

GENES NUCLEARES DE CÓPIA ÚNICA NA FILOGEOGRAFIA DE PLANTAS

Thamyres Cardoso da Silveira, Tatiana Tavares Carrijo.

Universidade Federal do Espírito Santo/Centro de Ciências Exatas Naturais e da Saúde, Alto
Universitário s/n, 29500 - Alegre – ES, Brasil
tcssilveira@gmail.com, tcarrijo@gmail.com.

Resumo

Genes nucleares de cópia única (SCNGs) têm se consolidado como marcadores promissores em estudos filogeográficos. Este trabalho teve como objetivo avaliar as contribuições dos SCNGs para a filogeografia de plantas. Para isso, uma busca foi realizada na base *Web of Science*, que resultou em 119 publicações, das quais 23 artigos foram incluídos na análise final. Os estudos revelaram que os SCNGs fornecem informações complementares e muitas vezes mais resolutivas que os marcadores plastidiais, permitindo identificar divergências recentes, múltiplos refúgios históricos e padrões de estruturação populacional, além de casos de hibridização, poliploidização, introgressão e eventos de domesticação. A maioria dos trabalhos empregou apenas um ou dois *loci*. Esses achados reforçam o potencial dos SCNGs para ampliar a compreensão da história evolutiva das plantas, e apontam que a incorporação de abordagens multilocus e de estratégias genômicas deve consolidar seu uso como ferramenta central em estudos filogeográficos futuros.

Palavras-chave: DNA nuclear. Refúgios. Estrutura populacional. Multilocus.

Área do Conhecimento: Ciências Biológicas (Genética)

Introdução

A filogeografia tem ampliado de forma significativa a compreensão dos processos que moldaram as distribuições atuais de populações e espécies, ao integrar dados moleculares em um contexto geográfico (Avice, 2000). Como um dos principais ramos da biologia evolutiva, analisa a distribuição espaço-temporal de linhagens genéticas para inferir a influência de processos históricos na diversificação e evolução das espécies (Avice, 2000).

Em plantas, os estudos filogeográficos basearam-se predominantemente no genoma do cloroplasto, cuja baixa taxa de recombinação permite a inferência relativamente direta de relações ancestrais (Avice, 2000). Entretanto, o cpDNA apresenta limitações importantes, sobretudo para detectar divergências recentes ou processos reticulados (Ikeda *et al.*, 2008; Xiao & Li, 2017). Nesse cenário, os genes nucleares de cópia única (SCNGs) têm se destacado como alternativa promissora. Suas vantagens vêm sendo reconhecidas há décadas, devido às altas taxas evolutivas e à ausência de paralogia (Wang *et al.*, 2018). Além disso, por apresentarem maior variabilidade em comparação ao cpDNA, os SCNGs geralmente oferecem resolução adicional para divergências recentes e maior poder para detectar processos evolutivos complexos (Šrámková-Fuxová *et al.*, 2017; Xiao & Li, 2017).

Apesar do potencial dos SCNGs em estudos filogenéticos e filogeográficos (Wang *et al.*, 2018), ainda é necessária uma revisão que foque nas contribuições específicas desses genes para a filogeografia de plantas. Assim, o objetivo deste estudo é avaliar as contribuições dos genes nucleares de cópia única em estudos filogeográficos de plantas.

