

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 22/08/2019.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

Campus Botucatu

Pós-Graduação em Ciências Biológicas - AC: Zoologia

Doutorado

**Avaliação morfológica e molecular do gênero
Xiphopenaeus no Atlântico Ocidental e Pacífico: existe
apenas uma espécie?**

Abner Carvalho-Batista

Orientador: Prof. Dr. Rogério Caetano da Costa

Co-Orientadora: Dra. Mariana Terossi Rodrigues Mariano

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista – UNESP - Campus de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas - Área de Concentração: Zoologia.

Botucatu

2017

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Carvalho-Batista, Abner.

Avaliação morfológica e molecular do gênero *Xiphopenaeus*
no Atlântico ocidental e Pacífico : existe apenas uma espécie?
/ Abner Carvalho-Batista. - Botucatu, 2017

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio
de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Rogério Caetano da Costa
Coorientador: Mariana Terossi Rodrigues Mariano
Capes: 20400004

1. Análise morfológica. 2. Camarão. 3. Decapode
(Crustáceo). 4. Microscopia eletrônica de varredura.
5. Atlântico, Oceano. 6. Pacífico, Oceano.

Palavras-chave: Dendrobranchiata; Espécies crípticas; Fluxo
gênico; Identificação molecular; Microscopia eletrônica de
varredura.

Nenhuma grande descoberta jamais foi feita sem um palpite ousado.

Isaac Newton

Dedico esta tese a minha família, por estar sempre ao meu lado, desde o início da caminhada, e a todos que durante esses últimos quatro anos contribuíram de alguma forma para realização deste estudo e para a minha formação.

Carvalho-Batista, A. 2017

Agradecimentos

Agradeço ao Prof. Dr. Rogério Caetano da Costa por todos esses anos de oportunidades e aprendizado, por ter sido um grande orientador desde meu primeiro ano de graduação. Também pelas condições oferecidas para a realização desta tese e por todas as sugestões fundamentais. Além disso, pela grande amizade, confiança e incentivo, presentes em todas as fases de minha carreira científica. Assim fica o compromisso de retribuir tudo o que fez e continua fazendo por mim.

Ao CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), pela Bolsa Produtividade PQ2 (#304784/2011-7).

À CAPES (Comissão de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior) pela bolsa de estudos concedida para a realização desta tese.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelos recursos financeiros concedidos para o projeto Temático BIOTA (Proc. 2010/50188-8) "Crustáceos Decápodes: multidisciplinaridade na caracterização da biodiversidade marinha do Estado de São Paulo (taxonomia, espermiotaxonomia, biologia molecular e dinâmica populacional)", ao qual esta tese encontra-se vinculada.

Aos professores Dr. Fernando L. Mantelatto (USP, Ribeirão Preto) na qualidade de coordenador, Dr. Fernando J. Zara (UNESP, Jaboticabal) e Dr. Antônio L. Castilho (UNESP, Botucatu), que juntamente ao meu orientador Dr. Rogério C. da Costa (UNESP, Bauru), foram os responsáveis por todo o planejamento e desenvolvimento do projeto Temático BIOTA-FAPESP.

Ao ministério do Meio Ambiente - IBAMA - (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais e Renováveis) por conceder a licença para coletar o material biológico nas áreas estudadas.

Carvalho-Batista, A. 2017

Ao curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas; ao Departamento de Zoologia e Instituto de Biociências de Botucatu (IBB – UNESP), pelas facilidades oferecidas durante a realização deste trabalho.

Ao Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências (FC) da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Campus de Bauru, pela estrutura fornecida para a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Fernando Zara e ao Laboratório de Microscopia Eletrônica da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, campus de Jaboticabal por toda infra-estrutura e recursos para o desenvolvimento das análises de microscopia eletrônica de varredura.

Aos responsáveis por empréstimos de espécimes e de amostras de tecido de coleções científicas: Prof. Dr. Darryl Felder (ULLZ), Mcs. Inácia Maria Vieira (IEPA), Fernando Alvarez (CNCR), Glauca Pontes (MCP) e ao Dr. Peter Dworschak (NHMW) pelas fotografias do espécime tipo de *Xiphopenaeus kroyeri*.

Aos amigos Raphael Grabowski, Edvanda Souza Carvalho e Rafael Robles, por ajudarem na obtenção e devolução de espécimes e tecidos vindos de empréstimos de coleções científicas.

Ao geógrafo e companheiro de república Marcelo Navarro Cardenuto, pela confecção dos mapas utilizados nessa tese.

Aos pescadores Antônio José da Silva Riscado (Báu) de Macaé e Djalma Rosa (Passarinho) de Ubatuba, não apenas por realizarem com muita competência e profissionalismo o trabalho amostral, mas também pela amizade, extrema educação que sempre nos trataram e inúmeros ensinamentos sobre a pesca e a vida no mar.

Carvalho-Batista, A. 2017

A todos os companheiros de LABCAM: Gabriel (Woody), Thiago (Chuck Norris), Ana Paula, Regis, Sarah, João, Daphine, Sabrina, Julia, Josiane, Emerson (Cotia), Dalila, Lizandra, Icaro, Natalia, Fernanda e Isabela, pela amizade, convivência e toda a ajuda que já me prestaram nesses anos todos.

Ao amigo Alexandre Ribeiro da Silva (DinoZord) por me receber em sua casa em Botucatu, oferecendo hospedagem durante o período em que cursava as disciplinas exigidas para o doutorado.

Aos amigos Léo Jaime e Guilherme por me receberem em suas casa, em Jaboticabal, durante as análises de microscopia eletrônica de varredura.

A todos os demais membros do IML (Invertebrate Morphology Laboratory), Lucas, Camila, Fernanda, Timoteo, Marcia e Maria Alice por terem me recebido de portas abertas e terem me dado toda a ajuda necessária para o preparo das amostras e realização das análises.

Ao professor Dr. Fernando Luis Medina Mantelatto, por ter me recebido em seu laboratório e disponibilizado toda a estrutura necessária para realização das análises moleculares desta tese, e por tudo o que aprendi nos meses em que estive lá.

Ao professor Dr. Antônio Leão Castilho por fornecer espécimes para as análises, além manter sempre abertas as portas de seu laboratório para que eu pudesse dar continuidade aos meu estudos enquanto estava em Botucatu.

A minha co-orientadora Dra. Mariana Terossi por toda sua disposição, paciência e otimismo, ajudando a encontrar soluções para problemas que iam surgindo durante a elaboração desta tese. Suas sugestões, correções, críticas, sem dúvida alguma, contribuíram em muito para melhorar este trabalho.

Ao Dr. Rafael Robles por todos os ensinamentos de biologia molecular. Pelas discussões questionamentos que me fizeram pensar muito mais sobre meu trabalho.

Carvalho-Batista, A. 2017

Ao amigo Mateus Lopes, grande companheiro nas viagens de coleta ao Rio Grande do Norte e Amapá, as quais trouxeram resultados muito importantes para o presente estudo, sem dúvida foram grandes momentos desse doutorado.

A todos os demais companheiros do LBSC, Ana Francisca (Kelps), Natalia Rossi, Fabrício, Edvanda, Raquel, Mariana (Kana), Tatiana, Mateus, Barbara, Juliana, Silvia, Keity, Ana e Caio, pela amizade e por todos os momentos divertidos, bolos de aniversário e por toda a ajuda que me deram.

