

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 27/01/2020.

Análise da estrutura populacional e diversidade genética do  
tubarão mako (*Isurus paucus*) no Oceano Atlântico.

**Carolina de Oliveira Magalhães**

**Botucatu  
2018**

Instituto de Biociências – Seção Técnica de Pós-Graduação  
Distrito de Rubião Júnior s.n CEP 18618-970. Botucatu SP Brasil  
posgraduacao@ibb.unesp.br



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"Julio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

Análise da estrutura populacional e diversidade genética do  
tubarão-mako (*Isurus paucus*) no Oceano Atlântico.**Carolina de Oliveira Magalhães****Orientador: Prof. Dr. Fernando Fernandes Mendonça**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Genética).

**BOTUCATU – SP  
2018**

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

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: LUCIANA PIZZANI-CRB 8/6772

de Oliveira Magalhães, Carolina.

Análise da estrutura populacional e diversidade genética  
do tubarão-mako (*Isurus paucus*) no Oceano Atlântico /  
Carolina de Oliveira Magalhães. - Botucatu, 2018

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista  
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de  
Botucatu

Orientador: Fernando Fernandes Mendonça

Capes: 20204000

1. Conservação. 2. Peixe - Genética. 3. Tubarão.

Palavras-chave: Conservação; D-loop; Genética; Tubarão.



Laboratório de Genética Pesqueira e Conservação  
Instituto do Mar – Universidade Federal de São Paulo - UNIFESP



“É isso ai você não pode parar  
Esperar o tempo ruim vir te abraçar  
Acreditar que sonhar sempre é preciso  
É o que mantém os irmãos vivos (...)”

Racionais Mc's

## **Agradecimentos**

Por mais que tentasse não conseguiria dizer o quanto sou grata a todos que colaboraram diretamente ou indiretamente para que esse trabalho se concretizasse.

Gostaria de agradecer ao CNPq pelo financiamento recebido, sem o qual não seria possível o desenvolvimento do trabalho.

Ao meu orientador Dr. Fernando Fernandes Mendonça pelo apoio, paciência e confiança no meu trabalho, desde a iniciação científica. Com você aprendi e aprendo valores acadêmicos e de vida imensuráveis.

Ao Dr. Rui Coelho, valioso pesquisador que nos cedeu as amostras, sempre compartilhando seu conhecimento sobre os tubarões. Ao professor Fausto Foresti, que mesmo de longe nos incentivou e nos cedeu o laboratório nas idas à Botucatu.

Aos meus colegas de laboratório: Ingrid, Esther, Mari e principalmente à Jú, pelo ombro amigo e pelo apoio de sempre. Ao Rodrigo que me atentou aos detalhes importantes das análises, escrita e argumentação da dissertação, além das risadas e cafés. Em especial ao meu amigo Bruno por todo ensinamento sobre genética, estatística e biologia, além da paciência e muitas risadas durante os dois anos de mestrado (e mais quatro de iniciação científica). GenPesC, muito obrigada!!

À minhas amigas/irmãs de sempre Laura, Camila e Aline, que mesmo de longe me incentivaram e acreditaram no meu potencial. Às minhas amigas de república (e de muitos cafés) Ana Cláudia e Júlia, que foram essenciais para minha estadia em Santos. Meninas, não sei o que eu faria sem vocês comigo! Obrigada, girls!!

Para finalizar gostaria de agradecer à minha família por todo apoio que recebo, ao meu avô, meus tios e primos. Em especial minha tia Anete, que é minha maior inspiração acadêmica. Agradeço principalmente à minha mãe Alair e meu irmão Guilherme, meus maiores incentivadores. Com o apoio de vocês eu sei que nada é impossível. Estaremos sempre juntos!



