

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)  
autor(a), o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 26/01/2020.

**Diversidade e estrutura populacional global do  
tubarão azul (*Prionace glauca*) utilizando  
marcadores moleculares.**

**Juliana Beltramin De Biasi**

**BOTUCATU – SP**

**2018**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Julio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

**Diversidade e estrutura populacional global do  
tubarão azul (*Prionace glauca*) utilizando  
marcadores moleculares.**

**Juliana Beltramin De Biasi**

**Orientador: Dr. Fernando Fernandes Mendonça**

**Co-orientadora: PhD. Jennifer Ovenden**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutora 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 Biasi, Juliana Beltramin.

Diversidade e estrutura populacional global do tubarão Azul (*Prionace glauca*) utilizando marcadores moleculares. / Juliana Beltramin De Biasi. - Botucatu, 2018

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu  
Orientador: Fernando Mendonça Fernandes  
Coorientador: Jennifer Ovenden  
Capes: 20204000

1. Elasmobrânquios. 2. Recursos pesqueiros. 3. Peixe - Genética.

Palavras-chave: Elasmobrânquios; Fluxo gênico; Genética da conservação; Panmixia; Recursos pesqueiros.

*Dedico ao Mar e aos meus pais, por serem  
minhas maiores inspirações.*



©Phil Watson www.shaaark.com

#47

Phil

*Agradeço,*

*Ao Professor Dr. Fernando F. Mendonça, pela confiança e oportunidade, por me apresentar aos tubarões e permitir que eu aprendesse novas técnicas moleculares. Agradeço pela orientação, incentivo, apoio e compreensão. Muito obrigada!*

*À minha co-orientadora Professor Dra. Jennifer Ovenden, pela oportunidade e por me receber tão bem em seu laboratório. Obrigada por toda paciência, ensinamento e incentivo.*

*Aos Professores Dr. Claudio Oliveira e Fausto Forest pela disponibilidade em ajudar sempre e por manterem o laboratório de Botucatu sempre aberto a todos.*

*Ao Professor Dr. Rui Coelho – Universidade do Algarve (Portugal) por todas as amostras e viabilização do trabalho.*

*Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Genética. UNESP – Botucatu.*

*Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ) pela bolsa durante o doutorado e pela concessão da bolsa SWE.*

*À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo FAPESP pelo suporte financeiro do projeto.*

*Aos colegas do Laboratório de Biologia e Genética de Peixes de Botucatu e pelos auxílios teóricos e práticos, cafés e parcerias. Obrigada!*

*Aos colegas do laboratório de Genética Pesqueira – GenPesc, Carolina (Paps), Bruno (Pitera), Esther, Ingrid, Mariana, Marina, Stella, Samia (Alka), Rodrigo, Hytalo, e Catarina, por todo apoio prático e teórico, pela amizade, cafés e risadas. Muito obrigada!*

*Aos colegas do Molecular Fishery Laboratory – MFL, Dany, Mily, Chris, Jamie e Arnould - por toda amizade, paciência com o inglês “The books is on the table” e por toda a ajuda teórica.*

*À minha família botocuda - Bárbara e Isa, por me darem um espacinho na casa de vocês, por todas as conversas filosóficas e pela grande amizade. Ao Alexandre (Dino) por todas as discussões e filosofias, e por principalmente me ajudar muito com o inglês e documentação para a bolsa sanduiche, você foi essencial! Ao Alexandre (Pagode),*

*Isabela (Isa), Nadayca (Nana), Mariana (magrela), Priscila (Priscilão), Luz, Cris, Yuldi e Guilherme (Varvis) por toda amizade, apoio, risadas e por me acolherem tão bem na terra do saci!*

*À minha família santista - Carolina, Cristal, Carolina R., Julia e Jessica. Carol obrigada por esses trocentos anos de amizade e por me aturar em todas as paranoias acadêmicas. Cris obrigada por toda ajuda, toda discussão de resultados, ideias e pela amizade. Meninas, amo vocês, Santos e Imagem e ação não teria tanta graça!*