Aos amigos Danilo, André (Besouro) e Bruno Francisco (Sushi) pelos anos de amizade e tudo de divertido que passamos juntos nesse tempo.

Ao meu irmão Eriko por todo que ele me ajudou nos últimos anos, e pela grande amizade durante a vida inteira.

A minha namorada Monica, por todo o carinho, companheirismo, amizade e por ter tornado meus dias mais felizes na metade final desse doutorado.

E por fim, aos meus pais Carlos e Durcineia, por estarem sempre ao meu lado, me apoiando e me incentivando, desde o início.

Sumário

Resumo.....	10
Abstract	12
1. Introdução.....	14
2. Objetivos	20
2.1 Objetivo geral.....	20
2.2 Objetivos específicos.....	21
3. Material e Métodos	21
3.1 Obtenção dos espécimes	21
3.2 Obtenção dos dados moleculares	25
3.2.1 Extração de DNA.....	25
3.2.2 Amplificação dos genes.....	26
3.2.3 Purificação do produto de PCR	27
3.2.4 Sequenciamento do DNA	27
3.2.5 Edição das sequências	28
3.3 Análises de distância genética.....	28
3.4 Análises filogenéticas	29
3.4.1 Datação molecular.....	30
3.5 Análises morfológicas comparativas	30
3.6 Microscopia eletrônica de Varredura	31
3.7 Análises morfológicas comparativas do holótipo de <i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	31
3.8 Análises populacionais	31
3.8.1 Rede de haplótipos.....	31
3.8.2 Análises de estrutura populacional: Análises de Variância Molecular (AMOVA).....	32
3.8.3 Estatística descritiva.....	32
3.8.4 Testes de neutralidade	32
3.8.5 Mismatch distribution	33
4. Resultados.....	33
4.1 Análises de distância genética.....	34
4.2 Análises filogenéticas	39
4.3 Análises morfológicas comparativas	42
4.4 Microscopia eletrônica de varredura	44
4.5 Análises comparativas com o holótipo de <i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	48

Carvalho-Batista, A. 2017

4.6 Análises populacionais	54
4.6.1 Rede de haplótipos	54
4.6.2 Análise de variância molecular (AMOVA).....	56
4.6.3 Estatística descritiva.....	57
4.6.4 Testes de Neutralidade	59
4.6.5 Mismatch distribution	60
5. Discussão.....	61
6. Conclusão	74
Referências	75

Resumo

Espécies crípticas constituem um desafio ao conhecimento da biodiversidade e tem sido tema de um número cada vez maior de estudos nos últimos anos. O gênero *Xiphopenaeus* por 90 anos teve reconhecidamente duas espécies, *Xiphopenaeus kroyeri* no Atlântico e *Xiphopenaeus riveti*, no Pacífico. Contudo, nos últimos 20 anos, a taxonomia do gênero tem passado por grandes reviravoltas, com a sinonimização das duas espécies em 1997 com base em dados morfológicos, tornando o gênero monotípico, com *X. kroyeri* como a única espécie válida. E nos últimos dez anos além da revalidação de *X. riveti* baseada em dados moleculares, a existência de na verdade, duas espécies crípticas no Atlântico, veio a tona. Assim, o presente estudo averiguou utilizando ferramentas moleculares (os genes mitocondriais Citocromo c Oxidase Subunidade I e 16S rDNA) e morfológicas, o possível número de espécies constituintes do gênero *Xiphopenaeus*, e quais caracteres morfológicos podem ser utilizados na identificação destas. Foram analisados indivíduos provenientes de 16 localidades nos oceanos Atlântico e Pacífico. Foi detectada a divisão dos indivíduos analisados em cinco grupos, três no Atlântico, aqui denominadas a principio de A1, A2 e A3 e dois no Pacífico, P1 e P2, os quais pelas divergências genéticas observadas em ambos os marcadores empregados, mostraram-se constituir cinco diferentes espécies. Tal divisão foi suportada pelas demais análises empregadas (análises filogenéticas, Amova, rede de haplótipos). As fotografias obtidas por meio da microscopia eletrônica de varredura dos caracteres sexuais secundários dos machos mostraram diferenças morfológicas substâncias capazes de separar quatro das cinco espécies detectadas nas análises moleculares (uma vez que não foram encontrados machos do grupo P2). A análise comparativa com o holótipo de *Xiphopenaeus kroyeri* mostrou que espécie corresponde ao grupo A1 detectado no presente estudo, e que A2 e A3 são novas espécies a serem

Carvalho-Batista, A. 2017

descritas. Por fim, valores significativos de F_{st} foram encontrados entre as populações de A1, porém sem um padrão geográfico, enquanto as demais espécies do Atlântico parecem ser panmíticas, e sinais de expansão demográfica recente e desvios da seleção neutra foram detectados nas três.

Palavras chave: Dendrobranchiata, espécies crípticas, identificação molecular, microscopia eletrônica de varredura, fluxo gênico.

Abstract

Cryptic species comprise a challenge to the knowledge of biodiversity, and they have been increasingly studied in past recent years. For 90 years, the genus *Xiphopenaeus* had recognized two species: *Xiphopenaeus kroyeri*, in the Atlantic, and *Xiphopenaeus riveti*, in the Pacific. In the last 20 years, however, the taxonomy of the genus has been changed; the synonymization of the species in 1997, based on morphological characters, turned the genus monotypic, with *X. kroyeri* as the only valid species. In the last decade, besides the revalidation of *X. riveti* based on molecular data, the existence of two cryptic species in the Atlantic came to light. Thus, the present study aimed to verify, using molecular (the mitochondrial genes Cytochrome Oxidase Subunit I and 16S rDNA) and morphological tools, how many species comprise the genus *Xiphopenaeus*, and which morphological characters can be used for their reliable identification. Individuals from 16 localities in Atlantic and Pacific oceans were analyzed. A structuration of the analyzed individuals into five groups was observed, three from the Atlantic (A1, A2 and A3) and two from the Pacific (P1 and P2). The genetic divergence observed indicates the existence of five different species. Such structuration was also supported by the phylogenetic analyzes, AMOVA and haplotype network. The images obtained by scanning electronic microscopy of secondary sexual characters of males showed morphological differences reliable enough to discriminate four of five species detected by molecular analyzes (there were no males from P2). The comparative analyzes of the holotype of *Xiphopenaeus kroyeri* showed that the specimen corresponds to A1 group, and A2 and A3 are new species to be described. Finally, statistically significant F_{st} values were found among A1 populations, although without a clear geographic pattern. The other species from Atlantic seems to be

Carvalho-Batista, A. 2017

panmictic, with recent demographic expansion and deviation of neutral selection been observed for the three species.

Key words: Dendrobranchiata, cryptic species, molecular identification, scanning electronic microscopy, gene flow.

1. Introdução

São consideradas crípticas quando duas ou mais espécies são classificadas como uma única, devido a sua similaridade morfológica (Bickford et al., 2007). Principalmente devido ao desenvolvimento de métodos moleculares, as pesquisas envolvendo espécies crípticas têm aumentado nas últimas duas décadas (Pfenninger & Schwenk, 2007), demonstrando que elas podem ser mais comuns no reino animal do que se pensava (Trontelj & Fiser, 2009). Sua proporção na natureza ainda não é totalmente conhecida, contudo, esta parece similarmente distribuída entre os mais altos níveis taxonômicos no reino animal e entre as regiões biogeográficas (Pfenninger & Shwenk, 2007).