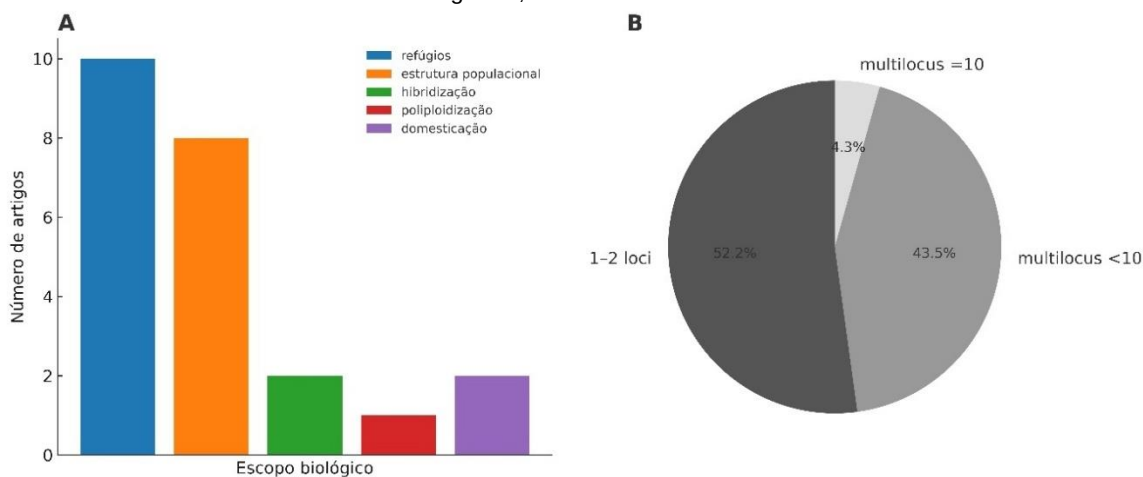
Metodologia

A base de dados utilizada para esta revisão foi compilada a partir de buscas na plataforma *Web of Science*. Inicialmente, a pesquisa foi realizada no campo “Tópico” (título, resumo ou palavras-chave), empregando a combinação “*single-copy nuclear*” AND “*phylogeograph**”. Em seguida, a busca foi refinada com o termo *plant*, a fim de restringir os resultados a estudos com plantas. Os artigos que atenderam a esses critérios foram baixados e analisados. Para cada artigo incluído na análise final, foram extraídas informações sobre os genes nucleares de cópia única empregados, bem como o número de loci utilizados e o escopo biológico investigado.

Resultados

A busca inicial na *Web of Science* resultou em 119 publicações. Após o refinamento com o termo *plant*, foram obtidos 39 artigos. Desses, cinco foram excluídos por não terem plantas como objeto de estudo e 11 por não incluírem genes nucleares de cópia única nas análises filogeográficas. Assim, 23 artigos foram incluídos na análise final. A maioria dos artigos focou na identificação de refúgios históricos (43,5%) e na estruturação populacional (34,8%) (Figura 1A). Casos de hibridização, domesticação e poliploidização foram menos frequentes ($\leq 8,7\%$). A maior parte dos trabalhos utilizou um ou dois *loci* (52,2%), seguida de abordagens multilocus com menos de dez *loci* (43,5%); apenas um estudo empregou dez *loci* (Figura 1B).

Figura 1 – Relação do uso de genes nucleares de cópia única em estudos filogeográficos. A, escopo biológico dos artigos. B, número de *loci* usados.



Fonte: o autor.

Os 23 artigos mostraram que os SCNGs forneceram informações complementares e, em geral, mais resolutivas do que os marcadores de cpDNA, permitindo detectar divergências recentes, múltiplos refúgios, estrutura populacional, hibridização, poliploidização, introgressão e domesticação (Tabela 1).

Tabela 1 – Genes nucleares de cópia única utilizados em estudos filogeográficos de plantas e suas contribuições específicas em comparação aos marcadores de cpDNA.

Genes/loci nucleares de cópia única	Contribuição específica em relação ao cpDNA	Referência
<i>CYCLOIDEA-1</i>	Revelou relações filogenéticas recentes e eventos de diversificação floral que cpDNA não distinguiu devido à baixa variabilidade.	Baldwin <i>et al.</i> , 2011
<i>G3PDH</i>	Mostrou subdivisão populacional e rotas de dispersão não detectadas pelo cpDNA, que indicava homogeneidade.	Dane <i>et al.</i> , 2007
SZ2, SZ11, SZX2, SZX12 e SZX13	Forneceram evidências de gargalos populacionais e fluxo gênico histórico, ausentes no cpDNA que indicava baixa diversidade.	Du <i>et al.</i> , 2022
<i>NCPGS</i> and <i>GAPDH</i>	Recuperaram refúgios múltiplos e estrutura fina entre populações; cpDNA mostrava padrão quase uniforme.	He <i>et al.</i> , 2025

