

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de **30/07/2023**.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Instituto de Biociências  
Câmpus do Litoral Paulista



Integração de genômica de populações e modelagem biofísica de dispersão por correntes oceânicas para inferência da conectividade de árvores de mangue do litoral brasileiro

**ANDRÉ GUILHERME MADEIRA**

**SÃO VICENTE – SP**  
**2022**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS CÂMPUS  
DO LITORAL PAULISTA

Integração de genômica de populações e modelagem biofísica de dispersão por correntes oceânicas para inferência da conectividade de árvores de mangue do litoral brasileiro

**André Guilherme Madeira**

**Orientador: Dr. Gustavo Maruyama Mori**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus do Litoral Paulista, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros.

**SÃO VICENTE - SP  
2022**

M181i

Madeira, André Guilherme

Integração de genômica de populações e modelagem biofísica de dispersão por correntes oceânicas para inferência da conectividade de árvores de mangue do litoral brasileiro / André Guilherme Madeira. -- São Vicente, 2022

58 p. : il., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente

Orientador: Gustavo Maruyama Mori

1. Genética da paisagem marinha. 2. Dispersão. 3. Rhizophoraceae. 4. RADseq. 5. Taxas de migração. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, São Vicente. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

## Agradecimentos

Primeiramente, ao meu orientador, Gustavo, que ao longo desses últimos anos se tornou meu amigo e companheiro profissional. Aprendo todos os dias contigo a como ser um ótimo professor, pesquisador e orientador. Muito obrigado pelo companheirismo, pela paciência, pela amizade, por acreditar em mim e por abrir portas para oportunidades incríveis de crescimento.

À banca examinadora da qualificação, Dra. Prianda Laborda, Dra. Sônia Andrade e Dr. Alison Nazareno, e da defesa, Dr. Marcelo Kitahara e Dr. Evandro Marsola pelos valiosos comentários e pela contribuição indispensável ao nosso trabalho.

Aos companheiros do laboratório de Ecologia Molecular, que contribuíram com as sugestões para a apresentação e com as reuniões de laboratório. Às minhas companheiras e aos meus companheiros da pós-graduação Vitor, Natália, Samantha, Marcelo e Vitória, que encararam comigo um mestrado à distância e compartilharam das dificuldades e desafios desse período, tornando tudo um pouco mais leve.

À Mayumi, por dividir a casa (e o Gohan) comigo nesse último ano e se tornar uma grande amiga e irmã.

À minha companheira, Cris, que me deu o suporte necessário o tempo todo para a conclusão desse capítulo, por me encorajar, me apoiar e fazer de tudo para tornar essa etapa mais prazerosa e especial.

À minha família, que sempre foi um porto seguro para o qual retornar e sempre comemorou demais minhas conquistas.

Às funcionárias e funcionários da Unesp Campus do Litoral Paulista e às professoras e professores do programa de pós-graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros.

À FAPESP, pelo apoio financeiro por meio das bolsas de pesquisa FAPESP 2017/12920-8, 2018/02655-8 e 2020/07967-8 ao longo dos últimos anos. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

A todas e todos que lutam pelo futuro da ciência e da educação no nosso país.

## Sumário

Agradecimentos.....	4
Sumário.....	5
Resumo.....	6
Abstract.....	7
Introdução Geral.....	8
Capítulo I – The role of oceanic currents in the dispersal and connectivity of the mangrove <i>Rhizophora mangle</i> on the Southwest Atlantic region.....	19
Abstract.....	20
Introduction.....	21
Materials and Methods.....	23
Results.....	29
Discussion.....	35
Acknowledgements.....	42
References.....	42
Supplementary Material.....	49

## Resumo

A dispersão é um mecanismo crucial, permitindo que populações e espécies possam alcançar novos recursos e explorar novas condições ambientais. No entanto, descrever mecanismos de dispersão de espécies que podem estar distribuídas por grandes áreas pode ser custoso ou mesmo inviável, como é o caso para as árvores de mangue. A influência das correntes oceânicas na dispersão dos propágulos de mangue tem sido cada vez mais evidente; entretanto, poucos estudos relacionam mecanisticamente os padrões de distribuição populacional com a dispersão pelas correntes oceânicas de forma integrada. Nesse trabalho, avaliamos o papel das correntes oceânicas na dispersão e conectividade do mangue vermelho, *Rhizophora mangle*, ao longo da costa do Sudoeste do Atlântico. Inferimos a estrutura populacional as taxas de migração a partir de polimorfismos de base única, simulamos o deslocamento de propágulos ao longo da região do Sudoeste do Atlântico e testamos nossas hipóteses com testes de Mantel e análise de redundância. Observamos uma estrutura genética de populações composta por dois grupos, norte e sul, que é corroborada por outros estudos com *R. mangle* e outras plantas costeiras. As taxas de migração recentes inferidas não indicaram migração atual entre os locais amostrados. Por outro lado, inferências de migração históricas demonstraram baixas taxas de migração entre os grupos e padrões de dispersão diferentes para cada um deles, o que está de acordo com o esperado para eventos de dispersão a longa distância. Nossos testes de hipóteses sugerem que tanto o isolamento por distância quanto o isolamento por resistência (derivado das correntes oceânicas) podem explicar a variação genética neutra de *R. mangle* na região. Nossas descobertas expandem o conhecimento atual sobre conectividade de mangues e revelam como a combinação de evidências moleculares e modelagens oceanográficas ampliam a capacidade de interpretação do processo de dispersão, que têm implicações ecológicas e evolutivas.

Palavras-chave: Rhizophoraceae, RADseq, LDD, genética da paisagem marinha, taxas de migração.

## Abstract

Dispersal is a crucial mechanism to living beings, allowing them to reach new resources such that populations and species can explore new environment conditions. However, describing dispersal mechanisms of widespread species can be costly or even impracticable, which is the case for mangrove trees. The influence of ocean currents on the mangroves' propagules' movement has been increasingly evident; however, few studies mechanistically relate the patterns of population distribution with the dispersal by oceanic currents under an integrated framework. Here, we evaluate the role of oceanic currents on dispersal and connectivity of *Rhizophora mangle* along the Southwest Atlantic basin. We inferred population genetic structure and migration rates based on single nucleotide polymorphisms, simulated the displacement of propagules along the Southwest Atlantic coast and tested our hypotheses with Mantel tests and redundancy analysis. We observed a two populations structure, north and south, which is corroborated by other studies with *Rhizophora* and other coastal plants. The inferred recent migration rates do not indicate gene flow between the sampled sites. Conversely, long-term migration rates were low across groups and contrasting dispersal patterns within each one, which is consistent with long-distance dispersal events. Our hypothesis tests suggests that both isolation by distance and isolation by oceanography (derived from the oceanic currents) can explain the neutral genetic variation of *R. mangle* in the region. Our findings expand the current knowledge of mangrove connectivity and highlight how the association of molecular methods with oceanographic simulations improve the interpretation power of the dispersal process, which has ecological and evolutionary implications.

