velocidade das correntes (*sws_mean_z*), salinidade (*so_mean_z*) e clorofila *a* (*chl_mean_z*), além da batimetria (*Bathymetry _z*), coeficiente de autocorrelação espacial (*Autocor_z*), número de indivíduos por população (*N_z*) e o número de pares de base das sequências (*bp_z*). (*Estimate* = Tamanho de Efeito; *CI* = Intervalo de Confiança; *p* = Valor p). Valores significativos aparecem em negrito. 32

Tabela 3. Efeitos aleatórios dos modelos lineares mistos sobre a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) da fauna marinha brasileira. (*Direct_Coords* = coordenadas de cada população disponíveis nos estudos; *Direct_GD_Metrics* = índices de diversidade genética de cada população disponíveis nos estudos; *Var* = Variância; *sd* = Desvio Padrão; *Prop* = Proporção da variância não explicada por efeitos fixos que é explicada por essa variável)..... 34

Tabela 4. Efeitos aleatórios taxonômicos, filogenéticos, moleculares e metodológicos dos modelos lineares mistos generalizados filogenéticos sobre a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) da fauna marinha brasileira. (*Direct_Coords* = as coordenadas geográficas de cada população foram indicadas diretamente nos estudos; *Direct_GD_Metrics* = os índices de diversidade genética de cada população foram extraídos diretamente dos estudos; *Var* = Variância; *sd* = Desvio Padrão)..... 40

Tabela 5. Resultados dos testes diagnósticos para aferição da qualidade das meta-regressões entre a média anual da temperatura superficial da água em escala z e a diversidade de haplótipos (*h*) de populações da fauna marinha brasileira (τ^2 = variância entre estudos; I^2 = porcentagem da heterogeneidade total atribuída à variabilidade real entre estudos; *QE* = Teste de heterogeneidade de Cochram; *Egger's* = Teste de Assimetria de Egger; *Failsafe-N* = número de estudos com correlação 0 necessário a ser adicionado na meta-regressão para que seu resultado seja não-significativo; *Influential Studies* (*n*) = Número de estudos com efeito que altera significativamente o resultado global no teste *leave-one-out*; *Statistic* = resultado principal de cada teste; *p* = Valor p). Valores significativos aparecem em negrito..... 42

Tabela 6. Resultados do teste de moderadores para os modelos de meta-regressão entre a média anual da temperatura superficial da água em escala z e a diversidade de haplótipos de populações da fauna marinha brasileira. A métricas de cada moderador foram estimadas em modelos distintos, sendo que o modelo de *Phylum* e de *Gene* consideraram um intercepto 0, e os moderadores metodológicos consideraram o efeito da presença de informações nos estudos originais (*Direct_Coords* | 1 indica estudos nos quais as coordenadas geográficas das populações foram indicadas diretamente ao invés de aproximadas por praia; *Direct_GD_Metrics* | 1 indica espécies cuja diversidade de nucleotídeos das populações foi indicada diretamente nos estudos ao invés de calculada a partir das sequências das populações). (*Estimate* = Tamanho de efeito; *CI* = Intervalo de Confiança; *p* = Valor p). Valores significativos aparecem em negrito 44

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

π – Diversidade de nucleotídeos.

16S – Gene mitocondrial codificante do RNA ribossômico 16S.

BR1 – Biorregião Marinha Brasileira 1 (Amapá – Rio Grande do Norte).

BR2 – Biorregião Marinha Brasileira 2 (Rio Grande do Norte – Espírito Santo).

BR3 – Biorregião Marinha Brasileira 3 (Espírito Santo – Santa Catarina).

BR4 – Biorregião Marinha Brasileira 4 (Santa Catarina – Rio Grande do Sul).

CDB – Convenção da Diversidade Biológica.

COI – Gene mitocondrial codificante Subunidade I da proteína Citocromo Oxidase.

cytB – Gene mitocondrial codificante da proteína Citocromo b.

D-loop – Região Controle do DNA mitocondrial.

ESH – *Evolutionary Speed Hypothesis* (Hipótese da Velocidade Evolutiva)

FDN_ADR – Biorregião Marinha Brasileira composta pela área marítima dos arquipélagos de Fernando de Noronha e Atol das Rocas.

LMMs – Modelos Lineares Mistos.

h – Diversidade de haplótipos.

LDG – *Latitudinal Diversity Grandient* (Gradiente Latitudinal de Diversidade)

mtDNA – DNA mitocondrial.

MIH – *More Individuals Hypothesis* (Hipótese de Mais Indivíduos).

pGLMMs – Modelos Lineares Mistos Generalizados Filogenéticos

PNGCMar – Política Nacional para Gestão Integrada, a Conservação e o Uso Sustentável do Sistema Costeiro-Marinho.

PRISMA – *Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses*.

PTH – *Physiological Tolerance Hypothesis* (Hipótese da Tolerância Fisiológica).

SNPs – *Single Nucleotide Polymorphisms*.

SPSP – Biorregião Marinha Brasileira composta pela área marítima do arquipélago de São Pedro e São Paulo.

SST – *Sea Surface Temperature* (Temperatura Superficial da Água).

TMV – Biorregião Marinha Brasileira composta pela área marítima do arquipélago de Trindade e Martim Vaz.

Zr – Coeficiente de correlação (*r*) transformado em Z de Fisher.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 11
2. MATERIAIS E MÉTODOS 18
2.1. Coleta de Dados de Diversidade Genética 18
2.2. Extração de Variáveis Ambientais 20
2.3. Modelos Lineares Mistos (LMMs) 20
2.4. Meta-Regressões Univariadas 22
3. RESULTADOS 25
3.1. Síntese da Literatura e Descrição dos Dados 25
3.2. Modelos Lineares Mistos (LMMs) 32
3.3. Meta-Regressão de Efeitos Aleatórios 40
4. DISCUSSÃO 45
4.1. Revisão Sistemática e Características dos Dados Disponíveis 45
4.2. Modelos Lineares Mistos (LMMs) e Meta-Regressões 47
4.3. Limitações 50
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS 52
REFERÊNCIAS 53

1. INTRODUÇÃO

A diversidade genética é a base da adaptação evolutiva rápida, que ocorre pela seleção de fenótipos favoráveis e herdáveis nas populações, levando a uma mudança na frequência de alelos que confere maior *fitness* sob condições ambientais alteradas (Donelson et al., 2019; Hoffmann; Sgrò, 2011; Morikawa; Palumbi, 2019). Populações mais geneticamente diversas possuem maior variabilidade sobre a qual a seleção natural pode agir, o que reduz os riscos de extinção, aumenta a estabilidade populacional e contrapõe os efeitos adversos da deriva genética, como a depressão endogâmica (Mimura et al., 2017). Os efeitos da diversidade genética se estendem não só para as populações, mas também para comunidades e ecossistemas, ao permitir, por exemplo, mudanças em traços importantes para interações bióticas e ao fomentar a recuperação ecossistêmica após eventos climáticos extremos, atuando na facilitação e complementariedade de nicho entre genótipos de forma análoga aos efeitos da diversidade de espécies (Lavergne et al., 2010; Mimura et al., 2017; Raffard et al., 2019; Reusch et al., 2005).

A despeito de seu papel na resiliência ambiental, a diversidade genética global está em declínio como consequência dos tamanhos populacionais reduzidos devido às mudanças climáticas e demais impactos ambientais de origem antrópica (Shaw et al., 2025). A baixa diversidade genética reflete e contribui para um declínio de populações já fragilizadas e reduzidas (Mimura et al., 2017), elevando seus riscos de extinção pela redução do seu *fitness* reprodutivo e maior frequência de mutações deletérias geração após geração, até sua extinção estocástica (Spielman; Brook; Frankham, 2004; Teixeira; Huber, 2021). Dada a sua alta capacidade adaptativa, é imprescindível proteger e conservar populações com elevada diversidade genética para garantir a resiliência das espécies às condições climáticas adversas em constante mudança (Fonseca et al., 2019; Granado et al., 2018; Shaw et al., 2025; Soliani et al., 2024; Thomson et al., 2021; Wilson et al., 2020).

Os marcadores moleculares mitocondriais são os sítios de DNA mais utilizados atualmente para estimar a diversidade genética animal (Pentinsaari et al., 2016) e impulsionaram a visão de espécies não como entidades monotípicas, mas populações geograficamente diversas (Avise, 1992). Esses marcadores destacam-se pela praticidade em sua amplificação e seu sequenciamento (Galtier et al., 2009; Pentinsaari et al., 2016; Timm; Planes; Kochzius, 2012) além de sua menor demanda de poder computacional para análises (Bowen et al., 2014). Além disso, algumas características biológicas do DNA mitocondrial (mtDNA) reforçam o seu uso na genética de populações: sua herança materna clonal, que reduz o tamanho populacional efetivo e, com isso, acelera a detecção de padrões filogeográficos nas linhagens (Avise, 2001 *apud* DeBoer et al., 2014) e sua rápida evolução (Avise, 1992; Bowen et al., 2014;

Rand, 1994; Timm; Planes; Kochzius, 2012). O gene codificador da Subunidade I da proteína Citocromo Oxidase (COI) em particular, é amplamente sequenciado além do campo da genética de populações, considerado um "código de barras" que permite a rápida identificação de novas espécies (Hebert et al., 2003; Pentinsaari et al., 2016). Apesar de críticas relativas ao uso do mtDNA na genética de populações devido à sua não-neutralidade, que pode ser alvo de forças de seleção (Bazin; Glémin; Galtier, 2006; Galtier et al., 2009; Liggins; Gleeson; Riginos, 2014), além da presença ocasional de recombinação e taxas mutacionais inconstantes ao longo dos táxons (Galtier et al., 2009), seus resultados são muitas vezes consistentes com o de trabalhos que abordam dados genômicos (Bowen et al., 2014) e o uso de múltiplos marcadores, como COI e D-loop, pode aumentar seu poder estatístico e traçar conclusões corretas (Bowen et al., 2014; Liggins; Gleeson; Riginos, 2014; Timm; Planes; Kochzius, 2012).

Os principais índices de diversidade genética derivados dos marcadores mitocondriais são a diversidade de haplótipos (h) que indica a probabilidade de dois haplótipos escolhidos aleatoriamente em uma população serem distintos e a diversidade de nucleotídeos (π) que indica o número médio de diferenças nucleotídicas por sítio entre duas sequências escolhidas aleatoriamente em uma população (Nei, 1987). A diversidade de haplótipos, e sua variância, são calculadas a partir das equações (1) e (2) respectivamente.

$$h = \frac{n}{n-1}\left(1 - \sum_{i=1}^{k} p_i^2\right) \tag{1}$$

$$Var(h) = \frac{2}{n(n-1)}\left\{2(n-2)\left[\sum_{i=1}^{k} p_i^3 - \left(\sum_{i=1}^{k} p_i^2\right)^2\right] + \sum_{i=1}^{k} p_i^2 - \left(\sum_{i=1}^{k} p_i^2\right)^2\right\} \tag{2}$$

Sendo n o número de sequências, p_i a frequência do haplótipo i na população e $Var(h)$ a variância de h (Nei, 1987).

Já a diversidade de nucleotídeos, e sua variância, são dadas respectivamente pelas equações (3) e (4).

$$\pi = \frac{1}{L}\left(\sum_{i=1}^{k}\sum_{j<i} p_i p_j \hat{d}_{ij}\right) \tag{3}$$

$$Var\,(\pi) = \frac{n+1}{3(n-1)\,L}\,\pi + \frac{2(n^2+n+3)}{9n(n-1)}\,\pi^2 \tag{4}$$

Em que L é o número de pares de base, p_i é a frequência do haplótipo i, p_j é a frequência do haplótipo j, $\hat{d}_{ij}$ é o número de diferenças nucleotídicas entre os haplótipos i e j, n é o número de sequências e $Var(\pi)$ é a variância de π (Nei, 1987).

A síntese padronizada de h e de π para populações de espécies distintas permite a comparação da sua diversidade genética (Goodall-Copestake; Tarling; Murphy, 2012) de forma que cada espécie atua como uma replicação, fortalecendo a significância na investigação de padrões filogeográficos de diversidade (Bowen et al., 2014). Assim, padrões observados em múltiplos táxons permitem investigar como fatores ambientais afetam a diversidade genética em larga escala (Bowen et al., 2016). Por exemplo, ao considerar a h e π de populações de diversas espécies de peixes marinhos ao redor do mundo, observou-se que esses índices são positivamente correlacionados à temperatura superficial da água (SST) e que são mais elevados nos trópicos (Clark & Pinsky, 2024), próximo ao Equador, similarmente ao Gradiente Latitudinal de Diversidade (LDG) que descreve uma maior diversidade de espécies nas latitudes tropicais (Brown, 2014; Schluter; Pennell, 2017). Essa maior diversidade nos trópicos é relacionada, de acordo com a *Evolutionary Speed Hypothesis* (ESH), às temperaturas mais elevadas, que aceleram o metabolismo, as taxas de mutação e os tempos geracionais (Allen et al., 2006; Gillooly; McCoy; Allen, 2007; Rohde, 1992). O mtDNA é particularmente sensível às altas taxas metabólicas, devido à sua localização no centro de produção de energia da célula e ao dano oxidativo com ação mutagênica (Allen; Brown; Gillooly, 2002; Galtier et al., 2009; Rand, 1994).

Outros fatores ambientais potencialmente importantes para a diversidade genética incluem a produtividade primária, frequentemente estimada em ambientes marinhos a partir da concentração de clorofila *a* dissolvida, já que, segundo a *Energy-Richness Hypothesis* (ERH) ou *More Individuals Hypothesis* (MIH), uma maior disponibilidade de energia eleva a capacidade do ambiente de suportar populações maiores e um maior número de espécies (Srivastava; Lawton, 1998; Storch; Bohdalková; Okie, 2018; Wright, 1983), o que contrapõe os efeitos negativos da deriva genética e pode elevar a diversidade (Clark; Pinsky, 2024; Peres; Mantelatto, 2025). Ainda, segundo a *Physiological Tolerance Hypothesis* (PTH), a tolerância fisiológica das populações a estresses ambientais, como baixos níveis de oxigênio, também pode afetar sua distribuição (Currie et al., 2004) e influenciar sua diversidade genética ao criar ambientes heterogêneos que proporcionam uma maior diversidade de nicho com mais oportunidades de adaptação (Peres; Mantelatto, 2025). Essas hipóteses não são excludentes, e possivelmente atuam em proporções distintas para diferentes táxons, o que ressalta a

importância de se examinar suas aplicações em populações reais de grande abrangência taxonômica para uma melhor compreensão de padrões espaciais de diversidade genética e para a sua incorporação no planejamento de áreas protegidas.

Compreender a diversidade genética das populações marinhas é, portanto, essencial para investigar sua resiliência ante o cenário climático atual. As mudanças climáticas, influenciadas por ações antrópicas como a liberação de gases do efeito estufa, têm graves consequências para os ecossistemas marinhos, tais quais o aumento da SST, a desoxigenação e a acidificação dos oceanos (Hoegh-Guldberg; Bruno, 2010; IPCC, 2023). Essas mudanças, somadas a outros fatores como a pesca predatória, a poluição, atividades intensas de turismo, invasões biológicas e eventos climáticos extremos (Babcock et al., 2019; IPCC, 2023) afetam diretamente a biodiversidade global, interferindo na funcionalidade de ecossistemas, alterando a distribuição e interações entre espécies, reduzindo seu crescimento e imunidade e aumentando os riscos de extinção (Assan et al., 2020; Donelson et al., 2019; Lavergne et al., 2010; Mimura et al., 2017; Poloczanska et al., 2016; Siqueira-Silva; Martinez, 2023). A velocidade dessas mudanças pode, ainda, exceder a capacidade de dispersão da maioria das populações marinhas, especialmente as sésseis (Burrows et al., 2011) o que reforça a importância da resiliência das espécies às condições adversas para a sua sobrevivência.

Apesar da importância da diversidade genética na evolução e na resiliência das espécies, esse nível de organização é frequentemente ignorado em ações de conservação. O Plano de Implementação da Década da Ciência Oceânica para o Desenvolvimento Sustentável da Organização das Ações Unidas (ONU) (UNESCO-IOC, 2021) tem como objetivo fomentar a interação entre Ciência e Política na conservação dos ambientes marinhos, contudo não contempla a diversidade genética (Thomson et al., 2021). Similarmente, a primeira versão da Estrutura Global de Biodiversidade Pós-2020 da Convenção de Diversidade Biológica (CDB) da ONU tratou da diversidade genética de forma insuficiente, destacando apenas a diversidade de espécies domesticadas e consideradas economicamente importantes (Hoban et al., 2020; Laikre et al., 2020), o que fomentou revisões para incluir a diversidade genética de forma holística (IPBES et al., 2019).

O *National Biodiversity Strategy and Action Plan* do Brasil delimita o plano de implementação nacional das metas da CDB e aborda diretamente a diversidade genética em seu Objetivo Estratégico C: “Improve the status of biodiversity by safeguarding ecosystems, species and genetic diversity” e em seu Objetivo 13 “By 2020, the genetic diversity […] is maintained,

and strategies have been developed and implemented for minimizing the loss of genetic diversity" (MMA, 2017).[1]

O Brasil carece, contudo, de disposições legais para a proteção da sua diversidade genética marinha, ausente no Projeto de Lei N°6.969-C de 2013, que instaura a Política Nacional para Gestão Integrada, a Conservação e o Uso Sustentável do Sistema Costeiro-Marinho (PNGCMar) (BRASIL, 2025). O Projeto de Lei estabelece, porém, como um de seus princípios a "Adaptação e mitigação das mudanças climáticas que contribuam para aumentar e sustentar a resiliência do oceano [...]" (BRASIL, 2025, p. 12). Dada a importância da diversidade genética para a adaptabilidade das espécies e redução do risco de extinção, sua conservação é uma ferramenta valiosa para a aplicação desse princípio e para uma avaliação robusta dos impactos ambientais das mudanças climáticas na biodiversidade como um todo, tanto a nível internacional quanto nacional.

A Zona Marinha Brasileira estende-se por mais de 10.800km de costa (MMA, 2010) e compreende uma província biogeográfica com elevado endemismo (Spalding et al., 2007), limitada ao norte pela descarga de água doce e sedimentos dos rios Amazonas e Orinoco e potencialmente ao sul pela presença da Praia do Cassino - RS, com mais de 200 km de extensão sem substrato rochoso (Araujo et al., 2022; Martins et al., 2022). Essa zona parte da costa brasileira e das ilhas oceânicas de Atol das Rocas e dos arquipélagos de Fernando de Noronha, São Pedro e São Paulo, e Trindade e Martim Vaz, até cerca de 370 km em direção ao oceano, compreendendo uma área de aproximadamente 3,5 milhões de km^2 (MMA, 2010).

As quatro biorregiões da Zona Marinha Brasileira foram baseadas nas quebras filogeográficas congruentes de múltiplos táxons marinhos: Biorregião I (0 – 6°S, da foz do rio Amazonas até Natal-RN), Biorregião II (6 – 20,5°S, de Natal-RN até a cadeia de montes submarinos de Vitória-Trindade, a sul do ES), Biorregião III (20,5°S – 28°S, de Vitória-Trindade até o Cabo de Santa Marta-SC) e Biorregião IV (28°S – 31°S, do Cabo de Santa Marta-SC até a Praia do Cassino-RS) (Figura 1.) (Martins et al. 2022). Adicionalmente, as ilhas oceânicas brasileiras configuram três biorregiões à parte, como delimitadas por Spalding et al. (2007): Atol das Rocas e Fernando de Noronha, São Pedro e São Paulo, e Trindade e Martim Vaz (Figura 1.). Essas ilhas destacam-se pelo seu isolamento geográfico em relação ao continente (Affonso; Galetti Jr., 2007) e, consequentemente, pelos seus índices de endemismo, altos nas ilhas de São Pedro e São Paulo, e intermediários nas ilhas de Fernando de Noronha,

[1] Melhorar as condições da biodiversidade ao proteger ecossistemas, espécies e diversidade genética. / Até 2020 a diversidade genética [...] será mantida, e estratégias serão desenvolvidas e implementadas para reduzir a perda de diversidade genética (MMA, 2020).