*À minha família Austrália - Ju, Nath, Ray, Camila, Jeh, Thamys, Dafne, Henrique e Leo, “The land down under” não teria a mesma graça sem vocês, obrigada pelo apoio, carinho, por acreditarem no meu potencial e por me acolherem nessa terra tão, tão, distante.*

*Ao Caio por me amparar nessas reviravoltas, por todo o carinho, amizade e por fazer a caminhada ser bem mais leve. Ao grupo do Zelitos pelo apoio, risadas e pela cerveja gelada.*

*Aos meus amigos de 4 patas - Lia, Belmira e João por estarem ao meu lado sempre, os dias foram mais leves com vocês por perto.*

*Ao Mar, por ser minha paixão, por curar meus males, lavar minha alma e me trazer a calma para seguir em frente quando os dias estavam turbulentos.*

*A todos da minha pequena gigante família, especialmente a minha mãe, meu pai e minhas irmãs, vocês são os meus exemplos, minha força, minhas asas e meu porto seguro. Vocês me fazem melhor e me incentivam a seguir em frente. Obrigada por todo amor e apoio.*

**MUITO OBRIGADA!**



## Resumo

Tubarões são organismos amplamente reconhecidos como predadores de topo de cadeia e sua distribuição geográfica associada à capacidade migratória em diversas espécies, principalmente pelágicas, tornam as avaliações e monitorias de suas populações uma tarefa complexa. O tubarão-azul, *Prionace glauca*, é uma espécie globalmente distribuída e altamente migradora, classificado como “Quase Ameaçado” na Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN. No entanto, ao longo de sua história, *P. glauca* vem sendo frequentemente associado a capturas da pesca industrial e, seus registros recentes, apontam declínios relevantes em suas populações em algumas localidades. Dentre o conhecimento necessário para a gestão adequada e conservação de espécies amplamente exploradas, podemos ressaltar que as informações sobre a variabilidade genética e dinâmica populacional são de grande valia, principalmente quando se trata de uma espécie de elevada capacidade de dispersão. Assim, este estudo é o primeiro a caracterizar a biodiversidade molecular e a estrutura populacional desta espécie globalmente, a partir de 534 indivíduos provenientes de diferentes localidades nos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico. Utilizando a região controle de DNA mitocondrial (CR), encontramos 43 haplótipos com diversidade  $Hd=0,778$ , diversidade de nucleotídeos de  $\pi=0,005$  e índice de estrutura populacional global de  $\Phi_{ST}=0,054$  ( $P=0,0001$ ). Estes resultados indicam que *P. glauca* está entre as espécies de tubarões com os maiores índices de variabilidade genética e um alto fluxo gênico entre todos os oceanos, com baixa delimitação geográfica e moderada estrutura populacional. Para fins de conservação e aplicação na gestão pesqueira, os índices de diversidade genética e o conhecimento da estruturação populacional, podem ser utilizados como parâmetro em avaliações periódicas, visando a manutenção e o auxílio na caracterização de áreas prioritárias para a espécie

Palavras-chave: Elasmobrânquios, recursos pesqueiros, genética da conservação, genética de populações, panmixia.

## **Abstract**

Sharks are organisms widely recognised as top-chain predators and their geographic distribution associated with migratory capacity in several species, mainly pelagic, make evaluations and monitoring of their populations a complex task. The blue shark (*Prionace glauca*) is a globally distributed and highly migratory species, classified as "Near Threatened" on the IUCN Red List of Threatened Species. However, throughout its history, *P. glauca* has been frequently associated with industrial fisheries catches, and its recent records indicate relative declines in their populations in some localities. Among the knowledge necessary for the proper management and conservation of widely exploited species, we can highlight the information about genetic variability and population dynamics are of great value, especially when it is a species of high dispersion capacity. Thus, this study is the first to characterise the molecular biodiversity and population structure of this species globally, from 534 individuals from different locations in the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. Using the mitochondrial DNA control region (CR), we found 43 haplotypes with diversity  $H_d = 0.778$ , nucleotide diversity of  $\pi = 0.005$  and a global population structure index of  $\Phi_{ST} = 0.054$  ( $P = 0.0001$ ). These results indicate that *P. glauca* is among the species of sharks with the highest indexes of genetic variability and high gene flow among the oceans, with low geographic delimitation and moderate population structure. For purposes of conservation and application in fisheries management, the indexes of genetic diversity can be used as a parameter in periodic evaluations aiming their maintenance, and the knowledge of the population structure can help in the characterisation of priority areas for the species.