## Resumo

O tubarão mako, ou anequim-preto *Isurus paucus*, é uma espécie oceânica-pelágica que habita regiões tropicais e temperadas em todo mundo. Suas características biológicas, como fecundidade tardia e baixa taxa de natalidade, aliadas à forte pressão pesqueira, têm contribuído para o aumento de desequilíbrios em sua dinâmica populacional. *Isurus paucus* é comumente capturado por embarcações atuneiras e, no entanto, os registros disponíveis são esporádicos e mesmo sua distribuição geográfica completa ainda não está clara. Atualmente, *I. paucus* está classificada como “Vulnerável” na Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN), porém, há poucos estudos relacionados à sua biologia, dinâmica pesqueira, além da falta de dados relacionados ao status populacional da espécie. Assim, utilizando a região controladora do DNA mitocondrial, o presente estudo buscou caracterizar a variabilidade genética, sua distribuição e estrutura populacional na região equatorial do Oceano Atlântico. No presente estudo foram caracterizadas apenas 11 haplótipos com baixos índices de diversidade nucleotídica ( $\pi=0.00224 \pm 0.00017$ ) e moderada diversidade haplotípica ( $h=0.790 \pm 0.020$ ), além da ausência de estruturação populacional ( $\Phi_{ST} = -0.02123$ ), com alto fluxo gênico nas porções leste e oeste do Atlântico. Tais resultados contribuem para o conhecimento sobre esta espécie e contribuir no aperfeiçoamento de estratégias de manejo das pescas e conservação no Atlântico.

# Sumário

<b>1. Introdução</b> .....	2
1.1 <i>Isurus paucus</i> (Guitard-Manday, 1966) .....	5
1.2 Distribuição.....	7
1.3 Estrutura populacional e variabilidade genética.....	9
1.4 Região controle do DNA mitocondrial – Dloop.....	10
1.5 História demográfica.....	11
<b>1. Objetivos</b> .....	13
2.1 <i>Objetivos específicos:</i> .....	13
<b>3. Material e Métodos</b> .....	13
3.1 <i>Coleta das amostras</i> .....	13
3.2 <i>Extração, Amplificação e Sequenciamento</i> .....	15
3.3 <i>Análises da Estruturação Populacional e Diversidade Genética</i> .....	16
<b>4. Resultados</b> .....	17
4.1 <i>Características moleculares da região controladora do DNA mitocondrial</i> .....	17
4.2 <i>Diversidade genética e história demográfica</i> .....	19
<b>5. Discussão</b> .....	24
<i>Diversidade genética e estrutura populacional</i> .....	24
<b>Considerações finais</b> .....	26
<b>Referências Bibliográficas</b> .....	28

# 1. Introdução

Os elasmobrânquios compreendem animais popularmente conhecidos como tubarões e raias, são peixes que possuem esqueleto cartilaginoso, grandes maxilares superiores e inferiores, fendas branquiais laterais (no caso dos tubarões) ou ventrais (no caso das raias).

A medida que peixes teleósteos vêm se tornando menos abundantes, a pressão de pesca tem aumentado substancialmente sobre outros grupos, como os elasmobrânquios (peixes com esqueleto cartilaginoso, que compreendem os tubarões e raias), os quais também vêm experimentando o crescente valor de sua carne, nadadeiras, fígado e arcos branquiais, entre outros. (Fowler *et al.*, 2002, Clarke *et al.*, 2006, Lack & Sant, 2009).

Apesar de estarem entre os vertebrados de maior sucesso evolutivo (Castro, 1987) e desempenharem importantes papéis na estrutura e função do ecossistema costeiro e oceânico (Stevens *et al.*, 2000, Ferreti *et al.*, 2010), tubarões e raias estão ainda dentre os vertebrados mais negligenciados, em relação aos efeitos da sobrepesca (Stevens *et al.*, 2005; Dulvy *et al.*, 2014). Dados da Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) registraram a captura total de elasmobrânquios em 2010 de aproximadamente 742 mil toneladas. Em 2015 as mesmas estatísticas revelaram uma captura global de aproximadamente 756 mil toneladas.

Um ponto importante sobre este aspecto é que, embora o Brasil seja um dos maiores consumidores de carne de tubarões em todo o mundo, a obtenção de dados de captura e análises estatísticas de pesca marinha estão paralisadas desde 2007, em toda a faixa de uso econômico exclusivo brasileiro (Barreto *et al.*, 2017). Assim, diversas espécies de tubarões, mesmo os ameaçados, são livremente comercializadas, embora sejam proibidos por legislações locais e/ou recomendações internacionais. Atualmente, a

frequência de elasmobrânquios (incluindo os tubarões) ameaçados no Brasil (33% de 145 espécies) excede a taxa global (25%) para o mesmo grupo (Barreto *et al.*, 2017).