Atol das Rocas e Trindade e Martim Vaz, devido à sua maior proximidade com o continente e/ou conexões por meio de montes submarinos (Floeter et al., 2008).

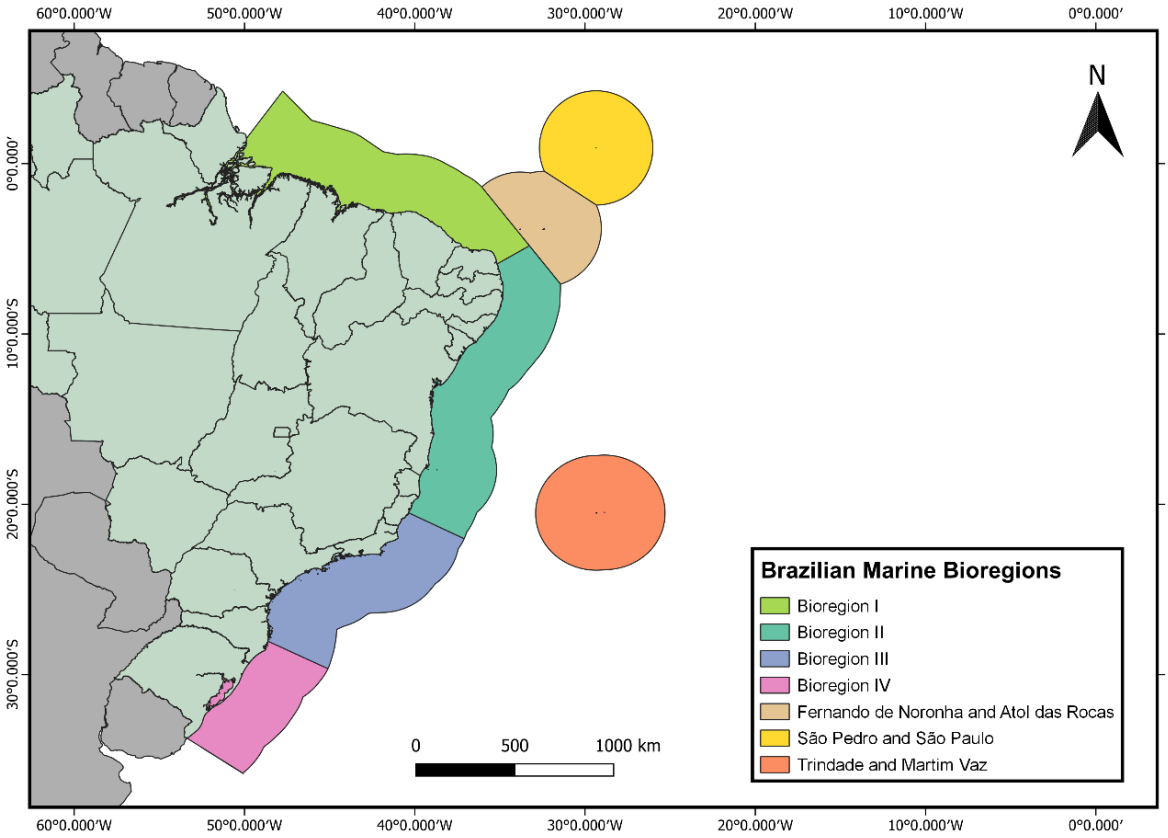

Figura 1. Biorregiões da Província Marinha Brasileira, delimitadas por Martins et al. (2022) com base em quebras filogenéticas de múltiplos táxons ao longo da costa e por Spalding et al. (2007) para as ilhas oceânicas com base em seu isolamento geográfico e índices de endemismo.

As quatro biorregiões costeiras estão separadas por barreiras que limitam o fluxo gênico entre populações de várias espécies (Martins et al., 2022). As biorregiões I e II estão separadas devido à chegada da Corrente Sul Equatorial na costa. Ao alcançar o estado do Rio Grande do Norte, essa corrente se bifurca em duas, uma que segue em direção norte, a Corrente Norte do Brasil, e outra que segue em direção sul, a Corrente do Brasil (Sealey; Buscamonte, 1999), o que limita a distribuição de muitas espécies planctônicas devido principalmente à ação física das correntes (Affonso; Galetti Jr., 2007). Já as biorregiões II e III estão divididas pela cadeia de montanhas submarinas de Vitória-Trindade, que formaram uma barreira topográfica na costa durante o Quaternário, quando o nível do mar na região era 110 m mais raso, dividindo-a em uma região norte de águas mais quentes e sul de água mais frias (Martins et al., 2022). Estudos prévios reforçaram o papel dessa região como uma forte barreira de fluxo gênico, com base em uma ampla amostragem de ácaros bentônicos ao longo da costa, e atribuíram as quebras genéticas às mudanças na direção das correntes devidas à topologia oceânica, além das

mudanças abruptas na temperatura e nutrientes relacionadas às ressurgências das Águas Centrais do Atlântico Sul, o que oferta diferentes nichos ecológicos (Pepato et al., 2025). Por fim, as biorregiões III e IV separam-se devido à presença de insurgências costeiras (*upwellings*) no Cabo de Santa Marta, provocando a ascensão de águas frias e de alta salinidade, o que pode limitar a dispersão de certos organismos (Peluso et al., 2018) além dessa região sofrer o efeito da Corrente das Malvinas, que parte da Argentina até águas brasileiras durante o inverno (Martins et al., 2022; Sealey; Bustamante; Aiken, 1999).

A partir dessas barreiras ao longo da costa e ilhas oceânicas brasileiras é possível investigar a associação entre padrões filogeográficos e fatores abióticos. Para esse fim, a meta-análise se configura como uma ferramenta valiosa capaz de sintetizar os resultados (tamanhos de efeito) de diversos estudos com diferentes espécies, marcadores moleculares, esforço amostral e outras abordagens metodológicas (Gurevitch et al., 2018; Nakagawa et al., 2023; O'Dea et al., 2021; Stewart, 2010). Métodos meta-analíticos contemplam assim as incertezas associadas a cada estudo e os riscos de viés na coleta e interpretação dos dados (Page et al., 2021), sendo cada vez mais utilizados em estudos ecológicos e evolutivos nos quais a heterogeneidade de características entre espécies geralmente é grande e em que vieses filogenéticos e geográficos podem influenciar significativamente os resultados (O'Dea et al., 2021).

O objetivo deste trabalho foi avaliar a relação entre fatores ambientais potencialmente influentes na distribuição espacial de animais marinhos e a diversidade genética mitocondrial de populações de espécies da fauna marinha brasileira. Por meio de uma extensa pesquisa literária, modelos lineares mistos (LMMs) e meta-regressões, buscou-se identificar como fatores abióticos modelaram a diversidade genética; avaliar a representatividade taxonômica e geográfica dos estudos de genética de populações marinhas no Brasil; e discutir as implicações desses padrões para a compreensão dos processos filogeográficos e para estratégias de conservação da biodiversidade marinha.

Espera-se que a diversidade genética seja (1) Positivamente correlacionada com a SST, como esperado pela ESH (Allen et al., 2006; Rohde, 1992) e como já foi observado para peixes recifais brasileiros (Manel et al., 2020); (2) Positivamente correlacionada com a clorofila *a* dissolvida, em acordo com a MIH (Srivastava; Lawton, 1998; Storch; Bohdalková; Okie, 2018; Wright, 1983) por sua característica como *proxy* da produtividade primária, e como já foi observado para decápodes marinhos brasileiros (Peres; Mantelatto, 2025).

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Coleta de Dados de Diversidade Genética

Foi feita uma pesquisa bibliográfica no dia 02 de dezembro de 2025 nos bancos de dados *Web of Science*, *Scopus*, *PubMed* e Periódicos CAPES com os seguintes termos: (*Brazil** OR Brasil* OR "*Southwest Atlantic*" OR "*Western Atlantic*") AND (*Marine* OR *Ocean** OR *Coast** OR *Estuar**) AND ("*Genetic diversity*" OR "*population structure*" OR *phylogeograph** OR "*population genetics*" OR "*gene flow*" OR "*connectivity*") AND (mtDNA OR "*mitochondrial*" OR COI OR "*cytochrome b*" OR cytB OR 16S OR D-loop OR "*control region*"). Uma pesquisa adicional foi feita na plataforma Periódicos CAPES para identificação de estudos em português brasileiro com os termos (Brasil OR "costa brasileira" OR "Atlântico Sudoeste") AND (marinh* OR costeir* OR oceânic* OR estuarin*) AND ("diversidade genética" OR "estrutura populacional" OR "genética de populações" OR filogeograf*) AND (mtDNA OR "mitocondrial" OR COI OR "citocromo b" OR cytB OR 16S OR "região controle" OR D-loop. Esses termos foram escolhidos pois retornam estudos que (1) Cobrem a área geográfica (costa marinha brasileira, incluindo possíveis trabalhos no Atlântico Sudoeste com dados para o Brasil), (2) Contemplam métricas de diversidade genética de populações marinhas (genética de populações) e (3) Utilizam marcadores moleculares mitocondriais (incluindo os quatro mais utilizados globalmente em genética de populações de fauna marinha, COI, D-loop, 16S e cytB). O processo de triagem de estudos foi feito em duas etapas por um único revisor: (1) Triagem por título e resumo; (2) Triagem por texto completo.

Para serem incluídos nas análises, os estudos devem: (1) Apresentar dados de h e de π para populações da fauna marinha brasileira, pelo uso de marcadores moleculares mitocondriais; (2) Amostrarem ao menos três populações com pelo menos cinco indivíduos, cobrindo duas ou mais das biorregiões do território marinho brasileiro delimitadas por Martins et al. (2022); (3) Georreferenciarem cada população, ou ao menos indicarem o município costeiro em que cada uma foi amostrada. Foram consideradas como populações distintas aquelas a ao menos 70 km umas das outras, no caso de populações cuja distância está abaixo desse limiar, foi incluída a de maior tamanho populacional. Nos casos de estudos que revelaram a possível presença de espécies crípticas, os tamanhos de efeito de cada linhagem foram estimados independentemente. Essas medidas minimizam os erros referentes a um baixo n, que pode superestimar ou subestimar os valores de h e de π, além dos efeitos da presença de espécies crípticas, que podem elevar essas métricas (Goodall-Copestake; Tarling; Murphy, 2012). Os critérios de exclusão pelos quais artigos foram triados podem ser conferidos no Quadro 1.

Quadro 1. Critérios de exclusão para triagem de artigos deste trabalho

Critério de Exclusão	Significado
Study_Type	Tipo de Estudo; não é um estudo de genética de populações
Outside_Brazil	Fora do Brasil, não apresenta amostras em nenhuma das biorregiões marinhas delimitadas por Martins et al. (2022)
Invasive	Invasora, trata de espécies invasoras no território brasileiro
Non_Marine_Fauna	Não Marinho, trata de animais fluviais, ou organismos marinhos que não se enquadram nos táxons de estudo (aves, algas e protozoários)
Marker	Marcador, trabalha apenas com marcadores moleculares não mitocondriais (ex. marcadores nucleares, microssatélites, SNPs)
Untraceable_Div	Diversidade Irrastreável, não apresenta diretamente dados de diversidade genética por população, nem permite a reconstrução da frequência de haplótipos das populações com sequências depositadas em repositórios online
Imprecise_Sites	Localidades Imprecisas, não apresenta as coordenadas de cada população, nem a cidade de coleta para extração de coordenadas aproximadas
Low_N_Pop	Número Amostral Pequeno, apresenta menos de três populações com ao menos cinco indivíduos cada ao longo de duas ou mais biorregiões marinhas
Other	Outros motivos não descritos nos demais critérios

Em casos nos quais a h e π de cada população não foram indicadas, mas em que códigos de acesso para as sequências de cada indivíduo na plataforma *GenBank* (Sayers et al., 2025) estavam presentes nos estudos, possibilitando a reconstrução das frequências de haplótipos, essas medidas foram calculadas diretamente. As sequências de cada espécie foram alinhadas individualmente no programa MEGA v.11, utilizando o algoritmo MUSCLE com as configurações de *default* (Tamura; Stecher; Kumar, 2021). As populações foram delimitadas no programa DnaSp v.6.0 (Rozas et al., 2017) e o cálculo de h e π foi feito no programa Arlequin v.3.5 (Excoffier; Lischer, 2010) com base nas frequências de haplótipos e nas fórmulas (1) a (4) de Nei (1987). Um termo categórico foi criado para indicar a origem dos índices de diversidade genética de cada população (*Direct_GD_Metrics*, em que 0 indica métricas calculadas a partir das frequências de haplótipos e 1 indica métricas disponíveis diretamente nos estudos).

Para os estudos que mencionavam apenas as cidades dos pontos de coleta, foram consideradas as coordenadas aproximadas de praias selecionadas arbitrariamente nesses municípios, obtidas no Google Maps (Material Suplementar, Tabela S1). Para acomodar a incerteza espacial associada a essas estimativas, um termo categórico indicando a origem das

coordenadas foi criado (*Direct_Coords*, em que 0 indica coordenadas aproximadas e 1 indica coordenadas reportadas diretamente nos estudos).

2.2. Extração de Variáveis Ambientais

As médias anuais da SST (°C), concentração de clorofila *a* (mg/m³), salinidade (PSU), velocidade das correntes (m/s), pH e oxigênio dissolvido (mmol/m³), bem como a batimetria (m), dos locais de coleta das populações foram extraídas da plataforma Bio-ORACLE (Tyberghein et al., 2012) com base nas coordenadas das populações e em *rasters* de resolução de 5'. Essas variáveis foram selecionadas por seu papel na distribuição de espécies e potencial efeito sobre a diversidade genética. A SST é uma variável que pode afetar taxas mutacionais moleculares de várias espécies (Allen et al., 2006; Allen; Brown; Gillooly, 2002; Rohde, 1992); a clorofila *a* é um *proxy* de produtividade, que pode estar relacionada a populações maiores (Srivastava; Lawton, 1998; Storch; Bohdalková; Okie, 2018); a salinidade e o oxigênio dissolvido estão relacionados à fisiologia dos organismos e a sua tolerância ao ambiente (Currie et al., 2004), a batimetria representa um componente topográfico composto por diferentes habitats e a velocidade das correntes representa a dispersão e a seleção de habitat, como preferências por substrato (Peres; Mantelatto, 2025). Nos casos em que as populações se encontravam fora da área dos *rasters*, as coordenadas foram movidas para o centroide da célula marinha mais próxima com a função *Haversine* do pacote *geosphere* (Karney, 2013) no R v.4.4.1 (R Core Team, 2024). O Bio-ORACLE apresenta *rasters* distintos para cada década, de 2000 a 2030. Assim, considerando possíveis flutuações das variáveis climáticas, elas foram extraídas de acordo com a década na qual cada estudo foi realizado: 2000-2009, 2010-2019 e 2020-2029 SSP2-4.5, que considera um cenário sem mudanças das emissões de carbono na atmosfera (IPCC, 2023).

2.3. Modelos Lineares Mistos (LMMs)

Para testar a relação entre fatores ambientais e a diversidade genética, foram utilizados modelos lineares mistos (LMMs) com o pacote *lme4* (Bates et al., 2015) no R, considerando modelos separados com h e π como variáveis resposta. Os efeitos fixos dos modelos incluíram os preditores climáticos, tamanho populacional (N), número de pares de base das sequências de mtDNA (*bp*) e uma autocovariável espacial (*Autocor*, ver detalhes a seguir). Todos os efeitos fixos foram transformados em escala z para melhor ajuste aos modelos. Os efeitos aleatórios incluíram a espécie, os marcadores moleculares, a precisão das coordenadas (*Direct_Coords*) e

a origem das métricas de diversidade genética (*Direct_GD_Metrics*). A família, classe, ordem e filo de cada espécie foram retornados automaticamente com o pacote *taxize* (Chamberlain; Szöcs, 2013) no R, com base no banco de dados *World Register of Marine Species* (WoRMS) (WoRMS Editorial Board, 2026).

É importante considerar que as amostras podem apresentar uma dependência filogenética (espécies mais próximas filogeneticamente tendem a possuir sequências mais similares para um mesmo marcador e taxas de mutação mais parecidas) e espacial (populações mais próximas umas das outras tendem a ser mais semelhantes que populações distantes) e que esses fatores devem ser considerados para não comprometer o pressuposto de independência entre observações (Noble et al., 2017). A autocorrelação filogenética foi considerada em um teste de sensibilidade com um modelo linear misto generalizado filogenético (pGLMM), com a função *pglmm* do pacote *phyr* (Li et al., 2020) no R, que inclui nos modelos uma matriz de distância filogenética com base na filogenia sintética disponível na base de dados *Open Tree of Life*, importada em ambiente R com o pacote *rotl* (Michonneau; Brown; Winter, 2016). Esses modelos foram mantidos apenas como testes de sensibilidade devido às suas limitações, que incluem a menor interpretabilidade dos resíduos e ausência de testes diagnósticos como os dos LMMs tradicionais.

A autocorrelação espacial foi controlada por meio da inclusão de uma autocovariável espacial derivada de cada métrica de diversidade genética (*Autocor*). As coordenadas geográficas de cada população foram ligeiramente deslocadas (*jitter* de aproximadamente 10 m) para evitar coordenadas idênticas. Em seguida, *Autocor* foi calculada utilizando os índices de diversidade genética das 10 populações mais próximas de cada observação, ponderados pela distância inversa, com a função *autocov_dist* do pacote *spdep* (Bivand; Wong, 2018). Como essa própria autocovariável pode estar correlacionada com os fatores ambientais (Dormann, 2007; Manel et al., 2020), seu fator ambiental foi removido ajustando um modelo linear dessa autocovariável em função das variáveis climáticas consideradas no estudo. Os resíduos desse modelo foram utilizados como autocovariável espacial nos LMMs para capturar um efeito puramente espacial. Para avaliar se a autocorrelação foi devidamente controlada, foram realizados testes *I* de Moran (Moran, 1950) com 1.000 permutações nos resíduos dos LMMs, considerando vizinhos dentro de um raio de 200 km.

Para evitar multicolinearidade entre preditores, avaliamos a correlação entre as variáveis ambientais utilizando o coeficiente de correlação de Pearson (*r*). Variáveis com *r* superior a 0.7 foram consideradas muito correlacionadas e apenas uma foi mantida nas análises subsequentes. A seleção de modelos foi implementada com a função *dredge* do pacote *MuMIn* (Bartoń, 2025).

Os modelos foram ranqueados com base no Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc), e modelos com ΔAICc < 2 foram considerados igualmente plausíveis. Para esses modelos, foi aplicado o procedimento de *model averaging*, no qual as estimativas dos parâmetros foram calculadas como médias ponderadas pelos pesos de Akaike, permitindo incorporar a incerteza associada à seleção de modelos. A importância relativa das variáveis preditoras foi estimada com base na soma dos pesos de Akaike dos modelos em que cada variável esteve presente, e intervalos de confiança foram calculados a partir dos modelos médios.

A qualidade dos modelos foi aferida com o pacote *DHARMa* (Hartig, 2024) no R. Esse pacote permite comparar valores previstos pelos modelos com os valores reais observados e investigar a presença de estrutura nos resíduos, o que sugere a presença de outros efeitos, alheios aos efeitos fixos e aleatórios considerados, que possam estar influenciando os dados. Por fim, foi realizado um teste de sensibilidade para avaliar se a precisão no cálculo de h e π afeta os resultados, por meio de um GLMM considerando apenas populações de $N \geq 25$, ideal para estimativas mais precisas de h e de π (Goodwall-Coopesake, 2012). O ChatGPT (OpenAI) foi utilizado como ferramenta de apoio no desenvolvimento de scripts em R para as análises estatísticas. Todas as etapas analíticas foram revisadas e sendo integralmente assumida a responsabilidade pelos resultados e interpretações apresentados.