**Keywords:** Rhizophoraceae, RADseq, LDD, seascape genetics, migration rates.

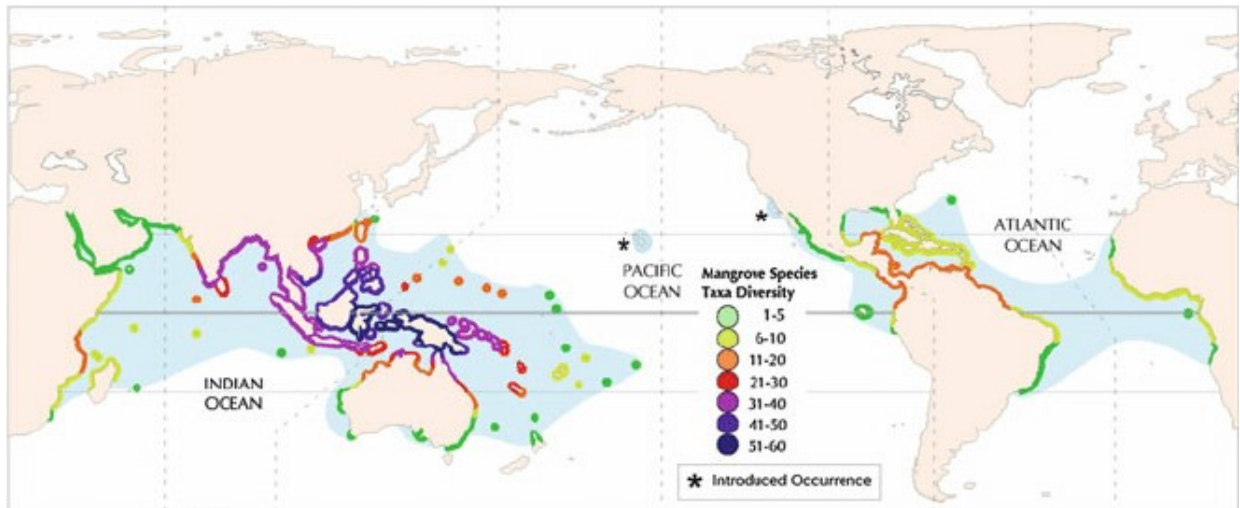
## Introdução Geral

### Mangues e manguezais

Os mangues são plantas lenhosas – árvores e arbustos – altamente especializadas, de diversos gêneros derivados de ao menos 27 linhagens independentes que apresentam adaptações convergentes para a vida em regiões tropicais e subtropicais entre marés (He et al., 2022; Tomlinson, 2016). Esses ambientes são caracterizados pela influência das marés, hipóxia, substrato inconsolidado, altas taxas de radiação UV, de modo que mangues desenvolveram adaptações morfológicas e fisiológicas a essas condições durante sua evolução, como raízes respiratórias expostas (pneumatóforos), raízes de suporte e folhas excretoras de sal (Kathiresan & Bingham 2001; Tomlinson 2016). Entre essas adaptações, encontram-se os propágulos; unidades dispersoras – frutos ou sementes – que são capazes de permanecer por semanas ou meses no mar, sem perder sua viabilidade (Tomlinson, 2016; Van der Stocken, Wee, et al., 2019), o que faz com que as árvores de mangue sejam capazes de se dispersar por milhares de quilômetros.

Essa ampla capacidade de dispersão está associada com a distribuição Pantropical dessas plantas (Van der Stocken, Carroll, et al., 2019). Entretanto, a riqueza de espécies não é homogênea ao longo de toda essa extensão. A região biogeográfica do Oceano Índico e Oeste do Oceano Pacífico (*Indo-West Pacific region*, IWP) apresenta uma maior diversidade de espécies comparada à da região biogeográfica do Atlântico e Leste do Pacífico (Figura 1) (*Atlantic-East Pacific region*, AEP), com cerca de 54 e 17 espécies, respectivamente (Duke, 2017; Tomlinson, 2016). Essa “anomalia” na riqueza de espécies tem sido tema de discussão na determinação da origem dos mangues (Ellison et al., 1999; He et al., 2022; Ricklefs et al., 2006). Hoje, a teoria mais aceita é a de que os mangues surgiram no fim do Cretáceo, no mar de Thetys, há cerca de 60-90 milhões de anos e algumas linhagens, como *Avicennia*, *Nypa*, *Ceriops*, *Pelliciera*, *Rhizophora* e *Acrostichum*, se distribuíram por amplas áreas. Após seu fechamento, por vicariância, foram isoladas as linhagens percursoras dos grupos que hoje se encontram nas regiões AEP e IWP (Duke, 2017; Ellison et al., 1999). Posteriormente, na IWP, fatores históricos e geográficos como as flutuações no nível do mar e o recorte do litoral das ilhas do Sudeste Asiático, promovendo um ambiente mais fragmentado, teriam como resultado

a formação e manutenção de uma maior diversidade de espécies (He et al., 2019, 2022; Ricklefs et al., 2006).



**Figura 1.** Riqueza de espécies de mangue ao redor do mundo. Adaptado de Duke (2017).

Além da maior diversidade, essas duas regiões biogeográficas apresentam linhagens que evoluem de modo independente. Embora três gêneros, *Avicennia*, *Rhizophora* e *Acrostichum*, estejam presentes tanto em AEP quanto em IWP, as linhagens são reciprocamente monofiléticas em cada região (Duke, 2017). Estudos recentes revelaram a importância da dispersão de longa distância (*Long Distance Dispersal*, LDD) no contato secundário entre AEP e IWP, como observado para *R. samoensis* (Lo et al., 2014; Mori et al., 2021; Takayama et al., 2021; Van der Stocken, Carroll, et al., 2019). Essa espécie do Sul do Pacífico (pertencente à região do IWP) é geneticamente indistinguível das populações de *R. mangle* da costa Leste do Oceano Pacífico (Lo et al., 2014; Mori et al., 2021; Takayama et al., 2021).

Apesar das diferenças biogeográficas, as florestas de mangue em geral são funcionalmente similares e prestam serviços ecossistêmicos parecidos independentemente da localização na IWP ou AEP. Manguezais atuam como berçário para espécies de peixes e invertebrados (Henkens et al., 2022; Lefcheck et al., 2019) e são importantes para o sustento e manutenção de populações humanas com o fornecimento de alimento e madeira, mitigação de eventos climáticos extremos e sequestro de carbono (Alemu I et al., 2021; Howard et al., 2017).

Apesar dos diversos serviços ecossistêmicos prestados, os manguezais sofrem intensa degradação e fragmentação (Bryan-Brown et al., 2020; Kanniah et al., 2021), apesar da diminuição das taxas de perdas de cobertura com esse ecossistema recentemente (Friess et al., 2019). As mudanças climáticas também ameaçam sua integridade e distribuição, com estudos recentes destacando a expansão dos manguezais em direção aos polos, seguindo o aumento da temperatura média, e retração em regiões onde os níveis de chuva vem diminuindo (Cavanaugh et al., 2014; Osland et al., 2017), o que torna os estudos de distribuição de espécies de mangue cruciais para esforços de conservação. Essas alterações em distribuição para espécies sésseis, como mangues, são moduladas pela dispersão por propágulos (Tomlinson, 2016; Van der Stocken, Wee, et al., 2019).

### O gênero *Rhizophora*

O gênero *Rhizophora* é um dos principais gêneros de mangue, dominando as paisagens nas regiões do IWP e do AEP (Tomlinson, 2016). Evidências moleculares e fósseis indicam que a linhagem se divergiu há cerca de 38,6 milhões de anos (Xu et al., 2017), com posterior diversificação entre 1,2 e 6,4 milhões de anos (He et al., 2019). No AEP, o gênero é representado por duas espécies descritas: *R. mangle*, com ampla distribuição pelas costas Leste e Oeste do continente Americano até as ilhas do Pacífico Sul, onde é tradicionalmente identificada como *R. samoensis* (Tomlinson, 2016), e *R. racemosa*, restrita à costa oeste da África, Norte da América do Sul e a uma pequena região da costa do Pacífico na América Central, ocorrendo de forma descontínua (Lo et al., 2014; Menezes et al., 2008). Nas regiões onde *R. mangle* e *R. racemosa* estão em simpatria, há a ocorrência de um híbrido putativo, *R. × harrisonii* (Cerón-Souza et al., 2010, 2014; Cornejo, 2013; Mori et al., 2021; Tomlinson, 2016). Além disso, populações das costas do Atlântico e do Pacífico nas Américas parecem representar linhagens distintas entre si, formadas após o surgimento do istmo do Panamá, de forma que as populações de *R. mangle* da costa do Atlântico são mais proximamente relacionadas com as populações de *R. racemosa* do Atlântico do que com as populações de *R. mangle* encontradas na costa do Pacífico (Mori et al., 2021; Takayama et al., 2013, 2021).