Pescarias que visam espécies altamente migratórias e de grande distribuição global são geridas por comissões internacionais (Fishery Management Organizations - RFMOs), das quais fazem parte diversos países. Atualmente, cinco comissões dividem jurisdições sobre as regiões dos oceanos: a Comissão Internacional para a Conservação do Atum no Atlântico (ICCAT), a Comissão do Atum do Oceano Índico (IOTC), a Comissão de Pescas do Pacífico Ocidental e Central (WCPFC), a Comissão Interamericana do Atum Tropical (IATTC), supervisionando a atividade pesqueira no Leste Oceano Pacífico e a Comissão para a Conservação do Atum Azul (*Thunnus macoyii*) (CCSBT), supervisionando todas as pescarias desta espécie no hemisfério sul. Essas comissões são responsáveis, também, pelo manejo de qualquer outra espécie capturada em associação com a espécie-alvo. A ICCAT, por exemplo, reportou em 2010 que os tubarões são um dos principais grupos capturados no Oceano Atlântico, representando mais de 15% de todas as espécies pescadas (ICCAT, 2010).

Ainda nesse sentido, a CITES (Convenção sobre o Comércio Internacional de Espécies da Fauna e Flora Selvagens Ameaçadas de Extinção), que tem como objetivo garantir o comércio internacional sustentável de espécimes de animais selvagens e plantas classificou recentemente dez elasmobrânquios em seu Apêndice II (espécies que ainda podem ser negociadas internacionalmente, mas exigem um certificado de que os espécimes exportados foram capturados em condições sustentáveis) e sete no Apêndice I (espécies que não podem ser comercializadas internacionalmente, exceto sob permissão especial para espécimes cultivados e para fins científicos).

Em 1999 foi criada pela FAO a Comissão das Pescas (COFI), que tem por objetivo estabelecer diretrizes para estudos e monitorar a exploração sustentável dos recursos

## **Considerações finais**

Considerando que o entendimento da variabilidade genética de *Isurus paucus* e as variáveis ambientais são fatores fundamentais para diminuir o impacto da sobrepesca, pode-se notar que o fenômeno da ressurgência equatorial possivelmente influenciou a permanência dos indivíduos na região amostrada, modulando do fluxo gênico. Porém a

falta de estudos sobre a biologia e dinâmica da espécie ainda não nos permite confirmar essa hipótese.

Dentre os estudos já realizados utilizando a região controle do DNAm em elasmobrânquios, a identificação de baixos índices de diversidade genética tem sido bastante comum (Schultz *et al.* 2008, Pereyra *et al.*, 2010; Phillips *et al.*, 2011; Karl *et al.*, 2011; Portnoy *et al.*, 2014, Andreotti *et al.*, 2016, Camargo *et al.*, 2016). Nas populações estudadas de *Isurus paucus* os indivíduos apresentaram valores dentro do esperado para elasmobrânquios, caracterizando uma população com alto grau de intercruzamento.

Sendo a mudança ambiental um processo contínuo, a perda da diversidade genética diminui o valor adaptativo da espécie, deixando-a menos apta a tais mudanças. Apesar das populações de *Isurus paucus* descritas no presente estudo possuem alto grau de conectividade e índices de diversidade genética de uma população panmítica, a manutenção da variabilidade genética não deve ser ignorada, pois sua perda pode levar à endogamia e perda do sucesso reprodutivo.

Assim, considerando a vulnerabilidade ao qual a espécie está sujeita (Queiroz *et al.*, 2015), nossos dados ressaltam a importância de mais estratégias efetivas para o manejo e conservação, que exijam colaboração internacional, afim de viabilizar a manutenção da variabilidade genética, bem como a pesca por vias sustentáveis.