Uma suposição comum, porém nem sempre correta, é que espécies crípticas são frutos de especiação muito recente, e os caracteres morfológicos diagnósticos ainda não tiveram tempo de evoluir (Bickford et al., 2007). Estudos em diferentes táxons, como peixes ósseos, anfípodas e copépodos têm mostrados que espécies crípticas podem apresentar divergências consideravelmente antigas, sendo a similaridade mantida por estase morfológica (Colborn et al., 2001; Rocha-Olivares et al., 2001; Léfubere et al., 2006).

As recentes descobertas de espécies crípticas têm levado a mudanças de paradigmas em ecologia, com espécies anteriormente consideradas generalistas sendo descobertas como complexos de espécies especialistas (Hebert et al., 2004a; Blair et al., 2005; Stireman et al., 2005; Santos et al., 2014). Similarmente, relações consideradas espécie-específico mostraram, na verdade, envolver mais uma espécie (Molbo et al., 2003).

A maioria das informações processadas pelo cérebro humano é visual, o que explica porque caracteres morfológicos são mais proeminentes em nossas classificações

Carvalho-Batista, A. 2017

do mundo natural do que os químicos, auditivos e comportamentais (Bickford et al., 2007). Espécies crípticas são aparentemente comuns naqueles tipos de organismos em que o olfato é muito mais desenvolvido do que a visão. Embora as diferenças sejam invisíveis ao olho humano, essas espécies são evidentemente não similares entre si. Assim, espécies crípticas são aparentemente mais raras em organismos nos quais a visão tem maior papel na reprodução (Mayr, 1963).

A ocorrência de espécies crípticas tende a ser maior em táxons marinhos, uma vez que, os taxonomistas raramente tem a chance de observar esses organismos em vida e, conseqüentemente, existe uma lacuna no conhecimento sobre seu comportamento (Knowton, 2000). Além disso, organismos marinhos geralmente dependem de sinais químicos para o reconhecimento de gametas e seleção sexual e variações interespecíficas nessas características raramente levam a um traço morfológico visível (Palumbi, 1994; Stanhope, 1992). Apesar disso, diversos grupos marinhos, como os crustáceos decápodes tem sua identificação baseada principalmente em caracteres morfológicos que podem ser reconhecidos em espécimes preservados (McLaughlin et al., 1982).

Um exemplo da problemática envolvendo espécies crípticas é verificado no camarão peneídeo *Xiphopenaeus* Smith, 1869. Esse gênero foi descrito em 1869 com a espécie tipo *Xiphopeneus hartii* Smith, 1869 a partir de exemplares do sul da Bahia. Posteriormente esta espécie tornou-se sinônimo júnior de *Penaeus kroyeri* Heller, 1862, descrita para o Rio de Janeiro, passando então ao nome de *Xiphopeneus kroyeri* (Heller, 1862). Esta última foi a única espécie conhecida para o gênero até 1907, quando foi então descrito *Xiphopeneus riveti* Bouvier, 1907 para a costa do Peru. Em 1969, por decisão do International Commission on Zoological Nomenclature (Opinion 864) o gênero passou a se chamar *Xiphopenaeus*.

Carvalho-Batista, A. 2017

Há algumas controversas na literatura sobre a validade de *X. riveti*. Considerando esta como válida, o gênero contaria com duas espécies, uma em cada costa das Américas, sendo *X. kroyeri*, no Atlântico, com distribuição geográfica da Carolina do Norte, EUA, até Rio Grande do Sul, Brasil (Costa et al., 2007b) e *X. riveti* no Pacífico com a distribuição geográfica se estendendo de Sinaloa, México até Paita, Peru (Perez-Farfante, 1970).

As duas espécies são extremamente similares. Burkenroad (1934) sugeriu que *X. riveti* fosse apenas uma variedade de *X. kroyeri*. Dall et al. (1990) apontaram ambas como exemplo de espécies irmãs. Perez-Farfante & Kensley (1997), em sua revisão da infraordem Dendrobranchiata, consideraram *X. riveti* sinônimo junior de *X. kroyeri* devido a ausência de diferenças morfológicas significativas. O gênero também é considerado monotípico, tendo apenas *X. kroyeri* como espécie válida, por De Grave & Fransen (2011), no “Carideorum Catalogus”.

No entanto, Gusmão et al. (2006) por meio de dados moleculares, utilizando o PCR/RFLP, Polimorfismo de Isoenzimas e sequências do gene Citocromo c Oxidase Subunidade I, propuseram não só a revalidação de *X. riveti*, como também, que *X. kroyeri* trata-se, na verdade, de duas espécies no Atlântico. Contudo, tais autores não apresentaram os caracteres morfológicos que pudessem ser usados para a identificação de cada uma delas. De acordo com tais autores, é provável que, as duas espécies de *Xiphopenaeus* do Atlântico ocorram em abundâncias diferentes e estejam sujeitos a pressões pesqueiras distintas.

Outros dois trabalhos (Francisco, 2009; Pierjorge et al., 2014) utilizando técnicas moleculares, corroboraram também a existência de duas espécies do gênero *Xiphopenaeus* no Atlântico, e o segundo, a validade de *X. riveti* no Pacífico. Contudo, o levantamento bibliográfico realizado durante o presente estudo mostrou que somente

Carvalho-Batista, A. 2017

nos últimos dez anos, ou seja, após a detecção das espécies crípticas de *Xiphopenaeus* no Atlântico, pelo menos 40 artigos foram publicados abordando biologia populacional, ecologia, biologia pesqueira, fisiologia e toxicologia, além de mais 13 artigos sobre a fauna acompanhante da pesca, todos considerando *X. kroyeri*, como uma única espécie. Isso se deve, provavelmente, à falta de caracteres morfológicos para a identificação das duas espécies. E nessa última década, trabalhos buscando encontrar diferenças morfológicas que pudessem separar as duas espécies crípticas do Atlântico ou diferencia-las claramente de *X. riveti*, também não foram realizados, tampouco trabalhos investigando a possibilidade da existência de espécies crípticas também no Pacífico.

Xiphopenaeus kroyeri sensu lato destaca-se como segundo recurso pesqueiro mais importante da região sudeste brasileira, sendo o camarão mais explorado pela pesca no estado de São Paulo (D’Incao et al., 2002; Castro et al., 2005). Além disso, representa cerca de 40% do total das capturas de camarão na costa brasileira (MMA & IBAMA, 2008), chegando a corresponder algumas vezes a 90% da biomassa de camarões capturados em águas rasa (profundidades menores que 20 m) (Costa, 2002; Fransozo et al., 2002; Pantaleão et al., 2016; Costa et al., 2016). Durante a década de 1980 e início da década de 1990, a biomassa média capturada da espécie foi de 10000 t/ano, sofrendo uma grande diminuição nos anos seguintes, entre 2000 e 2012 os desembarques ficaram entre 640 e 3180 t/ano (D’Incao et al., 2002, Instituto de Pesca 2013).

A correta identificação das espécies é fundamental para o conhecimento da biodiversidade e para elaboração de planos de manejo e conservação (Perez-Farfante, 1998; Bortolus, 2008). Recentemente a junção de técnicas moleculares à análise morfológica detalhada de estruturas reprodutivas tem se mostrado eficaz na resolução

Carvalho-Batista, A. 2017

de problemas taxonômicos e na diferenciação e descrição de espécies crípticas de crustáceos decápodes (Magalhães et al., 2016; Tavares & Gusmão, 2016).