A Ciência do NANO e seu impacto transformador no MACRO

Dhan001870, Dhan001925, Dhan002197, Dhan009708, Dhan020148, Dhan021861, Dhan023317 e Dhan003705	Revelaram diversidade intraespecífica e barreiras recentes à dispersão, não identificáveis com cpDNA mitocondrial/cloroplastidial.	Hou <i>et al.</i> , 2024
ATG2, GROES, LFY e CRCYC1	Detectaram divergência alopátrica entre linhagens; cpDNA indicava baixa diferenciação geográfica.	Hsin <i>et al.</i> , 2022
DET1, PHYA e PHYE	Confirmaram estrutura geográfica consistente e eventos de isolamento; cpDNA sozinho sugeria um único pool genético.	Ikeda <i>et al.</i> , 2008
ADH2, ADH3, AMY1, DHN9, GAPDH, PEPC, e PPD-H1	Permitiram datar divergências e identificar múltiplos refúgios; cpDNA subestimava a complexidade histórica.	Jakob <i>et al.</i> , 2014
RPB1 e SMHP	Revelaram contato secundário e fluxo gênico recente; cpDNA indicava apenas isolamento passado.	Liu <i>et al.</i> , 2015
PAL e RPB2	Diferenciaram linhagens simpátricas e esclareceram hibridização; cpDNA não separava os grupos.	Lu <i>et al.</i> , 2020
G3PDH	Confirmou origem única e rotas de domesticação; cpDNA mostrava sinal ambíguo de múltiplas origens.	Olsen & Schaal 1999
NCPGS, PHYC e GAPC	Detectaram reticulação e hibridização adaptativa; cpDNA não explicava padrões de incongruência.	Pillon <i>et al.</i> , 2009
CHS	Mostrou múltiplos refúgios glaciais; cpDNA sugeria apenas um refúgio principal.	Sramkova-Fuxová <i>et al.</i> , 2017
47, 68, 72, 100, 111, 115, 117 e 165	Captaram subdivisões congruentes com zonas florísticas; cpDNA apresentava haplótipos amplamente distribuídos e pouco informativos.	Sun <i>et al.</i> , 2024
G3PDH	Revelou divergência impulsionada por fatores climáticos; cpDNA sugeria baixa diferenciação.	Wang <i>et al.</i> , 2015
Th-41, ThR-3, ThR-6, ThR-7, ThR-11, ThR-28, ThR-31, ThR-34	Detectaram coalescência e demografia complexa; cpDNA indicava apenas divisão superficial.	Wang <i>et al.</i> , 2018
EX929503 e FJ393265	Mostraram expansão populacional recente e diferenciação entre ilhas; cpDNA indicava homogeneidade.	Wang <i>et al.</i> , 2019
PAL	Diferenciou linhagens crípticas e fluxo gênico local; cpDNA mostrava baixa variação.	Wei <i>et al.</i> , 2017
LEAFY	Revelou sinais de aloploidização e hibridização; cpDNA não detectava eventos reticulados.	Xiao & Li 2017
PHYP, AC5, HSP70 e AAT	Identificaram múltiplos refúgios e expansão pós-glacial; cpDNA sugeria apenas estabilidade histórica.	Xiao <i>et al.</i> , 2020
Cs1g03560.1, Cs2g12 230.1, Cs3g27720.1, Cs4g07440.1, Cs5g23100.1, Cs6g04050.1, Cs7g04830.1, Cs8g06050.4 e Cs9g16100.1	Revelaram estrutura genética forte e barreiras de fluxo gênico; cpDNA indicava apenas baixa diversidade geral.	Yang <i>et al.</i> , 2017
4124, 8838, 14012, 15983, 16769, 19031, 20262, 20624, 22037 e 38797	Separaram clados e espécies crípticas; cpDNA falhou em distinguir <i>C. heterophylla</i> de <i>C. kweichowensis</i> .	Yang <i>et al.</i> , 2022

A Ciência do NANO e seu impacto transformador no MACRO

HGD e SQD1

Ajudaram a datar divergências profundas desde o Mioceno; cpDNA captava apenas eventos mais recentes.

