



**POCTI**  
Programa Operacional  
Ciência Tecnologia Inovação  
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E DO ENSINO SUPERIOR

**FCT** Fundação para a Ciência e a Tecnologia  
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E ENSINO SUPERIOR Portugal



# UNIVERSIDADE DO ALGARVE

Faculdade de Ciências e Tecnologia

## Drifting fronds and drifting alleles: the genetic architecture of the estuarine seaweed *Fucus ceranoides* L.

João Miranda Neiva

Doutoramento em Ecologia  
Especialidade de Ecologia das Populações

2011



**POCTI**  
Programa Operacional  
Ciência Tecnologia Inovação  
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA E DO ENSINO SUPERIOR

**FCT** Fundação para a Ciência e a Tecnologia  
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E ENSINO SUPERIOR Portugal



# **UNIVERSIDADE DO ALGARVE**

Faculdade de Ciências e Tecnologia

## Drifting fronds and drifting alleles: the genetic architecture of the estuarine seaweed *Fucus ceranoides* L.

João Miranda Neiva

Tese orientada por:  
Prof. Doutora Ester A. Serrão,  
Prof. Doutora Myriam Valero  
Prof. Doutor Gareth A. Pearson

Doutoramento em Ecologia  
Especialidade de Ecologia das Populações

2011

A realização desta tese foi possível graças ao financiamento da Fundação para a Ciência e Tecnologia, com co-financiamento do Fundo Social Europeu, através da bolsa de doutoramento SFRH/BD/31017/2006.



# Drifting fronds and drifting alleles: the genetic architecture of the estuarine seaweed *Fucus ceranoides* L.

## **Summary**

In this thesis I investigate the population genetic structure of the estuarine seaweed *Fucus ceranoides*. My main objective was to look into the processes shaping its genetic make-up, particularly the effects of limited dispersal, past range-dynamics and introgression.

In CHAPTER II a combination of molecular markers was employed to infer the patterns of genetic exchange between *F. ceranoides* and two parapatric congeners, and to assess its consequences for the species intraspecific phylogeography. The results revealed the historical introgression of *F. vesiculosus* organellar genomes into the *F. ceranoides* gene pool, and their extensive spread concurrently with the species' northwards, post-glacial range expansion. This was the first study documenting the role of genetic surfing in producing extensive introgression in a marine organism.

In CHAPTER III, the population genetic structure of *F. ceranoides* is examined throughout its entire distributional range with microsatellite markers with the objective of assessing the effects of limited dispersal and past range dynamics on the geographical organization of its genetic variation. This study showed that restricted dispersal has contrasting effects at the scales of meta-population (connectivity) *versus* range dynamics (habitat tracking), and that dispersal restrictions can result in either genetic divergence (refugial areas) or homogeneity (recently colonized areas) depending on the maturity and demographic history of the populations.

In CHAPTER IV, the fine-scale phylogeographic structure of *F. ceranoides* in NW Iberia was described using both microsatellites and mtDNA sequence data. Iberian *F. ceranoides* were subdivided in three genetic groups displaying a nearly perfect parapatric distribution. The lack of evidence for dispersal barriers suggests that the sharp genetic discontinuities detected correspond to secondary contact zones of formerly vicariant sub-populations, which are retained due to persistent founder effects.

Taken together, these results confirm the very limited connectivity of *F. ceranoides* populations and the primacy of history and drift over gene-flow.

***Key-words***

*Fucus ceranoides*, population genetic structure, phylogeography, restricted dispersal, refugia, range expansion, secondary contact, genetic drift, introgression, genetic surfing, density-blocking effects

# Drifting fronds and drifting alleles: the genetic architecture of the estuarine seaweed *Fucus ceranoides* L.

## **Resumo**

Nesta tese foi investigada a estrutura genética populacional da macroalga estuarina *Fucus ceranoides*. O objectivo principal foi determinar os processos que contribuíram para moldar a distribuição da sua variação genética, concretamente os efeitos do seu reduzido potencial de dispersão, da sua história biogeográfica, e de eventuais casos de introgressão.

No capítulo II inferiram-se os padrões de troca de genes entre o *F. ceranoides* e dois congéneres, e determinou-se o seu impacte na filogeografia intraspecifica da espécie. Os resultados revelaram a introgressão antiga de organelos de *F. vesiculosus* no “pool” genético do *F. ceranoides*, e a sua ampla propagação no decurso da expansão pós-glaciar desta espécie. Este foi o primeiro estudo a documentar um caso de surfe genético de material introgridido num organismo marinho.