Dentre os diversos marcadores utilizados na identificação molecular, destacam-se os genes mitocondriais, especialmente o Citocromo c Oxidase Subunidade I (COI) e o 16S rDNA. O genoma mitocondrial possui algumas vantagens em relação ao nuclear, como por exemplo: taxas de mutação mais rápidas, ausência de íntrons, grande número de cópias em cada célula e herança quase exclusivamente materna, sem recombinação (Brown et al., 1979; Ballard & Whitlock, 2004; Ballard & Rand, 2005; Avise, 2009; Hickerson et al., 2010).

Diante disso, um fragmento da extremidade 5' do gene mitocondrial Citocromo c Oxidase subunidade I foi escolhido para a técnica DNA Barcoding, a qual propõe a padronização de um único trecho do DNA para diferenciar todas, ou pelo menos a maioria, das espécies animais (Hebert et al., 2003). A técnica tem como fundamento central o fato de que a variação genética observada entre os indivíduos de uma mesma espécie (variação intraespecífica) é menor do que a variação genética encontrada entre diferentes espécies (variação interespecífica) (Hebert et al., 2003, 2004ab). Essa diferença entre as variações intra e interespecíficas, chamada de Barcoding gap, fornece o meio para a diferenciação entre espécies (Hebert et al., 2004b; Waugh, 2007).

O gene mitocondrial 16S rDNA, consiste em um gene estrutural bastante utilizado para a determinação das relações evolutivas entre os animais, tanto antigas quanto recentes (Kim & Abele, 1990; Schubart et al., 2000). O transcrito deste gene, em associação com proteínas, forma uma estrutura que corresponde à subunidade maior dos ribossomos mitocondriais (Schubart et al., 2000). O uso desse gene em estudos sobre decápodes é frequente, uma vez que, esse tem se mostrado um importante marcador interespecífico (Mantelatto et al., 2007; Rossi & Mantelatto, 2013; Magalhães

Carvalho-Batista, A. 2017

et al., 2016) e também devido a grande disponibilidade de primers desenvolvidos (Schubart et al., 2000).

Ademais, o gene COI tem sido usado com sucesso na detecção de estruturação populacional em crustáceos decápodes marinhos (Aoki et al., 2012; Titus & Daly, 2015; Rodríguez-Rey et al., 2016). A estruturação genética populacional, ou seja, a forma como a variabilidade genética está distribuída entre e dentro de populações de uma determinada espécie, é o resultado direto da interação entre as forças evolutivas (seleção, deriva, mutação e migração). Os níveis de diversidade genética intra e interpopulacional de uma espécie estão relacionados a qual dessas forças evolutivas tem efeito predominante em um determinado contexto ecológico (Turchetto-Zolet et al., 2013).

O entendimento da estruturação genética das populações é um componente importante para o sucesso e a sustentabilidade do manejo, em longo prazo, dos recursos pesqueiros (Hillis et al., 1996). Estratégias de manejo são geralmente designadas visando à manutenção dos níveis máximos de diversidade genética dentro das populações, baseando-se na premissa que com altos níveis de variação genética as populações teriam maiores chances de resistir a mudanças ambientais (Schubart & Huber, 2006).

Xiphopenaeus kroyeri já teve sua estruturação populacional estudada em parte da costa brasileira por Voloch & Sole-Cava (2005) em que os autores utilizaram as aloenzimas, por Martinelli-Lemos et al. (2014) utilizando a região VNTR do DNA em populações do Norte e Nordeste do Brasil e Marques (2015) utilizou os genes mitocondriais no intuito de comparar as populações do sul e sudeste brasileiro e da Venezuela. Contudo, tais estudos foram restritos a um baixo número de localidades, compreendendo apenas pequenas porções da distribuição de *Xiphopenaeus kroyeri*.

Carvalho-Batista, A. 2017

O estudo de Gusmão et al. (2006), foi o único a investigar a estruturação populacional das duas possíveis espécies crípticas de *Xiphopenaeus kroyeri* do Atlântico, sendo o trabalho que cobriu a maior extensão dentro de sua distribuição geográfica, embora não tenham sido incluídas localidades da América do Norte. Até o momento não há estudos genéticos em que tenham sido incluídos indivíduos provenientes de mais de uma localidade do Pacífico, ou seja, estruturação genética entre as populações de *Xiphopenaeus riveti* ainda é totalmente desconhecida.

Assim, um estudo abrangendo uma maior extensão geográfica dentro da distribuição do gênero (incluindo Oceano Pacífico) e que considere a presença de possíveis espécies crípticas, ainda se faz necessário. Ademais o uso de diferentes marcadores moleculares dificulta a comparação entre os resultados dos estudos realizados até o momento.

6. Conclusão

O presente estudo mostrou que o gênero *Xiphopenaeus* é composto por pelo menos cinco espécies, sendo três delas encontradas no Atlântico e duas no Pacífico. Tal afirmação é suportada tanto por resultados moleculares quanto pela ultraestrutura dos caracteres sexuais secundários dos machos. Pela primeira vez, se propõe evidências morfológicas para a identificação das espécies do gênero, principalmente as do Atlântico. A distribuição geográfica das espécies encontradas no Atlântico se sobrepõe, sendo que a espécie encontrada em maior quantidade de indivíduos e em mais localidades corresponde a *X. kroyeri* sensu stricto, enquanto as outras duas, registradas em menores abundâncias, são novas espécies a serem descritas. As três espécies apresentaram sinais de desvios do equilíbrio demográfico, sendo que apenas em *Xiphopenaeus kroyeri* sensu stricto foram verificados valores significativos de F_{st} entre populações de diferentes localidades, embora sem apresentar um padrão geográfico claro. Mais estudos são necessários para delimitação correta da distribuição geográfica das espécies do Pacífico, bem como a verificação de qual delas corresponde realmente a *X. riveti*, embora pela proximidade com a localidade tipo (Peru) é bem provável que este se trate do grupo P1 obtido no presente estudo.