No IWP também são observadas espécies híbridas de *Rhizophora*; *R. × lamarckii*, híbrida de *R. apiculata* e *R. stylosa* (Chen, 1996), e *R. × sellala*, híbrida de *R. samoensis* e *R.*

*stylosa* (Takayama et al., 2021; Tomlinson, 2016). *R. × sellala* representa, portanto, um contato secundário entre as linhagens do IWP e do AEP, uma vez que *R. samoensis* deve ter alcançado o Sul do Pacífico após um ou mais eventos de LDD a partir da costa Oeste do continente Americano, unindo as duas linhagens após milhões de anos de separação (Takayama et al., 2021). A complexa história evolutiva do gênero, com eventos de dispersão transoceânicos e presença cosmopolita, torna-o um bom modelo para estudar a história da distribuição e conectividade de mangues como um todo.

### Estudos de distribuição e conectividade de mangues

Mangues possuem uma grande capacidade de dispersão através de seus propágulos com alta fluuabilidade e longevidade, além de resistir por longos períodos à água salgada (Clarke et al., 2001; Rabinowitz, 1978). Essas propriedades permitem que essas unidades dispersoras viagem por longas trajetórias, uma vez que as correntes oceânicas são vetores eficientes de transporte (Nathan et al., 2008; Van der Stocken, Carroll, et al., 2019; Van der Stocken, Wee, et al., 2019). O potencial deslocamento ao longo de milhares de quilômetros traz desafios para o estudo da dispersão de mangues.

O processo de dispersão em mangues se inicia com a soltura do propágulo da planta mãe. Nessa fase, a fenologia e a fecundidade influenciam diretamente a quantidade de propágulos que potencialmente dispersarão (Van der Stocken, Wee, et al., 2019). Posteriormente, caso o propágulo não seja predado ou perdido sua viabilidade, ocorre a fase de transporte, no qual tanto as características do propágulo (forma, densidade, tamanho, fluuabilidade, por exemplo) quanto do meio (e.g., temperatura, salinidade, densidade, força e direção da água e do vento) influenciam no destino da unidade dispersora (Van der Stocken, Carroll, et al., 2019; Van der Stocken, Wee, et al., 2019). Finalmente, durante a imigração, o propágulo que chega a um determinado local e se estabelece, chegando à fase reprodutiva, finaliza o ciclo de dispersão (Van der Stocken, Wee, et al., 2019). Uma vez que fatores físico-químicos e bióticos influenciam a dispersão em diferentes escalas de tempo e espaço, existem diversos métodos que capturam apenas parte desse processo. Uma abordagem flexível em termos de escala espacial (paisagem vs. biogeográfica) e temporal (ecológica vs. evolutiva) é o uso de evidências genéticas, as quais revelam a dispersão efetiva e a conectividade resultante.

Na região do IWP, ao longo da Península da Malásia, as correntes oceânicas são cruciais para a estruturação genética de *R. mucronata* (Wee et al., 2014); neste caso, a península não atuaria como barreira geográfica, e as populações se encontrariam estruturadas entre o mar de Adaman e o estreito de Malacca, separados por diferentes correntes oceânicas. Outras espécies de mangue com menor potencial de dispersão (como com tamanho reduzido de propágulos e menor longevidade e flutuabilidade), entretanto, apresentaram maiores limitações ao fluxo gênico ao longo desta península, sugerindo que ela atue como um filtro à dispersão efetiva de mangues, e não como uma barreira (Wee et al., 2020). A degradação ambiental também pode influenciar a conectividade; nos manguezais de Sundarban, em Bangladesh, as populações de *Avicennia officinalis* encontram-se isoladas geneticamente em áreas de florestas degradadas, enquanto é observada grande conectividade em regiões de mata nativa (Hasan et al., 2018). Em conjunto, esses trabalhos demonstram a influência de características bióticas (propriedades morfológicas e funcionais dos propágulos) e abióticas (degradação ambiental, correntes oceânicas e massas continentais) no processo de dispersão em diversas escalas.

Já na AEP, é destacada a importância do continente americano como barreira à dispersão entre as populações das costas do Pacífico e do Atlântico, o fluxo gênico entre as populações da costa oeste africana e da costa leste das Américas, e entre as populações da costa oeste das Américas e ilhas do Pacífico Sul. Esses padrões foram observados utilizando evidências obtidas a partir de DNA cloroplastidial (cpDNA) e marcadores microssatélites (Takayama et al., 2013, 2021) e, posteriormente, polimorfismos de base única (*single nucleotide polymorphisms*, SNPs) (Mori et al., 2021). Ainda na região do AEP, foi sugerida a importância das correntes oceânicas e da dispersão de pólen pelo vento na conectividade de *R. mangle* e *Laguncularia racemosa* a partir de dados de SNPs e cpDNA no Caribe (Hodel et al., 2018), com destaque para a importância da dispersão por pólen em *R. mangle* nessa região. Já na costa do Camarões, Ngeve e colaboradores (2021) investigaram propágulos de *R. racemosa* encontrados em uma praia livre de manguezais na costa camaronesa, estimando seu relacionamento com as populações de mangue mais próximas. Entretanto, os propágulos encontrados estavam isolados geneticamente dessas populações, indicando que foram provenientes de populações mais distantes (>300km), além das fronteiras do Camarões, evidenciando a importância de estudos de dispersão de escalas continentais e políticas de conservação intergovernamentais (Ngeve et al. 2021).

No Brasil, diversos estudos (Cruz et al. 2019, 2020; Francisco et al. 2018; Mori et al. 2015; Pil et al. 2011; da Silva et al. 2021) realizados com marcadores moleculares evidenciaram uma divisão entre populações de árvores de mangue ao Norte e ao Sul da extremidade nordeste da América do Sul (*northeastern extremity of South America*, NEESA). Esse padrão foi observado para *R. mangle* (Francisco et al., 2018; Pil et al., 2011), *A. schaueriana* e *A. germinans* (Cruz et al. 2019, 2020; Mori et al. 2015; da Silva et al. 2021), mas não para *L. racemosa* (Sereneski et al., 2021). Em conjunto, esses resultados sugerem que um fator importante, mas não absoluto, para a dispersão de propágulos de mangue seja o padrão de correntes oceânicas que se bifurcam na NEESA (Lumpkin & Johnson 2013), influenciando o trânsito de propágulos entre populações e afetando diretamente o fluxo gênico. A corrente Sul Equatorial encontra a costa brasileira na NEESA e se divide na corrente Norte Brasileira, mais veloz, em direção ao Caribe, e na corrente Brasileira, mais lenta, em direção ao Sul da América do Sul (Lumpkin & Johnson, 2013), isolando as duas regiões. Para o gênero *Avicennia*, a adaptação à disponibilidade de água doce parece ser outro fator preponderante que molda a diversidade genética e fenotípica das populações, o que pode influenciar no recrutamento de novos indivíduos provenientes de eventos de LDD (Cruz et al., 2019, 2020). Isso demonstra que, também para a AEP, como o esperado, diversos fatores bióticos e abióticos podem influenciar a dispersão efetiva de populações de mangue.

Apesar da relativa extensa literatura sobre a dispersão de mangues utilizando marcadores moleculares, são raros os estudos que utilizam mais do que uma fonte de informação, e os trabalhos existentes lidam com escalas de poucas centenas de quilômetros. Por meio de marcadores microssatélite e simulação oceanográfica do trânsito de propágulos ao longo da costa, demonstrou-se que a distribuição atual de *R. racemosa* corresponde melhor a características atuais das correntes locais do que a eventos geológicos ancestrais (Ngeve et al., 2016). De modo complementar, utilizando estes mesmos marcadores moleculares associados a uma estratégia de captura e recaptura de propágulos, observou-se que o transporte de propágulos no rio Wouri é bidirecional, sugerindo que a maré e o vento têm grande importância na dispersão em pequena escala (Ngeve et al., 2017). Em conjunto, esses trabalhos evidenciam como a associação de estratégias de estudo aumentam a capacidade de se identificar fatores que poderiam passar despercebidos se as metodologias fossem utilizadas isoladamente. Cada vez mais, não surpreendentemente, estratégias semelhantes vêm sendo adotadas no estudo de outros

grupos de organismos (Bertola et al., 2020; Jahnke & Jonsson, 2022; Liu et al., 2021; Nikolic et al., 2020). No Sudeste do Atlântico, existe uma grande sub-representação deste tipo de estudo, em especial com espécies de Angiospermas (Jahnke & Jonsson, 2022).