Yin *et al.*, 2020

Fonte: elaborado pelo próprio autor.

Discussão

Genes nucleares de cópia única oferecem uma contribuição decisiva para a filogeografia de plantas, sobretudo por superarem limitações clássicas do cpDNA, como herança uniparental, baixa taxa de recombinação e reduzida variabilidade (Ikeda *et al.*, 2008; Xiao & Li, 2017). A transmissão biparental dos SCNGs, aliada à sua maior diversidade de sequência, permite detectar divergências recentes e resolver incongruências evolutivas que não se revelam em análises plastidiais. Assim, em diferentes grupos vegetais, esses genes forneceram informações mais detalhadas sobre estrutura populacional, distribuição geográfica de linhagens e processos históricos de diversificação, confirmando seu papel como ferramentas essenciais em filogeografia.

Um dos aspectos mais notáveis é a capacidade dos SCNGs de revelar processos evolutivos reticulados. Enquanto os plastídios frequentemente mascaram sinais de hibridização ou introgressão, os marcadores nucleares têm mostrado alto poder para detectar tais fenômenos. Em *Arabidopsis halleri*, o gene *CHS* identificou múltiplos refúgios glaciais e introgressão entre linhagens (Šrámková-Fuxová *et al.*, 2017). Em *Magnolia sect. Gynopodium*, os SCNGs foram fundamentais para evidenciar eventos de aloploidização (Xiao & Li, 2017), enquanto em *Conandron ramondoides* revelaram hibridização não detectada pelo cpDNA (Hsin *et al.*, 2022). Esses exemplos demonstram como os SCNGs ampliam a compreensão dos processos que moldam a diversidade genética, permitindo reconstruções mais realistas da história evolutiva das espécies. Além disso, os SCNGs também têm sido centrais em estudos de domesticação e dispersão. Em *Manihot esculenta*, o gene *G3PDH* foi decisivo para esclarecer a origem da mandioca e identificar populações selvagens progenitoras, resultados que não foram alcançados com cpDNA (Olsen & Schaal, 1999). Esse caso ressalta como os SCNGs podem reconstruir trajetórias evolutivas de plantas cultivadas e seus parentes silvestres, fornecendo subsídios relevantes para a conservação e o melhoramento genético.

Apesar do potencial dos SCNGs, essa revisão mostra que a maioria dos estudos ainda se apoia em um número restrito de loci (1–2), o que limita a robustez estatística das inferências. O predomínio dessas abordagens reflete tanto dificuldades técnicas, como o desenvolvimento de primers universais e os custos laboratoriais, quanto a falta de padronização metodológica (Jakob *et al.*, 2014). Contudo, observa-se uma tendência promissora de uso de abordagens multilocus, e alguns trabalhos já começam a explorar estratégias genômicas baseadas em NGS e captura de loci (Wang *et al.*, 2018; Sun *et al.*, 2024). Assim, embora ainda subutilizados, os SCNGs mostram grande potencial de expansão, especialmente se integrados a dados genômicos em larga escala, informações climáticas e evidências ecológicas, o que permitirá análises mais abrangentes de diversidade, demografia e adaptação em plantas.

Conclusão

Genes nucleares de cópia única complementam e frequentemente superam o cpDNA em estudos filogeográficos de plantas, oferecendo maior resolução para divergências recentes e processos evolutivos complexos. Embora a maioria dos trabalhos ainda utilize poucos loci, avanços metodológicos, como abordagens multilocus e genômicas, apontam para a consolidação dos SCNGs como ferramentas centrais para compreender a história evolutiva das plantas.

Referências

AVISE, J. C. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, 2000.

BALDWIN, B. G.; KALISZ, S.; ARMBRUSTER, W. S. Phylogenetic perspectives on diversification, biogeography, and floral evolution of *Collinsia* and *Tonella* (Plantaginaceae). *Am. J. Bot.*, v. 98, n. 4, p. 731–753, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.3732/ajb.1000346>. Acesso em: 20 ago. 2025.