**Keywords:** Elasmobranches, fisheries resources, conservation genetics, population genetics, panmixia

## Sumário

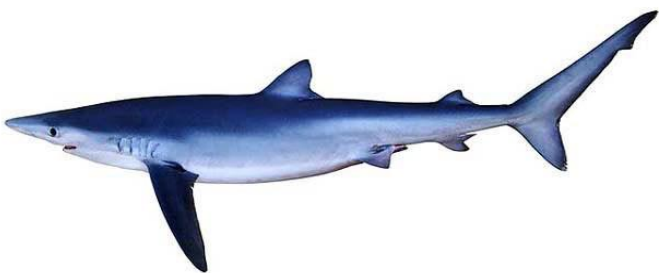
1. Introdução .....	15
1.1. Tubarão azul – <i>Prionace glauca</i> .....	15
1.2. Exploração pesqueira do tubarão azul .....	17
1.3. Diversidade genética em tubarões.....	19
1.4. Genética Populacional do tubarão azul .....	20
Objetivos .....	23
Materiais e Métodos .....	25
1.5. Coleta das amostras .....	26
1.6. Extração do DNA genômico.....	28
1.7. Amplificação e sequenciamento da região controladora do DNAMt (RC).....	28
1.8. Análise das sequências.....	29
Resultados.....	32
Discussão.....	40
Conclusão .....	47
Referências Bibliográficas .....	48

## **Lista Figuras**

Figura 1- Representação gráfica da espécie de tubarão azul – <i>Prionace glauca</i> .....	16
Figura 2 - Localização das amostras coletadas e tamanhos das amostras em parênteses do tubarão azul ( <i>Prionace glauca</i> ) ao longo das três bacias Oceânicas. ....	27
Figura 3 - Rede de haplótipos global do tubarão azul <i>P. glauca</i> . Os tamanhos dos círculos são proporcionais ao número de indivíduos representados.. ....	34
Figura 4- Rede de haplótipos de tubarão azul. Adultos (A) e juvenis (B). ....	35
Figura 5 - Mapa ilustrativo sobre o agrupamento dos pontos amostrais para a hipótese I .....	38

## Lista Tabelas

- Tabela 1-** Valores utilizados para a separação de adultos (maturo) e juvenis (imatuos) de tubarão azul para cada oceano estudado. .... 30
- Tabela 2 –** Índices de diversidade genética para cada ponto amostral de tubarão azul. n, número de indivíduos; S, sítios polimórficos; h, número de haplótipos; HD, diversidade haplotípica;  $\pi$ , diversidade nucleotídica. Os códigos de localização podem ser encontrados na Figura 2. .... 33
- Tabela 3 -** Valores estimados de  $\Phi_{ST}$  par a par. 15 locais de coleta amostrados nos oceanos Índico, Pacífico e Atlântico. Os valores de  $\Phi_{ST}$  estão abaixo da linha diagonal e os valores de p são representados acima da diagonal (os valores em negrito indicam diferença estatisticamente significativa com valor de  $p < 0,05$ ). Códigos de localização podem ser encontrados na Figura 2. .... 37
- Tabela 4-** Valores estimados de  $\Phi_{ST}$  par a par. Separação realizada entre as 3 bacias oceânicas (Índico, Pacífico e Atlântico). Os valores de  $\Phi_{ST}$  estão abaixo da linha diagonal e os valores de p são representados acima da diagonal (valores em negrito indicam diferença estatisticamente significativa com valor de  $p < 0,05$ ). .... 37
- Tabela 5-** Valores de  $\Phi$  calculados pela AMOVA. Quatro simulações realizadas: (I) correlação entre os oceanos, (II) correlação entre pontos com base nos resultados obtidos no  $\Phi_{ST}$  par a par e (III) relações entre bacias em juvenis e adultos. PAC - Pacífico, INDI - Indiano, ATL - Atlântico. Estruturação  $\Phi_{ST}$ - estruturação global,  $\Phi_{CT}$  - estruturação entre grupos,  $\Phi_{SC}$  - estruturação entre populações dentro de grupos (valores em negrito indicam diferença estatisticamente significante com valor de  $p < 0,05$ ). .... 38