2.4. Meta-Regressões Univariadas

Complementarmente aos LMMs, foram realizados modelos de meta-regressão univariados com o pacote *metafor* (Viechtbauer, 2010) no R para avaliar a correlação entre variáveis ambientais e os índices de h e π das populações da fauna marinha brasileira. Enquanto os LMMs apresentam caráter exploratório para investigar relações entre todas as variáveis ambientais e a diversidade genética, as meta-regressões foram empregadas para avaliar a relação entre h e π e um número reduzido de variáveis ambientais em um contexto meta-analítico. Foram consideradas apenas variáveis ambientais consideradas influentes nos LMMs, evitando erros do tipo 1 pelo excesso de variáveis e pela maior chance de encontrar relações espúrias.

Ao contrário dos LMMs, as meta-regressões não avaliaram o efeito de cada covariável ambiental sobre os valores absolutos de h e π, mas sim a direção e força da sua correlação com a diversidade genética de cada espécie independentemente, ponderada pelo número de observações (populações) de cada estudo. Como tamanho de efeito, foi considerado o

coeficiente de correlação (*r*) entre cada covariável e cada métrica de diversidade genética, transformado em Z de Fisher (*Zr*) para tornar sua distribuição aproximadamente normal e estabilizar a variância (Borenstein, 2013). *Zr* e sua variância são dados pelas equações (5) e (6), respectivamente.

$$Zr = \frac{1}{2} + \ln\left(\frac{1+r}{1-r}\right) \quad (5)$$

$$Var(Zr) = \frac{1}{n-3} \quad (6)$$

Sendo *n* o número de populações de cada espécie, de forma a ponderar as correlações do modelo e atribuir maior peso a observações com maior número de populações ao longo da costa. Espécies com quatro ou menos populações foram removidas do *dataset* para realização das meta-regressões, devido à inviabilidade de cálculo da variância de *Zr* (*Var(Zr)* = 1 / (*n* – 3); logo, estudos com 3 populações resultam em *Var* = 1 / 0, que é indefinida) ou à redundância das espécies nos modelos (estudos com 4 populações possuem *Var(Zr)* = 1 e são automaticamente desconsideradas no cálculo de tamanho de efeito pela função *escalc* do pacote *metafor*). O tamanho de efeito médio entre todos os estudos foi obtido multiplicando o *Zr* de cada estudo pelo seu peso (inverso da variância, ou seja, *n* – 3), somando esses produtos e dividindo esse somatório pela soma total dos pesos, com a função *escalc* do pacote *metafor* (Viechtbauer, 2010).

Para investigar se espécies respondem de forma distinta à cada covariável, foi realizado um teste de heterogeneidade de Cochram. Como moderadores da correlação entre covariáveis ambientais e diversidade genética, foram incluídos o marcador molecular de cada estudo (*Gene*), a precisão das coordenadas (*Direct_Coords*) e a origem das métricas de diversidade genética (*Direct_GD_Metrics*).

Foram feitos gráficos de funil e testes de simetria de Egger (Egger et al., 1997) para verificar se observações mais precisas, que incluem mais populações, diferem em relação à força e direção de seu efeito quando comparadas a observações com menos populações. A presença de simetria indica que espécies com muitas e poucas populações respondem de forma similar, em volta do efeito médio. Já assimetria indica divergências no tamanho de efeito, que podem ser devidas, por exemplo, a vieses de publicação ou heterogeneidade entre espécies (O'Dea et al., 2021).

O teste *failsafe-N* de Rosenthal (Rosenthal, 1979) foi realizado para verificar quantos estudos de tamanho de efeito neutro seriam necessários adicionar a cada modelo para que a

correlação entre a covariável ambiental e o índice de diversidade genética se torne não significativa. Por fim, foi realizado um teste de influência *leave-one-out* para verificar a existência de espécies muito influentes nos modelos, ao rodá-los diversas vezes, excluindo uma espécie diferente de cada vez e verificando se o tamanho de efeito foi significativamente alterado.

3. RESULTADOS

3.1. Síntese da Literatura e Descrição dos Dados

A busca bibliográfica retornou 2.542 registros, dos quais, após remoção de duplicatas e triagem, 63 cumpriram os critérios necessários para inclusão nas análises estatísticas (Haddaway et al., 2022) (Figura 2). Um artigo adicional foi acrescentado devido à citação (Bjorndal et al., 2006; *apud* Costa Jordao et al., 2017). A lista completa de artigos triados está disponível no Material Suplementar (Tabela S2).

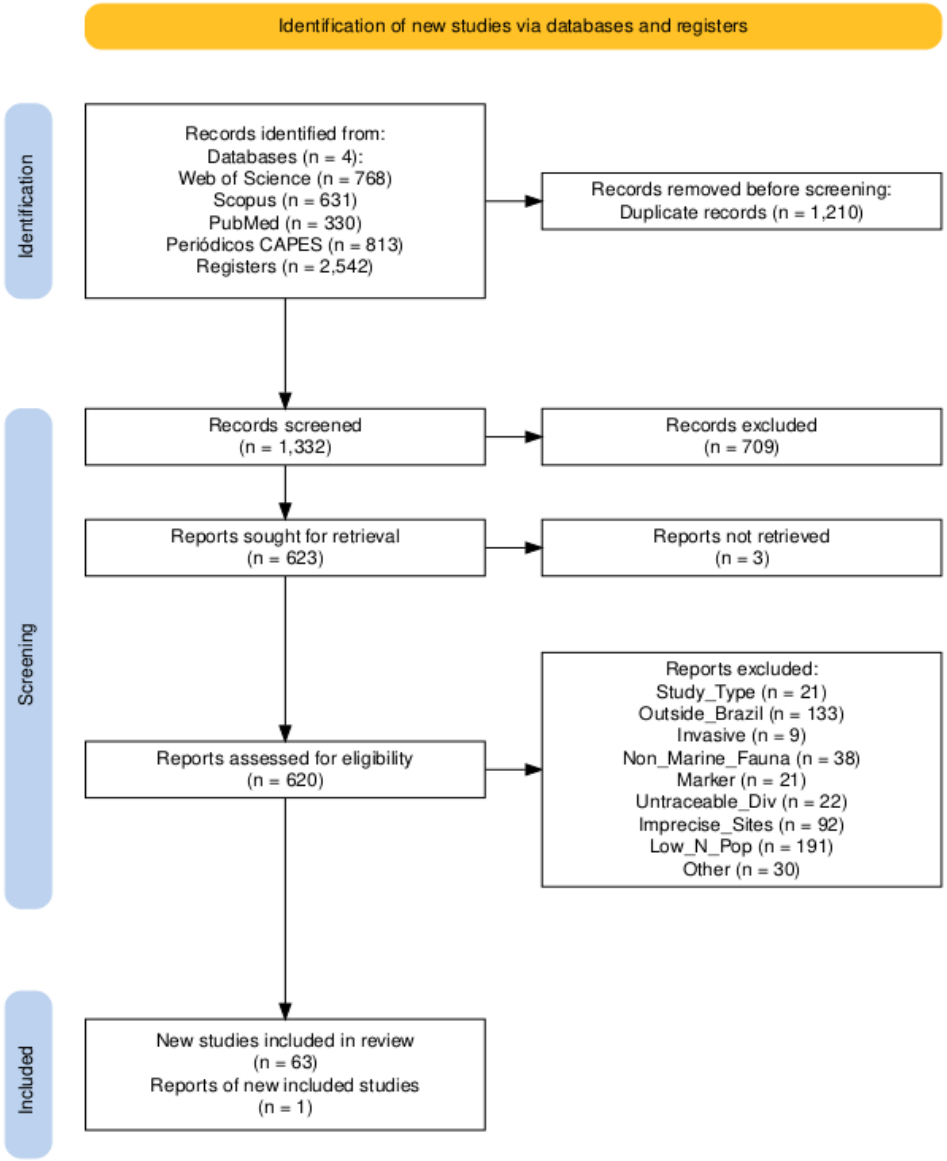

Figura 2. Diagrama *Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses* (PRISMA) indicando as etapas do processo de triagem de estudos. (n) indica o número de artigos ou teses/dissertações mantidos ou removidos em cada passo. *Records screened* indica estudos triados por título/resumo. *Reports sought for retrieval* indica estudos pelos quais foi feita a busca do texto completo, *Reports not retrieved* indica quantos não foram encontrados e *Reports assessed for elegibility* quantos foram triados com base no texto completo. *Reports excluded* indica o número de estudos removidos e, no caso da triagem por texto completo, quantos foram removidos por cada critério de exclusão. Adaptado de Haddaway et al. (2022).

O *dataset* final contou com um total de 375 populações de 64 espécies distintas, pertencentes a oito filos diferentes (Tabela 1). Informações detalhadas para cada população, incluindo métricas de diversidade genética e coordenadas, encontram-se no Material Suplementar (Tabela S3).

Tabela 1. Espécies incluídas nas análises estatísticas. *Gene* indica o marcador molecular mitocondrial utilizado no estudo. *N* indica o número de populações de cada espécie ao longo da costa brasileira e ilhas oceânicas.

Filo	Espécie	Gene	Estudo	N
Annelida	*Diopatra marinae*	COI	Seixas et al. (2021)	4
Annelida	*Phragmatopoma caudata*	COI	Nunes et al. (2016)	7
Arthropoda	*Agauopsis bilophus*	COI	Pepato et al. (2025)	3
Arthropoda	*Agauopsis legionium*	COI	Pepato et al. (2025)	14
Arthropoda	*Armases angustipes*	COI	Marochi et al. (2017)	6
Arthropoda	*Artemesia longinaris*	COI	Carvalho-Batista et al. (2014)	5
Arthropoda	*Atya scabra*	COI	Oliveira et al. (2019)	8
Arthropoda	*Callinectes danae*	COI	Peres & Mantelatto (2020), Peres & Mantelatto (2025)	8
Arthropoda	*Callinectes ornatus*	COI	Peres et al. (2022)	4
Arthropoda	*Cardisoma guanhumi*	D-loop	Oliveira-Neto et al. (2008)	5
Arthropoda	*Excirolana braziliensis*	16S	Mattos et al. (2020)	7
Arthropoda	*Grapsus grapsus*	D-loop	Teschima et al. (2015)	4
Arthropoda	*Hippolyte obliquimanus*	COI	Terrossi & Mantelatto (2012)	4
Arthropoda	*Leptuca leptodactyla*	COI	Martins et al. (2025)	5
Arthropoda	*Leptuca thayeri*	COI	Marochi et al. (2022)	3
Arthropoda	*Minuca mordax*	COI	Martins et al. (2023), Rodrigues et al. (2024)	13
Arthropoda	*Minuca panema*	COI	Rodrigues et al. (2024)	4
Arthropoda	*Neohelice granulata*	COI	Ituarte et al. (2012)	3
Arthropoda	*Ocypode quadrata*	16S	Mattos et al. (2020)	8
Arthropoda	*Rhombognathus levigatoides* (NE)	COI	Pepato et al. (2025)	12
Arthropoda	*Rhombognathus levigatoides* (SE)	COI	Pepato et al. (2025)	6
Arthropoda	*Scyllarides brasiliensis*	COI	Rodriguez-Rey et al. (2014)	4

Tabela 1. (continuação)

Arthropoda	*Sesarma rectum*	COI	Buranelli & Mantelatto (2017)	4
Arthropoda	*Uca maracoani*	COI	Marochi et al. (2022), Wieman et al. (2013) apud Marochi et al. (2022)	8
Chaetognatha	*Flaccisagitta enflata*	COI	Melo et al. (2020)	6
Chordata	*Atherinella brasiliensis*	D-loop	Cortinhas et al. (2014)	5
Chordata	*Centropomus undecimalis*	D-loop	Malcher et al. (2022)	5
Chordata	*Cephalopholis fulva*	D-loop	Souza et al. (2015)	6
Chordata	*Chaetodon striatus*	D-loop	Liedke et al. (2019)	5
Chordata	*Chelonia mydas*	D-loop	Bjorndal et al. (2006), Costa Jordão et al. (2017), Naro-Maciel et al. (2007), Naro-Maciel et al. (2012), Proietti et al. (2012)	8
Chordata	*Chromis multilineata*	D-loop	Cunha et al. (2014)	4
Chordata	*Coryphopterus glaucofraenum*	COI	Volk et al. (2020)	6
Chordata	*Entomacrodus vomerinus*	COI	Neves et al. (2016)	5
Chordata	*Epinephelus itajara*	D-loop	Damasceno et al. (2015), Silva-Oliveira et al. (2008)	9
Chordata	*Galeocerdo cuvier*	D-loop	Carmo et al. (2019)	3
Chordata	*Harengula sp.*	COI	Ferreira-Araújo et al. (2024)	4
Chordata	*Hippocampus reidi*	D-loop	Queiroz-Brito et al. (2024)	14
Chordata	*Hypanus marianae*	cytB	Costa et al. (2022)	6
Chordata	*Kryptolebias ocellatus*	COI	Berbel-Filho et al. (2020), Tatarenkov et al. (2009)	7
Chordata	*Lujtanus alexandrei*	D-loop	Veneza et al. (2023)	4
Chordata	*Lutjanus analis*	D-loop	Souza et al. (2019)	4
Chordata	*Lutjanus jocu*	D-loop	Souza et al. (2019)	4
Chordata	*Macrodon ancylodon*	16S	Santos et al. (2003)	7
Chordata	*Macrodon atricauda*	D-loop	Rodrigues et al. (2014)	6
Chordata	*Malacoctenus triangulatus* (Coast)	cytB	Dias et al. (2019)	6
Chordata	*Malacoctenus triangulatus* (Islands)	cytB	Dias et al. (2019)	3
Chordata	*Menticirrhus americanus*	D-loop	Freitas et al. (2024), Márquez et al. (2012)	8
Chordata	*Ocyurus chrysurus*	D-loop	da Silva et al. (2015)	7
Chordata	*Pseudobatos horkelii*	D-loop	Crus et al. (2021)	4
Chordata	*Pseudobatos percellens*	D-loop	Crus et al. (2021)	5

Tabela 1. (continuação)

Chordata	*Rachycentron canadum*	cytB	Coimbra et al. (2023)	6
Chordata	*Rhizoprionodon lalandii*	D-loop	Mendonça et al. (2013)	4
Chordata	*Rhizoprionodon porosus*	D-loop	Mendonça et al. (2011)	4
Cnidaria	*Millepora alcicornis*	16S	Souza et al. (2017)	5
Cnidaria	*Stylaster roseus*	16S	Gnecco et al. (2023)	5
Mollusca	*Agathistoma viridulum*	COI	Dornellas et al. (2021)	7
Mollusca	*Anomalocardia flexuosa*	COI	Arruda et al. (2009)	4
Mollusca	*Brachidontes solisianus*	COI	Trovant et al. (2016)	5
Mollusca	*Mytella charruana*	COI	Souza et al. (2015)	6
Mollusca	*Octopus insularis*	COI	Lima et al. (2022)	9
Nematoda	*Paracanthonchus gynodiporata*	COI	Oliveira et al. (2017)	4
Nemertea	*Lineus sanguineus*	16S	Jordan et al. (2023)	8
Nemertea	*Ototyphlonemertes erneba*	COI	Andrade et al. (2011)	5
Nemertea	*Ototyphlonemertes lactea*	COI	Andrade et al. (2011)	3
			TOTAL	375

O estudo mais antigo contemplado pelos critérios de inclusão foi publicado em 2003 e o mais recente em 2025. O número de trabalhos publicados aumentou com o tempo, sendo de 1 estudo/ano de 2003–2009, 3,5 estudos/ano de 2010–2019 e 4,4 estudos/ano de 2020–2025, com uma predominância de estudos de genética de populações de cordados e artrópodes (Figura 3.).

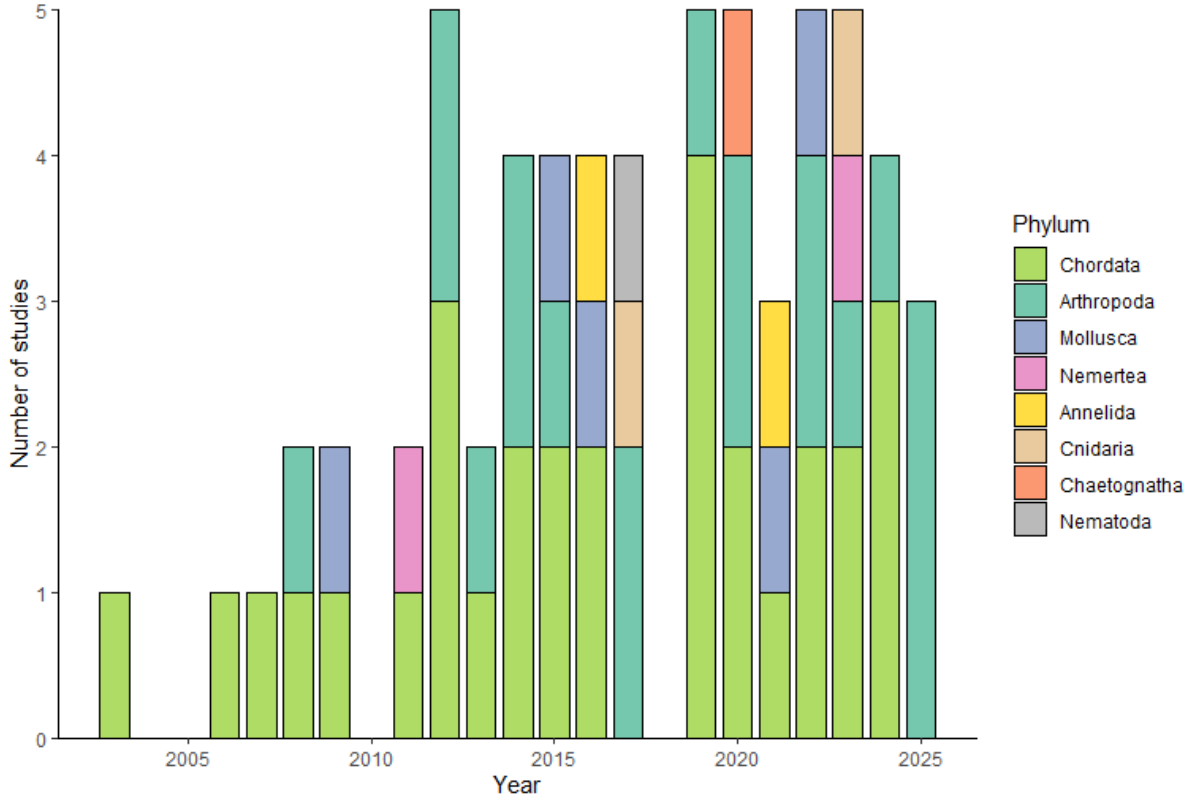

Figura 3. Número de estudos de genética de populações da fauna marinha brasileira com o uso de marcadores moleculares mitocondriais publicados entre 2003 e 2025. *Phylum* indica o filo ao qual a espécie estudada em cada trabalho pertence. Os artigos selecionados passaram por um processo de triagem (ver sessão 2.1 dos materiais e métodos).

A amostragem foi desigual ao longo das biorregiões (N de populações BR1 = 77; BR2 = 129; BR3 = 104; BR4 = 31; FDN_ADR = 21; SPSP = 5; ADR = 3) (Figura 4.) e filos (N de espécies | N de populações Annelida = 2 | 11; Arthropoda = 22 | 138; Chaetognatha = 1 | 6; Chordata = 28 | 159; Cnidaria = 2 | 10; Mollusca = 5 | 31; Nematoda = 1 | 4; Nemertea = 3 | 16) (Figura 5.). Os filos representados apresentaram ampla variação de *h* entre suas populações (Figura 5.), com a exceção dos filos Chaetognatha, cujos valores de *h* foram consistentemente elevados, e Nematoda, que apresentou valores intermediários. Ambos os filos, entretanto, foram representados por uma única espécie no conjunto de dados. Os valores de π foram semelhantes entre os filos (Figura 5.), acompanhados de ampla variação entre as populações, à exceção de Chaetognatha, que foram consistentemente mais elevados. A espécie *Chromis multilineata*, (peixes) amostrada por Cunha et al. (2014) apresentou populações com valores de π muito maiores que as demais espécies, e não foi incluída nos modelos devido ao seu status como *outlier*.