## Referências Bibliográficas

- Abascal FJ, Quintans M, Ramos-Cartelle A, Mejuto J. 2011. Movements and environmental preferences of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the southeastern Pacific Ocean Marine Biology 158 (5): 1175–1184.
- Allen AP, Brown JH, Gillooly JF. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. Science 297:1545–1548.
- Allen AP, Gillooly JF, Savage VM, Brown JH. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. 2006. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103(24), 9130-9135.
- Amorim A, Arfelli C, Fagundes L. 1998. Pelagic elasmobranchs caught by longliners off southern Brazil during 1974–97: an overview. Marine Freshwater 49, 621–632.
- Andreotti S, Heyden S, Henriques R, Rutzen M, Mejer M, Oosthuizen H, Matthee CA. 2016. New insights into the evolutionary history of white sharks, *Carcharodon carcharias*. Journal of Biogeography 43(2), 328-339.
- Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Sauders NC. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 489-522.
- Avise JC. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard university press 447 páginas.
- Bandelt H, Forster P, Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Molecular Biology and Evolution 16(1), 37–48.
- Benavides M, Feldheim KA, Duffy C, Winter S, Braccini M, Boomer J, Huvneers C, Rogers P, Mangel J, Alfaro Shigueto J, Cartamil DP, Chapman D. 2011. Phylogeography of the copper shark (*Carcharhinus brachyurus*) in the southern hemisphere: implications for the conservation of a coastal apex predator. Marine and Freshwater Research 62: 861-869.
- Benjamini Y, Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. Journal of the Royal Statistical Society 57(1), 289-300.
- Block BA, Carey FG. 1985. Warm brain and eye temperatures in sharks. J. Comp. Physiol. 156, 229–236.
- Bonfil R. 1994. Overview of world elasmobranch fisheries. FAO Technical Paper 341:119.

- Botero CA, Dor R, McCain CM, Safran RJ. 2013. Environmental harshness is positively correlated with intraspecific divergence in mammals and birds. *Molecular Ecology* 23(2): 259-268.
- Brander KM. 2007. Global fish production and climate change. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*. 104 (50) 19709-19714.
- Brown JH. 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41(1), 8-22.
- Brown WM, George M, Wilson AC. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 76: 1967-1971.
- Camargo SM, Coelho R, Chapman D, Howey-Jordan L, Brooks EJ, Fernando D, Mendes NJ, Hazin FH, Oliveira C, Santos MN, Foresti F, Mendonça FF. 2016. Structure and Genetic Variability of the Oceanic Whitetip Shark, *Carcharhinus longimanus*, Determined Using Mitochondrial DNA. *PlosOne* 11(5): e0155623.
- Campana SE, Joyce W, Fowler M, Showell M. 2016. Discards, hooking, and post-release mortality of porbeagle (*Lamna nasus*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and blue shark (*Prionace glauca*) in the Canadian pelagic longline fishery. *Journal of Marine Science* 73(2):520.
- Cardeñosa D, Hyde J, Caballero S. 2014. Genetic Diversity and Population Structure of the Pelagic Thresher Shark (*Alopias pelagicus*) in the Pacific Ocean: Evidence for Two Evolutionarily Significant Units. *PlosOne* 9(10): e110193.
- Casey JC. 1986. Distribution of the longfin mako (*Isurus paucus*) in the Northwest Atlantic. Program and Abstracts ASIH and AES Annual Meeting 15–21pp.
- Castro A, Stewart B, Wilson S, Hueter R, Meekan M, Motta P, Bowen B, Karl S. 2007. Population genetic structure of Earth's largest fish, the whale shark (*Rhincodon typus*). *Molecular Ecology* 16: 5183-5192.
- Castro JI. 1987. The position of sharks in marine biological communities: an overview. *Sharks, an inquiry into biology, behavior, fisheries, and use*. Oregon State University Extension Service. pp: 11-17.
- Castro JI. 2011. *The sharks of North America*, ISBN: 0195392949 613p.
- Cavanagh C, Morell M, Mackay I, Powell W. 2008. From mutations to Magic: resources for gene discovery, validation and delivery in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology* 1(2):215-21.
- Cervigon F. 2005. La ictiofauna marina de Venezuela: una aproximacion ecologica. *Instituto Oceanografico* 44 (1): 3–28.
- Chapman DD, Feldheim KA, Papastamatiou YP, Hueter RE. 2015. There and Back Again: A Review of Residency and return Migrations in sharks, with implications for population structure and management. *Annual Review of marine Science* 7, 547-570.