---

## INTRODUÇÃO

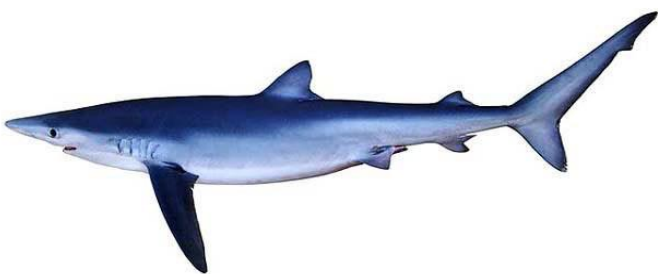
## 1. Introdução

Ao longo da história evolutiva, os tubarões desempenham um importante papel dentro das comunidades marinhas (Cortés, 2000). Esses organismos são amplamente reconhecidos como predadores de topo de cadeia, e a distribuição geográfica associada à capacidade migratória em diversas espécies, principalmente as pelágicas, torna as avaliações e monitorias de suas populações uma tarefa complexa (Fowler et al., 2005). Neste contexto, o aumento da exploração pesqueira de tubarões nas últimas décadas tem se tornado um assunto de preocupação internacional, sendo evidente o drástico declínio populacional em diversas espécies, colocando várias delas nas listas de risco de extinção. Capturas em todos os mares têm aumentado significativamente nos últimos anos (Dulvy et al., 2014), incluindo as capturas de forma acidental (Stevens et al., 2010). Dados estatísticos da Organização das Nações Unidas para a Alimentação e Agricultura (FAO) registraram no ano de 2015 a captura mundial de 520.000 toneladas de tubarões. Ainda segundo a FAO, o Brasil é responsável pela captura de cerca de 19.000 toneladas anuais com registro de pouco mais de 18.500 toneladas em 2015 (FAO 2017).



## **Conclusão**

Este trabalho procurou não se limitar apenas ao estudo genético, tentou-se avaliar esta informação à luz de uma perspectiva ecológica para o movimento dos indivíduos que compõem essa população e apoiar o planejamento adequado de medidas de mitigação de impactos, como também fortalecer a hipótese já sugerida por outros autores sobre a existência de áreas berçários, embora sejam necessárias mais pesquisas para esclarecer sua correta localização. Pretendemos contribuir para o mapeamento da genética populacional global nesta espécie, possibilitando o desenvolvimento contínuo de informações. Espera-se que, aumentando a cobertura do sequenciamento para acessar a varredura do genoma de alta densidade, seja possível interpretar padrões de diferenciação genética e facilitar a compreensão de possíveis formas de restrição de fluxo gênico entre bacias.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aires-da-Silva, A, Taylor, I., Punt, A., Gallucci, V., Kohler, N., Briggs, R., Hoey, J. 2005. A framework for estimating movement and fishing mortality rates of the blue shark, *Prionace glauca*, in the North Atlantic from tag-recapture data. Collective Volume of Scientific Papers ICCAT. 58.
- Aires-da-Silva, A.M., Hoey, J.J., Gallucci, V.F., 2008. A historical index of abundance for the blue shark (*Prionace glauca*) in the western North Atlantic. *Fish. Res.* 92, 41–52.
- Anon. 2014. Report of the Inter-Sessional meeting of the sharks species group. Piriapolis, Uruguay, March 10 to 14 2014. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. 11 pp + annexes.
- Anon. 2015. Status of the Indian Ocean blue shark (BSH: *Prionace glauca*): Supporting information. IOTC Executive summary for blue shark. Indian Ocean Tuna Commission. 8 pp.
- Bailleul D., Mackenzie Alicia, Sacchi Olivier, Poisson François, Bierne Nicolas, Arnaud-Haond Sophie, 2017. Large-scale genetic panmixia in the blue shark (*Prionace glauca*): A single worldwide population, or a genetic lag-time effect of the “grey zone” of differentiation? *Evol. Appl.* 11, 614–630.
- Barreto, R., Ferretti, F., Flemming, J.M., Amorim, A., Andrade, H., Worm, B., Lessa, R., 2016. Trends in the exploitation of South Atlantic shark populations. *Conserv. Biol.* 30, 792–804.
- Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Methodol.* 57, 289–300.
- Bustamante, C., Bennett, M.B., 2013. Insights into the reproductive biology and fisheries of two commercially exploited species, shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and