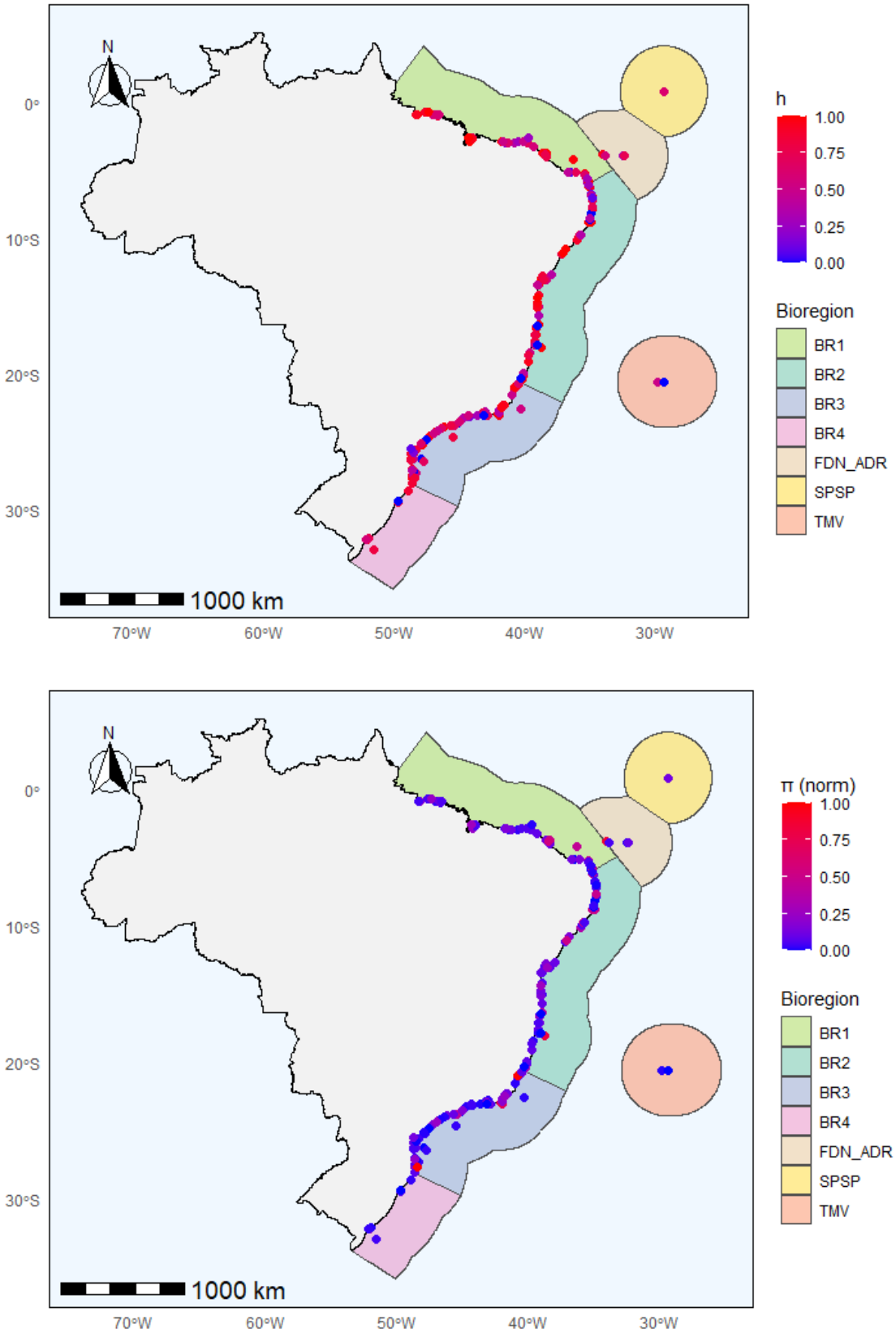

Figura 4. Diversidade de haplótipos (*h*) e diversidade de nucleotídeos normalizada de 0 a 1 por gene (π *(norm)*) das populações de diversas espécies da fauna marinha amostradas ao longo da costa brasileira e das ilhas oceânicas. *Bioregion* indica as biorregiões marinhas brasileiras delimitadas por Spalding et al. (2007) e Martins et al. (2022) (*BR1* = Biorregião I; *BR2* = Biorregião II; *BR3* = Biorregião III; *BR4* = Biorregião IV; *FDN_ADR* = Arquipélago de Fernando de Noronha e Atol das Rocas; *SPSP* = Arquipélago de São Pedro e São Paulo; *TMV* = Arquipélago de Trindade e Martim Vaz).

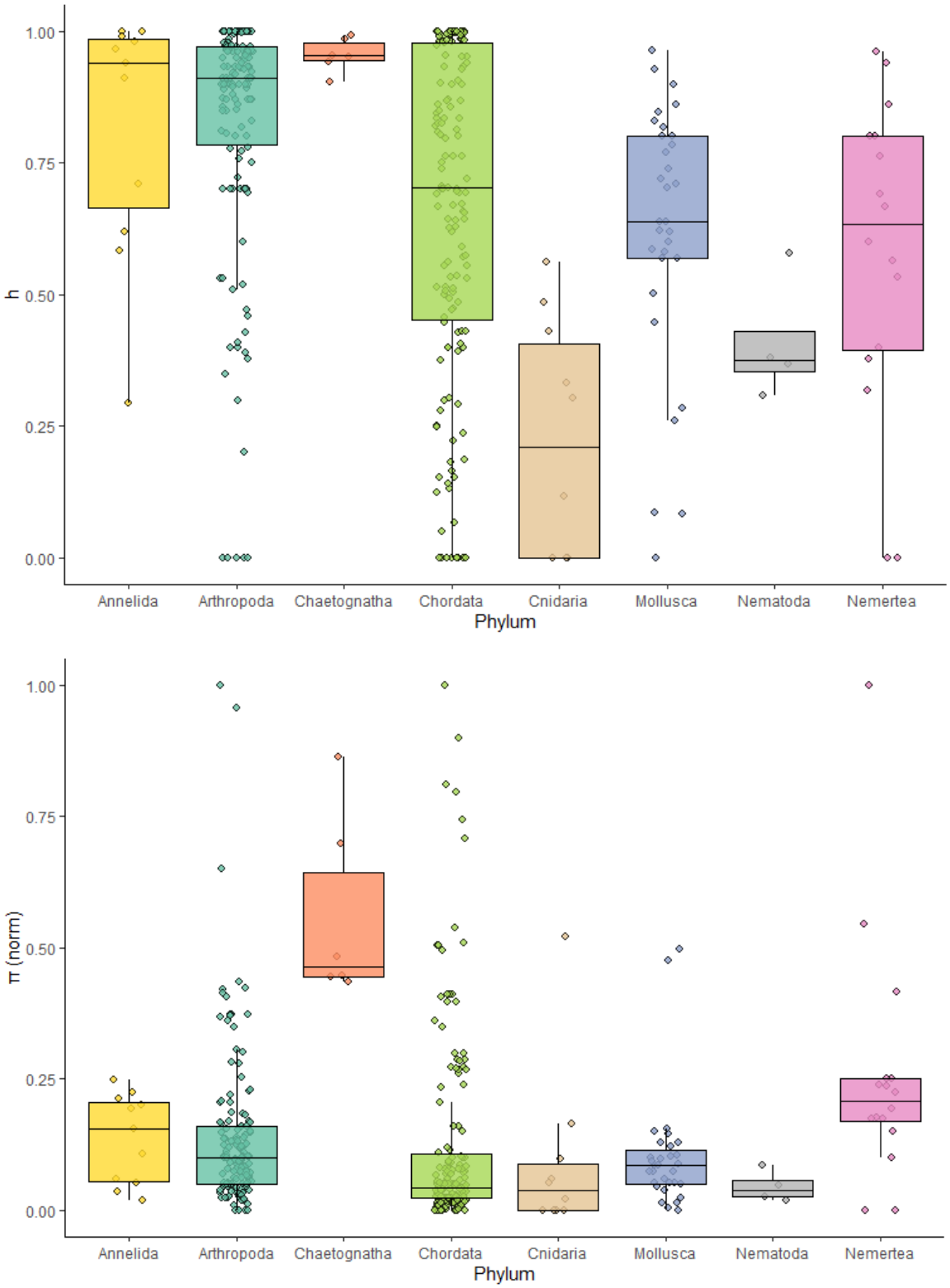

Figura 5. Diversidade de haplótipos (*h*) e diversidade de nucleotídeos normalizada de 0 a 1 por gene (π *(norm)*) das populações de espécies da fauna marinha amostradas ao longo da costa brasileira e das ilhas oceânicas. *Phylum* indica o filo ao qual cada população pertence.

3.2. Modelos Lineares Mistos (LMMs)

O oxigênio dissolvido foi negativamente correlacionado com a SST (r = -0.88), já o pH apresentou uma correlação positiva com a SST (r = 0.73) e negativa com a salinidade (r = -0.87). Por esse motivo, ambos O^2 dissolvido e pH foram removidos dos modelos. Os LMMs indicaram que os efeitos fixos explicaram apenas 8.1% da variância de h e 1.7% da variância de π ($R^2h = 0{,}081$ e $R^2\pi = 0{,}017$). Os únicos preditores influentes foram o número de pares de base das sequências (*bp_z*) e a SST média (*thetao_mean_z*) para h, e a autocovariável espacial (*Autocor_z*) para π (Tabela 2.). Os tamanhos de efeito dos preditores mais importantes para a seleção de modelos estão representados na Figura 6.

Tabela 2. Resultados do modelo médio para a diversidade de haplótipos (h) e de nucleotídeos (π) da fauna marinha brasileira. *Preditor* indica efeitos fixos transformados em escala z, as médias anuais da temperatura superficial da água (*thetao_mean_z*), velocidade das correntes (*sws_mean_z*), salinidade (*so_mean_z*) e clorofila *a* (*chl_mean_z*), além da batimetria (*Bathymetry _z*), coeficiente de autocorrelação espacial (*Autocor_z*), número de indivíduos por população (*N_z*) e o número de pares de base das sequências (*bp_z*). (*Estimate* = Tamanho de Efeito; *CI* = Intervalo de Confiança; *p* = Valor p). Valores significativos aparecem em negrito.

		h			***π***	
Preditor	**Estimate**	**CI**	**p**	**Estimate**	**CI**	**p**
(Intercept)	0.635	(0.452) (0.815)	**2×10^{-16}**	0.002	(0.002) (0.01)	**0.001**
Autocor_z	0.017	(-0.0008) (0.041)	0.16	5.7×10^{-4}	(1.8×10^{-4}) (9.5×10^{-4})	**0.004**
bp_z	0.08	(0.021) (0.138)	**0.007**	-1.9×10^{-4}	(-2.8×10^{-3}) (1×10^{-3})	0.79
thetao_mean_z	0.04	(0.016) (0.064)	**0.001**	4.8×10^{-5}	(-2×10^{-4}) (7.5×10^{-4})	0.7
sws_mean_z	0.004	(-0.0094) (0.038)	0.64	-	-	-
N_z	0.004	(-0.015) (0.046)	0.69	-6×10^{-6}	(-7×10^{-4}) (4.7×10^{-4})	0.93
Bathymetry_z	0.0004	(-0.016) (0.025)	0.9	-1.3×10^{-4}	(-6.3×10^{-4}) (1×10^{-4})	0.54
chl_mean_z	-	-	-	-2.5×10^{-4}	(-8×10^{-4}) (6.5×10^{-5})	0.33
so_mean_z	-	-	-	-5×10^{-5}	(-6×10^{-4}) (1.7×10^{-4})	0.76

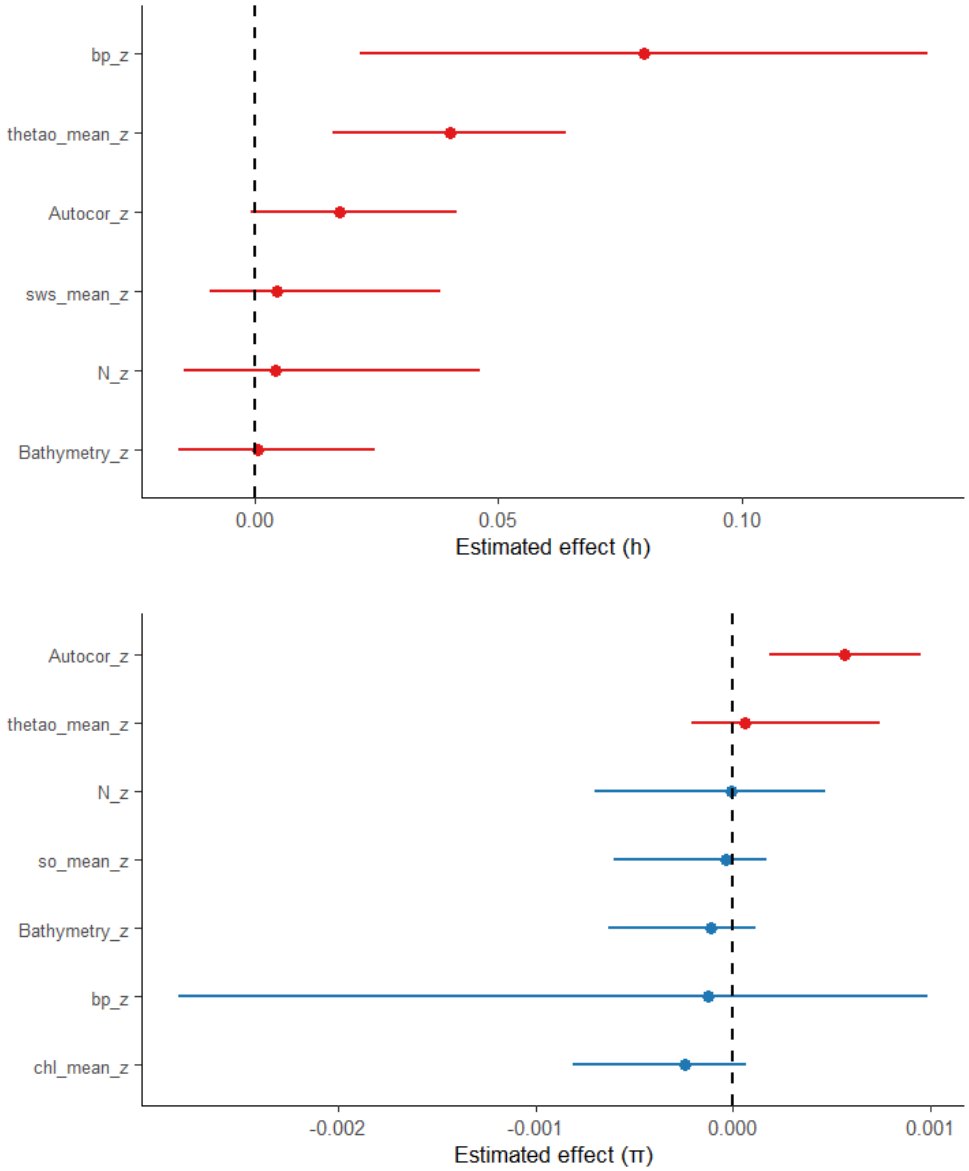

Figura 6. Efeito estimado dos preditores mais importantes na seleção de modelos sobre a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de efeito. Preditores vermelhos indicam efeitos positivos, e preditores azuis indicam efeitos negativos. As linhas horizontais indicam os intervalos de confiança de 95%, apenas efeitos sempre negativos ou positivos nos modelos são considerados significativos. (*bp_z* = número de pares de base; *thetao_mean_z* = temperatura média anual da superfície da água; *Autocor_z* = autocovariável espacial; *sws_mean_z* = velocidade média anual das correntes; *N_z* = número de indivíduos amostrados; *Bathymetry_z* = batimetria; *so_mean_z* = salinidade média anual; *chl_mean_z* = clorofila *a* média anual). Todos os preditores foram transformados em escala z.

Os efeitos aleatórios relacionados à espécie e ao marcador molecular de cada estudo explicaram a maior parte da variância não explicada pelos efeitos fixos. Nos modelos de π, as diferenças entre espécies responderam por 77% da variância residual, enquanto o marcador molecular explicou apenas 10,8% (Tabela 3.). *Direct_Coords* e *Direct_GD_Metrics* apresentaram variância desprezível para π e foram removidos dos modelos finais. Já nos modelos de *h*, as diferença entre as espécies permaneceram como a principal fonte de variação

com 48%, seguida do marcador molecular utilizado, com 13%, pela precisão das coordenadas (8%) e, em menor grau, pela origem das métricas de diversidade genética, com 0.7% (Tabela 3.). Os efeitos aleatórios estimados para as espécies e para os marcadores moleculares diferiram entre os modelos de h e π (Figuras 7–9), indicando que a contribuição de cada espécie e de cada gene para a variação da diversidade genética depende da métrica analisada.

Tabela 3. Efeitos aleatórios dos modelos lineares mistos sobre a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (*π*) da fauna marinha brasileira. (*Direct_Coords* = as coordenadas geográficas de cada população foram indicadas diretamente nos estudos; *Direct_GD_Metrics* = os índices de diversidade genética de cada população foram extraídos diretamente dos estudos; *Var* = Variância; *sd* = Desvio Padrão; *Prop* = Proporção da variância não explicada por efeitos fixos que é explicada por cada efeito aleatório).

	h			***π***		
Random Effect	**Var**	**sd**	**Prop**	**Var**	**sd**	**Prop**
Species	0.046	0.215	0.482	6.1×10^{-5}	0.008	0.77
Gene	0.012	0.111	0.129	8.6×10^{-6}	0.003	0.108
Direct_Coords	0.007	0.086	0.077	-	-	-
Direct_GD_Metrics	0.0006	0.025	0.007	-	-	-
Residuals	0.029	0.17	0.304	9.7×10^{-6}	0.003	0.122

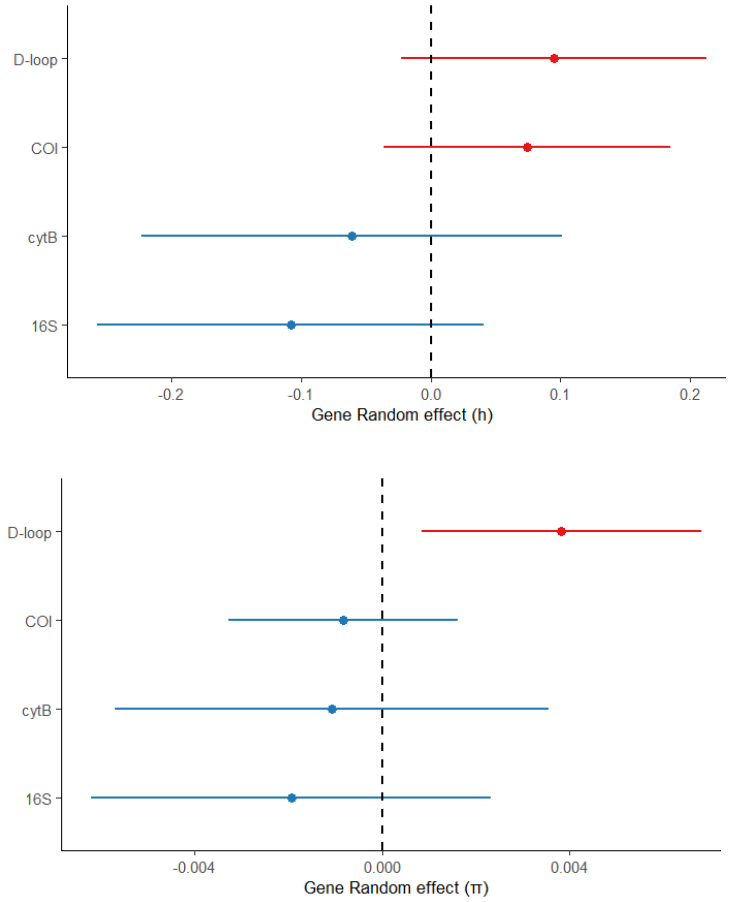

Figura 7. Efeito dos marcadores moleculares de cada estudo sobre a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de efeito. Preditores vermelhos indicam efeitos positivos, preditores azuis indicam efeitos negativos. As linhas horizontais indicam os intervalos de confiança de 95%, apenas efeitos sempre negativos ou positivos nos modelos são considerados significativos.