DANE, F.; LIU, J.; ZHANG, C. Phylogeography of the bitter apple, *Citrullus colocynthis*. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 54, n. 2, p. 327–336, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10722-005-4897-2>. Acesso em: 20 ago. 2025.

DU, S.; HU, X.; YANG, X.; YU, W.; WANG, Z. Genetic diversity and population dynamic of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow in Central China. **Ecology and Evolution**, v. 12, e9101, p. 1–15, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ece3.9101>. Acesso em: 20 ago. 2025.

HE, S.; PAN, F.; JIANG, C.; FENG, J.; ZHAO, C.; WANG, J. J. Unraveling the genetic diversity and phylogeography of the “King of Vitamin C” fruit *Rosa roxburghii* Trattinnick in Chinese Southwest. **Ecology and Evolution**, v. 15, e71369, p. 1–17, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ece3.71369>. Acesso em: 22 ago. 2025.

HOU, Z.; WANG, M.; JIANG, Y.; XUE, Q.; LIU, W.; NIU, Z.; DING, X. Mitochondrial genome insights into the spatio-temporal distribution and genetic diversity of *Dendrobium hancockii* Rolfe (Orchidaceae). **Front. Plant Sci.**, v. 15, p. 1469267, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1469267>. Acesso em: 20 ago. 2025.

HSIN, K.; KUO, H.; KOKUBUGATA, G.; MÖLLER, M.; WANG, C.; CHENG, Y. Allopatric lineage divergence of the East Asian endemic herb *Conandron ramondoides* inferred from low-copy nuclear and plastid markers. **Int. J. Mol. Sci.**, v. 23, n. 23, p. 14932, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/ijms232314932>. Acesso em: 22 ago. 2025.

IKEDA, H.; SENNI, K.; FUJII, N.; SETOGUCHI, H. Consistent geographic structure among multiple nuclear sequences and cpDNA polymorphisms of *Cardamine nipponica* Franch. et Savat. (Brassicaceae). **Mol. Ecol.**, v. 17, n. 14, p. 3178–3188, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03821.x>. Acesso em: 22 ago. 2025.

JAKOB, S. S.; RÖDDER, D.; ENGLER, J. O.; SHAAF, S.; ÖZKAN, H.; BLATTNER, F. R.; KILIAN, B. Evolutionary history of wild barley (*Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum*) analyzed using multilocus sequence data and paleodistribution modeling. **Genome Biol. Evol.**, v. 6, n. 3, p. 685–702, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/gbe/evu047>. Acesso em: 20 ago. 2025.

LIU, J.; ZHOU, W.; GONG, X. Species delimitation, genetic diversity and population historical dynamics of *Cycas diannanensis* (Cycadaceae) occurring sympatrically in the Red River region of China. **Front. Plant Sci.**, v. 6, p. 696, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00696>. Acesso em: 22 ago. 2025.

LU, X.; CHEN, H.; WEI, S.; BIN, X.; YE, Q.; TANG, S. Chloroplast and nuclear DNA analyses provide insight into the phylogeography and conservation genetics of *Camellia nitidissima* (Theaceae) in southern Guangxi, China. **Tree Genetics & Genomes**, v. 16, n. 8, p. 1–12, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1390-1>. Acesso em: 25 ago. 2025.

OLSEN, K. M.; SCHAAL, B. A. Evidence on the origin of cassava: Phylogeography of *Manihot esculenta*. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.**, v. 96, n. 10, p. 5586–5591, 1999. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.96.10.5586>. Acesso em: 25 ago. 2025.

PILLON, Y.; MUNZINGER, J.; AMIR, H.; HOPKINS, H. C. F.; CHASE, M. W. Reticulate evolution on a mosaic of soils: diversification of the New Caledonian endemic genus *Codia* (Cunoniaceae). **Mol. Ecol.**, v. 18, n. 11, p. 2263–2275, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04178.x>. Acesso em: 25 ago. 2025.

SUN, Z.; YANG, L.; KONG, H.; KANG, M.; WANG, J. Phylogeographical patterns match the floristic subdivisions: the diversification history of a widespread herb in subtropical China. **Ann. Bot.**, v. 134, p. 1263–1276, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/aob/mcae157>. Acesso em: 20 ago. 2025.