- blue shark (*Prionace glauca*), in the south-east Pacific Ocean. *Fish. Res.* 143, 174–183.
- Camargo, S.M., Coelho, R., Chapman, D., Howey-Jordan, L., Brooks, E.J., Fernando, D., Mendes, N.J., Hazin, F.H.V., Oliveira, C., Santos, M.N., Foresti, F., Mendonça, F.F., 2016. Structure and Genetic Variability of the Oceanic Whitetip Shark, *Carcharhinus longimanus*, Determined Using Mitochondrial DNA. *PLoS One* 11, e0155623.
- Camhi, D. M., Pikitch, E. K., Babcock E. A., 2008. *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*
- Campana SE, Joyce W, Manning MJ, 2009. Bycatch and discard mortality in commercially caught blue sharks *Prionace glauca* assessed using archival satellite pop-up tags. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 387, 241–253.
- Carvalho, F.C., Murie, D.J., Hazin, F.H.V., Hazin, H.G., Leite-Mourato, B., Burgess, G.H., 2011. Spatial predictions of blue shark (*Prionace glauca*) catch rate and catch probability of juveniles in the Southwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 890–900.
- Carvalho, Gary & Hauser, Lorenz. 1995. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Rev Fish Biol Fish.* 4. 55-79.
- Clarke, C.R., Karl, S.A., Horn, R.L., Bernard, A.M., Lea, J.S., Hazin, F.H., Prodöhl, P.A., Shivji, M.S., 2015. Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *Mar. Biol.* 162, 945–955.
- Clarke Shelley C., Harley Shelton J., Hoyle Simon D., Rice Joel S., 2012. Population Trends in Pacific Oceanic Sharks and the Utility of Regulations on Shark Finning. *Conserv. Biol.* 27, 197–209.

- Clarke Shelley C., McAllister Murdoch K., Milner-Gulland E. J., Kirkwood G. P., Michielsens Catherine G. J., Agnew David J., Pikitch Ellen K., Nakano Hideki, Shivji Mahmood S., 2006. Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecol. Lett.* 9, 1115–1126.
- Coelho R., Mejuto J., Domingo A., Yokawa K., Liu K., Cortés E., Romanov E. V., Silva C., Hazin F., Arocha F., Mwilima A. W., Bach P., Ortiz Z.V., Roche W., Lino P.G., García-Cortés B., Ramos-Cartelle A. M., Forselledo R., Mas F., Ohshimo S., Courtney D., Sabarros P. S., Perez B., Wogerbauer C., Tsai W., Carvalho F., Santos M. N., 2017. Distribution patterns and population structure of the blue shark (*Prionace glauca*) in the Atlantic and Indian Oceans. *Fish Fish.* 19, 90–106.
- Compagno, 1984. *Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of Shark species know to date.*, FAO Fisheries Synopsis.
- Cortés, E., 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Rev. Fish. Sci.* 8, 299–344.
- da Silva, C., Kerwath, S.E., Wilke, C.G., Mejer, M., Lamberth, S.J., 2010. First documented southern transatlantic migration of a blue shark *Prionace glauca* tagged off South Africa. *Afr. J. Mar. Sci.* 32, 639–642.
- da Silva Ferrette, B.L., Mendonça, F.F., Coelho, R., de Oliveira, P.G.V., Hazin, F.H.V., Romanov, E.V., Oliveira, C., Santos, M.N., Foresti, F., 2015. High Connectivity of the Crocodile Shark between the Atlantic and Southwest Indian Oceans: Highlights for Conservation. *PLoS ONE* 10
- DeWoody, J.A., Avise, J.C., 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *J. Fish Biol.* 56, 461–473.