Referências

- Ab'Saber, A.N. 2003. **Os domínios de natureza no Brasil**. Ateliê Editorial, São Paulo, 159pp.
- Altschul, S.F.; Gish, W.; Miller, W.; Myers, E.; Lipman, D.J. 1990. Basic local alignment search tool. **Journal of Molecular Biology**, 215(3): 403 – 410.
- Aoki, M.; Nakagawa, Y.; Kawamoto, M.; Wada, K. 2012. Population divergence of the sentinel crab *Macrophthalmus banzai* is consistent with regional breeding season differences. **Zoological Science**, 29(12): 821–826.
- Avise, J.C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. **Journal of Biogeography**, 36(1): 3-15.
- Baeza, J.A.; Fuentes, M.S. 2013. Phylogeography of the shrimp *Palaemon floridanus* (Crustacea: Caridea: Palaemonidae): a partial test of meta-population genetic structure in the wider Caribbean. **Marine Ecology**, 34: 381-393.
- Ballard, J.W.O.; Rand, D.M. 2005. The population biology of mitochondrial DNA and its phylogenetic implications. **Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics**, 36(1): 621-642.
- Ballard, J.W.O.; Whitlock, M.C. 2004. Incomplete natural history of mitochondria. **Molecular Ecology**, 13(4): 729:744.
- Bandelt, H.J.; Forster, P.; Röhl, A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. **Molecular Biology and Evolution**, 16(1): 37–48.
- Bauer, R.T. 1996. Role of the petasma and appendices masculinae during copulation and insemination in the penaeoid shrimp, *Sicyonia dorsalis* (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata). **Invertebrate Reproduction & Development**, 29(3): 173-184.
- Beheregaray, L.B.; Sunnucks, P.; Briscoe, D.A. 2002. A rapid fish radiation associated with the last sealevel changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 269: 65–73.
- Bickford, D.; Lohman, J.D.; Sohdi, N.S.; Ng, P.K.L.; Meier, R.; Winker, K.; Ingram, K.K.; Das, I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, 22: 148-155.
- Bilgin, R.; Utkan, M.A.; Kalkan, E.; Karhan, S.Ü.; Bekbolet, M. 2015. DNA barcoding of twelve shrimp species (Crustacea: Decapoda) from Turkish seas reveals cryptic diversity. **Mediterranean Marine Science**, 16(1): 36-45.
- Bissaro, F.G.; Gomes Jr, J.L.; Di Benedetto, A.P.M. 2012. Morphometric variation in the shape of the cephalothorax of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* on the east coast of Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 93(3): 683-691.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Blair, C.P.; Abrahamson, W.G.; Jackman, J.A.; Tyrrel, L. 2005. Cryptic speciation and host-race formation in a purportedly generalist tumbling flower beetle. **Evolution**, 59: 304-316.
- Bortolus, A. 2008. Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. **AMBIO: A Journal of Human Environment**, 37: 114-118.
- Boschi, E.E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. **Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero**, 13: 1-64.
- Boss, H.; Costa, R.C.; Santos, R.A.; Neto, J.D.; Rodrigues, E.S.; Rodrigues, L.F.; D’Incao, F.; Ivo, C.T.C.; Coelho, P.A. 2016. Avaliação dos camarões peneídeos (Decapoda: Penaeidae). In: Pinheiro, M.; Boos, H., (Orgs.) **Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014**. Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, Porto Alegre, p. 300-317.
- Bouvier, E.L., 1907. Crustacés décapodes nouveaux recueillis à Païta (Pérou) par M. le Dr Rivet. **Bulletin du Muséum national d’Histoire naturelle**, 1: 113-116.
- Bracken-Grissom, H.D.; Felder, D.L.; Vollmer, N.L.; Martin, J.W.; Crandall, K.A. 2012. Phylogenetics links monster larva to deep-sea shrimp. **Ecology and Evolution**, 2 (10): 2367-2373.
- Branco, J.O. 2005. Biologia e pesca do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea, Penaeidae), na Armação do Itapocoroy, Penha, SC. **Revista Brasileira de Zoologia**, 22(4): 1050-1062.
- Briggs, J.C.; Bowen, B.W. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. **Journal of Biogeography**, 39: 12-30.
- Brown, W.M.; George, M. Jr.; Wilson, A.C. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 76(4): 1967-1971.
- Burkenroad, M.D. 1934. The Penaeidea of Louisiana with a discussion of their world relationships. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 68: 61-143.
- Campbell Jr, K.E.; Frailey, C.D.; Romero-Pittman, L. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 239: 166-219.
- Carlton, J.T.; Geller, J.B. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. **Science**, 261: 78-82.
- Carvalho-Batista, A.; Negri, M.; Pileggi, L.G.; Castilho, A.L.; Costa, R.C.; Mantelatto, F.L. 2014. Inferring population connectivity across the range of distribution of the stiletto