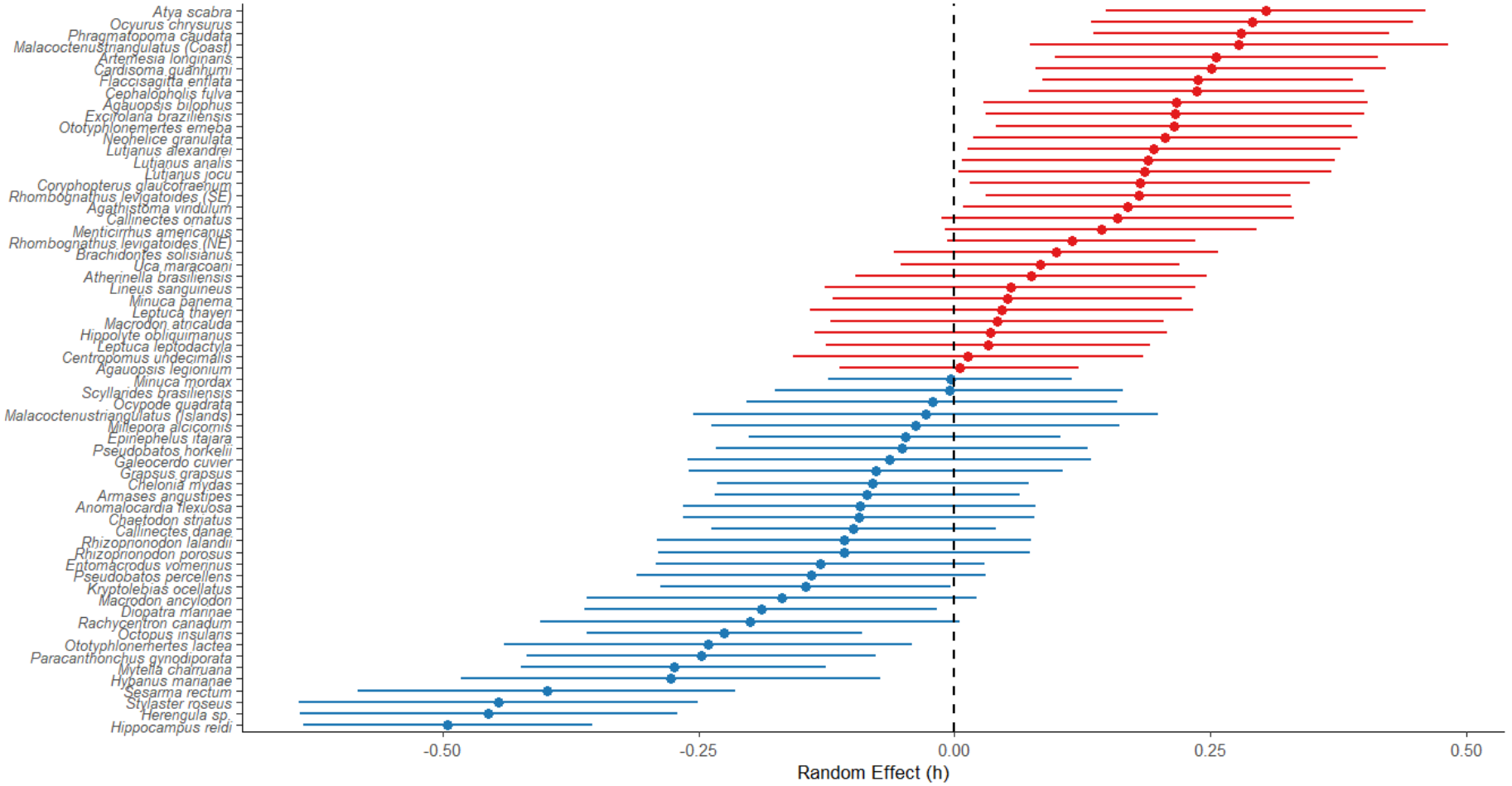

Figura 8. Efeito da espécie sobre a diversidade de haplótipos (*h*) de populações da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de efeito. Preditores vermelhos indicam efeitos positivos, preditores azuis indicam efeitos negativos. As linhas horizontais indicam os intervalos de confiança de 95%, apenas efeitos sempre negativos ou positivos nos modelos são considerados significativos.

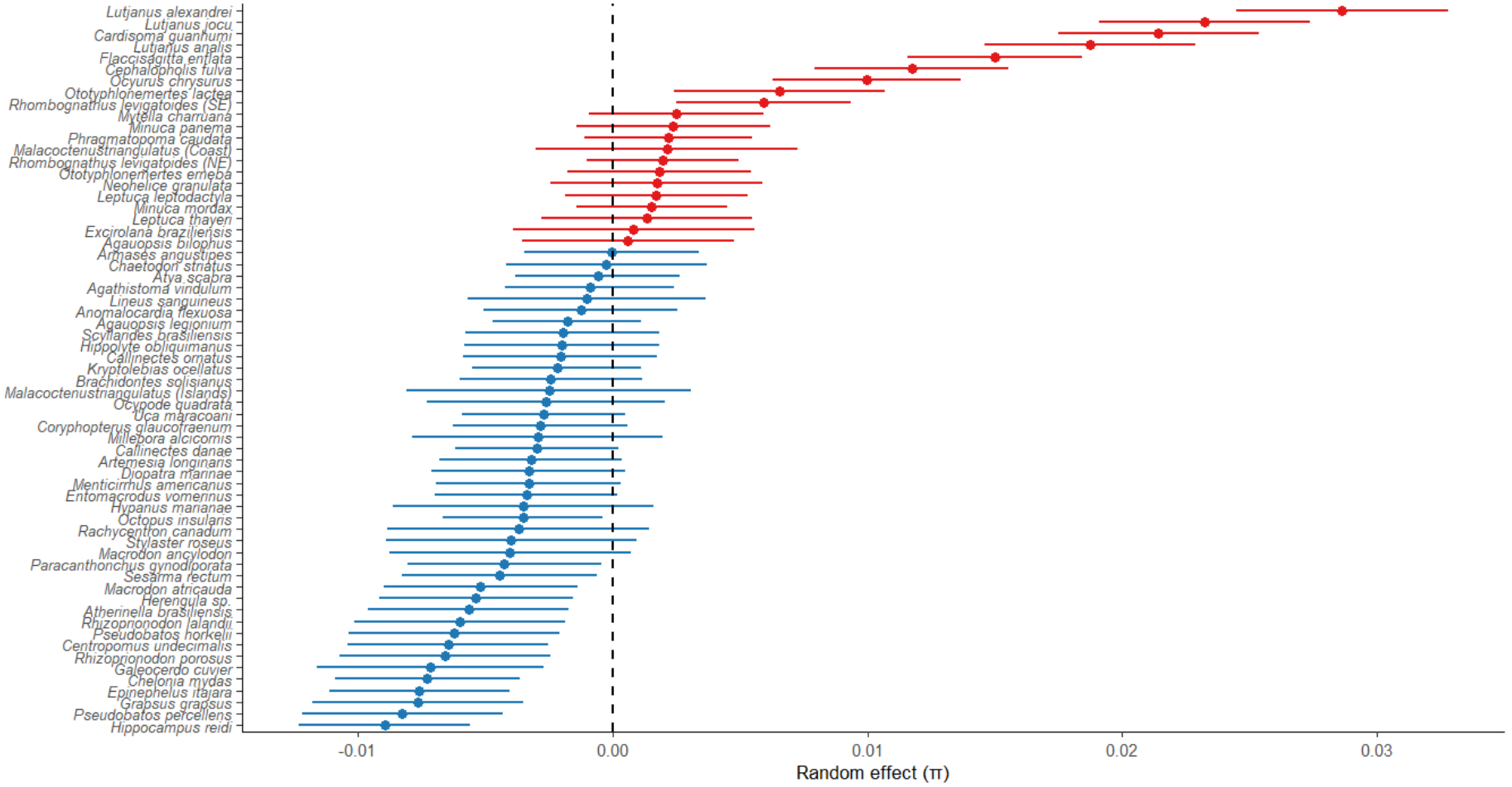

Figura 9. Efeito da espécie sobre a diversidade de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de efeito. Preditores vermelhos indicam efeitos positivos, preditores azuis indicam efeitos negativos. As linhas horizontais indicam os intervalos de confiança de 95%, apenas efeitos sempre negativos ou positivos nos modelos são considerados significativos.

O índice *I* de Moran não indicou autocorrelação espacial nos resíduos, tanto nos modelos com a autocovariável espacial (*Autocor_z*) (I_h = -0.009; p_h = 0.62 | $I\pi$ = -0.003; $p\pi$ = 0.51) quanto nos sem a autocovariável (I_h = -0.005; p_h = 0.55 | $I\pi$ = 0.012; $p\pi$ = 0.15). A inspeção dos resíduos indicou que valores extremos de *h* foram mais bem estimados, e que valores intermediários foram superestimados; já os modelos de π tenderam a superestimar valores baixos e subestimar valores intermediários e no terceiro quartil (Figura 10.). Os diagnósticos dos resíduos simulados no pacote *DHARMa* indicaram que os resíduos dos modelos de *h* desviaram da distribuição uniforme (p_{KS} = 2 x 10^{-16}), e que não foi identificada dispersão (*dispersion* = 1.006, p = 0.84) (Figura 11.) nem *outliers* (p = 0.13). Os resíduos de π também não apresentaram distribuição uniforme (p_{KS} = 2.2 x 10^{-16}), nem dispersão (*dispersion* = 0.88; p = 0.54) (Figura 11.), mas 13 *outliers* foram identificados (p = 1.2 x 10^{-5}).

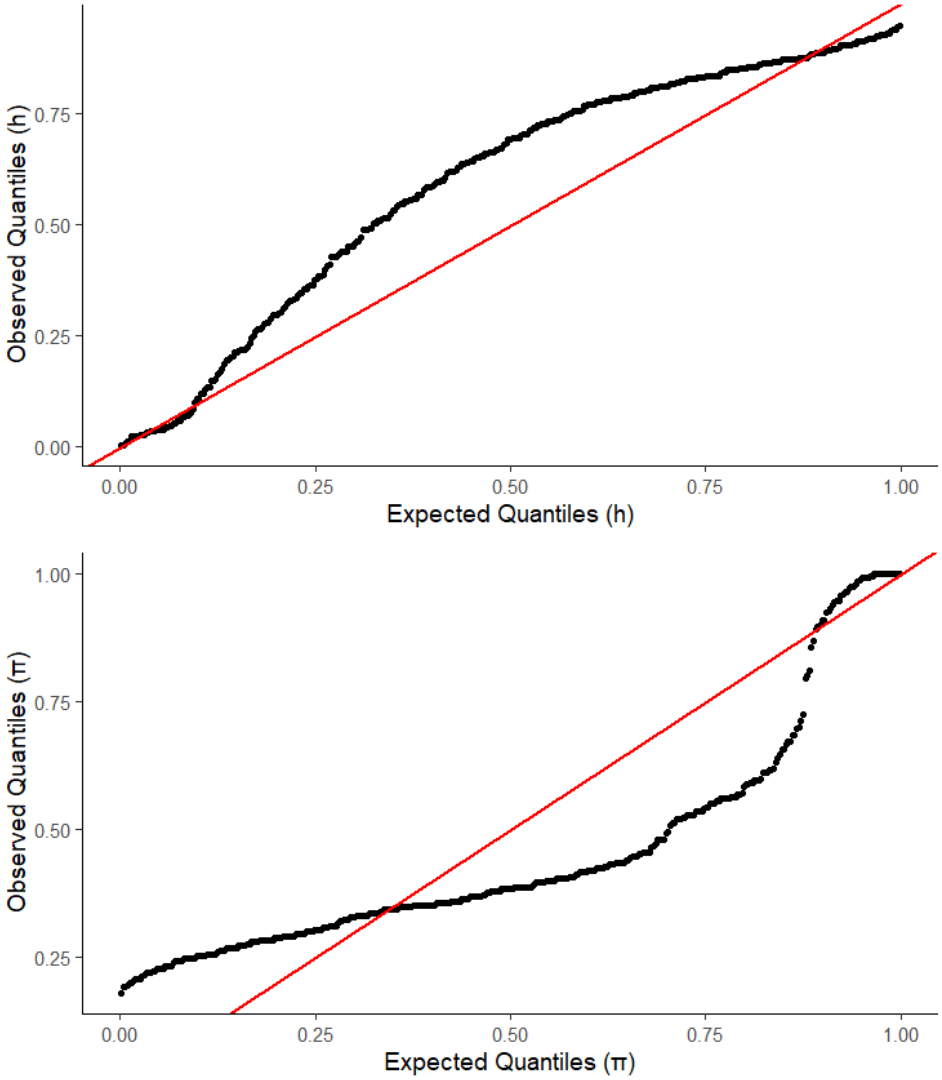

Figura 10. Valores esperados pelos modelos para a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira em relação aos valores observados. A linha vermelha indica a linha de identidade (1:1) que representa a concordância entre valores esperados e observados.

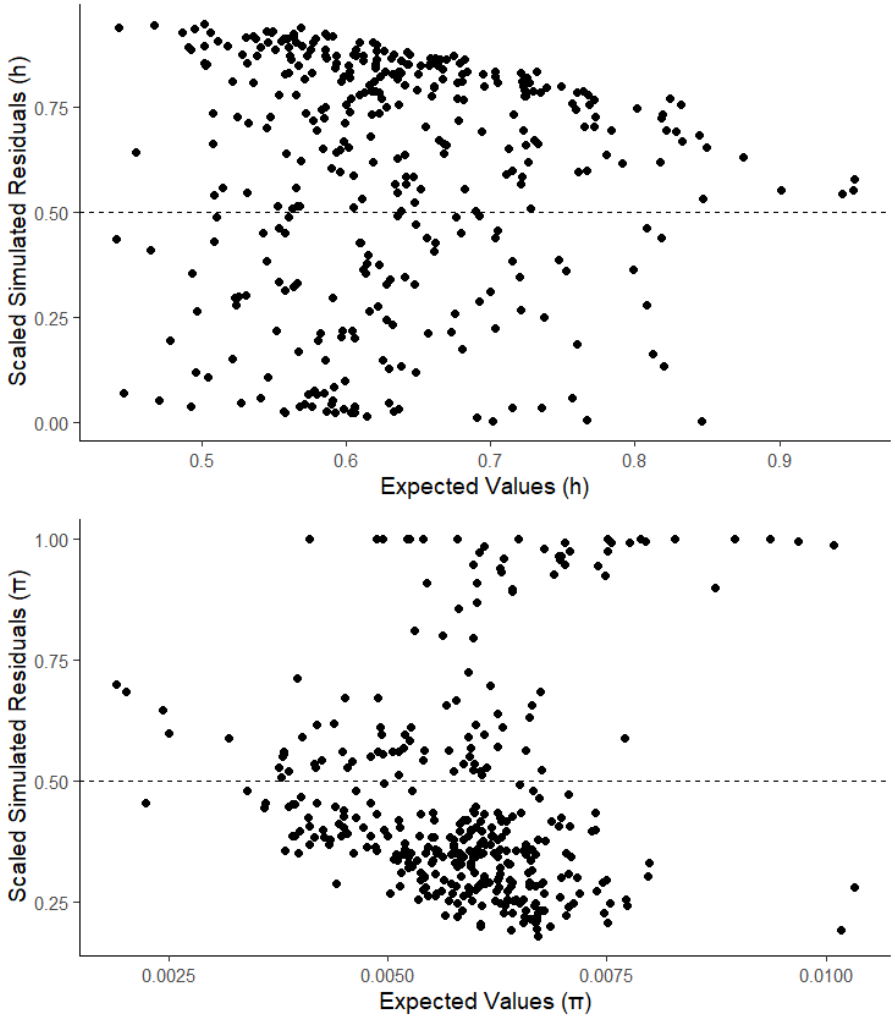

Figura 11. Resíduos dos modelos lineares mistos para a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) de populações da fauna marinha brasileira.

Nos modelos pGLMMs que consideram a estrutura filogenética entre as espécies (Figura 12.), *thetao_mean_z* (*Estimate* = 0.035; p = 0.0015), *Autocor_z* (*Estimate* = 0.013; p = 0.18) e *bp_z* (*Estimate* = 0.075; p = 0.01) permaneceram preditores significativos para *h*, e apenas *Autocor_z* (*Estimate* = 0.0006; p = 0.003) foi significativo para π. Quando comparados com o GLMM principal, os fatores aleatórios dos pGLMMs indicaram que diferenças entre espécies explicaram maior proporção da variância do que a filogenia para *h*, embora os marcadores moleculares explicarem quase o triplo da variância nos modelos filogenéticos. Em contraste, nos modelos de π, a filogenia foi o componente que mais explicou a variância nos modelos (Tabela 4.). Algumas espécies tiveram nomes alterados para sinônimos registrados na *Open Tree of Life* (Material Suplementar, Tabela S4), e *Harengula clupeola* foi escolhida arbitrariamente como a espécie de *Harengula* sp. (Ferreira-Araújo et al., 2024) para possibilitar a criação da matriz de autocorrelação filogenética.

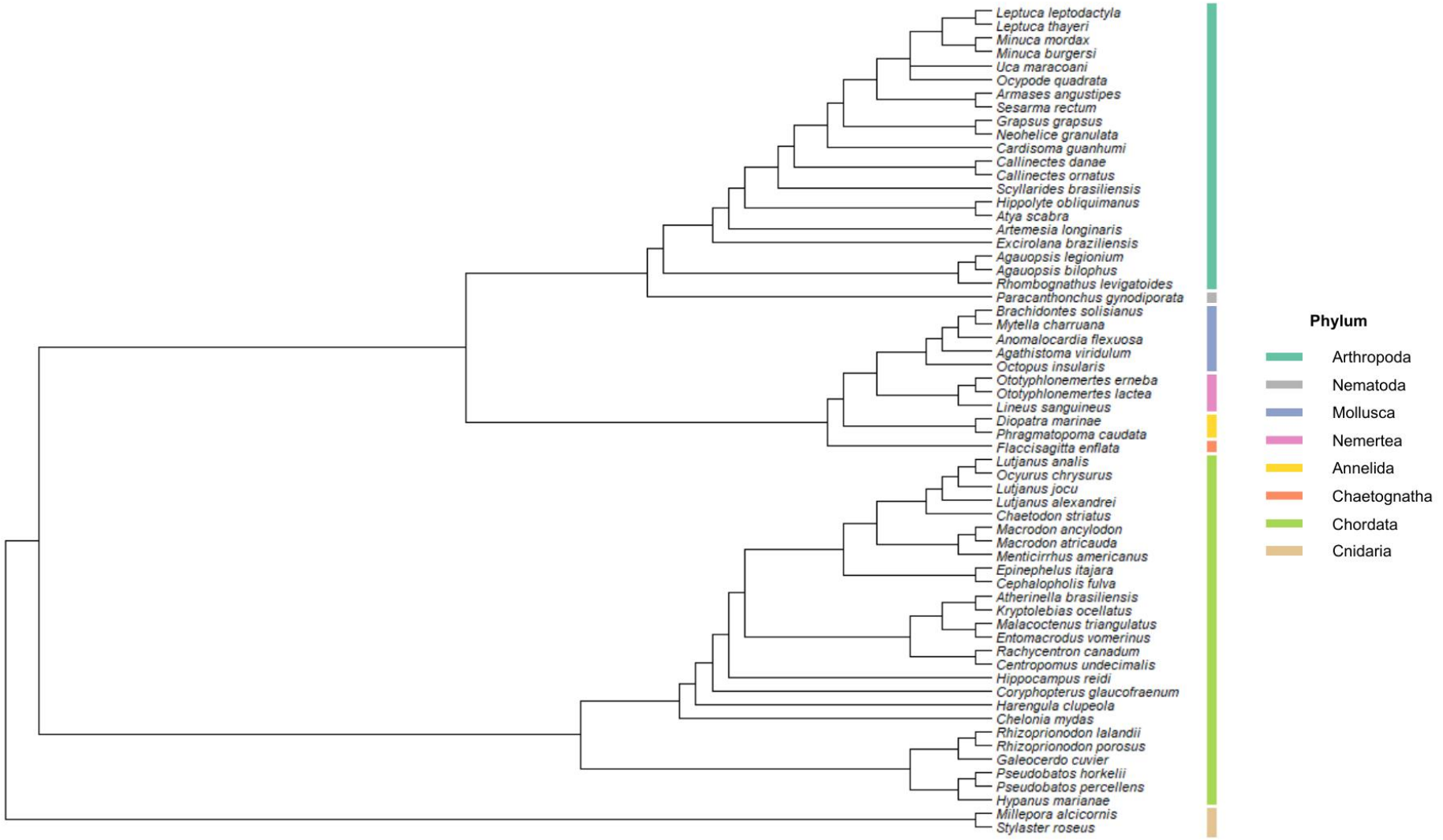

Figura 12. Árvore filogenética das espécies da fauna marinha brasileira presentes nesse estudo, baseada na filogenia sintética de *Open Tree of Life*. Os filos aos quais cada espécie pertence estão indicados por barras verticais.