## Objetivos

A hipótese da estruturação das populações de mangue ao Norte e ao Sul da NESSA como consequência do padrão das correntes oceânicas na região não foi formalmente testada. Nesse presente trabalho, **nosso objetivo foi avaliar o papel das correntes oceânicas na dispersão e conectividade de *R. mangle* ao longo de toda a costa brasileira**. Para isso, utilizamos simulação da dispersão de propágulos (para estimar o trânsito potencial de unidades dispersoras) e estimativas de taxas de migração a partir de marcadores moleculares (para estimar a migração efetiva, onde ocorre o estabelecimento). Utilizamos SNPs obtidos pelo sequenciamento de fragmentos de DNA associado a sítios de restrição (*Restriction site associated DNA sequencing*, RADseq) para acessar a estrutura genética das populações e estimar as taxas de migração recente e ancestral. Simulamos a dispersão de propágulos por dois modelos distintos de circulação das correntes oceânicas para estimar o transporte de partículas. Por fim, aplicamos testes de Mantel e análises de redundância para testar nossas hipóteses de distribuição de *R. mangle* na costa brasileira.

Esta dissertação está apresentada em um capítulo único, em formato de artigo científico. A coleta dos dados e a montagem da biblioteca de RADseq foram realizadas anteriormente ao início desse projeto pelo nosso grupo de pesquisa. As etapas de detecção de SNPs neutros e a atribuição de indivíduos a populações foram realizadas em conjunto com a aluna de graduação Maria Constance de Almeida, sob coordenação de André G. Madeira e orientação de Gustavo M. Mori. Esse projeto de mestrado resulta do esforço científico de uma equipe de pesquisadores e pesquisadoras, que trabalharam durante as etapas de coleta de material vegetal, extração, purificação e preparação de DNA, além da construção e sequenciamento de bibliotecas genômicas.

## Referências

Alemu I, J. B., Richards, D. R., Gaw, L. Y.-F., Masoudi, M., Nathan, Y., & Friess, D. A. (2021). Identifying spatial patterns and interactions among multiple ecosystem services in an urban mangrove landscape.

*Ecological Indicators*, 121, 107042. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107042>

- Bertola, L. D., Boehm, J. T., Putman, N. F., Xue, A. T., Robinson, J. D., Harris, S., Baldwin, C. C., Overcast, I., & Hickerson, M. J. (2020). Asymmetrical gene flow in five co-distributed syngnathids explained by ocean currents and rafting propensity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1926). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0657>
- Bryan-Brown, D. N., Connolly, R. M., Richards, D. R., Adame, F., Friess, D. A., & Brown, C. J. (2020). Global trends in mangrove forest fragmentation. *Scientific Reports*, 10(1), 7117. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63880-1>
- Cavanaugh, K. C., Kellner, J. R., Forde, A. J., Gruner, D. S., Parker, J. D., Rodriguez, W., & Feller, I. C. (2014). Poleward expansion of mangroves is a threshold response to decreased frequency of extreme cold events. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(2), 723–727. <https://doi.org/10.1073/pnas.1315800111>
- Cerón-Souza, I., Rivera-Ocasio, E., Medina, E., Jiménez, J. A., McMillan, W. O., & Bermingham, E. (2010). Hybridization and introgression in new world red mangroves, *Rhizophora* (Rhizophoraceae). *American Journal of Botany*, 97(6), 945–957. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900172>
- Cerón-Souza, I., Turner, B. L., Winter, K., Medina, E., Bermingham, E., & Feliner, G. N. (2014). Reproductive phenology and physiological traits in the red mangrove hybrid complex (*Rhizophora mangle* and *R. racemosa*) across a natural gradient of nutrients and salinity. *Plant Ecology*, 215(5), 481–493. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0315-1>
- Chen, H. T. (1996). A note on the discovery of *Rhizophora X lamarckii* in peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 9(1), 128–130. <http://agris.upm.edu.my:8080/dspace/handle/0/14051>
- Clarke, P. J., Kerrigan, R. A., & Westphal, C. J. (2001). Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? *Journal of Ecology*, 89(4), 648–659. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00584.x>
- Cornejo, X. (2013). Lectotypification and a New Status for *Rhizophora X Harrisonii* (Rhizophoraceae), a Natural Hybrid Between *R. Mangle* and *R. Racemosa*. *Harvard Papers in Botany*, 18(1), 37. <https://doi.org/10.3100/025.018.0106>
- Cruz, M. V., Mori, G. M., Oh, D. H., Dassanayake, M., Zucchi, M. I., Oliveira, R. S., & Souza, A. P. de. (2020). Molecular responses to freshwater limitation in the mangrove tree *Avicennia germinans* (Acanthaceae). *Molecular Ecology*, 29(2), 344–362. <https://doi.org/10.1111/mec.15330>
- Cruz, M. V., Mori, G. M., Signori-Müller, C., da Silva, C. C., Oh, D.-H., Dassanayake, M., Zucchi, M. I., Oliveira, R. S., & de Souza, A. P. (2019). Local adaptation of a dominant coastal tree to freshwater availability and solar radiation suggested by genomic and ecophysiological approaches. *Scientific Reports*, 9(1), 19936. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56469-w>
- da Silva, M. F., Cruz, M. V., de Deus Vidal Júnior, J., Mori, G. M., Zucchi, M. I., & de Souza, A. P. (2020). Geographic and environmental contributions to genomic divergence in mangrove forests. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.01.08.889717>
- Duke, N. C. (2017). Mangrove Ecosystems: A Global Biogeographic Perspective. In V. H. Rivera-Monroy, S. Y. Lee, E. Kristensen, & R. R. Twilley (Eds.), *Mangrove Ecosystems: A Global Biogeographic Perspective: Structure, Function, and Services* (Issue January, pp. 1–399). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-62206-4>
- Ellison, A. M., Farnsworth, E. J., & Merkt, R. E. (1999). Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. *Global Ecology and Biogeography*, 8(2), 95–115. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.1999.00126.x>
- Francisco, P. M., Mori, G. M., Alves, F. M., Tambarussi, E. V., & de Souza, A. P. (2018). Population genetic structure, introgression, and hybridization in the genus *Rhizophora* along the Brazilian coast. *Ecology and Evolution*, 8(6), 3491–3504. <https://doi.org/10.1002/ece3.3900>