- CITES. 2017. Memorandum of understanding on the conservation of migratory sharks. Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals.
- Compagno LJV. 2001. Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. FAO Species Catalogue for Fisheries Purposes (1):1-269.
- Compagno, LJV. 1998. Lamnidae. Mackerel sharks, makos, white sharks, porbeagles. The Living Marine Resources of the Western Central Pacific FAO Species Catalogue for Fisheries. Purposes 1274-1278.
- Conover DO, Munch SB. 2002. Sustaining Fisheries Yields Over Evolutionary Time Scales. *Science* 297:94-96.
- Doney SC, Fabry VJ, Feely RA, Kleypas JA. 2009. Ocean Acidification: The Other CO<sub>2</sub> Problem. *Annual Review of Marine Science* 1:1, 169-192.
- Doney SC, Ruckelshaus M, Emmett Duffy J, Barry JP, Chan F, English CA, Galindo HM, Grebmeier JM, Hollowed AB, Knowlton N, Polovina J, Rabalais NN, Sydeman WJ, Talley LD. 2012. Climate change Impacts on marine Ecosystem. *Annual Review of Marine Science* 4:1, 11-37pp.
- Dudgeon CL, Blower DC, Broderick D, Giles JL, Holme BJ, Kashiwagi T, Krück NC, Morgan JAT, Tillett BJ, Ovenden JR. 2012. A review of the application of molecular genetics for fisheries management and conservation of shark and rays. *Journal of Fish Biology* 80(5): 1789- 1843.
- Dulvy NK, Fowler SL, Musick JA, Cavanagh RD, Kyne PM, Harrison LR, Carlson JK, Davidson LNK, Fordham SV, Francis MP, Pollock CM, Simpfendorfer CA, Burgess GH, Carpenter KE, Compagno LJV, Ebert DA, Gibson C, Heupel MR, Livingstone SR, Sanciangco JC, Stevens JD, Valenti S, White WT. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *Elife* 3: e00590.
- Edgar RC. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic acids research* 32(5), 1792-1797.
- Ellegren H, Galtier N. 2016. Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics* 17:422-433.
- Excoffier L, Lischer HE. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10(3): 564-567.
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131(2): 479-491.
- FAO. 2009. The state of food and agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

FAO. 2014. The state of world fisheries and aquaculture. Food and agriculture organization of the United Nations.

FAO. 2016. Capture fisheries. Fisheries and Aquaculture Department. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Ferrette BL, Mendonça FF, Coelho R, Oliveira PGV, Hazin FHV, Romanov EV, Oliveira C, Santos MN, Foresti F. 2015. High Connectivity of the Crocodile Shark between the Atlantic and Southwest Indian Oceans: Highlights for Conservation. PLoS One 10: e0117549.

Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR, Lotze HK. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. Ecology Letters, 13: 1055–1071.

Fowler S. 2014. The conservation status of migratory sharks. Unep/Cms Secretaria 13 978-3-937429-79-3.

Frankham R, Ballou JD, Eldridge MD, Lacy RC, Ralls K, Dudash MR, Fenster CB. 2011. Predicting the Probability of Outbreeding Depression. Conservation Biology 25: 465-475.

Fu YX. 1996. New statistical tests of neutrality for DNA samples from a population. Genetics, 143(1) 557-570.

Gallagher AJ, Hammerschlag N, Shiffman DS, Giery ST. 2014. Evolved for Extinction: The Cost and Conservation Implications of Specialization in Hammerhead Sharks. BioScience 64 (7): 619-624.

Gallagher AJ, Orbesen ES, Hammerschlag N, Serafy JE. 2014. Vulnerability of oceanic sharks as pelagic longline bycatch. Global Ecology and Conservation 1: 50-59.

Goldman KJ, Latour RJ, Musick JÁ. 2004. Homeothermy in adult salmon sharks, *Lamna ditropis*. Environmental Biology of Fishes 71 (4) 403-411.

Goldman KJ. 1997. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. Journal of Comparative Physiology 167, 423–429.

Grant W, Bowen BW. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. Journal of Heredity 89: 415–426.

Graves JE, McDowell JR. 2003. Stock structure of the world's istiophorid billfishes: a genetic perspective. Marine and Freshwater Research 54: 287-298.

Guitard Manday D. 1966. Nuevo nombre para una especie de tiburón del género *Isurus* (Elasmobranchii: Isuridae) de aguas cubanas Poeyana – Instituto de Biología Cuba. Serie A (no 15) 1-9pp.

Harcourt AH, Coppeto SA, Parks SA. 2002. Rarity, specialization and extinction in primates. Journal of Biogeography, 29: 445–456.