Tabela 4. Efeitos aleatórios filogenéticos, taxonômicos, moleculares e metodológicos dos modelos lineares mistos generalizados filogenéticos sobre a diversidade de haplótipos (*h*) e de nucleotídeos (π) da fauna marinha brasileira. (*Direct_Coords* = as coordenadas geográficas de cada população foram indicadas diretamente nos estudos; *Direct_GD_Metrics* = os índices de diversidade genética de cada população foram extraídos diretamente dos estudos; *Var* = Variância; *sd* = Desvio Padrão).

	h		***π***	
Random Effect	**Var**	**sd**	**Var**	**sd**
Phylogeny	0.005	0.07	2.8×10^{-5}	0.005
Species	0.03	0.17	1.6×10^{-5}	0.004
Gene	0.02	0.14	1.5×10^{-5}	0.004
Direct_Coords	0.002	0.05	1.1×10^{-6}	0.001
Direct_GD_Metrics	0.0002	0.015	1.3×10^{-6}	0.001
Residuals	0.03	0.17	1×10^{-5}	0.003

Por fim, os LMMs dos testes de sensibilidade que incluíram apenas populações de $N \geq 25$ totalizaram 71 populações de 24 espécies (Material Suplementar, Tabela S5). Em ambos os modelos de *h* e π, somente o fator aleatório espécie apresentou variância diferente de zero, enquanto os demais fatores aleatórios não contribuíram para explicar a variabilidade dos dados. A variância associada ao fator espécie explicou aproximadamente 82% da variância total em *h* e 94% em π, já os fatores fixos explicaram 11.7% da variação de *h* e 5.5% da de π. Nos modelos de *h*, apenas SST (*Estimate* = 0.086; p = 0.006) apresentou efeito positivo. Já nos modelos de π, o único preditor significativo foi o número de indivíduos amostrados na população (*N_z*), com efeito negativo (*Estimate* = -0.0015; $p = 1.6 \times 10^{-4}$).

3.3. Meta-Regressão de Efeitos Aleatórios

Após filtrar os dados apenas para espécies com 4 ou mais populações, as meta-regressões contaram com um total de 282 populações de 40 espécies (Material Suplementar, Tabela S6). A espécie *Ocyurus chrysurus* (da Silva et al., 2015) também foi removida devido aos valores de *h* de

todas as populações serem idênticos ($h = 1$) o que inviabiliza o cálculo do coeficiente de correlação (r). Os modelos reforçaram a relação positiva entre SST e h observada nos LMMs (*Estimate* = 0.464; $p < 0.0001$) (Figura 13.).

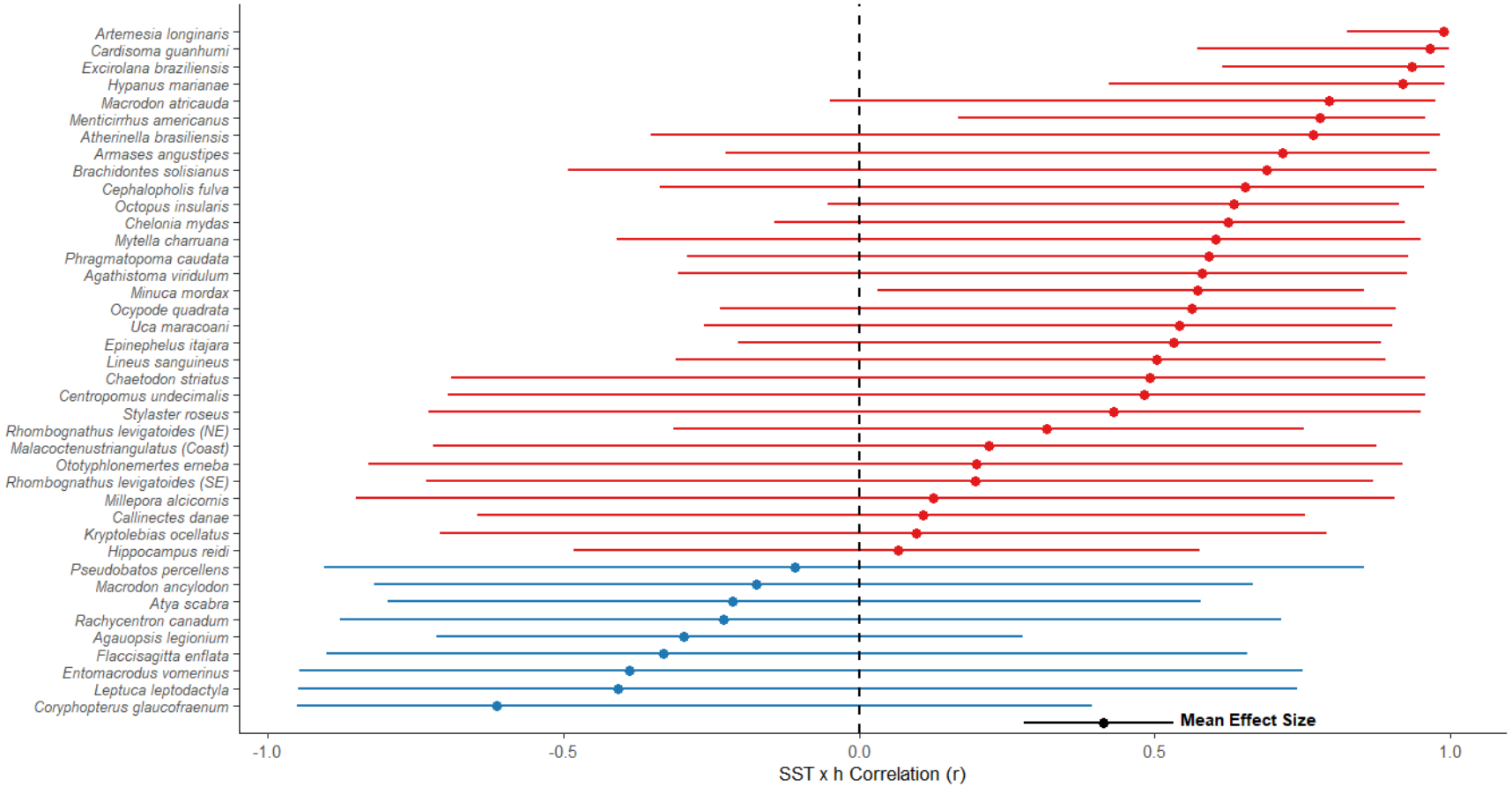

Figura 13. Tamanho de efeito da correlação entre a média anual da temperatura superficial da água (SST) em escala z e a diversidade de haplótipos (h) de populações de espécies da fauna marinha brasileira. A linha vertical tracejada indica ausência de correlação. Observações em vermelho indicam correlação positiva, Observações em azul indicam correlação negativa. As linhas horizontais indicam intervalos de confiança de 95%. Apenas efeitos sempre positivos ou negativos são significativos. O tamanho de efeito médio está indicado por "*Mean Effect Size*" em preto. O tamanho de efeito foi transformado de Z de Fisher para o coeficiente de correlação (r) para representação gráfica.

Os testes de heterogeneidade identificaram que as espécies responderam de forma distinta em relação à correlação SST x *h*, e não foi identificada assimetria no tamanho de efeito de *Zr* entre estudos pelo teste de Egger (Tabela 5.) e nem visualmente pelo gráfico de funil (Figura 14.). O teste *Failsafe-N* indicou que 185 estudos com tamanho de efeito neutro seriam necessários para que a correlação entre SST e *h* fosse não significativa e os testes *leave-one-out* não identificaram estudos influentes nas análises (Tabela 5.).

Tabela 5. Resultados dos testes diagnósticos para aferição da qualidade das meta-regressões entre a média anual da temperatura superficial da água em escala z e a diversidade de haplótipos (*h*) de populações da fauna marinha brasileira (τ^2 = variância entre estudos; I^2 = porcentagem da heterogeneidade total atribuída à variabilidade real entre estudos; *QE* = Teste de heterogeneidade de Cochram; *Egger's* = Teste de Assimetria de Egger; *Failsafe-N* = número de estudos com correlação 0 necessário a ser adicionado na meta-regressão para que seu resultado seja não-significativo; *Influential Studies (n)* = Número de estudos que alteram significativamente o tamanho de efeito médio no teste *leave-one-out*; *Statistic* = resultado principal de cada teste; *p* = Valor p). Valores significativos aparecem em negrito.

Diagnostics	Statistic	p
τ^2	0.085	-
I^2	25.32%	-
QE	55.92	**0.039**
Egger's	z = 1.24	0.215
Failsafe-N	185	**< 0.0001**
Influential Studies (n)	0	-

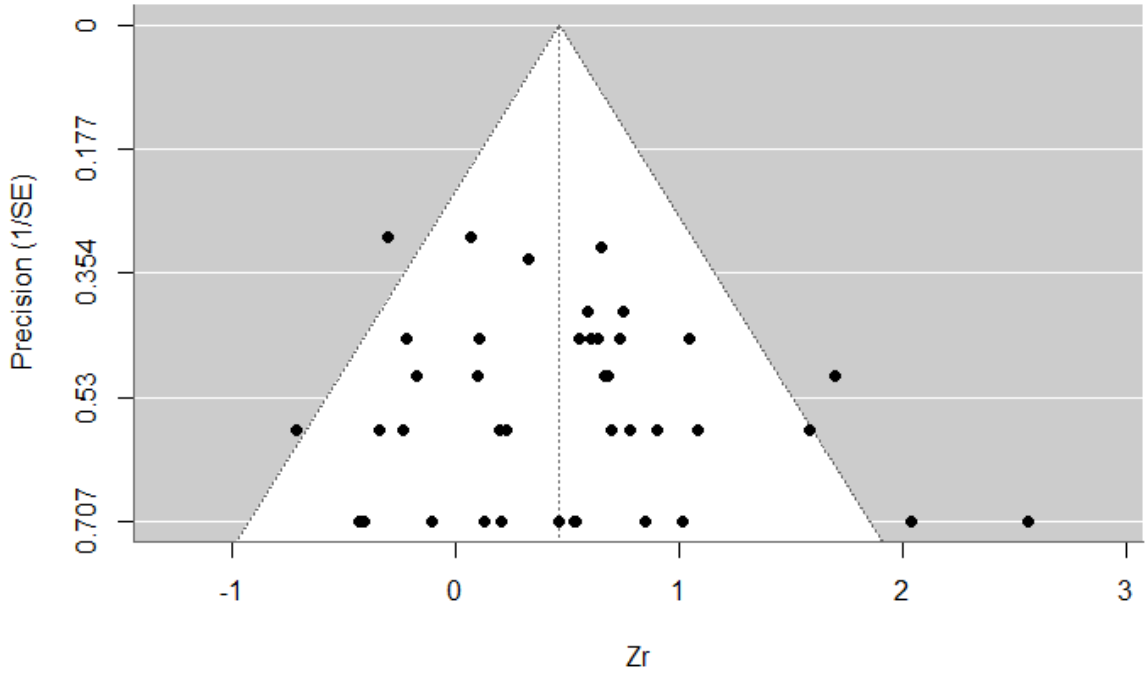

Figura 14. Gráfico de funil demonstrando a simetria entre a precisão, estimada pelo inverso dos erros padrões (SE), e o tamanho de efeito, coeficiente de correlação transformado em Z de Fisher (*Zr*), da relação entre a média anual da temperatura superficial da água em escala z e a diversidade de haplótipos de populações da fauna marinha brasileira.

Devido à heterogeneidade significativa entre as espécies, foram realizados testes de moderadores distintos para cada moderador, de forma a avaliar se a correlação entre SST e *h* difere de zero para cada filo e para cada gene, além de avaliar se há uma distinção entre a correlação observada em estudos com coordenadas disponíveis diretamente ou aproximadas, e entre estudos nos quais a diversidade de haplótipos de cada população foi indicada diretamente ou calculada posteriormente a partir da frequência de haplótipos. Estudos que contemplaram os filos Arthropoda, Chordata e Mollusca apresentaram uma correlação positiva e significativa entre SST e *h*, bem como estudos que utilizaram COI, D-loop e 16S como marcadores moleculares (Tabela 6.). Não foi observada diferença entre o efeito de estudos com coordenadas exatas ou aproximadas, nem com métricas de diversidade diretas ou calculadas em outros programas (Tabela 6.).

Tabela 6. Resultados do teste de moderadores para os modelos de meta-regressão entre a média anual da temperatura superficial da água em escala z e a diversidade de haplótipos de populações da fauna marinha brasileira. A métricas de cada moderador foram estimadas em modelos distintos, sendo que o modelo de *Phylum* e de *Gene* consideraram um intercepto 0, e os moderadores metodológicos consideraram o efeito da presença de informações nos estudos originais (*Direct_Coords* | 1 indica estudos nos quais as coordenadas geográficas das populações foram indicadas diretamente ao invés de aproximadas por praia; *Direct_GD_Metrics* | 1 indica espécies cuja diversidade de nucleotídeos das populações foi indicada diretamente nos estudos ao invés de calculada a partir das sequências das populações). (*Estimate* = Tamanho de efeito; *CI* = Intervalo de confiança; *p* = Valor p). Valores significativos aparecem em negrito.

Moderador	Estimate	CI	p
Phylum | Annelida	0.68	(-0.43) (1.79)	0.228
Phylum | Arthropoda	0.508	(0.219) (0.797)	**0.0006**
Phylum | Chaetognatha	-0.344	(-1.586) (0.898)	0.587
Phylum | Chordata	0.393	(0.11) (0.675)	**0.007**
Phylum | Cnidaria	0.293	(-0.752) (1.338)	0.582
Phylum | Mollusca	0.729	(0.155) (1.338)	**0.013**
Phylum | Nemertea	0.442	(-0.395) (1.279)	0.3
Gene | COI	0.314	(0.07) (0.557)	**0.012**
Gene | cytB	0.524	(-0.191) (1.238)	0.15
Gene | D-loop	0.668	(0.322) (1.014)	**0.0002**
Gene | 16S	0.595	(0.125) (1.064)	**0.013**
Direct_Coords | 1	0.01	(-0.389) (0.41)	0.959
Direct_GD_Metrics | 1	0.176	(-0.196) (0.55)	0.352

4. DISCUSSÃO

4.1. Revisão Sistemática e Características dos Dados Disponíveis

A triagem dos estudos revelou 191 publicações com baixa amostragem. Desses estudos, 148 apresentaram menos de três amostras em pontos relativamente distantes da costa, enquanto outros amostraram somente ao longo de pequenas extensões territoriais (15 apresentaram coletas em um único estado, e cinco em estados distintos de uma única biorregião), e ao menos 23 estudos apresentaram baixos tamanhos amostrais, com menos de cinco indivíduos por população (Material Suplementar, Tabela S7). Esses resultados podem refletir os custos para coletas e sequenciamentos amplos (Goodall-Copestake; Tarling; Murphy, 2012), e apontam para a presença de dados cuja reutilização para análises robustas é comprometida por um baixo poder inferencial. Amostragens densas ao longo da área de distribuição de cada espécie são beneficiais para a precisão de análises comparativas (Bowen et al., 2014), e maiores tamanhos populacionais, em especial de ao menos 25 indivíduos, permitem avaliar a frequência de haplótipos raros e podem representar um meio-termo entre custos operacionais e a precisão das métricas de diversidade (Goodall-Copestake; Tarling; Murphy, 2012).

Também foram observadas 92 publicações sem dados sobre as coordenadas geográficas das populações, nem a cidade em que foram amostradas. Dessas, ao menos 17 apresentaram amostragem distribuídas ao longo de uma ampla área geográfica, não contemplando populações passíveis de georreferenciamento específico (Material Suplementar, Tabela S7). Diversos outros trabalhos disponibilizaram apenas mapas indicando os pontos de coleta. Apesar de que a extração de coordenadas aproximadas a partir dos mapas seja possível (Liu et al., 2022), essa abordagem pode introduzir ruído nas análises quando se busca avaliar os efeitos de variáveis ambientais sobre populações. A ausência de georreferenciamento é um problema comum em dados genéticos depositados em repositórios online, observado em cerca de 40% dos registros no *GenBank*, e limita a reprodutibilidade das pesquisas (Pope et al., 2015).

Ademais, 22 trabalhos não foram incluídos nas análises devido à impossibilidade de atribuir os índices de diversidade genética às respectivas populações ou de reconstruir suas frequências de haplótipos. Esses trabalhos frequentemente agrupam as populações em categorias amplas (p.e. *Brazil* ou *Southwest Atlantic*) e sintetizam seus dados em uma única observação. Outros trabalhos não depositaram as sequências em bancos de dados públicos ou não informaram à qual população cada frequência depositada pertence. Esse problema já foi observado em outras revisões (Goodall-Copestake; Tarling; Murphy, 2012; Liu et al., 2022;

Peres; Mantelatto, 2025; Soliani et al., 2024) e compromete a reutilização dos dados originais para responder novas questões, como as referentes aos impactos do aquecimento global e à atual crise da biodiversidade (Pope et al., 2015). Mesmo quando a apresentação de índices de diversidade genética por população não for central aos objetivos dos estudos, recomenda-se que essas informações sejam disponibilizadas nos metadados ou material suplementar, como feito por Seixas et al. (2021) que disponibilizaram valores de h e π para cada população da poliqueta *Diopatra marianae*, incluindo diferentes cenários com e sem a inclusão de indivíduos híbridos.

O maior número de estudos de genética de populações marinhas por ano observado ao longo do tempo pode refletir a maior praticidade e acessibilidade de sequenciamento de mtDNA nas últimas décadas (Bowen et al., 2016). Considerando a produção científica brasileira, mesmo com a emergência de métodos genômicos de alta resolução, marcadores moleculares mitocondriais ainda são a alternativa mais popular para estudos de genética de populações marinhas (Martins et al., 2022). A emergência das mudanças climáticas e o fomento científico resultante da Década da Ciência Oceânica para o Desenvolvimento Sustentável também são fatores que podem ter favorecido a produção de trabalhos de genética de populações marinhas a partir de 2020.

Considerando os estudos incluídos nas análises deste trabalho, é possível observar uma maior representação dos filos Chordata (28 espécies, 158 populações) e Arthropoda (22 espécies, 139 populações). Essa maior representação de peixes nos estudos de genética de populações marinhas brasileiras já havia sido constatada por Martins et al. (2022) que a atribuíram à sua importância econômica, ciclo de vida simples, maior número de marcadores moleculares disponíveis e de especialistas no grupo. Os artrópodes, principalmente decápodes, que compõe 17 das 22 espécies de artrópodes presentes neste estudo, compartilham essas características com os peixes, apesar de seu ciclo de vida mais complexo com diferentes estágios larvais (Peres; Mantelatto, 2025).