WANG, X. H.; LI, J.; ZHANG, L. M.; HE, Z. W.; MEI, Q. M.; GONG, X.; JIAN, S. G. Population differentiation and demographic history of the *Cycas taiwaniana* complex (Cycadaceae) endemic to South China as indicated by DNA sequences and microsatellite markers. **Frontiers in Genetics**, v. 10, p. 1238, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01238>. Acesso em: 22 ago. 2025.

WANG, Y.; JIANG, W.; YE, W.; FU, C.; GITZENDANNER, M. A.; SOLTIS, P. S.; SOLTIS, D. E.; QIU, Y. Evolutionary insights from comparative transcriptome and transcriptome-wide coalescence analyses in *Tetrastigma hemsleyanum*. **BMC Plant Biology**, v. 18, p. 208, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1429-8>. Acesso em: 25 ago. 2025.

WANG, Z. W.; CHEN, S. T.; NIE, Z. L.; ZHANG, J. W.; ZHOU, Z.; DENG, T.; SUN, H. Climatic factors drive population divergence and demography: insights based on the phylogeography of a riparian plant species endemic to the Hengduan Mountains and adjacent regions. **PLoS ONE**, v. 10, n. 12, p. e0145014, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145014>. Acesso em: 25 ago. 2025.

WEI, S. J.; LU, Y. B.; YE, Q. Q.; TANG, S. Q. Population genetic structure and phylogeography of *Camellia flavida* (Theaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 718, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00718>. Acesso em: 20 ago. 2025.

XIAO, L. Q.; LI, Q. Q. Phylogeography and allopolyploidization of *Magnolia* sect. *Gynopodium* (Magnoliaceae) in subtropical China. **Plant Syst. Evol.**, v. 303, n. 7, p. 957–967, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1409-8>. Acesso em: 20 ago. 2025.

XIAO, S.; JI, Y.; LIU, J.; GONG, X. Genetic characterization of the entire range of *Cycas panzhihuaensis* (Cycadaceae). **Plant Diversity**, v. 42, n. 1, p. 7–18, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.pld.2019.10.001>. Acesso em: 22 ago. 2025.

YANG, X.; LI, H.; YU, H.; CHAI, L.; XU, Q.; DENG, X. Molecular phylogeography and population evolution analysis of *Citrus ichangensis* (Rutaceae). **Tree Genetics & Genomes**, v. 13, n. 29, p. 1–13, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11295-017-1113-4>. Acesso em: 22 ago. 2025.

YANG, Z.; MA, W.; HE, X.; ZHAO, T.; YANG, X.; WANG, L.; MA, Q.; LIANG, L.; WANG, G. Species divergence and phylogeography of *Corylus heterophylla* Fisch complex (Betulaceae): inferred from molecular, climatic and morphological data. **Mol. Ecol.**, v. 168, p. 107413, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107413>. Acesso em: 25 ago. 2025.

YIN, Q.; FAN, Q.; LI, P.; TRUONG, D. V.; ZHAO, W.; ZHOU, R.; CHEN, S.; LIAO, W. Neogene and Quaternary climate changes shaped the lineage differentiation and demographic history of *Fokienia hodginsii* (Cupressaceae s.l.), a Tertiary relict in East Asia. **J. Syst. Evol.**, v. 59, n. 5, p. 1081–1099, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jse.12582>. Acesso em: 25 ago. 2025.

ŠRÁMKOVÁ-FUXOVÁ, G.; ZÁVESKÁ, E.; KOLÁŘ, F.; LUČANOVÁ, M.; ŠPANIEL, S.; MARHOLD, K. Range-wide genetic structure of *Arabidopsis halleri* (Brassicaceae): glacial persistence in multiple refugia and origin of the Northern Hemisphere disjunction. **Bot. J. Linn. Soc.**, v. 185, n. 3, p. 321–342, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box050>. Acesso em: 25 ago. 2025.

Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES). Agradecemos à UFES pelo suporte logístico e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de produtividade em pesquisa concedida a TTC e pela bolsa de desenvolvimento científico regional concedida a TCS.