- Hartl D, Clark AG. 2010. *Principles of population genetics*. 4<sup>a</sup> edição. ISBN 978-0-87893-308-2
- Heist EJ, Musick JA, Graves JE. 1996. Genetic population structure of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) inferred from restriction fragment length polymorphism analysis of mitochondrial DNA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 583–588.
- Heist EJ. 2005. Genetics: stock identification. Management techniques for elasmobranch fisheries. Singapore APEC Fisheries Working group (474) 62.
- Hellberg ME. 2009. Gene flow and isolation among populations of marine animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:1, 291-310.
- Hoelzel AR, Shivji MS, Magnussen J, Francis MP. 2006. Low worldwide genetic diversity in Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *PlosOne* 8(9): e75169.
- Hoelzel AR, Shivji MS, Magnussen J, Francis MP. 2006. Low worldwide genetic diversity in the basking shark (*Cetorhinus maximus*). *Biology Letters* 2(4): 639-642.
- Holbrook SJ, Schmitt RJ, Stephens JS. 2011. The IUCN Red List of Threatened Species Ecological Applications: IPOA-Sharks.
- Holbrook SJ, Schmitt RJ, Stephens JS Jr. 1997. Changes in an assemblage of temperate reef fishes associated with a climate shift. *Ecological Application* 7:1299–1310.
- Holsinger KE, Weir BS. 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting  $F_{ST}$ . *Nature Reviews Genetics* 10,639-650.
- Howey-Jordan LA, Brooks EJ, Abercrombie DL, Jordan LK, Brooks A, Williams S, Gospodarczyk E, Chapman DD. 2013. Complex movements, philopatry and expanded depth range of a severely threatened pelagic shark, the oceanic whitetip (*Carcharhinus longimanus*) in the western North Atlantic. *PLoS One* 8(2): e56588.
- Hueter RE, Tyminski JP, Morris JJ, Abierno AR, Valdes JA. 2017. Horizontal and vertical movements of longfin makos (*Isurus paucus*) tracked with satellite-linked tags in the northwestern Atlantic Ocean. *Fish Bull.* 115(1):101–116.
- ICCAT. 2010. Task 1 data on nominal annual catches. Total nominal shark catches for 2010. 98 428 T.
- ICMBio. 2014. Plano de Ação Nacional para a Conservação dos Tubarões e Raias Marinhos Ameaçados de extinção – PAN Tubarões.
- IUCN. 2006. The Red List of Threatened Species. *Isurus paucus*: e.T60225A12328101. Version 2017-3.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS,

- Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 5530.
- Karl SA, Castro ALF, Lopez JA, Charvet P, Burgess GH. 2011. Phylogeography and conservation of the bull shark (*Carcharhinus leucas*) inferred from mitochondrial and microsatellite DNA. *Conservation Genetics* 12: 371-382.
- Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C, Thierer T, Ashton B, Meintjes P, Drummond A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28(12): 1647–1649.
- Keeney DB, Heupel M, Hueter RE, Heist EJ. 2003. Genetic heterogeneity among blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, continental nurseries along the U.S. Atlantic and Gulf of Mexico. *Marine Biology* 143, 1039–1046.8.
- Keeney DB, Heupel MR, Hueter RE, Heist, EJ. 2005. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of the genetic structure of blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) nurseries in the northwestern Atlantic, Gulf of Mexico, and Caribbean Sea. *Molecular Ecology* 14: 1911–1923.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution* 33(7):1870-4.
- Kuusipalo L. 1999. Genetic differentiation of endemic Nile perch *Lates niloticus* (Centropomidae, Pisces) populations in Lake Tanganyika suggested by RAPD markers. *Hydrobiologia* 407: 141-148.
- Lack M, Cambridge SG. 2009. Trends in global shark catch and recent developments in management. *Traffic International* 1076722.
- Leigh JW, Bryant D. 2015. Popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1110–1116.
- Lennox RJ, Chapman JM, Souliere CM, Tudorache C, Wikelski M, Julian Metcalfe D, Cooke SJ. 2016. Fisiologia da conservação da migração animal, *Fisiologia da Conservação* 4(1): cov072.
- Lesack K, Naugler C. 2011. An open-source software program for performing Bonferroni and related corrections for multiple comparisons. *Journal of Pathology Informatics* 2(1) 52.
- Librado P, Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25(11) 1451-1452.
- Longhurst P & Alan D. 2007. *Ecologia dos Oceanos Tropicais*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo.
- Martin AP, Naylor GJP, Palumbi, SR. 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. *Nature* 357(6374) 153-5.