- Friess, D. A., Rogers, K., Lovelock, C. E., Krauss, K. W., Hamilton, S. E., Lee, S. Y., Lucas, R., Primavera, J., Rajkaran, A., & Shi, S. (2019). The State of the World's Mangrove Forests: Past, Present, and Future. *Annual Review of Environment and Resources*, 44(1), 89–115. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033302>
- Hasan, S., Triest, L., Afrose, S., & De Ryck, D. J. R. (2018). Migrant pool model of dispersal explains strong connectivity of *Avicennia officinalis* within Sundarban mangrove areas: Effect of fragmentation and replantation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 214(June), 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.007>
- He, Z., Feng, X., Chen, Q., Li, L., Li, S., Han, K., Guo, Z., Wang, J., Liu, M., Shi, C., Xu, S., Shao, S., Liu, X., Mao, X., Xie, W., Wang, X., Zhang, R., Li, G., Wu, W., ... Shi, S. (2022). Evolution of coastal forests based on a full set of mangrove genomes. *Nature Ecology & Evolution*, 6(6), 738–749. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01744-9>
- He, Z., Li, X., Yang, M., Wang, X., Zhong, C., Duke, N. C., Wu, C.-I., & Shi, S. (2019). Speciation with gene flow via cycles of isolation and migration: insights from multiple mangrove taxa. *National Science Review*, 6(2), 275–288. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwy078>
- Henkens, J., Dittmann, S., & Baring, R. (2022). Nursery function of mangrove creeks in temperate climates for estuarine fish. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 1–21. <https://doi.org/10.1080/03721426.2022.2035200>
- Hodel, R. G. J., Knowles, L. L., McDaniel, S. F., Payton, A. C., Dunaway, J. F., Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2018). Terrestrial species adapted to sea dispersal: Differences in propagule dispersal of two Caribbean mangroves. *Molecular Ecology*, 27(22), 4612–4626. <https://doi.org/10.1111/mec.14894>
- Howard, J., Sutton-Grier, A., Herr, D., Kleypas, J., Landis, E., Mcleod, E., Pidgeon, E., & Simpson, S. (2017). Clarifying the role of coastal and marine systems in climate mitigation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(1), 42–50. <https://doi.org/10.1002/fee.1451>
- Jahnke, M., & Jonsson, P. R. (2022). Biophysical models of dispersal contribute to seascape genetic analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 377(1846). <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0024>
- Kanniah, K. D., Kang, C. S., Sharma, S., & Amir, A. A. (2021). Remote Sensing to Study Mangrove Fragmentation and Its Impacts on Leaf Area Index and Gross Primary Productivity in the South of Peninsular Malaysia. *Remote Sensing*, 13(8), 1427. <https://doi.org/10.3390/rs13081427>
- Kathiresan, K., & Bingham, B. L. (2001). *Biology of mangroves and mangrove Ecosystems* (pp. 81–251). [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(01\)40003-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(01)40003-4)
- Lefcheck, J. S., Hughes, B. B., Johnson, A. J., Pfirmann, B. W., Rasher, D. B., Smyth, A. R., Williams, B. L., Beck, M. W., & Orth, R. J. (2019). Are coastal habitats important nurseries? A meta-analysis. *Conservation Letters*, e12645. <https://doi.org/10.1111/conl.12645>
- Liu, J., Lindstrom, A. J., Chen, Y., Nathan, R., & Gong, X. (2021). Congruence between ocean-dispersal modelling and phylogeography explains recent evolutionary history of *Cycas* species with buoyant seeds. *New Phytologist*, 232(4), 1863–1875. <https://doi.org/10.1111/nph.17663>
- Lo, E. Y. Y., Duke, N. C., & Sun, M. (2014). Phylogeographic pattern of *Rhizophora* (Rhizophoraceae) reveals the importance of both vicariance and long-distance oceanic dispersal to modern mangrove distribution. *BMC Evolutionary Biology*, 14(1), 83. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-83>
- Lumpkin, R., & Johnson, G. C. (2013). Global ocean surface velocities from drifters: Mean, variance, El Niño–Southern Oscillation response, and seasonal cycle. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118(6), 2992–3006. <https://doi.org/10.1002/jgrc.20210>
- Menezes, M. P. M. de, Berger, U., & Mehlig, U. (2008). Mangrove vegetation in Amazonia: a review of studies from the coast of Pará and Maranhão States, north Brazil. *Acta Amazonica*, 38(3), 403–420. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672008000300004>

- Mori, G. M., Madeira, A. G., Cruz, M. V., Tsuda, Y., Takayama, K., Matsuki, Y., Suyama, Y., Iwasaki, T., de Souza, A. P., Zucchi, M. I., & Kajita, T. (2021). Testing species hypotheses in the mangrove genus *Rhizophora* from the Western hemisphere and South Pacific islands. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 248(June 2020). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106948>
- Mori, G. M., Zucchi, M. I., & Souza, A. P. (2015). Multiple-geographic-scale genetic structure of two mangrove tree species: The roles of mating system, hybridization, limited dispersal and extrinsic factors. *PLoS ONE*, 10(2), 1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118710>
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(11), 638–647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Ngeve, M. N., Koedam, N., & Triest, L. (2021). Genotypes of *Rhizophora* Propagules From a Non-mangrove Beach Provide Evidence of Recent Long-Distance Dispersal. *Frontiers in Conservation Science*, 2. <https://doi.org/10.3389/fcosc.2021.746461>
- Ngeve, M. N., Van der Stocken, T., Sierens, T., Koedam, N., & Triest, L. (2017). Bidirectional gene flow on a mangrove river landscape and between-catchment dispersal of *Rhizophora racemosa* (Rhizophoraceae). *Hydrobiologia*, 790(1), 93–108. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3021-2>
- Ngeve, M. N., Vanderstocken, T., Menemenlis, D., Koedam, N., & Triest, L. (2016). Contrasting effects of historical sea level rise and contemporary ocean currents on regional gene flow of *Rhizophora racemosa* in eastern atlantic mangroves. *PLoS ONE*, 11(3), 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150950>
- Nikolic, N., Montes, I., Lalire, M., Puech, A., Bodin, N., Arnaud-Haond, S., Kerwath, S., Corse, E., Gaspar, P., Hollanda, S., Bourjea, J., West, W., & Bonhommeau, S. (2020). Connectivity and population structure of albacore tuna across southeast Atlantic and southwest Indian Oceans inferred from multidisciplinary methodology. *Scientific Reports*, 10(1), 15657. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72369-w>
- Osland, M. J., Feher, L. C., Griffith, K. T., Cavanaugh, K. C., Enwright, N. M., Day, R. H., Stagg, C. L., Krauss, K. W., Howard, R. J., Grace, J. B., & Rogers, K. (2017). Climatic controls on the global distribution, abundance, and species richness of mangrove forests. *Ecological Monographs*, 87(2), 341–359. <https://doi.org/10.1002/ecm.1248>
- Pil, M. W. W., Boeger, M. R. T. T. R. T., Muschner, V. C. C., Pie, M. R. R., Ostrensky, A., & Boeger, W. A. A. (2011). Postglacial north-south expansion of populations of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) along the Brazilian coast revealed by microsatellite analysis. *American Journal of Botany*, 98(6), 1031–1039. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000392>
- Rabinowitz, D. (1978). Dispersal Properties of Mangrove Propagules. *Biotropica*, 10(1), 47–57.
- Ricklefs, R. E., Schwarzbach, A. E., & Renner, S. S. (2006). Rate of Lineage Origin Explains the Diversity Anomaly in the World’s Mangrove Vegetation. *The American Naturalist*, 168(6), 805–810. <https://doi.org/10.1086/508711>
- Takayama, K., Tamura, M., Tateishi, Y., Webb, E. L., & Kajita, T. (2013). Strong genetic structure over the American continents and transoceanic dispersal in the mangrove genus *Rhizophora* (Rhizophoraceae) revealed by broad-scale nuclear and chloroplast DNA analysis. *American Journal of Botany*, 100(6), 1191–1201. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200567>
- Takayama, K., Tateishi, Y., & Kajita, T. (2021). Global phylogeography of a pantropical mangrove genus *Rhizophora*. *Scientific Reports*, 11(1), 7228. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85844-9>
- Tomlinson, P. B. (2016). *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139946575>
- Van der Stocken, T., Carroll, D., Menemenlis, D., Simard, M., & Koedam, N. (2019). Global-scale dispersal and connectivity in mangroves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(3), 915–922. <https://doi.org/10.1073/pnas.1812470116>

- Van der Stocken, T., Wee, A. K. S., De Ryck, D. J. R., Vanschoenwinkel, B., Friess, D. A., Dahdouh-Guebas, F., Simard, M., Koedam, N., & Webb, E. L. (2019). A general framework for propagule dispersal in mangroves. *Biological Reviews*, *94*(4), 1547–1575. <https://doi.org/10.1111/brv.12514>
- Wee, A. K. S., Noreen, A. M. E., Ono, J., Takayama, K., Kumar, P. P., Tan, H. T. W., Saleh, M. N., Kajita, T., & Webb, E. L. (2020). Genetic structures across a biogeographical barrier reflect dispersal potential of four Southeast Asian mangrove plant species. *Journal of Biogeography*, *47*(6), 1258–1271. <https://doi.org/10.1111/jbi.13813>
- Wee, A. K. S., Takayama, K., Asakawa, T., Thompson, B., Onrizal, Sungkaew, S., Tung, N. X., Nazre, M., Soe, K. K., Tan, H. T. W., Watano, Y., Baba, S., Kajita, T., & Webb, E. L. (2014). Oceanic currents, not land masses, maintain the genetic structure of the mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. (Rhizophoraceae) in Southeast Asia. *Journal of Biogeography*, *41*(5), 954–964. <https://doi.org/10.1111/jbi.12263>
- Xu, S., He, Z., Zhang, Z., Guo, Z., Guo, W., Lyu, H., Li, J., Yang, M., Du, Z., Huang, Y., Zhou, R., Zhong, C., Boufford, D. E., Lerdau, M., Wu, C.-I. I., Duke, N. C., Shi, S., Lee, S. Y., Li, X., ... Baerleao, R. T. (2017). The origin, diversification and adaptation of a major mangrove clade (Rhizophoreae) revealed by whole-genome sequencing. *National Science Review*, *4*(5), 721–734. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwx065>

### *Conclusion*

The combination of genomic-scale data with biophysical oceanographic simulations is in line with the hypothesis that oceanic currents, spatial and in-water distances play a role as drivers of dispersal of *Rhizophora mangle*. Although these distances are important factors that explain the species' connectivity, considering the non-linear, dynamic, and asymmetric nature of oceanic currents provided a broader perspective on the connectivity of coastal plants across scales. As sea surface properties change, dispersal will likely be affected, with potentially major ecological and evolutionary consequences. The realism provided by the mechanistic explanation of biophysical models to the population genetic structure and migration patterns we observed adds to the increasing literature regarding the seascape genetics and genomics of coastal plants.