No capítulo III foi examinada a estrutura genética do *F. ceranoides* com 9 microsátélites, com o objectivo de avaliar os efeitos da reduzida capacidade de dispersão e de alterações históricas de distribuição do *F. ceranoides* na organização geográfica da sua variação genética. Conclui-se que a baixa capacidade dispersiva tem efeitos contrastantes à escala da metapopulação (conectividade) e da biogeografia (“habitat tracking”), e que a mesma pode resultar quer num aumento da diferenciação genética (nos refúgios climáticos) quer na sua homogenização (áreas recentemente recolonizadas), dependendo da idade e história demográfica das populações.

No capítulo VI, a estrutura genética do *F. ceranoides* no Noroeste da Península Ibérica é descrita com base em microsátélites e sequências de ADN mitocondrial. Determinou-se que os *F. ceranoides* ibéricos estão subdivididos em três grupos genéticos com uma distribuição parapátrica quase perfeita. Na ausência de evidências que suportem a existência de barreiras à dispersão na área, as discontinuidades genéticas foram interpretadas como correspondendo a zonas de contacto secundário de subpopulações anteriormente isoladas, e a sua aparente estabilidade resultante de fortes efeitos de precedência.

No seu conjunto, estes resultados demonstram a reduzida conectividade das populações de *F. ceranoides* e a primazia de processos históricos e de deriva genética sobre o fluxo genético.

### ***Palavras-chave***

*Fucus ceranoides*, estrutura genética populacional, filogeografia, dispersão restrita, refúgio climático, expansão espacial, contacto secundário, deriva genética, introgressão, surfe genético



## Acknowledgements / Agradecimentos

A elaboração da presente tese teve o apoio, incentivo e contribuição de várias pessoas, às quais gostaria de expressar o meu reconhecimento. Obrigado a...

Em primeiro lugar, à minha orientadora Ester Serrão. Foi a sua proposta para desenvolver a tese de doutoramento integrado na equipa MAREE que me trouxe até aqui. Obrigado pelo seu constante incentivo, compreensão, generosidade e optimismo, e pela enorme liberdade, recursos e confiança que depositou no meu trabalho.

Aos meus orientadores, Ester Serrão, Gareth Pearson e Myriam Valero, pela valiosa contribuição nas várias etapas desta tese. As vossas sugestões, críticas e revisões foram decisivas para terminar este ciclo com êxito.

A todos as pessoas que contribuíram com amostras de *Fucus ceranoides* - Ignacio Barbara, Claire Daguin, Emmanuelle Billard, Christophe Destombe, John Davenport, Christine Maggs, Phil Budd, Richard Joseph, Paul Brazier, Martin Wilkinson, Holly Brown, Malcolm Thomson, Vivian Husa, Herre Stegenga, Sara Marsham and Karl Gunnarson, sem o contributo das quais esta tese não teria sido a mesma. Sabendo o que eu sei sobre o que é amostrar *Fucus ceranoides*, o meu reconhecimento é redobrado.

À Marina, pelo alojamento durante a minha campanha de amostragem na Galiza; à Mahaut, pelo alojamento em Bergen.

Aos meus irmãos, companheiros de viagem, pelo sucesso e magia da campanha de amostragem na Noruega. À Joana Costa, pela ajuda na campanha pelo norte de Espanha. Por pouco não te perdi para a gendarmerie, babe!

A todos os meus colegas de equipa, aos que já abalaram, aos que ainda cá andam e aos que entretanto chegaram - Xana, Gonçalo, Pablo, Tânia Aires, Tânia Pereira, Licínia, Joana Costa, Joana Boavida, Jorge Assis, Diogo Paulo, Cláudia, Catarina, Patrícia, Mirjam, Maria João, Nelson, Francisco, Aschwin, Fernando, Mercedes, Assunción, Onno, Katy, Gerardo, Cristina, Carla, *et al.* A vossa amizade, excentricidade, conhecimentos e boa disposição foram importantes nesta já relativamente longa jornada. Ao Gonçalo, Pablo e Mirjam deixo uma palavra extra de reconhecimento por aturarem regularmente as minhas teorias e angústias existenciais sobre a dispersão, conectividade e demografia histórica de algas castanhas.

A toda a antiga equipa EGPM, especialmente à Claire Daguin, Cristophe Destombe, Marie Voisin, Emmanuelle Billard e Myriam Valero. À Daniella Mella, Valeria, Pilar, Aline, António Pagarete, Joana Garcia e Miguel – por terem contribuído, cada um à sua maneira, para que a estadia em Roscoff se transformasse numa temporada tão divertida e preenchida.

À minha família- Pai, Mãe, Melanie, Rodrigo, Henrique, Tiago, Duarte e Alice. Pelo exemplo, pelo apoio, por tudo o que partilhamos. Esta tese é dedicada a vocês.

E porque não? Um muito obrigado ao *Fucus ceranoides*, pela sua desconcertante biologia e estrutura genética populacional. Juntos conseguimos. Parabéns aos dois!