- Domingues, R.R., Hilsdorf, A.W.S., Gadig, O.B.F., 2018. The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. *Conserv. Genet.* 19, 501–525.
- Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick, J.A., Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson, J.K., Davidson, L.N., Fordham, S.V., Francis, M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J., Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingstone, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S., White, W.T., 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife* 3, e00590.
- E. Kohler, N., A. Turner, P., 2009. Stock Structure of the Blue Shark (*Prionace Glauca*) in the North Atlantic Ocean Based on Tagging Data.
- Ebert, D., Fowler, S., Compagno, L., 2013. *Sharks of the World: A Fully Illustrated Guide*.
- Excoffier, L., Lischer, H.E.L., 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10, 564–567.
- Excoffier, L., 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, 479–491.
- Fowler, S., Cavanagh, R.D., Camhi, M., Burgess, G., Cailliet, G., Fordham, S.V., Simpfendorfer, C., Musick, J., 2005. *Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes*.
- Frankham, R., 1996. Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conserv. Biol.* 10, 1500–1508.

- Garg, R.K., Mishra, V., 2018. Molecular insights into the genetic and haplotype diversity among four populations of *Catla catla* from Madhya Pradesh revealed through mtDNA cyto b gene sequences. *J. Genet. Eng. Biotechnol.* 16, 169–174.
- Hague, M.T.J., Routman, E.J., 2016. Does population size affect genetic diversity? A test with sympatric lizard species. *Heredity* 116, 92–98.
- Heist E.J. “Genetics: stock identification.”, in: Musick J.A., Bonfil R., Elasmobranch fisheries management techniques. Singapore: APEC Fisheries Working Group, IUCN; 2004.
- Henderson, A., Flannery, K., Dunne, J., 2005. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the North-east Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 58: 1347-1358.
- Hoelzel, A.R., Shivji, M.S., Magnussen, J., Francis, M.P., 2006. Low worldwide genetic diversity in the basking shark (*Cetorhinus maximus*). *Biol. Lett.* 2, 639–642.
- Manning, M., 2005. Age and growth of blue shark (*Prionace glauca*) from the New Zealand Exclusive Economic Zone.
- James, M.K., Armsworth, P.R., Mason, L.B., Bode, L., 2002. The structure of reef fish metapopulations: modelling larval dispersal and retention patterns. *Proc. Biol. Sci.* 269, 2079–2086.
- 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, 1647–1649.

- King, J.R., Wetklo, M., Supernault, J., Taguchi, M., Yokawa, K., Sosa-Nishizaki, O., Withler, R.E., 2015. Genetic analysis of stock structure of blue shark (*Prionace glauca*) in the north Pacific ocean. *Fish. Res.* 172, 181–189.
- Kohler, N.E., Turner, P.A., 2001. Shark Tagging: A Review Of Conventional Methods and Studies. *Environ. Biol. Fishes* 60, 191–224.
- Kohler, N.E., Turner, P.A., Hoey, J.J., Natanson, L.J., Briggs, R., 2002. Tag and recapture data for three pelagic shark species: Blue Shark (*Prionace glauca*), Shortfin Mako (*Isurus xyrinchus*), and Porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. *Collective Volume of Scientific Papers*, 54, 1231–1260.
- Leigh, J.W., Bryant, D., 2015. popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods Ecol. Evol.* 6, 1110–1116.
- Leone, A., Urso, I., Damalas, D., Martinsohn, J., Zanzi, A., Mariani, S., Sperone, E., Micarelli, P., Garibaldi, F., Megalofonou, P., Bargelloni, L., Franch, R., Macias, D., Prodöhl, P., Fitzpatrick, S., Stagioni, M., Tinti, F., Cariani, A., 2017. Genetic differentiation and phylogeography of Mediterranean-North Eastern Atlantic blue shark (*Prionace glauca*, L. 1758) using mitochondrial DNA: panmixia or complex stock structure? *PeerJ* 5, e4112.
- Li, W., Dai, X., Zhu, J., Tian, S., He, S., Wu, F., 2017. Genetic differentiation in blue shark, *Prionace glauca*, from the central Pacific Ocean, as inferred by mitochondrial cytochrome b region. *Mitochondrial DNA Part A* 28, 575–578.
- Lindenmayer, D.B., Lacy, R.C., 1995. A simulation study of the impacts of population subdivision on the mountain brushtail possum *Trichosurus caninus* Ogilby (Phalangeridae: Marsupialia) in south-eastern Australia. I. Demographic stability and population persistence. *Biol. Conserv., Applications of Population Viability Analysis to Biodiversity Conservation* 73, 119–129.