### **Acknowledgements**

The authors are grateful to PR Laborda, SCS Andrade, AG Nazareno, MPP Romeiro and T Tjui-Yeuw for the constructive critics and suggestions on earlier versions of this manuscript and MC Almeida for assistance with preliminary analysis. This study was supported by research awards granted by the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) and Japan Society for the Promotion of Science (JSPS) to GMM (CNPq 448286/2014-9) and to TK (JSPS KAKENHI 25290080 and 17H01414). Also, we thank São Paulo Research Foundation (FAPESP) for the research fellowships to AGM (FAPESP 18/02655-8 and 2020/07967-8) and GMM (FAPESP 13/08086-1 and 14/22821-9). This research was supported by resources supplied by the UNESP Center for Scientific Computing (NCC/GridUNESP). Additionally, this study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001.

### **References**

- Aho, K., D. Derryberry, and T. Peterson. 2014. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* 95:631–636.
- Alexander, D. H., J. Novembre, and K. Lange. 2009. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Res.* 19:1655–1664.

- Antao, T., A. Lopes, R. J. Lopes, A. Beja-Pereira, and G. Luikart. 2008. LOSITAN: A workbench to detect molecular adaptation based on a Fst-outlier method. *BMC Bioinformatics* 9:323.
- Assis, J., N. Castilho Coelho, F. Alberto, M. Valero, P. Raimondi, D. Reed, and E. Alvares Serrão. 2013. High and distinct range-edge genetic diversity despite local bottlenecks. *PLoS One* 8:e68646.
- Baird, N. A., P. D. Etter, T. S. Atwood, M. C. Currey, A. L. Shiver, Z. A. Lewis, E. U. Selker, W. A. Cresko, and E. A. Johnson. 2008. Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS One* 3:1–7.
- Beaumont, M. A., and R. A. Nichols. 1996. Evaluating loci for use in the genetic analysis of population structure. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 263:1619–1626.
- Bergmann, P. J., and E. J. McElroy. 2014. Many-to-many mapping of phenotype to performance: an extension of the F-matrix for studying functional complexity. *Evol. Biol.* 41:546–560.
- Bertola, L. D., J. T. Boehm, N. F. Putman, A. T. Xue, J. D. Robinson, S. Harris, C. C. Baldwin, I. Overcast, and M. J. Hickerson. 2020. Asymmetrical gene flow in five co-distributed syngnathids explained by ocean currents and rafting propensity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 287.
- Blanchet, F. G., P. Legendre, R. Maranger, D. Monti, and P. Pepin. 2011. Modelling the effect of directional spatial ecological processes at different scales. *Oecologia* 166:357–368.
- Bolger, A. M., M. Lohse, and B. Usadel. 2014. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics* 30:2114–2120.
- Bonjean, F., and G. S. E. Lagerloef. 2002. Diagnostic model and analysis of the surface currents in the tropical Pacific Ocean. *J. Phys. Oceanogr.* 32:2938–2954.
- Bullock, J. M., and R. Nathan. 2008. Plant dispersal across multiple scales: linking models and reality. *J. Ecol.* 96:567–568.
- Cain, M. L. M. L., B. G. Milligan, and A. E. A. E. Strand. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *Am. J. ...* 87:1217–1227.
- Canty, S. W. J., J. P. Kennedy, G. Fox, K. Matterson, V. L. González, M. L. Núñez-Vallecillo, R. F. Preziosi, and J. K. Rowntree. 2022. Mangrove diversity is more than fringe deep. *Sci. Rep.* 12:1695.
- Cayuela, H., Q. Rougemont, J. G. Prunier, J. S. Moore, J. Clobert, A. Besnard, and L. Bernatchez. 2018. Demographic and genetic approaches to study dispersal in wild animal populations: A methodological review. *Mol. Ecol.* 27:3976–4010.
- Cerón-Souza, I., E. Rivera-Ocasio, E. Medina, J. A. Jiménez, W. O. McMillan, and E. Bermingham. 2010. Hybridization and introgression in new world red mangroves, *Rhizophora* (Rhizophoraceae). *Am. J. Bot.* 97:945–957.
- Chave, J. 2013. The problem of pattern and scale in ecology: What have we learned in 20 years? *Ecol. Lett.* 16:4–16.
- Cruz, M. V., G. M. Mori, D. H. Oh, M. Dassanayake, M. I. Zucchi, R. S. Oliveira, and A. P. de Souza. 2020. Molecular responses to freshwater limitation in the mangrove tree *Avicennia germinans* (Acanthaceae). *Mol. Ecol.* 29:344–362.
- Cruz, M. V., G. M. Mori, C. Signori-Müller, C. C. da Silva, D.-H. Oh, M. Dassanayake, M. I. Zucchi, R. S. Oliveira, and A. P. de Souza. 2019. Local adaptation of a dominant coastal tree to freshwater availability and solar radiation suggested by genomic and ecophysiological approaches. *Sci. Rep.* 9:19936.
- Da Silva, M. F., M. V. Cruz, J. D. D. Vidal Júnior, M. I. Zucchi, G. M. Mori, and A. P. De Souza. 2021. Geographical and environmental contributions to genomic divergence in mangrove forests. *Biol. J. Linn. Soc.* 132:573–589.
- Dagestad, K.-F., J. Röhrs, Ø. Breivik, and B. Ådlandsvik. 2018. OpenDrift v1.0: a generic framework for trajectory

modelling. *Geosci. Model Dev.* 11:1405–1420.