- Mccauley DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR. 2015. Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* 347(6219):1255641.
- McGinnis S & Madden, TL. 2004. BLAST: at the core of a powerful and diverse set of sequence analysis tools. *Nucleic Acids Research* 32.
- McNeely JA, Miller KR, Reid WV, Mittermeier RA, Werner TB. 1990. *Conserving the World's Biological Diversity*. ISBN: 0-915825-42-2.
- Meyer A. 1993. Evolution of Mitochondrial DNA in fishes. *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes* 2: 1-38.
- Michael EB, Cortés E, Vaudo JJ, Harvey GCM, Sampson M, Wetherbee BM, Mahmood S. 2017. Satellite telemetry reveals higher fishing mortality rates than previously estimated, suggesting overfishing of an apex marine predator. *Proceedings Royal Society* 284: 20170658.
- Mohan DM, Rab MA, Paraguas FJ, Piumsombun S, Bhatta R, Ferdous Alam M, Ahmed M. 2005. Fish consumption and food security: a disaggregated analysis by types of fish and classes of consumers in selected Asian countries. *Aquaculture Economics and Management* 9: 89–111.
- Morales MJA, Mendonça FF, Magalhães CO, Oliveira C, Coelho R, Santos MN, Cruz VP, Piercy A, Burgess G, Hazin FV, Foresti F. 2018. Population genetics of the bigeye thresher shark *Alopias superciliosus* in the Atlantic and Indian Oceans: implications for conservation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 0960-3166.
- Mucientes G, Bañón R, Queiroz N. 2013. Updated distribution range of longfin mako *Isurus paucus* (Lamniformes: Lamnidae) in the North Atlantic. *Journal of Applied Ichthyology* 29: 1163-1165.
- Mucientes GR, Queiroz N, Sousa LL, Tarroso P, Sims DW. 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biology Letters* 5 156-159.
- Naylor RL, Goldberg, RJ, Primavera JH, Kautsky N, Beveridge MC, Clay J, Folke C, Lubchenco J, Mooney H, Troell M. 2000. Effect of aquaculture on world fish supplies. *Nature* 405(6790) 1017-1024.
- O'Leary SJ, Feldheim KA, Fields AT, Natanson LJ, Wintner S, Hussey N, Shivji MS, Chapman DD. 2015. Genetic Diversity of White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in the Northwest Atlantic and Southern Africa. *Journal of Heredity* esv001.
- Pauly D, Zelly D. 2016. Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nature Communication* 7: 10244.
- Pereyra S, García G, Miller P, Oviedo S, Domingo A. 2010. Low genetic diversity and population structure of the narrownose shark (*Mustelus schmitti*). *Fisheries Research* 106(3): 468-473.

- Phillips NM, Chaplin JA, Morgan DL, Peverell SC. 2011. Population genetic structure and genetic diversity of three critically endangered *Pristis* sawfishes in Australian waters. *Marine Biology* 158(4): 903-915.
- Portnoy DS, Hollenbeck CM, Belcher CN, Driggers WB, Frazier BS, Gelsleichter J, Grubbs RD, Gold JR. 2014. Contemporary population structure and post-glacial genetic demography in a migratory marine species, the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus*. *Molecular Ecology* 23(22): 5480-5495.
- Queiroz N, Araujo S, Ribeiro P, Tarroso P, Xavier R, Santos A. 2008. A first record of longfin mako, *Isurus paucus*, in the mid-North Atlantic. *Marine Biodiversity Rec.* 1, e34.
- Queiroz N, Humphries NE, Mucientes G, Hammerschlag N, Lima FP, Scales KL, Miller PL, Sousa LL, Seabra R, Sims DW. 2015. Ocean-wide hotspots of shark and longliner overlap. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 113 (6) 1582-1587.
- Ramos-Onsins SE, Rozas J. 2002. Statistical Properties of New Neutrality Tests Against Population Growth. *Molecular Biology and Evolution* 20:2092–2100.
- Ray N, Currat M, Excoffier L. 2003. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations. *Molecular Biology and Evolution* 20:76–86.
- Reardon MB, Gerber L, Cavanagh RD. 2006. *Isurus paucus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2006: An Illustrated Compendium of Sharks, Skates, Rays and Chimaeras. e.T60225A12328101.
- Rice WR. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43(1), 223-225.
- Rodewald AD, Shustack DP, Jones TM. 2011. Dynamic selective environments and evolutionary traps in human-dominated landscapes. *Ecology* 92: 1781–1788.
- Rogers AR, Harpending H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9:552–569.
- Rogers AR. 1995. Genetic evidence for a Pleistocene population explosion. *Evolution* 49:608–615.
- Sala E, Knowlton N. 2006. Global marine biodiversity trends. *Annual Review of Environment and Resources* 31: 93–122.
- Schmidt JV, Schmidt CL, Ozer F, Ernst RE, Feldheim KA, Ashley MV, Levine M. 2009. Low genetic differentiation across three major ocean populations of the whale shark, *Rhincodon typus*. *PLoS ONE* 4(4): e4988.
- Schrey AW, Heist EJ. 2003. Microsatellite analysis of population structure in the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60:670-675.