- Lucifora, L.O., García, V.B., Worm, B., 2011. Global Diversity Hotspots and Conservation Priorities for Sharks. PLOS ONE 6, e19356.
- Martin, A.P., Naylor, G.J., Palumbi, S.R., 1992. Rates of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared with mammals. Nature 357, 153–155.
- Megalofonou, P., Damalas, D., Metrio, G. de, 2009. Biological characteristics of blue shark, *Prionace glauca*, in the Mediterranean Sea. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 89, 1233–1242.
- Mejuto J, Garcia-Cortes B, 2006. Reproductive and distribution parameters of the blue shark *Prionace glauca*, on the basis of on-board observations at sea in the Atlantic, Indian and Pacific Oceans Collective Volume of Scientific Papers ICCAT, 58, 951–973.
- Mendonça, F.F., Oliveira, C., Gadig, O.B.F., Foresti, F., 2009. Populations analysis of the Brazilian Sharpnose Shark *Rhizoprionodon lalandii* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) on the São Paulo coast, Southern Brazil: inferences from mt DNA sequences. Neotropical Ichthyol. 7, 213–216.
- Montealegre-Quijano, S., Vooren, C.M., 2010. Distribution and abundance of the life stages of the blue shark *Prionace glauca* in the Southwest Atlantic. Fish. Res. 101, 168–179.
- Morato, T., Varkey, D., Damaso, C., Machete, M., Santos, M., Prieto, R., Pitcher, T., Santos, R., 2008. Evidence of a seamount effect on aggregating visitors. Mar. Ecol. Prog. Ser. 357, 23–32.
- Nakano, H., 1994. Age, reproduction and migration of blue shark in the North Pacific Ocean. Bull. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish. 31, 141–256.
- Nakano, H., Stevens, J.D., 2008. The Biology and Ecology of the Blue Shark, *Prionace Glauca*, in: Sharks of the Open Ocean. Blackwell Publishing Ltd., pp. 140–151.

- O’Leary, S.J., Feldheim, K.A., Fields, A.T., Natanson, L.J., Wintner, S., Hussey, N., Shivji, M.S., Chapman, D.D., 2015. Genetic Diversity of White Sharks, *Carcharodon carcharias*, in the Northwest Atlantic and Southern Africa. *J. Hered.* 106, 258–265.
- Oliver, S., Braccini, M., Newman, S.J., Harvey, E.S., 2015. Global patterns in the bycatch of sharks and rays. *Mar. Policy* 54, 86–97.
- Ovenden, J.R., 2013. Crinkles in connectivity: combining genetics and other types of biological data to estimate movement and interbreeding between populations. *Mar. Freshw. Res.* 64, 201–207.
- Ovenden, J.R., Kashiwagi, T., Broderick, D., Giles, J., Salini, J., 2009. The extent of population genetic subdivision differs among four co-distributed shark species in the Indo-Australian archipelago. *BMC Evol. Biol.* 9, 40.
- Palsbøll, P.J., Bérubé, M., Allendorf, F.W., 2007. Identification of management units using population genetic data. *Trends Ecol. Evol.* 22, 11–16.
- Pazmiño, D.A., Maes, G.E., Green, M.E., Simpfendorfer, C.A., Hoyos-Padilla, M., Duffy, C.A.J., Meyer, C.G., Kerwath, S.E., Salinas-de-León, P., van Herwerden, L., 2017. Data from: Strong trans-Pacific break and local conservation units in the Galapagos shark (*Carcharhinus galapagensis*) revealed by genome-wide cytonuclear markers.
- Posada, D., 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Mol. Biol. Evol.* 25, 1253–1256.
- Preti, A., Soykan, C.U., Dewar, H., Wells, R.J.D., Spear, N., Kohin, S., 2012. Comparative feeding ecology of shortfin mako, blue and thresher sharks in the California Current. *Environ. Biol. Fishes* 95, 127–146.