- Danecek, P., A. Auton, G. Abecasis, C. A. Albers, E. Banks, M. A. DePristo, R. E. Handsaker, G. Lunter, G. T. Marth, S. T. Sherry, G. McVean, and R. Durbin. 2011. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics* 27:2156–2158.
- Diniz-Filho, J. A. F., J. V. B. P. L. Diniz, T. F. Rangel, T. N. Soares, M. P. de C. Telles, R. G. Collevatti, and L. M. Bini. 2013. A new eigenfunction spatial analysis describing population genetic structure. *Genetica* 141:479–489.
- Dray, S., D. Bauman, F. G. Blanchet, D. Borcard, S. Clappe, G. Guenard, T. Jombart, G. Larocque, P. Legendre, N. Madi, and H. H. Wagner. 2022. *adespatial*: multivariate multiscale spatial analysis. R package.
- Dray, S., P. Legendre, and P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecol. Modell.* 196:483–493.
- Driscoll, D. A., S. C. Banks, P. S. Barton, K. Ikin, P. Lentini, D. B. Lindenmayer, A. L. Smith, L. E. Berry, E. L. Burns, A. Edworthy, M. J. Evans, R. Gibson, R. Heinsohn, B. Howland, G. Kay, N. Munro, B. C. Scheele, I. Stirnemann, D. Stojanovic, N. Sweaney, N. R. Villaseñor, and M. J. Westgate. 2014. The trajectory of dispersal research in conservation biology. *Systematic Review*. *PLoS One* 9:e95053.
- EXCOFFIER, L., and H. E. L. LISCHER. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10:564–567.
- Excoffier, L., N. Marchi, D. A. Marques, R. Matthey-Doret, A. Gouy, and V. C. Sousa. 2021. *fastsimcoal2*: demographic inference under complex evolutionary scenarios. *Bioinformatics* 37:4882–4885.
- Fick, S. E., and R. J. Hijmans. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37:4302–4315.
- Foll, M., and O. Gaggiotti. 2008. A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a bayesian perspective. *Genetics* 180:977–993.
- Francisco, P. M., G. M. Mori, F. M. Alves, E. V. Tambarussi, and A. P. de Souza. 2018. Population genetic structure, introgression, and hybridization in the genus *Rhizophora* along the Brazilian coast. *Ecol. Evol.* 8:3491–3504.
- François, O., H. Martins, K. Caye, and S. D. Schoville. 2016. Controlling false discoveries in genome scans for selection. *Mol. Ecol.* 25:454–469.
- Frichot, E., S. D. Schoville, G. Bouchard, and O. Franc. 2013. Testing for associations between loci and environmental gradients using latent factor mixed models. 30:1687–1699.
- Geng, Q., Z. Wang, J. Tao, M. K. Kimura, H. Liu, T. Hogetsu, and C. Lian. 2021. Ocean currents drove genetic structure of seven dominant mangrove species along the coastlines of southern china. *Front. Genet.* 12.
- Grünwald, N. J., S. E. Everhart, B. J. Knaus, and Z. N. Kamvar. 2017. Best practices for population genetic analyses. *Phytopathology* 107:1000–1010.
- Hasan, S., L. Triest, S. Afrose, and D. J. R. De Ryck. 2018. Migrant pool model of dispersal explains strong connectivity of *Avicennia officinalis* within Sundarban mangrove areas: Effect of fragmentation and replantation. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 214:38–47. Elsevier.
- Hays, G. C. 2017. Ocean currents and marine life. *Curr. Biol.* 27:R470–R473. Elsevier.
- Hays, G. C., L. C. Ferreira, A. M. M. Sequeira, M. G. Meekan, C. M. Duarte, H. Bailey, F. Bailleul, W. D. Bowen, M. J. Caley, D. P. Costa, V. M. Eguíluz, S. Fossette, A. S. Friedlaender, N. Gales, A. C. Gleiss, J. Gunn, R. Harcourt, E. L. Hazen, M. R. Heithaus, M. Heupel, K. Holland, M. Horning, I. Jonsen, G. L. Kooyman, C. G. Lowe, P. T. Madsen, H. Marsh, R. A. Phillips, D. Righton, Y. Ropert-Coudert, K. Sato, S. A. Shaffer, C. A. Simpfendorfer, D. W. Sims, G. Skomal, A. Takahashi, P. N. Trathan, M. Wikelski, J. N. Womble, and M. Thums. 2016. Key questions in marine megafauna movement ecology. *Trends Ecol. Evol.* 31:463–475. Elsevier Ltd.

- Hodel, R. G. J., L. L. Knowles, S. F. McDaniel, A. C. Payton, J. F. Dunaway, P. S. Soltis, and D. E. Soltis. 2018. Terrestrial species adapted to sea dispersal: Differences in propagule dispersal of two Caribbean mangroves. *Mol. Ecol.* 27:4612–4626.
- Jahnke, M., and P. R. Jonsson. 2022. Biophysical models of dispersal contribute to seascape genetic analyses. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 377.
- Jombart, T., and I. Ahmed. 2011. adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics* 27:3070–3071.
- Jombart, T., S. Devillard, and F. Balloux. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genet.* 11:94.
- Jordano, P. 2017. What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *J. Ecol.* 105:75–84.
- Kremer, A., O. Ronce, J. J. Robledo-Arnuncio, F. Guillaume, G. Bohrer, R. Nathan, J. R. Bridle, R. Gomulkiewicz, E. K. Klein, K. Ritland, A. Kuparinen, S. Gerber, and S. Schueler. 2012. Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecol. Lett.* 15:378–392.
- Lalire, M., and P. Gaspar. 2019. Modeling the active dispersal of juvenile leatherback turtles in the North Atlantic Ocean. *Mov. Ecol.* 7:1–17. *Movement Ecology*.
- Langmead, B., and S. L. Salzberg. 2012. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nat. Methods* 9:357–359.
- Legendre, P., and E. D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280.
- Li, H. 2011. A statistical framework for SNP calling, mutation discovery, association mapping and population genetical parameter estimation from sequencing data. *Bioinformatics* 27:2987–2993.
- Liu, J., A. J. Lindstrom, Y. Chen, R. Nathan, and X. Gong. 2021. Congruence between ocean-dispersal modelling and phylogeography explains recent evolutionary history of *Cycas* species with buoyant seeds. *New Phytol.* 232:1863–1875.
- Lowe, W. H., R. P. Kovach, and F. W. Allendorf. 2017. Population Genetics and Demography Unite Ecology and Evolution. *Trends Ecol. Evol.* 32:141–152. Elsevier Ltd.
- Lumpkin, R., and G. C. Johnson. 2013. Global ocean surface velocities from drifters: Mean, variance, El Niño–Southern Oscillation response, and seasonal cycle. *J. Geophys. Res. Ocean.* 118:2992–3006.
- Luu, K., E. Bazin, and M. G. B. Blum. 2017. pcadapt: an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Mol. Ecol. Resour.* 17:67–77.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27:209–20.
- Martin, M. 2011. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.journal* 17:10.
- Mori, G. M., A. G. Madeira, M. V. Cruz, Y. Tsuda, K. Takayama, Y. Matsuki, Y. Suyama, T. Iwasaki, A. P. de Souza, M. I. Zucchi, and T. Kajita. 2021. Testing species hypotheses in the mangrove genus *Rhizophora* from the Western hemisphere and South Pacific islands. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 248.
- Mori, G. M., M. I. Zucchi, and A. P. Souza. 2015. Multiple-geographic-scale genetic structure of two mangrove tree species: The roles of mating system, hybridization, limited dispersal and extrinsic factors. *PLoS One* 10:1–23.
- Mussmann, S. M., M. R. Douglas, T. K. Chafin, and M. E. Douglas. 2019. BA3-SNPs: Contemporary migration reconfigured in BayesAss for next-generation sequence data. *Methods Ecol. Evol.* 10:1808–1813.
- Narasimhan, V., P. Danecek, A. Scally, Y. Xue, C. Tyler-Smith, and R. Durbin. 2016. BCFtools/RoH: a hidden Markov model approach for detecting autozygosity from next-generation sequencing data. *Bioinformatics*

32:1749–1751.