Além disso, a maior amostragem das Biorregiões II (129 populações) e III (104 populações) também é considerável. Isso pode estar relacionado à sua maior extensão geográfica, menor infraestrutura urbana nas regiões costeiras mais ao norte e ao sul do país, dificultando o acesso, além da presença de mais instituições de pesquisa e recursos em estados como Rio de Janeiro e São Paulo (Martins et al., 2022). A dificuldade de acesso às ilhas oceânicas, além de sua menor área e seu elevado endemismo (Floeter et al., 2008), pode explicar também o menor número de populações nessas regiões.

A alta variação observada nos índices de h e π para a maioria dos filos é esperada dada a síntese de trabalhos com múltiplas espécies com distintas dinâmicas populacionais e taxas de

mutação de mtDNA (Galtier et al., 2009). Os filos que apresentaram menor variação, Chaetognatha e Nematoda, foram representados por uma única espécie no conjunto de dados, o que provavelmente explica grande parte dessa homogeneidade. Não obstante, alguns trabalhos recomendam cuidado ao se comparar diretamente essas métricas entre diferentes espécies, visto que valores baixos para uma população de uma espécie podem ser normais ou altos para populações de outra (Galtier et al., 2009; Goodall-Copestake; Tarling; Murphy, 2012; Wares, 2009). Dessa forma, os índices de diversidade são mais apropriadamente comparáveis considerando as espécies como fatores aleatórios na estrutura de modelos.

4.2. Modelos Lineares Mistos (LMMs) e Meta-Regressões

Os efeitos fixos explicaram relativamente pouco os dados, tanto para os modelos de h quanto para os de π, evidente pelos seus baixos R^2 (R^2h = 0,081 e $R^2\pi$ = 0,017), comumente encontrados para LMMs com esse tipo de dado (Manel et al., 2020). Os resultados dos LMMs demonstram um efeito fraco, porém significativo, da SST sobre h (*Estimate* = 0.04; p = 0.001), também observado no pGLMM (*Estimate* = 0.035; p = 0.0015). Nos testes de sensibilidade, conduzidos apenas com populações de 25 ou mais indivíduos, o tamanho de efeito alcançou mais que o dobro (*Estimate* = 0.086; p = 0.006). A meta-regressão também encontrou um efeito positivo entre SST e h ($r \approx 0.433$; $p < 0.0001$), evidenciando que essa relação foi positiva nos três filos mais amostrados: Arthropoda (*Zr* = 0.508; p = 0.0006), Chordata (*Zr* = 0.393; p = 0.007) e Mollusca (*Zr* = 0.729; p = 0.013). O maior efeito em Mollusca condiz com o padrão global observado para moluscos terrestres, que descreve uma maior diversidade em ambientes mais quentes e latitudes mais baixas (De Kort et al., 2021). A capacidade de dispersão pode estar limitada ao movimento pós-glacial, desempenhando um papel crucial na determinação do tamanho efetivo da população desses moluscos terrestres. No ambiente marinho, todavia, esse efeito pode estar relacionado à ampla variação nas estratégias de dispersão do grupo, uma vez que diferenças na duração larval, conectividade populacional e histórico demográfico podem modular a resposta da diversidade genética às condições ambientais (Cowen; Sponaugle, 2009; Selkoe; Toonen, 2011). O mesmo padrão foi observado para áreas de adequabilidade das espécies de gastrópodes marinhos do gênero *Agathistoma* do Atlântico Ocidental, que indicou maior adequabilidade em áreas mais quentes tanto para os períodos do LGM, pós-glacial e presente (Silva et al. *In prep*.).

Outros estudos também identificaram associações positivas entre temperatura e diversidade genética em organismos marinhos. Em peixes marinhos, os maiores níveis de

diversidade genética mitocondrial estão em regiões mais quentes e próximas ao Equador (Clark; Pinsky 2024, Manel et al. 2020). De modo semelhante, a variabilidade térmica também pode influenciar positivamente a diversidade genética em animais marinhos ao promover maior heterogeneidade ambiental (Dalongeville et al. 2022) e, consequentemente, uma amplitude de respostas fenotípicas e genéticas (Banks et al., 2013).

Apesar da SST não apresentar efeito significativo na diversidade genética dos filos Annelida, Chaetognatha, Cnidaria, Nematoda e Nemertea, sua menor amostragem, de uma a três espécies, limita o poder inferencial do modelo para esses grupos. Entretanto, o efeito positivo também foi observado para a maioria dos marcadores moleculares, independentemente do uso de coordenadas reais ou aproximadas, bem como do uso de métricas diretas de diversidade genética ou de métricas calculadas à parte a partir da frequência de haplótipos. Esse resultado reforça que a SST está positivamente correlacionada à *h* ao longo de múltiplas abordagens metodológicas. Além disso, os dados se apresentam como robustos a vieses de publicação uma vez que não foi identificada alta assimetria pelo gráfico de funil e teste de Egger ($z = 1.24$; $p = 0.215$), que o teste de Rosenthal foi significativo ($n = 185$; $p < 0.0001$), e com a ausência de estudos influentes no teste *leave-one-out*. Nesse contexto, os resultados obtidos sugerem que ambientes mais quentes podem favorecer a manutenção de maiores níveis de diversidade haplotípica, possivelmente por sustentarem populações historicamente mais estáveis e efetivas. Além disso, regiões tropicais do Atlântico Sul Ocidental provavelmente experimentaram menor instabilidade climática durante oscilações paleoclimáticas do Quaternário, o que pode ter contribuído para a persistência e diversificação das linhagens genéticas ao longo do tempo evolutivo (Hewitt, 2000; Maggs et al., 2008).

Isso está de acordo com o esperado pela ESH, segundo a qual a temperatura afeta o metabolismo, taxas de mutação e tempo geracional das populações (Allen et al., 2006; Allen; Brown; Gillooly, 2002; Gillooly; McCoy; Allen, 2007; Rand, 1994), elevando a diversidade genética e a presença de linhagens com maior diversidade haplotípica em ambientes quentes. Entretanto, a ESH também prevê um efeito positivo da temperatura sobre π (Dowle; Morgan-Richards; Trewick, 2013), o que não foi observado nos LMMs (*Estimate* = 4.8×10^{-5}; $p = 0.7$) do presente estudo. Essa discrepância pode estar relacionada ao fato de que *h* depende unicamente da frequência de haplótipos em uma população, ao passo que π depende da diferença média entre sequências (Nei, 1987). Dessa forma *h* incorpora melhor dinâmicas populacionais e o fluxo gênico entre populações, e é mais variável, particularmente em populações pequenas (Dalongeville et al., 2022). Assim, *h* tende a refletir eventos demográficos recentes, as abundâncias e frequências das mutações na população, enquanto π reflete

flutuações demográficas passadas e um maior número total de mutações no mtDNA (Dalongeville et al., 2022; Peres; Mantelatto, 2025). Isso sugere que a maior diversidade genética observada em ambientes quentes do litoral brasileiro está relacionada ao efeito da temperatura na demografia recente das populações, não às maiores taxas mutacionais.

Os demais efeitos fixos associados a h e π nos LMMs não foram significativos nos testes de sensibilidade, indicando que esses resultados podem estar condicionados à estrutura dos modelos. Surpreendentemente, a média da clorofila *a* dissolvida, incluída nos modelos como *proxy* de produtividade primária marinha, não apresentou efeito significativo sobre h ou π. Isso contrasta com a MIH, que defende uma maior diversidade em áreas de maior produtividade, devido a maiores tamanhos populacionais e menor susceptibilidade a efeitos negativos da deriva genética (Currie et al., 2004; Srivastava; Lawton, 1998; Storch; Bohdalková; Okie, 2018). Apesar da clorofila *a* já ter sido positivamente correlacionada com a diversidade genética marinha em decápodes brasileiros (p.e. Peres; Mantelatto, 2025), outros estudos não encontraram efeitos dessa variável (p.e. Manel et al., 2020) ou encontraram relações não lineares (p.e. Clark; Pinsky, 2024). Esses resultados distintos podem ocorrer, em parte, pela não neutralidade do mtDNA, que pode ser influenciado por eventos recentes de seleção e não reflete o tamanho populacional efetivo de diversos táxons (Bazin; Glémin; Galtier, 2006). Alternativamente, o efeito do tamanho populacional no mtDNA, caso exista, pode ser mascarado por eventos demográficos passados e atuais das populações (Lawrence; Fraser, 2020), além outros fatores, como a estabilidade da temperatura (Manel et al., 2020).

A alta proporção de variância explicada pelos efeitos aleatórios espécie em ambos os LMMs de h e π (48% e 77%, respectivamente) reforça a presença de fatores espécie-específicos como traços de história de vida e outras características não mensuradas que influenciam o fluxo gênico e a diversidade genética de cada espécie (De Kort et al., 2021). Particularmente nos ecossistemas marinhos, a duração da fase pelágica larval (PLD) pode influenciar a dispersão das espécies, sua estrutura e diversidade genética (Affonso; Galetti Jr., 2007; Gama-Maia et al., 2024). Por exemplo, PLDs mais longas, bem como ovos de menor diâmetro, já foram associadas a uma maior diversidade genética para decápodes marinhos brasileiros (Peres; Mantelatto, 2023). Em outros casos, especialmente em espécies marinhas com fases larvais planctônicas prolongadas, o fluxo gênico mediado por correntes oceânicas pode promover intensa troca genética entre populações geograficamente distantes, reduzindo processos de divergência local (Cowen; Sponaugle, 2009; Palumbi, 1994). A despeito de sua importância para dinâmicas populacionais e para o fluxo gênico, a disponibilidade de dados de fatores de história de vida é escassa, e essas informações não são inclusas na maioria dos depositórios online como o

GenBank (Wares, 2009). Além dos efeitos da espécie, variações relacionadas aos marcadores moleculares também contribuíram para a heterogeneidade observada, como o efeito positivo do gene D-loop sobre a diversidade de nucleotídeos. Esse efeito é esperado, visto que esse marcador apresenta taxas mais elevadas de mutação em relação a outros marcadores moleculares mitocondriais em diversos táxons (Liggins; Gleeson; Riginos, 2014; Page; Hughes, 2014).

Além dos fatores fixos, metodológicos e espécie-específicos, a não-uniformidade dos resíduos dos LMMs aferida pelos testes diagnósticos do pacote *DHARMa* sugere outras fontes de heterogeneidade não contempladas nos modelos. No caso de π, a estrutura filogenética entre as espécies representa uma importante fonte de variação, evidenciada pela elevada variância associada ao efeito aleatório filogenético nos pGLMMs, superior aos demais efeitos aleatórios incluídos. Isso sugere maior conservadorismo evolutivo dessa métrica, influenciado, por exemplo, pelas distintas taxas de mutações entre os táxons (Galtier et al., 2009). Dessa forma, mesmo considerando as limitações dos pGLMMs, como resíduos menos interpretáveis e incompatibilidade com ferramentas diagnósticas tradicionais, como as do pacote *DHARMa*, essas abordagens permanecem úteis como testes de sensibilidade para lidar com vieses de origem filogenética. Além disso, outras fontes de variação não consideradas nos modelos podem incluir informações sobre a história demográfica das populações, como gargalos e migrações, que também podem influenciar suas métricas de diversidade genética (Teixeira; Huber, 2021).

De acordo com o resultado observado no presente estudo, ambientes mais quentes podem favorecer maiores tamanhos populacionais efetivos e maior persistência demográfica, elevando a diversidade haplotípica sem necessariamente produzir aumentos equivalentes na diversidade nucleotídica. Em conjunto, esses resultados indicam que a interpretação de padrões de diversidade genética deve considerar explicitamente as diferenças entre espécies, incluindo sua história de vida, evolução e biogeografia, especialmente em contextos aplicados à conservação (De Kort et al., 2021).

4.3. Limitações

As limitações do presente estudo incluem os vieses taxonômicos e geográficos já discutidos. A maior amostragem de certos táxons e certas regiões que outras pode subestimar ou superestimar a diversidade genética (Liu et al., 2022) e lacunas geográficas podem prejudicar a observação dos efeitos de fatores ambientais sobre a diversidade genética (Lawrence; Fraser,

2020; Manel et al., 2020). Este estudo também é limitado pela disponibilidade de dados com ampla amostragem ao longo da costa e com suficientes tamanhos populacionais, principal critério de exclusão ao longo da triagem de estudos. Além disso, h e π não constituem médias populacionais convencionais, mas sim métricas derivadas das frequências de haplótipos e de diferenças nucleotídicas, com variância específica (Nei, 1987), o que dificulta sua interpretação como tamanhos de efeito baseados em médias únicas e variância. Dessa forma, os LMMs empregados não incorporaram a variância desses estimadores. As meta-regressões realizadas, por sua vez, permitem ponderar os tamanhos de efeito pelo número de populações observadas, mas permanecem limitadas quando grande parte das correlações são estimadas a partir de poucas populações, elevando sua incerteza. Ademais, este estudo contemplou apenas a diversidade genética a nível populacional. Avaliar a diversidade genética de comunidades marinhas poderia enriquecer a compreensão da diversidade total de uma área para fins de conservação (Lawrence; Fraser, 2020; Peres; Mantelatto, 2025).

Outra limitação é o uso exclusivo de marcadores mitocondriais. Apesar da ampla disponibilidade de dados de mtDNA para comparações entre populações e espécies, essa região corresponde a apenas uma fração do genoma animal (Zhang; Hewitt, 2003). Clark & Pinsky (2024) destacam que o DNA nuclear corresponde a 99.9% do DNA de peixes marinhos, e que a maior parte da variação relacionada à adaptação e à especiação ocorre nessa região. O mtDNA pode, ainda, ser alvo de pressões seletivas, apresentar recombinação de difícil detecção e taxas mutacionais heterogêneas entre táxons (Galtier et al., 2009). Genes amplamente utilizados, como o COI, apresentam alta divergência interespecífica, o que favorece sua aplicação em estudos de DNA *barcoding* (Gama-Maia et al., 2024; Hebert et al., 2003). Entretanto, em alguns grupos e contextos populacionais, sua resolução pode ser limitada em cenários de baixa divergência intraespecífica ou alta conectividade populacional (Paz-Vinas et al., 2021). Nesse contexto, abordagens genômicas de alta resolução configuram uma alternativa promissora que pode identificar tanto padrões neutros de diversidade genética, quanto investigar a relação gene-ambiente e identificar padrões genéticos adaptativos (Dalongeville et al., 2022; Liu; Sun; Zhang, 2023; Martins et al., 2022; Orton et al., 2019), inclusive por meio da avaliação da variação genética em sítios funcionalmente importantes com efeitos diretos no *fitness* (De Kort et al., 2021; Teixeira; Huber, 2021).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A diversidade de haplótipos da fauna marinha brasileira mostrou-se fraca, porém consistentemente associada à temperatura superficial da água, enquanto a diversidade de nucleotídeos não apresentou relações robustas com preditores ambientais, espaciais ou metodológicos. Esses resultados podem refletir, ao menos em parte, a elevada incerteza e as dificuldades em se obter e estimar a diversidade genética a partir desses parâmetros. Ainda assim, a associação consistente entre diversidade de haplótipos e temperatura sugerem que esse fator ambiental influencia principalmente componentes recentes na diversidade genética, por sua influência em padrões demográficos das populações e taxas mutacionais, e não diretamente pelo acúmulo diferenças nucleotídicas ao longo do tempo. Considerando os efeitos das mudanças climáticas na temperatura global, e nas dinâmicas populacionais de diversos organismos marinhos, a diversidade genética da fauna marinha brasileira já pode estar sendo afetada.

A alta heterogeneidade de ambas as métricas entre espécies reforça a importância de fatores espécie-específicos, como traços de história de vida, na estruturação da diversidade genética marinha. As distâncias filogenéticas entre as espécies também são um fator importante para a diversidade nucleotídica, e devem ser contempladas ao se investigar as relações entre essa métrica e outros preditores. Esses resultados indicam que padrões amplos de diversidade genética marinha não podem ser suficientemente explicados apenas por gradientes ambientais, sendo fundamental a integração de informações ecológicas, evolutivas e biogeográficas das espécies.

Encoraja-se que os futuros estudos de genética de populações marinhas do Brasil incluam informações detalhadas das populações amostradas, incluindo suas coordenadas geográficas, índices de diversidade genética e códigos de acesso em depositórios públicos, indicando à qual população cada indivíduo pertence. Ampliar o esforço amostral, incluindo mais populações e maiores tamanhos populacionais, também pode favorecer a reutilização desses dados. Além disso, a amostragem de táxons menos representados, como Cnidaria, Nematoda, Annelida, Nemertea e Chaetognatha, bem como em regiões subamostradas, como as ilhas oceânicas e as regiões extremas ao norte e ao sul do país, poderá ampliar a compreensão dos padrões espaciais da diversidade genética marinha. Por fim, futuros trabalhos devem considerar o uso de abordagens genômicas de alta resolução para uma avaliação mais precisa da diversidade genética que a possível com o uso apenas de marcadores mitocondriais.

REFERÊNCIAS

AFFONSO, P.; GALETTI JR., P. Genetic Diversity of Three Ornamental Reef Fishes (Families Pomacanthidae and Chaetodontidae) from the Brazilian Coast. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, n. 4 suppl, p. 925–933, dez. 2007.

ALLEN, A. P. *et al.* Kinetic Effects of Temperature on Rates of Genetic Divergence and Speciation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 24, p. 9130–9135, 13 jun. 2006.

ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F. Global Biodiversity, Biochemical Kinetics, and the Energetic-Equivalence Rule. **Science**, v. 297, n. 5586, p. 1545–1548, 30 ago. 2002.

ARAUJO, G. S. *et al.* The Amazon-Orinoco Barrier as a Driver of Reef-fish Speciation in the Western Atlantic Through Time. **Journal of Biogeography**, v. 49, n. 8, p. 1407–1419, ago. 2022.

ASSAN, D. *et al.* Effects of Climate Change on Marine Organisms. **American Journal of Climate Change**, v. 09, n. 03, p. 204–216, 2020.

AVISE, J. C. Molecular Population Structure and the Biogeographic History of a Regional Fauna: A Case History with Lessons for Conservation Biology. **Oikos**, v. 63, n. 1, p. 62, fev. 1992.

AVISE, J. C. **Phylogeography: The History and Formation of Species**. 3. print ed. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 2001.

BABCOCK, R. C. *et al.* Severe Continental-Scale Impacts of Climate Change Are Happening Now: Extreme Climate Events Impact Marine Habitat Forming Communities Along 45% of Australia's Coast. **Frontiers in Marine Science**, v. 6, p. 411, 24 jul. 2019.

BANKS, S. C. *et al.* How Does Ecological Disturbance Influence Genetic Diversity? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 11, p. 670–679, nov. 2013.

BARTOŃ, K. **MuMIn: Multi-Model Inference**. 2025. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>

BATES, D. *et al.* Fitting Linear Mixed-Effects Models Using *lme4*. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, 2015.

BAZIN, E.; GLÉMIN, S.; GALTIER, N. Population Size Does Not Influence Mitochondrial Genetic Diversity in Animals. **Science**, v. 312, n. 5773, p. 570–572, 28 abr. 2006.

BIVAND, R. S.; WONG, D. W. S. Comparing Implementations of Global and Local Indicators of Spatial Association. **TEST**, v. 27, n. 3, p. 716–748, set. 2018.

BJORNDAL, K. A. *et al.* Population Structure and Diversity of Brazilian Green Turtle Rookeries Based on Mitochondrial DNA Sequences. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 5, n. 2, p. 262–268, dez. 2006.

BORENSTEIN, M. (ORG.). **Introduction to Meta-Analysis**. Nachdr. ed. Chichester: Wiley, 2013.

BOWEN, B. W. *et al.* Phylogeography Unplugged: Comparative Surveys In The Genomic Era. **Bulletin of Marine Science**, v. 90, n. 1, p. 13–46, 1 jan. 2014.