- Queiroz, N., Humphries, N.E., Mucientes, G., Hammerschlag, N., Lima, F.P., Scales, K.L., Miller, P.I., Sousa, L.L., Seabra, R., Sims, D.W., 2016. Ocean-wide tracking of pelagic sharks reveals extent of overlap with longline fishing hotspots. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 1582–1587.
- Queiroz, N., Humphries, N.E., Noble, L.R., Santos, A.M., Sims, D.W., 2012. Spatial Dynamics and Expanded Vertical Niche of Blue Sharks in Oceanographic Fronts Reveal Habitat Targets for Conservation. *PLOS ONE* 7, e32374.
- Sampaio, Í., 2013. Genetic Diversity and Population Structure of the Cosmopolitan Blue Shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) in the Atlantic Ocean.
- Silva, C. da, Kerwath, S.E., Wilke, C.G., Mejer, M., Lamberth, S.J., 2010. First documented southern transatlantic migration of a blue shark *Prionace glauca* tagged off South Africa. *Afr. J. Mar. Sci.* 32, 639–642.
- Stevens, J.D., Bradford, R.W., West, G.J., 2010. Satellite tagging of blue sharks (*Prionace glauca*) and other pelagic sharks off eastern Australia: depth behaviour, temperature experience and movements. *Mar. Biol.* 157, 575–591.
- Taguchi, M., King, J., Wetklo, M., E. Withler, R., Yokawa, K., 2015. Population genetic structure and demographic history of Pacific blue sharks (*Prionace glauca*) inferred from mitochondrial DNA analysis. *Mar. Freshw. Res.* 66, 267.
- Templeton AR (2011) *Genética de Populações e Teoria Microevolutiva*. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, 705 p
- Vandeperre, F., Aires-da-Silva, A., Fontes, J., Santos, M., Serrão Santos, R., Afonso, P., 2014. Movements of Blue Sharks (*Prionace glauca*) across Their Life History. *PLoS ONE* 9, e103538.
- Veríssimo, A., Sampaio, Í., McDowell, J.R., Alexandrino, P., Mucientes, G., Queiroz, N., da Silva, C., Jones, C.S., Noble, L.R., 2017. World without borders—genetic

- population structure of a highly migratory marine predator, the blue shark (*Prionace glauca*). *Ecol. Evol.* 7, 4768–4781.
- Waples, R., Beechie, T., Pess, G., 2009. Evolutionary History, Habitat Disturbance Regimes, and Anthropogenic Changes: What Do These Mean for Resilience of Pacific Salmon Populations? *Ecol. Soc.* 14.
- Waples, R.S., Gaggiotti, O., 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Mol. Ecol.* 15, 1419–1439.
- Ward, R.D., Zemlak, T.S., Innes, B.H., Last, P.R., Hebert, P.D., 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 1847–1857.
- Li W., Dai X., Zhu J., Tian S., He S., Wu F. 2017 Genetic differentiation in blue shark, *Prionace glauca*, from the central Pacific Ocean, as inferred by mitochondrial cytochrome b region, *Mitochondrial DNA Part A*, 28:4, 575-578
- Wright, S., 1943. Isolation by Distance. *Genetics* 28, 114–138.