Carvalho-Batista, A. 2017

- shrimp *Artemesia longinaris* Spence Bate, 1888 (Decapoda, Penaeidae) from DNA barcoding: implications for fishery management. **Zookeys**, 457: 271-288.
- Castilho, A.L.; Bauer, R.T.; Freire, F.A.M.; Fransozo, V.; Costa, R.C.; Grabowski, R.C.; Fransozo, A. 2015. Lifespan and reproductive dynamics of the commercially important sea bob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Penaeoidea): synthesis of a 5-year study. **Journal of Crustacean Biology**, 35(1): 30-40.
- Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. **Molecular Biology and Evolution**, 17(4): 540-552.
- Castro, R.H.; Costa, R.C.; Fransozo, A.; Mantelatto, F.L.M. 2005. Population structure of the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Crustacea: Penaeoidea) in the littoral of São Paulo, Brazil. **Scientia Marina**, 69: 105 - 112.
- Cheng, J.; Sha, Z.; Liu, R. 2015. DNA barcoding of genus *Metapenaeopsis* (Decapoda: Penaeidae) and molecular phylogeny inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. **Biochemical Systematics and Ecology**, 61: 376-384.
- Clark, A.G.; Hartl, D.L. 2010. **Princípios de Genética de Populações**. 4ª Edição. Artmed, Porto Alegre, 660pp.
- Colborn, J.; Crabtree, R.E.; Shaklee, J.B.; Pfeiler, E.; Bowen, B.W. 2001. The evolutionary enigma of bonefish (*Albula* spp.): cryptic species and ancient separation in a globally distributed shorefish. **Evolution**, 55: 807-820.
- Costa, F.O.; deWaard, J.R.; Boutillier, J.; Ratnasingham, S.; Dooh, R.T.; Hajibabaei, M.; Hebert, P.D.N. 2007. Biological identifications through DNA barcodes: the case of the Crustacea. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 64(2): 272-295.
- Costa, R.C. 2002. **Biologia e Distribuição Ecológica das Espécies de Camarões Dendrobranchiata (Crustacea: Decapoda) na Região de Ubatuba (SP)**. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Botucatu, SP, UNESP. 186pp.
- Costa, R.C.; Carvalho-Batista, A.; Herrera, D.R.; Pantaleão, J.A.; Teodoro, S.S.A.; Davanso, T.M. 2016. Carcinofauna acompanhante da pesca do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* em Macaé, Rio de Janeiro, sudeste brasileiro. **Boletim do Instituto de Pesca**, 42: 611-624.
- Costa, R.C.; Fransozo, A.; Freire, F.A.M.; Castilho, A.L. 2007. Abundance and ecological distribution of the “sete-barbas” shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Helle, 1862) (Decapoda: Penaeoidea) in three bays of the Ubatuba Region, South–Eastern Brazil. **Gulf and Caribbean Research**, 19: 33-41.
- Costa, R. C.; Heckler, G. S.; Simões, S. M.; Lopes, M.; Castilho, A. L. 2011. Seasonal variation and environmental influences on abundance of juveniles of the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) in southeastern Brazil. In: Pessani, D.; Tirelli, T.; Frogliani, C. (Orgs.). **IX Colloquium Crustacea Mediterranea – Behaviour, Ecology, Fishery**. Torino, Italy: *Monografe del Museo Regionale di Scienze Naturali*, p. 47-58.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Cunningham, C.W.; Collins, T.M. 1998. Beyond area relationships: Extinction and recolonization in marine molecular biogeography. In: DeSalle, R.; Schierwater, B. (Eds.) **Molecular Approaches to Ecology and Evolution**. Birkhauser Verlag, Basel, p. 297-322.
- Dall, W., B.J. Hill, P.C. Rothlisberg, and D.J. Sharples. 1990. The biology of the Penaeidae. In: Blaxter, J.H.S.; Southward, A.J. (Eds.). **Advances in Marine Biology**. San Diego: Academic Press, San Diego, 27:1-489.
- Darriba, D.; Taboada, G.L.; Doallo, R.; Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, 9(8): 772.
- Davanso, T.M. 2015. **Comparação da dinâmica populacional e identificação dos estoques pesqueiros do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Decapoda, Penaeidae) no litoral brasileiro**. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Botucatu, SP, UNESP. 84pp.
- Dawson, M.N.; Staton, J.L.; Jacobs, D.K. 2001. Phylogeography of the tidewater goby, *Eucyclogobius newberryi* (Teleostei, Gobiidae), in coastal California. **Evolution**, 55(6): 1167–1179.
- De Grave S.; Fransen, C.H.J.M. 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps. **Zoologische Mededelingen**, 85: 196-585.
- D’Incao, F.; Valentini, H.; Rodrigues, L.F. 2002. Avaliação da pesca de camarões nas regiões sudeste e sul do Brasil. 1965-1999. **Atlântica**, 24: 103-116.
- Eberhard, W.G. 1985. **Sexual Selection and Animal Genitalia**. Harvard University Press, New York, 244pp.
- Excoffier, L.; Laval, G.; Schneider, S. 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. **Evolutionary Bioinformatics Online**, 1: 47-50.
- Excoffier, L.; Smouse, P.E.; Quattro, J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. **Genetics**, 131(2): 479–491.
- Fiedler, P.C.; Talley, L.D. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. **Progress in Oceanography**, 69: 143-180.
- Folmer, O.; Black, M.; Hoeh, W.; Lutz, R.; Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial Cytochrome C Oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. **Molecular Marine Biology and Technology** 3(5): 294–299.
- Francisco, A.K. 2009. **Caracterização genética populacional do camarão marinho *Xiphopenaeus kroyeri* no litoral sudeste-sul do Brasil**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP. 100pp.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Francisco, A.K.; Galetti Junior, P.M. 2005. Genetic distance between broodstocks of the marine shrimp *Litopenaeus vannamei* (Decapoda, Penaeidae) by mtDNA analyses. **Genetics and Molecular Biology**, 28(2): 258-261.
- Fransozo, A.; Costa, R.C.; Mantelatto, F.L.M.; Pinheiro M.A.A.; Santos, S. 2002. Composition and abundance of shrimp species (Penaeidea and Caridea) in Fortaleza Bay, Ubatuba, São Paulo, Brazil. In: Briones, E.E.; Alvarez, F. (eds). **Modern Approaches to the Study of Crustacea**. New York, NY, USA, p. 117–125.
- Fransozo, V.; Santos, D.C.; López-Greco, L.S.; Bolla Jr, E.A. Development of secondary sexual characters in the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller 1862) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae): a scanning electron microscope study. **Invertebrate Reproduction & Development**, 55(1): 6-15.
- Frézal, L.E.; Leblois, R. 2008. Four years of DNA barcoding: current advances and prospects. **Infection, Genetics and Evolution**, 8: 727–736.
- Froelich, P.N.; Atwood, D.K.; Giese, G.S. 1978. Influence of Amazon River discharge on surface salinity and dissolved silicate concentration in the Caribbean Sea. **Deep-Sea Research**, 25: 735–744.
- Gopurenko, D.; Hughes, J.M. 2002. Regional patterns of genetic structure among Australian populations of the mud crab, *Scylla serrata* (Crustacea: Decapoda): evidence from mitochondrial DNA. **Marine and Freshwater Research**, 53: 849–857.
- Gusmão, J.; Lazoski, C.; Monteiro, F. A.; Solé-Cava, A. M. 2006. Cryptic species and population structuring of the Atlantic and Pacific seabob shrimp species, *Xiphopenaeus kroyeri* and *Xiphopenaeus rivetii*. **Marine Biology**, 149: 491 – 502.
- Gusmão, J.; Pierjorge, R.M.; Tavares, C. 2013. The contribution of genetics in the study of the sea-bob shrimp populations from the Brazilian coast. **Boletim do Instituto de Pesca**, 39(3): 323-338.
- Hall, B.G. 2011. **Phylogenetic trees made easy: A how-to manual**. 4rd. edition. Sinauer Associates Inc., Sunderland, 233 pp.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. **Nucleic Acids Symposium Series**, 41:95-98.
- Hasegawa, M.; Kishino, K.; Yano, T. 1985. Dating the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. **Journal of Molecular Evolution**. 22(2):160–174.
- Hebert, P.D.N.; Cywinska, A.; Ball, S.L.; de Waard, J.R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 270(1512): 313-321.
- Hebert, P.D.N.; Penton, E.H.; Burns, J.M.; Janzen, D.H.; Hallwachs. 2004a. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes*

Carvalho-Batista, A. 2017

fulgerator. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 101: 14812-14817.

Hebert, P.D.N.; Stoeckle, M.Y.; Zemplak, T.S.; Francis, C.M. 2004b. Identification of birds through DNA barcodes. **PLoS Biology**, 2(10):e312.doi:10.1371/journal.pbio.0020312.

Heller, C., 1862. Beiträge zur näheren Kenntnis der Macrouren. **Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien**, 1862: 389- 426.

Hinckerson, M.J.; Carstens, B.C.; Cavender-Bares, J.; Crandall, K.A.; Grahan, C.H.; Johnson, J.B.; Rissler, L.; Victoriano, P.F.; Yoder, A.D. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 54: 291-301.

Hickerson, M.J.; Ross, J.R.P. 2001. Post-glacial population history and genetic structure of the northern clingfish (*Gobbiopsis meandricus*), revealed from mtDNA analysis. **Marine Biology**, 138: 407–419.

Hillis, D.M.; Mable, B.K.; Moritz, C. 1996. **Molecular Systematics**. Sinauer Associates, Sunderland, 655 pp.

Hoorn, C.; Guerrero, J.; Sarmiento, G.A.; Lorente M.A. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. **Geology**, 23(3): 237–340.

Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais e Renováveis - IBAMA, 2008. Instrução Normativa, 189, de 23 de setembro de 2008. Dispõe sobre o período de defeso do camarão sete barbas. (Diário Oficial da República Federativa do Brasil, Brasília).

Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais e Renováveis - IBAMA, 2009. Estatísticas da pesca 2007: Brasil e grandes regiões e unidades da federação. Brasília, Ibama, 113pp.

Instituto de Pesca. 2013. Estatística pesqueira. Available at <http://www.pesca.sp.gov.br/estatistica/index.php>.

Jörger, K.M.; Schrödl, M. 2013. How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. **Frontiers in Zoology**, 10:59.

Keskin, E.; Atar, H.H. 2013. DNA barcoding commercially important aquatic invertebrates of Turkey. **Mitochondrial DNA**, 24(4): 440–450.

Kim, W.; Abele, L.G. 1990. Molecular phylogeny of selected decapod crustaceans based on 18S rRNA nucleotide sequences. **Journal of Crustacean Biology**, 10: 1-13.

Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. **Journal of Molecular Evolution**, 16(2): 111 – 120.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Knowlton, N. 2000. Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. **Hydrobiologia**, 420: 73–90.
- Knowlton, N.; Weigt, L.A. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 265: 2267-2263.
- Lefébure, T.; Douady, C.J.; Gouy, M.; Trontelj, P.; Briolay, J.; Gilbert, J. 2006. Phylogeography of a subterranean amphipod reveals cryptic diversity and dynamic evolution in extreme environments. **Molecular Ecology**, 15: 1797-1806.
- Lessios, H.A.; Kessing B.D.; Pearse, J.S. 2001. Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. **Evolution**, 55(5): 955–975.
- Magalhães, T.; Robles, R.; Felder, D.L.; Mantelatto, F.L. 2016. Integrative taxonomic study of the purse crab genus *Persephona* Leach, 1817 (Brachyura: Leucosiidae): combining morphology and molecular data. **PLoS ONE**, 11: e0152627. doi: 10.1371/journal.pone.0152627.
- Mantelatto, F.L.; Carvalho, F.L.; Simões, S.M.; Negri, M.; Carvalho-Souza, E.A.; Terossi, M. 2016. New primers for amplification of cytochrome c oxidase subunit I barcode region designed for species of Decapoda (Crustacea). **Nauplius**, 24.
- Mantelatto, F.L.; Robles, R.; Felder, D.L. 2007. Molecular phylogeny of the western Atlantic species of the genus *Portunus* (Crustacea: Brachyura, Portunidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 150(1): 211-220.
- Marko, P.B.; Hart, M.W. 2011. The complex analytical landscape of gene flow inference. **Trends in Ecology and Evolution**, 26(9): 448-456.
- Marques, C.G. 2015. **Filogeografia comparada e relações genéticas em espécies de camarões peneídeos (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) de ocorrência no litoral brasileiro**. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP. 119 pp.
- Martinelli-Lemos, J.M.; Nahum, V.J.I.; Schneider, H. 2014. Genetic variability among populations of *Xiphopenaeus kroyeri* (Decapoda, Penaeidae) from the Northern and Northeastern coast of Brazil using DNA fingerprint analysis. **International journal of Science Commerce and Humanities**, 2(3): 103-122.
- Mayr, E. 1963. **Animal Species and Evolution**. Harvard University Press, Cambridge, 797pp.
- McCartney, M.A.; Keller, G.; Lessios, H.A. 2000. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation of Atlantic and eastern Pacific *Echinometra* sea urchins. **Molecular Ecology**, 9(9): 1391–1400.
- McLaughlin, P. A.; Taylor, G.T.; Tracey, M.L. 1982. Systematic methods in research. In: Abele, L.G. (Ed.). **The biology of Crustacea**. Academic Press, New York, p. 29-63.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Miller, M.A.; Pfeiffer, W.; Schwartz, T. 2010. "Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees". In: **Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)**, New Orleans, p. 1 - 8.
- Molbo, D.; Machado, C.A.; Sevenster, G.J.; Keller, L.; Cryptic species of fig-pollinating wasps: Implications for the evolution of the fig–wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 100: 5867-5872.
- Muller-Karger, F.E.; McClain, C.R.; Richardson, P.L. 1988. The dispersal of the Amazon's water. **Nature**, 6168: 56–59.
- Negri, M.; Lemaitre, R.; Mantelatto, F.L. 2014. Molecular and morphological resurrection of *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840), a cryptic species hiding under the name for the “thinstripe” hermit crab *C. vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Anomura: Diogenidae). **Journal of Crustacean Biology**. 34(6): 848-861.
- Negri, M.; Pileggi, L.G.; Mantelatto, F.L. 2012. Molecular barcode and morphological analyses reveal the taxonomic and biogeographical status of the stripedlegged hermit crab species *Clibanarius sclopetarius* (Herbst, 1796) and *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Diogenidae). **Invertebrate Systematics**, 26 (5/6): 561-571.
- Nei, M.; Kumar, S. 2000. **Molecular evolution and phylogenetics**. Oxford University Press, New York, 352pp.
- O’Dea, A.; Lessios, H.A.; Coates, A.G.; Eytan, R.I.; Restrepo-Moreno, S.A.; Cione, A.L.; Collins, L.S.; Quiroz, A.; Farris, D.W.; Norris, R.D.; Stallard, R.F.; Woodburne, M.O.; Aguilera, O.; Aubry, M.P.; Berggren, W.A.; Budd, A.F.; Cozzuol, M.A.; Coppard, S.E.; Duque-Caro, H.; Finnegan, S.; Gasparini, G.M.; Grossman, E.L.; Johnson, K.G.; Keigwin, L.D.; Knowlton, N.; Leigh, E.G.; Leonard-Pingel, J.S.; Marko, P.B.; Pyenson, N.D.; Rachello-Dolmen, P.G.; Soibelzon, E.; Soibelzon, L.; Todd, J.A.; Vermeij, G.J.; Jackson, J.B.C. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. **Science Advances**, 2 : e1600883.
- Oey, L-Y.; Ezer, T.; Lee, H.C. 2005. Loop Current, rings and related circulation in the Gulf of Mexico: A review of numerical models and future challenges. In: Sturges, W.; Lugo-Fernandez, A. (Eds.). *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models*. Washington, DC, American Geophysical Union. **Geophysical Monography Series**, 161: 31-56.
- Oliveira, C.M.C.A. 2014. **Variabilidade genética do camarão de água doce *Atya scabra* (Leach, 1816) ao longo de sua distribuição geográfica (Decapoda, Caridea, Atyidae)**. Monografia de Bacharelado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP. 88pp.
- Palumbi, S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, 25: 547–572.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Palumbi, S.R. 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. **Ecological Applications**, 13(1): 146-158.
- Palumbi, S.R.; Benzie, J. 1991. Large mitochondrial DNA differences between morphologically similar Penaeid shrimp. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, 1(1): 27-34.
- Pantaleão, J.A.F.; Carvalho-Batista, A.; Fransozo, A.; Costa, R.C. 2016. The influence of upwelling on the diversity and distribution of marine shrimp (Penaeoidea and Caridea) in two tropical coastal areas of southeastern Brazil. **Hydrobiologia**, 763: 381-395.
- Pérez-Farfante, I. 1967. A new species and two new subspecies of shrimp of the genus *Penaeus* from the Western Atlantic. **Proceedings of Biological Society of Washington**, 80: 83-100.
- Pérez-Farfante, I. 1971. A key to the American Pacific shrimps of the genus *Trachypenaeus* (Decapoda, Penaeidae), with the description of a new species. **Fishery Bulletin**, 69(3): 635-646.
- Pérez-Farfante, I. 1998. Illustrated key to Penaeoid shrimps of commerce in the Americas. **NOAA Technical Reports NMFS**, 64: 1 - 32.
- Pérez-Farfante, I. & B. Kensley, 1997. Penaeoid and sergestoid shrimps and prawns of the world. Keys and diagnoses for the families and genera.— **Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle**, 175: 1-233.
- Pfenninger, M.; Schwenk, K. 2007. Cryptic species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. **BMC Evolutionary Biology**. 7:121:ISI:000248497600001.
- Pierjorge, R.M.; Pontes, M.N.; Duarte, A.V.B.; Gusmão, J. 2014. Haplotype-specific single-locus multiplex PCR assay for molecular identification of sea-bob shrimp, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), cryptic species from the Southwest Atlantic using a DNA pooling strategy for simultaneous identification of multiple samples. **Biochemical Systematics and Ecology**, 54: 348-353.
- Quan, J.; Zhuang, Z.; Deng, J.; Dai, J.; Zhang, Y. 2004. Phylogenetic relationships of 12 Penaeoidea shrimp species deduced from mitochondrial DNA sequences. **Biochemical Genetics** 42(9-10): 331– 345.
- Rambaut, A. 2009. **FigTree version 1.3.1**. <http://tree.bio.ed.ac.uk>
- Rambaut, A.; Suchard, M.A.; Xie, D.; Drummond, A.J. 2014. **Tracer v1.6**. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Rocha, L.A.; Bass, A.L.; Robertson, D.R.; Bowen, B.W. 2002. Adult habitat preferences, larval dispersal, and the comparative phylogeography of three Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae). **Molecular Ecology**, 11(2): 243–252.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Rocha, L.A.; Robertson, D.R.; Roman, J.; Bowen, B.W. 2005. Ecological speciation in tropical reef fishes. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 272: 573–579.
- Rocha-Olivares, A.; Fleeger, J.W.; Foltz, D.W. 2001. Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. **Molecular Biology and Evolution**, 18: 1088-1102.
- Rodríguez-Rey, G.T.; Hartnoll, R.G.; Solé-Cava, A.M. 2016. Genetic structure and diversity of the island-restricted endangered land crab, *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 474: 204-209.
- Rogers, A.R.; Harpending, H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. **Molecular Biology and Evolution**, 9(3): 552–569.
- Ronquist, F.; Teslenko, M.; Van Der Mark, P.; Ayres, D.; Darling, A.; Höhna, S.; Larget, B.; Liu, L.; Suchard, M.A.; Huelsenbeck, J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. **Systematic Biology**, 61(3): 539-542.
- Rossi, N.; Mantelatto, F.L. 2013. Molecular analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. **PLoS ONE**, 8: e54698. doi: 10.1371/journal.pone.0054698.
- Rozas, J.; Rozas, R. 1999. DnaSP version 3.0: an integrated program for molecular population genetic and molecular evolution analysis. **Bioinformatics**, 15: 174–175.
- Russo, C.A.M.; Miyaki, C.Y.; Pereira, S.L. 2000. Reconstrução filogenética: Métodos Geométricos. In: Martioli, S.R. (Ed.) **Biologia Molecular e Evolução**. Holos Editora, Ribeirão Preto, p. 108-116.
- Saitou, N.; Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. **Molecular Biology and Evolution**, 4(4): 406–425.
- Santos, H.; Juste, J.; Ibañez, C.; Palmeirin, J.M.; Godinho, R.; Amorim, F.; Alves, P.; Costa, H.; Paz, O.; Pérez-Suarez, G.; Martínez-Alos, S.; Jones, G.; Rebelo, H. 2014. Influences of ecology and biogeography on shaping the distributions of cryptic species: three bat tale in Iberia. **Biological Journal of the Linnean Society**, 112(1): 150-162.
- Sambrook, J; Fritschi; E.F.; Maniatis, T. 1989. **Molecular cloning: a laboratory manual**. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, 1626pp.
- Schubart, C.D.; Huber, M.G.J. 2006. Genetic comparisons of german populations of the stone crayfish, *Austropotamobius torrentium* (Crustacea: Astacidae). **Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture**, 380: 1019–1028.
- Schubart, C.D.; Neigel, J.E.; Felder, D.L. 2000. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea. **Crustacean Issues**, 12: 817-830.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Schmitz Jr, W.J.; Biggs, D.C.; Lugo-Fernandez, A.; Oey, L.-Y.; Sturges, W. 2005. A synopsis of the circulation in the Gulf of Mexico and on its continental margins. In: Sturges, W.; Lugo-Fernandez, A. (Eds.). *Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models*. Washington, DC, American Geophysical Union. **Geophysical Monography Series**, 161: 11-30.
- Sharawy, Z.Z.; Abbas, E.M.; Khafage, A.R.; Galal-Khallaf, A.; Ismail, R.F.; Ahmed, H.O.; Mohammed-Geba, K.; Kato, M. 2017. Descriptive analysis, DNA barcoding and condition index of Penaeids (Crustacea: Decapoda) from the Egyptian Mediterranean coast. **Fisheries Research**, 188: 6–16.
- Smith, S.I., 1869. Notice of the Crustacea collected by Prof. C.F. Hart on the coast of Brazil in 1867. **Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences**, 2: 1-41.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. **Bioinformatics**, 22(21): 2688 – 2690.
- Stanhope, M.J.; Connelly, M.M.; Hartwick, B. 1992. Evolution of a crustacean chemical communication channel: behavioral and ecological genetic evidence for a habitat-modified, race-specific pheromone. **Journal of Chemical Ecology**, 18: 1871–1887.
- Stireman, J.O.; Nason, J.D.; Heard, S.B. 2005. Host-associated genetic differentiation in phytophagous insects: general phenomenon or isolated exceptions? Evidence from a goldenrod-insect community. **Evolution**, 59: 2573–2587.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics**, 123(3): 585-595.
- Talavera, G. & J. Castresana. 2007. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. **Systematic Biology**, 56(4): 564-577.
- Tamura, K.; Peterson, D.; Peterson, N.; Stecher, G.; Nei, M.; Kumar, S. 2011. MEGA 5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. **Molecular Biology and Evolution**, 28(10): 2731 – 2739.
- Tavares, C.; Gusmão, J. 2016. Description of a new Penaeidae (Decapoda: Dendrobranchiata) species, *Farfantepenaeus isabelae* sp. Nov. **Zootaxa**, 4171(3): 505-516.
- Thompson, J.D.; Higgins, D.G.; Gibson, T.J. 1994. CLUSTALW: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting specific gap penalties and weight matrix choice. **Nucleic Acids Research**, 22(22): 4673 - 4680.
- Titus, B.M.; Daly, M. 2015. Fine-scale phylogeography reveals cryptic biodiversity in Pederson's cleaner shrimp, *Ancylomenes pedersoni* (Crustacea: Caridea: Palaemonidae), along the Florida Reef Tract. **Marine Ecology**, 36(4): 1379-1390.