- Nathan, R. 2006. Long distance dispersal of plants. 313:786–788.
- Nathan, R., G. Perry, J. T. Cronin, A. E. Strand, M. L. Cain, and M. L. Methods. 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103:261–273.
- Nathan, R., F. M. Schurr, O. Spiegel, O. Steinitz, A. Trakhtenbrot, and A. Tsoar. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 23:638–647.
- Nettel, A., and R. S. Dodd. 2007. Drifting propagules and receding swamps: Genetic footprints of mangrove recolonization and dispersal along tropical coasts. *Evolution (N. Y.)* 61:958–971.
- Ngeve, M. N., N. Koedam, and L. Triest. 2021. Genotypes of *Rhizophora* propagules from a non-mangrove beach provide evidence of recent long-distance dispersal. *Front. Conserv. Sci.* 2.
- Ngeve, M. N., T. Van der Stocken, T. Sierens, N. Koedam, and L. Triest. 2017. Bidirectional gene flow on a mangrove river landscape and between-catchment dispersal of *Rhizophora racemosa* (Rhizophoraceae). *Hydrobiologia* 790:93–108. Springer International Publishing.
- Ngeve, M. N., T. Vanderstocken, D. Menemenlis, N. Koedam, and L. Triest. 2016. Contrasting effects of historical sea level rise and contemporary ocean currents on regional gene flow of *Rhizophora racemosa* in eastern atlantic mangroves. *PLoS One* 11:1–24.
- Nikolic, N., I. Montes, M. Lalire, A. Puech, N. Bodin, S. Arnaud-Haond, S. Kerwath, E. Corse, P. Gaspar, S. Hollanda, J. Bourjea, W. West, and S. Bonhommeau. 2020. Connectivity and population structure of albacore tuna across southeast Atlantic and southwest Indian Oceans inferred from multidisciplinary methodology. *Sci. Rep.* 10:15657.
- Obst, M. 2017. Global tide variables. Swedish National Data Service.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlenn, P. R. Minchin, R. B. O’Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs, and H. Wagner. 2020. vegan: community ecology package. R package.
- Petkova, D., J. Novembre, and M. Stephens. 2015. Visualizing spatial population structure with estimated effective migration surfaces. *Nat. Genet.* 48:94–100.
- Pil, M. W. W., M. R. T. T. R. T. Boeger, V. C. C. Muschner, M. R. R. Pie, A. Ostrensky, and W. A. A. Boeger. 2011. Postglacial north-south expansion of populations of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) along the Brazilian coast revealed by microsatellite analysis. *Am. J. Bot.* 98:1031–1039.
- Rochette, N. C., and J. M. Catchen. 2017. Deriving genotypes from RAD-seq short-read data using Stacks. *Nat. Publ. Gr.* 12:2640–2659. Nature Publishing Group.
- Sbrocco, E. J., and P. H. Barber. 2013. MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology* 94:979–979.
- Sereneski-Lima, C., R. A. Baggio, M. W. Pil, M. R. Torres Boeger, and W. A. Boeger. 2021. Historical and contemporary factors affect the genetic diversity and structure of *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn, along the western Atlantic coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 249:107055. Elsevier Ltd.
- Shafer, A. B. A., J. M. Northrup, M. Wikelski, G. Wittemyer, and J. B. W. Wolf. 2016. Forecasting ecological genomics: high-tech animal instrumentation meets high-throughput sequencing. *PLoS Biol.* 14.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139:457–462.
- Smith, T. M., P. H. York, B. R. Broitman, M. Thiel, G. C. Hays, E. van Sebille, N. F. Putman, P. I. Macreadie, and C. D. H. Sherman. 2018. Rare long-distance dispersal of a marine angiosperm across the Pacific Ocean. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27:487–496.

- Takayama, K., M. Tamura, Y. Tateishi, E. L. Webb, and T. Kajita. 2013. Strong genetic structure over the American continents and transoceanic dispersal in the mangrove genus *Rhizophora* (Rhizophoraceae) revealed by broad-scale nuclear and chloroplast DNA analysis. *Am. J. Bot.* 100:1191–1201.
- Takayama, K., Y. Tateishi, and T. Kajita. 2021. Global phylogeography of a pantropical mangrove genus *Rhizophora*. *Sci. Rep.* 11:7228.
- Takayama, K., Y. Tateishi, J. Murata, and T. Kajita. 2008. Gene flow and population subdivision in a pantropical plant with sea-drifted seeds *Hibiscus tiliaceus* and its allied species: Evidence from microsatellite analyses. *Mol. Ecol.* 17:2730–2742.
- Tomlinson, P. B. 2016. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press.
- Travis, J. M. J., M. Delgado, G. Bocedi, M. Baguette, K. Bartoń, D. Bonte, I. Boulangeat, J. A. Hodgson, A. Kubisch, V. Penteriani, M. Saastamoinen, V. M. Stevens, and J. M. Bullock. 2013. Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* 122:1532–1540.
- Van der Stocken, T., D. Carroll, D. Menemenlis, M. Simard, and N. Koedam. 2019a. Global-scale dispersal and connectivity in mangroves. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116:915–922.
- Van der Stocken, T., B. Vanschoenwinkel, D. Carroll, K. C. Cavanaugh, and N. Koedam. 2022. Mangrove dispersal disrupted by projected changes in global seawater density. *Nat. Clim. Chang.* 12:685–691. Springer US.
- Van der Stocken, T., A. K. S. Wee, D. J. R. De Ryck, B. Vanschoenwinkel, D. A. Friess, F. Dahdouh-Guebas, M. Simard, N. Koedam, and E. L. Webb. 2019b. A general framework for propagule dispersal in mangroves. *Biol. Rev.* 94:1547–1575.
- van Etten, J. 2017. R Package gdistance : distances and routes on geographical grids. *J. Stat. Softw.* 76.
- van Sebille, E. 2014. Adrift.org.au — A free, quick and easy tool to quantitatively study planktonic surface drift in the global ocean. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 461:317–322. Elsevier B.V.
- Villarino, E., J. R. Watson, B. Jönsson, J. M. Gasol, G. Salazar, S. G. Acinas, M. Estrada, R. Massana, R. Logares, C. R. Giner, M. C. Pernice, M. P. Olivar, L. Citores, J. Corell, N. Rodríguez-Ezpeleta, J. L. Acuña, A. Molina-Ramírez, J. I. González-Gordillo, A. Cózar, E. Martí, J. A. Cuesta, S. Agustí, E. Fraile-Nuez, C. M. Duarte, X. Irigoien, and G. Chust. 2018. Large-scale ocean connectivity and planktonic body size. *Nat. Commun.* 9. Springer US.
- Wee, A. K. S., A. M. E. Noreen, J. Ono, K. Takayama, P. P. Kumar, H. T. W. Tan, M. N. Saleh, T. Kajita, and E. L. Webb. 2020. Genetic structures across a biogeographical barrier reflect dispersal potential of four Southeast Asian mangrove plant species. *J. Biogeogr.* 47:1258–1271.
- Wee, A. K. S., K. Takayama, T. Asakawa, B. Thompson, Onrizal, S. Sungkaew, N. X. Tung, M. Nazre, K. K. Soe, H. T. W. Tan, Y. Watano, S. Baba, T. Kajita, and E. L. Webb. 2014. Oceanic currents, not land masses, maintain the genetic structure of the mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. (Rhizophoraceae) in Southeast Asia. *J. Biogeogr.* 41:954–964.
- Weir, B. S., and C. C. Cockerham. 1984. Estimating  $f$ -statistics for the analysis of population structure. *Evolution* (N. Y). 38:1358–1370.
- Wilson, G. A., and B. Rannala. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. 1191:1177–1191.
- Wu, Z.-Y., J. Liu, J. Provan, H. Wang, C.-J. Chen, M. W. Cadotte, Y.-H. Luo, B. S. Amorim, D.-Z. Li, and R. I. Milne. 2018. Testing Darwin's transoceanic dispersal hypothesis for the inland nettle family (Urticaceae). *Ecol. Lett.* 21:1515–1529.
- Xu, S., Z. He, Z. Zhang, Z. Guo, W. Guo, H. Lyu, J. Li, M. Yang, Z. Du, Y. Huang, R. Zhou, C. Zhong, D. E. Boufford, M. Lerda, C. I. Wu, N. C. Duke, S. Shi, S. Y. Lee, X. Li, Y. Yang, X. Wang, Y. Chen, S. Yang, Y. Hou, T. Tang, W. L. Ng, L. Chi, W. Zhao, J. Ruan, Q. Li, W. Wang, L. Chen, G. Lin, B. Liao, A. Wee,

- M. Muehlenberg, M. Sun, K. Kathiresan, R. E. Prabowo, T. Kajita, A. Amir, J. Yong, L. P. Jayatissa, H. J. Lin, P. C. Liao, S. Havanond, C. Cannon, K. Krauss, E. Proffitt, D. Devlin, E. A. Hungate, and R. T. Baereleo. 2017. The origin, diversification and adaptation of a major mangrove clade (Rhizophoreae) revealed by whole-genome sequencing. *Natl. Sci. Rev.* 4:721–734.
- Xuereb, A., L. Benestan, É. Normandeau, R. M. Daigle, J. M. R. Curtis, L. Bernatchez, and M.-J. Fortin. 2018. Asymmetric oceanographic processes mediate connectivity and population genetic structure, as revealed by RADseq, in a highly dispersive marine invertebrate (*Parastichopus californicus*). *Mol. Ecol.* 27:2347–2364.