BOWEN, B. W. *et al.* Comparative Phylogeography of the Ocean Planet. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 29, p. 7962–7969, 19 jul. 2016.

BRASIL. Projeto de Lei nº 6.969-C de 2013. 2025.

BROWN, J. H. Why Are There so Many Species in the Tropics? **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 1, p. 8–22, jan. 2014.

BURROWS, M. T. *et al.* The Pace of Shifting Climate in Marine and Terrestrial Ecosystems. **Science**, v. 334, n. 6056, p. 652–655, 4 nov. 2011.

CHAMBERLAIN, S. A.; SZÖCS, E. *Taxize*: Taxonomic Search and Retrieval in *R*. **F1000Research**, v. 2, p. 191, 28 out. 2013.

CLARK, R. D.; PINSKY, M. L. Global Patterns of Nuclear and Mitochondrial Genetic Diversity in Marine Fishes. **Ecology and Evolution**, v. 14, n. 5, p. e11365, maio 2024.

COSTA JORDAO, J. *et al.* Mixed-Stock Analysis in Green Turtles *Chelonia mydas*: mtDNA Decipher Current Connections Among West Atlantic Populations. **Mitochondrial DNA Part A**, v. 28, n. 2, p. 197–207, 4 mar. 2017.

COWEN, R. K.; SPONAUGLE, S. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. **Annual Review of Marine Science**, v. 1, n. 1, p. 443–466, 1 jan. 2009.

CUNHA, I. M. C. da *et al.* Genetic Multipartitions Based on D-Loop Sequences and Chromosomal Patterns in Brown Chromis, *Chromis multilineata* (Pomacentridae), in the Western Atlantic. **BioMed Research International**, v. 2014, p. 1–11, 2014.

CURRIE, D. J. *et al.* Predictions and Tests of Climate-Based Hypotheses of Broad-Scale Variation in Taxonomic Richness. **Ecology Letters**, v. 7, n. 12, p. 1121–1134, dez. 2004.

DA SILVA, R. *et al.* High Levels of Genetic Connectivity Among Populations of Yellowtail Snapper, *Ocyurus chrysurus* (Lutjanidae – Perciformes), in the Western South Atlantic Revealed through Multilocus Analysis. **PLOS ONE**, v. 10, n. 3, p. e0122173, 13 mar. 2015.

DALONGEVILLE, A. *et al.* Comparative Phylogeography in a Marine Biodiversity Hotspot Provides Novel Insights Into Evolutionary Processes Across the Atlantic-Indian Ocean Transition. **Diversity and Distributions**, v. 28, n. 12, p. 2622–2636, dez. 2022.

DE KORT, H. *et al.* Life History, Climate and Biogeography Interactively Affect Worldwide Genetic Diversity of Plant and Animal Populations. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, p. 516, 22 jan. 2021.

DEBOER, T. S. *et al.* Concordant Phylogenetic Patterns Inferred from Mitochondrial and Microsatellite DNA in the Giant Clam *Tridacna crocea*. **Bulletin of Marine Science**, v. 90, n. 1, p. 301–329, 1 jan. 2014.

DONELSON, J. M. *et al.* Understanding Interactions Between Plasticity, Adaptation and Range Shifts in Response to Marine Environmental Change. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 374, n. 1768, p. 20180186, 18 mar. 2019.

DORMANN, C. F. Effects of Incorporating Spatial Autocorrelation into the Analysis of Species Distribution Data. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 2, p. 129–138, mar. 2007.

DOWLE, E. J.; MORGAN-RICHARDS, M.; TREWICK, S. A. Molecular Evolution and the Latitudinal Biodiversity Gradient. **Heredity**, v. 110, n. 6, p. 501–510, jun. 2013.

EGGER, M. *et al.* Bias in Meta-Analysis Detected by a Simple, Graphical Test. **BMJ**, v. 315, n. 7109, p. 629–634, 13 set. 1997.

EXCOFFIER, L.; LISCHER, H. E. L. Arlequin Suite Ver 3.5: A New Series of Programs to Perform Population Genetics Analyses Under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources**, v. 10, n. 3, p. 564–567, maio 2010.

FERREIRA-ARAÚJO, T. *et al.* Different Roles of the Amazon-Orinoco Barrier on the Genetic Structure of Two Sardine Genera from the Western Atlantic Ocean. **Hydrobiologia**, v. 851, n. 10, p. 2429–2445, jun. 2024.

FLOETER, S. R. *et al.* Atlantic Reef Fish Biogeography and Evolution. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 1, p. 22–47, jan. 2008.

FONSECA, E. M. *et al.* The Role of Strict Nature Reserves in Protecting Genetic Diversity in a Semiarid Vegetation in Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 28, n. 11, p. 2877–2890, set. 2019.

GALTIER, N. *et al.* Mitochondrial DNA as a Marker of Molecular Diversity: A Reappraisal. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 22, p. 4541–4550, nov. 2009.

GAMA-MAIA, D. D. *et al.* Multispecies Genetic Approach Reveals Divergent Connectivity Patterns in Marine Fish from Western Atlantic. **MARINE BIODIVERSITY**, v. 54, n. 1, fev. 2024.

GILLOOLY, J. F.; MCCOY, M. W.; ALLEN, A. P. Effects of Metabolic Rate on Protein Evolution. **Biology Letters**, v. 3, n. 6, p. 655–660, 22 dez. 2007.

GOODALL-COPESTAKE, W. P.; TARLING, G. A.; MURPHY, E. J. On the Comparison of Population-Level Estimates of Haplotype and Nucleotide Diversity: A Case Study Using the Gene Cox1 in Animals. **Heredity**, v. 109, n. 1, p. 50–56, jul. 2012.

GRANADO, R. *et al.* Assessing Genetic Diversity After Mangrove Restoration in Brazil: Why Is It So Important? **Diversity**, v. 10, n. 2, p. 27, 26 abr. 2018.

GUREVITCH, J. *et al.* Meta-Analysis and the Science of Research Synthesis. **Nature**, v. 555, n. 7695, p. 175–182, mar. 2018.

HADDAWAY, N. R. *et al. PRISMA2020*: An *R* Package and Shiny App for Producing PRISMA 2020-Compliant Flow Diagrams, with Interactivity for Optimised Digital Transparency and Open Synthesis. **Campbell Systematic Reviews**, v. 18, n. 2, p. e1230, jun. 2022.

HARTIG, F. ***DHARMa*: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models**. 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa>

HEBERT, P. D. N. *et al.* Biological Identifications Through DNA Barcodes. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 270, n. 1512, p. 313–321, 7 fev. 2003.

HEWITT, G. The Genetic Legacy of the Quaternary Ice Ages. **Nature**, v. 405, n. 6789, p. 907–913, 22 jun. 2000.

HOBAN, S. *et al.* Genetic Diversity Targets and Indicators in the CBD Post-2020 Global Biodiversity Framework Must Be Improved. **Biological Conservation**, v. 248, p. 108654, ago. 2020.

HOEGH-GULDBERG, O.; BRUNO, J. F. The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. **Science**, v. 328, n. 5985, p. 1523–1528, 18 jun. 2010.

HOFFMANN, A. A.; SGRÒ, C. M. Climate Change and Evolutionary Adaptation. **Nature**, v. 470, n. 7335, p. 479–485, fev. 2011.

IPBES *et al.* **Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services**. *[S.l.]*: Zenodo, 4 maio 2019. Disponível em: <https://zenodo.org/doi/10.5281/zenodo.3831673>. Acesso em: 20 jun. 2025.

IPCC. **IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.** *[S.l.]*: Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 25 jul. 2023. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>. Acesso em: 26 nov. 2024.

KARNEY, C. F. F. Algorithms for Geodesics. **Journal of Geodesy**, v. 87, n. 1, p. 43–55, jan. 2013.

LAIKRE, L. *et al.* Post-2020 Goals Overlook Genetic Diversity. **Science**, v. 367, n. 6482, p. 1083–1085, 6 mar. 2020.

LAVERGNE, S. *et al.* Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 41, n. 1, p. 321–350, 1 dez. 2010.

LAWRENCE, E. R.; FRASER, D. J. Latitudinal Biodiversity Gradients at Three Levels: Linking Species Richness, Population Richness and Genetic Diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 5, p. 770–788, maio 2020.

LI, D. *et al. Phyr*: An *R* Package for Phylogenetic Species-Distribution Modelling in Ecological Communities. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 11, p. 1455–1463, nov. 2020.

LIGGINS, L.; GLEESON, L.; RIGINOS, C. Evaluating Edge-of-Range Genetic Patterns for Tropical Echinoderms, *Acanthaster planci* and *Tripneustes gratilla*, of the Kermadec Islands, Southwest Pacific. **Bulletin of Marine Science**, v. 90, n. 1, p. 379–397, 1 jan. 2014.

LIU, H.; SUN, M.; ZHANG, J. Genomic Estimates of Mutation and Substitution Rates Contradict the Evolutionary Speed Hypothesis of the Latitudinal Diversity Gradient. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 290, n. 2009, p. 20231787, 25 out. 2023.

LIU, X. P. *et al.* Meta-Analysis of Antarctic Phylogeography Reveals Strong Sampling Bias and Critical Knowledge Gaps. **Ecography**, v. 2022, n. 12, p. e06312, dez. 2022.

MAGGS, C. A. *et al.* Evaluating Signatures of Glacial Refugia for North Atlantic Benthic Marine Taxa. **Ecology**, v. 89, n. sp11, nov. 2008.

MANEL, S. *et al.* Global Determinants of Freshwater and Marine Fish Genetic Diversity. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 692, 10 fev. 2020.

MARTINS, N. T. *et al.* Brazilian Marine Phylogeography: A Literature Synthesis and Analysis of Barriers. **Molecular ecology**, v. 31, n. 21, p. 5423–5439, nov. 2022.

MICHONNEAU, F.; BROWN, J. W.; WINTER, D. J. *Rotl*: an *R* Package to Interact with the Open Tree of Life Data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 12, p. 1476–1481, dez. 2016.

MIMURA, M. *et al.* Understanding and Monitoring the Consequences of Human Impacts on Intraspecific Variation. **Evolutionary Applications**, v. 10, n. 2, p. 121–139, fev. 2017.

MMA. **Panorama da Conservação dos Ecossistemas Costeiros e Marinhos no Brasil**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Gerência de Biodiversidade Aquática e Recursos Pesqueiros, 2010.

MMA. **Panorama da Conservação dos Ecossistemas Costeiros e Marinhos no Brasil**. *[S.l.]*: Ministério do Meio Ambiente, 2017.

MORAN, P. A. P. A Test for the Serial Independence of Residuals. **Biometrika**, v. 37, n. 1–2, p. 178–181, 1950.

MORIKAWA, M. K.; PALUMBI, S. R. Using Naturally Occurring Climate Resilient Corals to Construct Bleaching-Resistant Nurseries. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 21, p. 10586–10591, 21 maio 2019.

NAKAGAWA, S. *et al.* Quantitative Evidence Synthesis: A Practical Guide on Meta-Analysis, Meta-Regression, and Publication Bias Tests for Environmental Sciences. **Environmental Evidence**, v. 12, n. 1, p. 8, 24 abr. 2023.

NEI, M. **Molecular Evolutionary Genetics**. New York Chichester, West Sussex: Columbia University Press, 1987.

NOBLE, D. W. A. *et al.* Nonindependence and Sensitivity Analyses in Ecological and Evolutionary Meta-Analyses. **Molecular Ecology**, v. 26, n. 9, p. 2410–2425, maio 2017.

O'DEA, R. E. *et al.* Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses in Ecology and Evolutionary Biology: A PRISMA Extension. **Biological Reviews**, v. 96, n. 5, p. 1695–1722, out. 2021.

ORTON, M. G. *et al.* Is Molecular Evolution Faster in the Tropics? **Heredity**, v. 122, n. 5, p. 513–524, maio 2019.

PAGE, M. J. *et al.* The PRISMA 2020 Statement: an Updated Guideline for Reporting Systematic Reviews. **BMJ**, p. n71, 29 mar. 2021.

PAGE, T. J.; HUGHES, J. M. Contrasting Insights Provided by Single and Multispecies Data in a Regional Comparative Phylogeographic Study: Australian Freshwater Phylogeography. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 111, n. 3, p. 554–569, mar. 2014.

PALUMBI, S. R. Genetic Divergence, Reproductive Isolation, and Marine Speciation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 25, p. 547–542, 1994.

PAZ-VINAS, I. *et al.* Macrogenetic Studies Must Not Ignore Limitations of Genetic Markers and Scale. **Ecology Letters**, v. 24, n. 6, p. 1282–1284, jun. 2021.

PELUSO, L. *et al.* Contemporary and Historical Oceanographic Processes Explain Genetic Connectivity in a Southwestern Atlantic Coral. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 2684, 8 fev. 2018.

PENTINSAARI, M. *et al.* Molecular Evolution of a Widely-Adopted Taxonomic Marker (COI) Across the Animal Tree of Life. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 35275, 13 out. 2016.

PEPATO, A. R. *et al.* Testing Bioregionalization Hypotheses of the Brazilian Coast Using Phylogeography of Marine Mites. **Hydrobiologia**, v. 852, n. 18, p. 4689–4714, out. 2025.

PERES, P. A.; MANTELATTO, F. L. Demographic Changes and Life-History Strategies Predict the Genetic Diversity in Crabs. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 36, n. 2, p. 432–443, fev. 2023.

PERES, P. A.; MANTELATTO, F. L. Macrogenetics Approach Reveals Spatial Trends and Drivers of Mitochondrial Genetic Diversity at Different Biological Organization Levels in Tropical Western Atlantic Decapods. **Ecology and Evolution**, v. 15, n. 5, p. e71372, maio 2025.

POLOCZANSKA, E. S. *et al.* Responses of Marine Organisms to Climate Change Across Oceans. **Frontiers in Marine Science**, v. 3, 4 maio 2016.

POPE, L. C. *et al.* Not the Time or the Place: The Missing Spatio-Temporal Link in Publicly Available Genetic Data. **Molecular Ecology**, v. 24, n. 15, p. 3802–3809, ago. 2015.

R CORE TEAM. ***R*: A Language and Environment for Statistical Computing**. Vienna, AustriaR Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <https://www.R-project.org/>

RAFFARD, A. *et al.* The Community and Ecosystem Consequences of Intraspecific Diversity: a Meta-Analysis. **Biological Reviews**, v. 94, n. 2, p. 648–661, abr. 2019.

RAND, D. M. Thermal Habit, Metabolic Rate and the Evolution of Mitochondrial DNA. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, n. 4, p. 125–131, abr. 1994.

REUSCH, T. B. H. *et al.* Ecosystem Recovery After Climatic Extremes Enhanced by Genotypic Diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 8, p. 2826–2831, 22 fev. 2005.

ROHDE, K. Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. **Oikos**, v. 65, n. 3, p. 514, dez. 1992.

ROSENTHAL, R. The File Drawer Problem and Tolerance for Null Results. **Psychological Bulletin**, v. 86, n. 3, p. 638–641, maio 1979.

ROZAS, J. *et al.* DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. **Molecular Biology and Evolution**, v. 34, n. 12, p. 3299–3302, 1 dez. 2017.

SAYERS, E. W. *et al.* Database Resources of the National Center for Biotechnology Information in 2025. **Nucleic Acids Research**, v. 53, n. D1, p. D20–D29, 6 jan. 2025.

SCHLUTER, D.; PENNELL, M. W. Speciation Gradients and the Distribution of Biodiversity. **Nature**, v. 546, n. 7656, p. 48–55, 1 jun. 2017.

SEALEY, K. S.; BUSCAMONTE, G. **Setting Geographic Priorities for Marine Conservation in Latin America and the Caribbean**. Arlington, Virginia: The Nature Conservancy, 1999.

SEIXAS, V. C. *et al.* Hidden Diversity Within the *Diopatra cuprea* Complex (Annelida: Onuphidae): Morphological and Genetics Analyses Reveal Four New Species in the South-West Atlantic. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 191, n. 3, p. 637–671, 13 fev. 2021.

SELKOE, K. A.; TOONEN, R. J. Marine Connectivity: a New Look at Pelagic Larval Duration and Genetic Metrics of Dispersal. **Marine Ecology Progress Series**, v. 436, p. 291–305, 31 ago. 2011.

SHAW, R. E. *et al.* Global Meta-Analysis Shows Action is Needed to Halt Genetic Diversity Loss. **Nature**, v. 638, n. 8051, p. 704–710, 20 fev. 2025.

SIQUEIRA-SILVA, T.; MARTINEZ, P. A. Impacts of Climate Change on the Distribution of Venomous *Conus* (Gastropoda: Conidae) Species in the Indo-Pacific Region. **Marine Environmental Research**, v. 192, p. 106237, nov. 2023.

SOLIANI, C. *et al.* Predicting the Distribution of Plant Species from Southern South America: Are the Hotspots of Genetic Diversity Threatened by Climate Change? **Biodiversity and Conservation**, v. 33, n. 2, p. 725–757, fev. 2024.

SPALDING, M. D. *et al.* Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573–583, 1 jul. 2007.

SPIELMAN, D.; BROOK, B. W.; FRANKHAM, R. Most Species are not Driven to Extinction Before Genetic Factors Impact Them. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 42, p. 15261–15264, 19 out. 2004.

SRIVASTAVA, D. S.; LAWTON, J. H. Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree-Hole Communities. **The American Naturalist**, v. 152, n. 4, p. 510–529, out. 1998.

STEWART, G. Meta-Analysis in Applied Ecology. **Biology Letters**, v. 6, n. 1, p. 78–81, 23 fev. 2010.

STORCH, D; BOHDALKOVÁ, E; OKIE, J. The More-Individuals Hypothesis Revisited: the Role of Community Abundance in Species Richness Regulation and the Productivity–Diversity Relationship. **Ecology Letters**, v. 21, n. 6, p. 920–937, jun. 2018.

TAMURA, K.; STECHER, G.; KUMAR, S. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. **Molecular Biology and Evolution**, v. 38, n. 7, p. 3022–3027, 25 jun. 2021.

TEIXEIRA, J. C.; HUBER, C. D. The Inflated Significance of Neutral Genetic Diversity in Conservation Genetics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118, n. 10, p. e2015096118, 9 mar. 2021.

THOMSON, A. I. *et al.* Charting a Course for Genetic Diversity in the UN Decade of Ocean Science. **Evolutionary Applications**, v. 14, n. 6, p. 1497–1518, jun. 2021.

TIMM, J.; PLANES, S.; KOCHZIUS, M. High Similarity of Genetic Population Structure in the False Clown Anemonefish (*Amphiprion ocellaris*) Found in Microsatellite and Mitochondrial Control Region Analysis. **Conservation Genetics**, v. 13, n. 3, p. 693–706, jun. 2012.

TYBERGHEIN, L. *et al.* Bio-ORACLE: A Global Environmental Dataset for Marine Species Distribution Modelling. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 2, p. 272–281, fev. 2012.

UNESCO-IOC. **The United Nations Decade of Ocean Science for Sustainable Development (2021-2030) Implementation Plan**. 2021.

VIECHTBAUER, W. Conducting Meta-Analyses in *R* with the *metafor* Package. **Journal of Statistical Software**, v. 36, n. 3, 2010.

WARES, J. P. Natural Distributions of Mitochondrial Sequence Diversity Support New Null Hypotheses. **Evolution**, v. 64, n. 4, p. 1136–1142, 23 out. 2009.

WILSON, K. L. *et al.* Incorporating Climate Change Adaptation Into Marine Protected Area Planning. **Global Change Biology**, v. 26, n. 6, p. 3251–3267, jun. 2020.

WORMS EDITORIAL BOARD. **World Register of Marine Species**. VLIZ, 2026. Disponível em: <https://www.marinespecies.org/imis.php?dasid=1447&doiid=170>. Acesso em: 13 mar. 2026

WRIGHT, D. H. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. **Oikos**, v. 41, n. 3, p. 496, dez. 1983.

ZHANG, D.; HEWITT, G. M. Nuclear DNA Analyses in Genetic Studies of Populations: Practice, Problems and Prospects. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 3, p. 563–584, mar. 2003.