Carvalho-Batista, A. 2017

- Trontelj, P.; Fiser, C. 2009. Cryptic species should not be trivialized. **Systematics and Biodiversity**, 7: 1–23.
- Turchetto-Zolet, A.C.; Segatto, A.L.A.; Turchetto, C.; Palma-Silva, C.; Freita, L.B. 2013. **Guia Prático para estudos Filogeográficos**. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, 105pp.
- Voloch, C.; Solé-Cava, A.M. 2005. Genetic structure of the sea-bob shrimp (*Xiphopenaeus kroyeri* Heller, 1862; Decapoda, Penaeidae) along the Brazilian southeastern coast. **Genetics and Molecular Biology**, 28(2): 254-257.
- Wake, D.B.; Roth, G.; Wake, M. 1983. On the problem of stasis in organismal evolution. **Journal of Theoretical Biology**, 101(2): 211-224.
- Ward, R.D. 2009. DNA barcode divergence among species and genera of birds and fishes. **Molecular Ecology Resources**, 9: 1077–1085.
- Waugh, J. 2007. DNA barcoding in animal species: progress, potential and pitfalls. **BioEssays**, 29(2): 188–197.
- Wieman, A.C.; Berendzen, P.B.; Hampton, K.R.; Jang, J.; Hopkins, M.J.; Jurgenson, J.; McNamara, J.C.; Thurman, C.L. 2013. A panmictic fiddler crab from the coast of Brazil? Impact of divergent ocean currents and larval dispersal potential on genetic and morphological variation in *Uca maracoani*. **Marine Biology**, 161: 173–185.
- Williams, S.T.; Reid, D.G. Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of snails of the genus *Echinolittorina*. **Evolution**, 58(10): 2227-2251.
- Xia, X.; Xie, Z.; Salemi, M.; Chen, L.; Wang, Y. 2003. An index of substitution saturation and its application. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 26(1): 1-7.