Schultz JK, Feldheim KA, Gruber SH, Ashley MV, McGovern TM, Bowen BW. 2008. Global phylogeography and seascape genetics of the lemon sharks (genus *Negaprion*). *Molecular Ecology* 17(24): 5336-5348.

Selig ER, Turner WR, Troëng S, Wallace BP, Halpern BS, Kaschner K, Lascelles BG, Carpenter KE, Mittermeier RA. 2014. Global Priorities for Marine Biodiversity Conservation. *PLoS ONE* 9(1): e82898.

Slatkin M, Hudson RR. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129:555-562.

Smith APJ, Jamieson AJB. 1990. Electrophoretic studies and the stock concept in marine teleosts. *Journal of Marine Science* 47: 231–245.

Sodre D, Rodrigues-Filho LFS, Souza RFC, Rêgo PS, Schneider H, Sampaio I, Vallinoto M. 2012. Inclusion of South American samples reveals new population structuring of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) in the western Atlantic. *Genetics and Molecular Biology* 35: 752-760.

Stevens JD, Walker TI, Cook SF, Fordham S. 2005. Threats faced by chondrichthyan fishes. IUCN/ SSC Shark Specialist Group. IUCN. ISBN: 2-8317-0700-5.

Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker P. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *Journal of Marine Science* 57: 476-494.

Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123: 585-595.

Tamura K, Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the D-loop of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular biology and evolution* 10: 512-526.

Tamura K. 1992. Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G+ C-content biases. *Molecular biology and evolution* 9(4), 678-687.

Teixeira AF. 2011. Análise da variabilidade e estruturação genética do tubarão azul, *Prionace glauca* (Chondrichthyes, Carcharhinidae) no Oceano Atlântico Sul Ocidental utilizando marcador molecular do DNA mitocondrial. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.

Turchetto-Zolet, AC, Segatto, ALA, Turchetto, C, Palma-Silva, C, Freitas, LB. 2013. Guia Prático para estudos Filogeográficos. Sociedade Brasileira de Genética, 105pp.

Tyrrell T. 2011. Anthropogenic modification of the oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 369: 887–908.

Veríssimo A, Sampaio Í, McDowell JR, Alexandrino P, Mucientes G, Queiroz N, Silva C, Jones CS, Noble LR. 2017. World without borders — genetic population structure of

a highly migratory marine predator, the blue shark (*Prionace glauca*). Ecology and Evolution 7(13):4768-4781.

Vignaud TM, Maynard JA, Leblois R, Meekan MG, Vázquez-Juárez R, Ramírez-Macías D, Pierce SJ, Rowat D, Berumen ML, Beeravolu C, Baksay S, Planes S. 2014. Genetic structure of populations of whale sharks among ocean basins and evidence for their historic rise and recent decline. Molecular ecology 23(10): 2590-2601.

Waples RS. 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. Journal of Heredity 438–450.

Ward ED, Woodwark M, Skibinski DOF. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. Journal of Fish Biology 44(2): 213-232.

Weng KC, Block BA. 2004. Diel vertical migration of the bigeye thresher shark (*Alopias superciliosus*), a species possessing orbital retia mirabilia. Fishery Bulletin 102(1).

Wright S. 1951. The genetical structure of populations. Ann. Eugenics 15: 323-354.

Wright S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution 395-420.